

Ethologische und ökologische Beobachtungen an Larven von *Cordulia aenea* (Linnaeus) (Anisoptera: Corduliidae)

Hansruedi Wildermuth

eingegangen: 21. November 1997

Summary

The larval life of Cordulia aenea (Linnaeus) – an ecological and behavioural study (Anisoptera, Corduliidae). – Ecological and behavioural information on the larvae of *C. aenea* originating from the northern foot of the Alps was gathered with respect of the environmental adaptation in a combined field and laboratory study. The macro- and microhabitats of the larvae as well as the site and the success of emergence at water bodies of different locations are described. Behavioural details on walking, swimming, digging, feeding, cleaning, reactions towards disturbance and emergence were studied in the aquarium. The larvae of *C. aenea* behave in a »sit-and-wait« manner, thus belonging to the group with »slow lifestyle«. However, their antipredator behaviour is less perfect than in other syntopic corduliid species. The results are discussed in respect to measures of conservation.

Zusammenfassung

In einer kombinierten Feld- und Laborstudie wurden im Hinblick auf Anpassungen an Lebensraum und Biozönose ökologische und ethologische Informationen über die Larven von *C. aenea* aus dem nördlichen Alpenvorraum gesammelt. Beschrieben werden die Makro- und Mikrohabitate der Larven, die Schlupforte sowie die Emergenzerfolge an mehreren Gewässern, die sich unterschiedlich für die Entwicklung der Art eignen. Einzelheiten zu bestimmten Verhaltensweisen wie Laufen, Schwimmen, Graben, Fressen, Putzen, Reaktionen auf Störungen und Schlüpfen wurden im Aquarium beobachtet. Die Larven leben als Lauerjäger und lassen sich verhaltensökologisch der Gruppe mit »langsamem Lebensstil« zuordnen. Die Anpassung an Prädatoren ist aber weniger ausgeprägt als bei anderen Corduliiden des gleichen Lebensraumes. Die Ergebnisse werden im Hinblick auf Naturschutzmaßnahmen diskutiert.

Einleitung

Cordulia aenea ist eine in weiten Teilen Mitteleuropas verbreitete Falkenlibelle, die namentlich im nördlichen Alpenvorland lokal häufig auftritt (MAIBACH & MEIER 1987, BUCHWALD et al. 1994, DOMMANGET 1994). Die Larven entwickeln sich vorwiegend im Uferbereich von Stehgewässern unterschiedlicher Größen, wo sie sich in der Vegetation oder am Boden aufhalten (ROBERT 1959, HEIDEMANN & SEIDENBUSCH 1993, SCHMIDT 1995). Ihre Lebensweise ist nur lückenhaft bekannt. Genauere Untersuchungen gibt es zur Entwicklung, die in Mitteleuropa zwei oder allenfalls drei Jahre dauert (PORTMANN 1921, MÜNCHBERG 1932, ROBERT 1959). Der Schlupf ist bei der Nominatform *C. aenea aenea* von ROBERT (1959) und bei der ostasiatischen Unterart *C. aenea amurensis* Selys von UBUKATA (1973) beschrieben worden, ohne allerdings auf spezifische ethologische Einzelheiten einzugehen. Die übrigen Studien konzentrieren sich auf verhaltensphysiologische und verhaltensökologische Fragen von Nahrungserwerb und Räuber-Beute-Interaktionen (RICHARD 1960, 1961, JOHANSSON 1991, 1992a, b, c, 1993). Den Fangmaskenschlag und dessen Auslöser hat PRITCHARD (1965) an der amerikanischen Schwesterart *C. shurtleffi* Scudder analysiert. Andererseits fehlten bisher Beschreibungen einfacher Verhaltenweisen wie Putzen, Graben, Laufen oder Schwimmen. Ziel der vorliegenden Studie war deshalb, weitere Informationen zur Ethologie und zur Ökologie der Larven von *C. aenea* zu sammeln, insbesondere im Hinblick auf die Anpassung an das artspezifische Habitat, die Raumnutzung, das Spektrum der Entwicklungsgewässer und damit auf den Naturschutz. Dabei beschränkte ich mich auf die letzten Larvenstadien bis zur Vollendung des Schlupfes.

Untersuchungsgebiet und Methoden

Die Untersuchungen im Feld konzentrierten sich auf zwei ca. 5 km voneinander entfernte Gebiete im Zürcher Oberland (Schweiz), nämlich auf den Kämmoosweiher bei Bubikon (25 km ESE des Stadtzentrums von Zürich, 494 m ü. N.N.) und auf eine Gruppe von Torfstichen im Bändlerried (Ambitzgi) bei Wetzikon (20 km ESE von Zürich, 540 m ü. N.N.). Aufgrund der festgestellten Exuviendichte handelt es sich beim Kämmoosweiher um ein optimales Entwicklungsgewässer für *C. aenea*. Die Torfstiche hingegen liegen am anderen Ende des Habitatspektrums; einige sind suboptimal, andere eignen sich offenbar gar nicht als Larvengewässer. Gemäß der schweizerischen Wärmegliederungskarte gehören beide Lokalitäten der Oberen Obst-Ackerbaustufe an (SCHREIBER 1977). Die mittlere

Jahrestemperatur beträgt hier 8,0 – 8,5 °C. Das Lokalklima ist am Kämmoosweiher aber eher etwas milder als an den Torfstichen. Diese liegen in Mulden, in denen sich bei Windstille oft Kaltluftseen bilden. Phänologisch sind sie gegenüber dem Kämmoosweiher jährlich einige Tage im Rückstand.

Beim Kämmoosweiher handelt es sich um einen ca. 1,5 m tiefen eutrophen Stauteich mit rund 0,5 ha Wasserfläche. Diese ist zu einem großen Teil mit Schwimmblattvegetation (*Nuphar lutea*, *N. pumilo*) bewachsen. Dazu mischen sich Tauchblattbestände aus *Myriophyllum* sp.. Die steilen Ufer sind von einer schmalen Röhricht- und Seggenzone umschlossen (Abb. 5). Der Teich wird von einem kanalartigen Zufluß gespeist. Im N und W grenzt er an ein Flachmoor, im E an eine Straße und im S an Wiesland. Der nächste Wald ist ca. 100 m entfernt. Heute dient das Gewässer hauptsächlich dem Naturschutz. Daneben wird es extensiv fischereilich bewirtschaftet; wichtigste Fischarten sind Rotauge (*Rutilus rutilus*), Schleie (*Tinca tinca*) und Hecht (*Esox lucius*). Geangelt wird nur von einem Boot aus.

Im Kämmoosweiher kescherte ich 1996 und 1997 an der gleichen Stelle an zehn über das Jahr verteilten Tagen Larven (Februar 1x, März 1x, April 3x, Mai 1x, Juni 1x, Juli 1x, November 2x). An jedem Fangtag erfolgten 10 Netzzüge, wobei ich den Kescher für jeden Zug viermal kräftig ca. 1,5 m weit durch das bodennahe Substrat führte. Die bestrichene Bodenfläche betrug ca. 2 m². Die dem Boden aufliegende Seite des dreieckigen Kescherrahmens betrug 30 cm, die Maschenweite des Gewebes 4 mm, die Stiellänge 1,4 m. Von der Ausbeute wurden jeweils nur die Anisopteren-Larven bestimmt und ausgezählt. Auf einem 12 m langen Abschnitt des Ostufers wurden während der Emergenzperioden 1995 bis 1997 die Anzahl der Exuvien aller Frühjahrsarten unter den Anisopteren ermittelt. Infolge der schlechten Zugänglichkeit und Unübersichtlichkeit der üppigen Röhrichtvegetation in der fortgeschrittenen Vegetationszeit wurde auf die Erfassung der Sommerarten im Sinne von CORBET (1962) verzichtet. Auf der Sammelstrecke vermaß ich 1996 und 1997 auch die Schlupferte von *C. aenea* und *Libellula fulva* Müller.

Das Böndlerried ist Teil des Naturschutzgebietes »Drumlinlandschaft bei Wetzikon« – ein Mosaik aus flachen, bewaldeten Hügeln (Drumlins), dazwischen liegenden Moortälchen mit Nieder- und Hochmoorparzellen, Futterwiesen und Kleingehölzen (WILDERMUTH et al. 1982). *C. aenea* entwickelt sich hier in kleinen, steiluferigen Moorgewässern von 10 bis 250 m² Fläche (Abb. 4). Es sind ausschließlich zu Naturschutzzwecken regenerierte oder neu geschaffene Torfstiche in verschiedenen Verlandungsstadien.

Die Weiher sind mesotroph oder leicht eutrophiert und enthalten keine Fische. In dieser Studie benutzte Gewässernummern beziehen sich auf frühere Arbeiten, die u.a. auch Angaben zur Vegetation der Moorweiher enthalten (WILDERMUTH 1980, 1992, 1994).

Die Daten zum Schlupf von *C. aenea* wurden im Rahmen einer quantitativen Langzeitstudie zur Sukzession der Libellenfauna in kleinen Torfgewässern erhoben. Von 1984 bis 1988 sammelte ich während der Schlupfperioden an 18 Gewässern jährlich möglichst alle Anisopteren-Exuvien und bestimmte die Arten. Von 1989 bis 1997 führte ich die Sammeltätigkeit noch an 6 ausgewählten Torfweihern weiter. An diesen kamen in 14 Jahren auf 387 Exkursionen insgesamt 5958 Exuvien zusammen (275 von *C. aenea*). 1987 und 1989 kescherte ich an vier Torfstichen mit der gleichen Methode wie am Kämmoosweiher an vier Tagen (August 2x, September und Oktober je 1x) Larven und zählte die Anisopteren aus. In Ergänzung zu den intensiven Untersuchungen an den beiden Standorten sammelte ich weitere Daten zur Ökologie der Art bei gelegentlichen Besuchen von *C. aenea*-Gewässern im Schweizer Mittelland und Voralpengebiet sowie in Baden-Württemberg.

Frisch gefangene ältere Larven (F-1, F-0) hielt ich in Aquarien bei 10 - 15 °C. Für Einzeltiere benutzte ich flache substratlose Plastikschaalen von 10 x 10 cm Bodenfläche, für Gruppen von drei bis fünf Tieren solche von 12 x 17 cm. Die Gefäße waren 2 - 3 cm hoch mit Leitungswasser gefüllt, das periodisch ersetzt wurde. Als Nahrung dienten Larven von Büschelmücken (*Chaoborus* sp.). Zu Vergleichszwecken hielt ich auch Larven von *Cordulegaster boltonii* (Donovan), *Somatochlora metallica* (Vander Linden), *S. alpestris* (Selys), *Epithea bimaculata* (Charpentier), *Libellula quadrimaculata* Linnaeus, *L. fulva*, *Anax imperator* Leach und *Aeshna cyanea* (Müller).

Für die Beobachtung des Grabeverhaltens wurden die Larven einzeln in Behälter gleicher Größe versetzt. Diese waren jeweils 1,5 - 2 cm hoch mit verschiedenen, möglichst homogenen Bodensubstraten aus natürlichen Larvengewässern beschichtet, d.h. mit Feinschlamm, lockerem Torf, feinem Sand oder grobem Detritus aus Fragmenten halbzersetzer Blatt- und Holzteile. Das Schreit- und Schwimmverhalten beobachtete ich in einem substratlosen 30 l-Aquarium, in das gleichzeitig zwei bis vier Tiere gebracht wurden. Um Schwimmbewegungen auszulösen, ließ ich die Larven aus einigen cm Höhe einzeln ins Wasser fallen oder hob sie mit einem dünnen Zweig vom Aquariumboden in höhere Wasserschichten. Das Kletterverhalten verfolgte ich ebenfalls im 30 l-Aquarium, wobei dieses mit

Bodensubstrat (Grobdetritus) und einigen *Myriophyllum*-Zweigen besetzt war. Vor dem Schlupf hielt ich jeweils drei bis fünf Larven zusammen in substratlosen Plastikbehältern mit fest montierten, senkrecht stehenden Rundhölzern von 25 cm Länge und 4 mm Durchmesser. Sämtliche Aquariumbeobachtungen erfolgten generell bei Tageslicht und bei Wassertemperaturen von 19 - 21 °C.

Ergebnisse

Besiedlungsdichte und Lebensgemeinschaft

Im Kämmoosweiher fanden sich in den Kescherfängen unter insgesamt 92 Anisopterenlarven 25 von *Cordulia aenea* (27 %). Die übrigen verteilten sich hauptsächlich auf *Libellula fulva*, *L. quadrimaculata*, *Somatochlora metallica* und *Anax imperator*. Auf der Auszählstrecke konnten während der drei Emergenzperioden 429 Anisopteren-Exuvien von Frühjahrsarten ermittelt werden. Der Anteil von *C. aenea* betrug 48,5 %, und es ergab sich eine mittlere Dichte von 5,8 Exuvien pro Jahr und Meter Uferstrecke. Andere Uferbereiche waren allerdings weniger dicht besiedelt.

Die Kescherfänge aus den Torfstichen des Böndlerriedes erbrachten unter 185 Anisopterenlarven 8 (4,1 %) von *C. aenea*. Der Hauptteil setzte sich aus *Leucorrhinia pectoralis* (Charpentier), *L. quadrimaculata* und *Aeshna cyanea* zusammen. Bei den Exuvien der sechs Torfweiher ($n_{\text{tot}} = 5958$) machte *C. aenea* 4,6 % aus, unter Abzug der Sommerarten 7,2 % (Tab. 1). Beim Torfstich mit den meisten Exuvienfunden von *C. aenea* (Nr. 2a) ergab sich von 1988 bis 1997 eine mittlere Dichte von 0,4 Exuvien pro Jahr und Meter Uferstrecke. Im Rekordjahr 1991 war es 1 Exuvie pro Meter. In den Torfgewässern entwickelte sich *C. aenea* während der 14 Untersuchungs-jahre mit unterschiedlichem Erfolg. Als geeignet erwiesen sich lediglich die Weiher Nr. 2a, 4, 7d und 8a. Drei davon entstanden im Winter 1983/84. Bereits in der Flugsaison 1984 wurden sie von *C. aenea* befliegen. Es dauerte aber noch 3 resp. 4 Jahre, bis die ersten Tiere schlüpften. Die Exuvienzahlen schwankten von Jahr zu Jahr erheblich. Im allgemeinen kamen aber in den kleinen Torfgewässern immer nur wenige Tiere zum Schlupf, in den Weihern Nr. 6 und 6b fehlten sie fast gänzlich.

Tab. 1: Anzahl Exuvienfunde von 1984 - 1997 von *Cordulia aenea* an sechs kleinen Torfweihern (Nr. 2a, 4, 6, 6b, 7d, 8a). EX Anzahl Exuvien aller Anisopteren, ST Anzahl Sammeltage. – Number of exuviae of *Cordulia aenea* collected from 1984 to 1997 at six small peat ponds (No 2a, 4, 6, 6b, 7d, 8a). EX number of exuviae of Anisoptera, ST number of collecting days.

Weiher Nr.	2a	4	6	6b	7d	8a	EX	ST
Fläche (m ²)	53	13	8	9	27	94	(n)	(n)
Entstehung	Feb. 1984	vor 1970	Okt. 1977	Okt. 1985	Okt. 1983	Okt. 1984		
1984	0	0	0	0	0	0	271	35
1985	0	21	0	0	0	0	279	25
1986	0	0	0	0	0	0	330	13
1987	0	4	0	0	0	0	486	25
1988	10	0	0	0	0	8	664	56
1989	13	0	0	0	2	7	411	29
1990	8	5	0	0	1	3	656	41
1991	35	3	0	0	2	41	455	24
1992	10	4	0	0	2	1	759	32
1993	8	12	0	0	0	0	528	23
1994	28	8	0	0	0	2	613	23
1995	3	1	0	0	0	3	247	22
1996	0	0	0	0	4	0	93	21
1997	12	1	0	1	9	3	166	18
Summe	127	59	0	1	20	68	5958	387

Aufenthaltorte der Larven in den Entwicklungsgewässern

Im Kämmoosweiher ergaben sich im Februar 0, im März 4, im April 18, im Mai und Juni 0, im Juli 2 und im November 2 Larvenfänge von *C. aenea*. Sie entstammten alle dem Grobdetritus aus teilweise zerfallenen Wasserpflanzen bzw. Laubblättern und Holzstückchen, die von Uferbäumen (*Alnus*, *Betula*) stammten. In den kleinen Moorgewässern des Bööndlerriedes fing ich die acht Larven in der obersten Torfschlammschicht, zwischen lebenden Wasserpflanzen und toten Seggenhalmen. An einem kleinen Moorsee im westlichen Allgäu wurden ältere *C. aenea*-Larven wiederholt in kräftigen Stöcken der Steifen Segge (*Carex elata*) gefunden, die frei schwimmend am Ufer trieben. Sie besiedelten, zusammen mit Larven von *Epithea bimaculata*, *Aeshna grandis* (Linnaeus) u.a., die dichten Wurzelfilze, wo sie sich in Hohlräumen aufhielten und sich an den *Carex*-Wurzeln festhielten. *C. aenea* war in den Seggenstöcken die häufigste Anisoptere. Eine Stichprobe bei vier Seggenstöcken ergab am 13. April 1997 folgende Anzahlen von Larven: *C. aenea* 18 F-0 und 1 jüngere, *E. bimaculata* 6 F-0, *A. grandis* 3 jüngere, zahlreiche Zygopteren. Keschern im Torfschlamm und in der spärlichen Ufervegetation brachte nur vereinzelt Larven von *C. aenea* zu Tage.

Fortbewegung

In den kleinen Plastikgefäßen verhielten sich einzeln gehaltene Larven grundsätzlich träge; sie blieben über Stunden regungslos am gleichen Ort sitzen. Schreitbewegungen erfolgten manchmal spontan, d.h. ohne daß sie durch äußere Einwirkungen ausgelöst wurden. Nachdem die Tiere ins Aquarium umgesetzt worden waren, liefen sie eine Zeitlang umher. In solchen Situationen verhielten sie sich lebhafter als die anderen beobachteten Corduliiden. Ruder- oder Schwimmbewegungen zeigten sie fast nur dann, wenn sie ins freie Wasser gesetzt oder im substratlosen Aquarium wiederholt vom Boden in höhere Wasserschichten gebracht wurden. Es ließen sich vier Arten der Fortbewegung unterscheiden:

- (a) Schreiten auf festem Grund oder Klettern in Wasserpflanzen mit alternierenden Beinbewegungen nach typischer Art der Insekten.
- (b) Flache Sprünge über den Boden, unterstützt durch Atemwasser-Rückstöße.

- (c) Langsames Rudern mit Mittelbeinen im freien Wasser. Die Vorderbeine vollführten ebenfalls schwache Ruderbewegungen oder wurden nach vorn gehalten, während die Hinterbeine gestreckt waren. Die Ruderbewegungen wurden durch Atemwasser-Rückstöße unterstützt.
- (d) Rückstoß-Schwimmen. Die Extremitäten blieben bewegungslos, wobei die Vorder- und Hinterbeine gestreckt, die Mittelbeine hingegen eng an den Körper gezogen wurden (Abb. 1). Die Tiere schwammen solange, bis sie Kontakt mit festem Substrat fanden. Rückstoßfrequenz und Schwimgeschwindigkeit waren geringer als bei Aeshniden, die Schwimmstöße weniger kräftig und durch Störungen weniger leicht auslösbar.

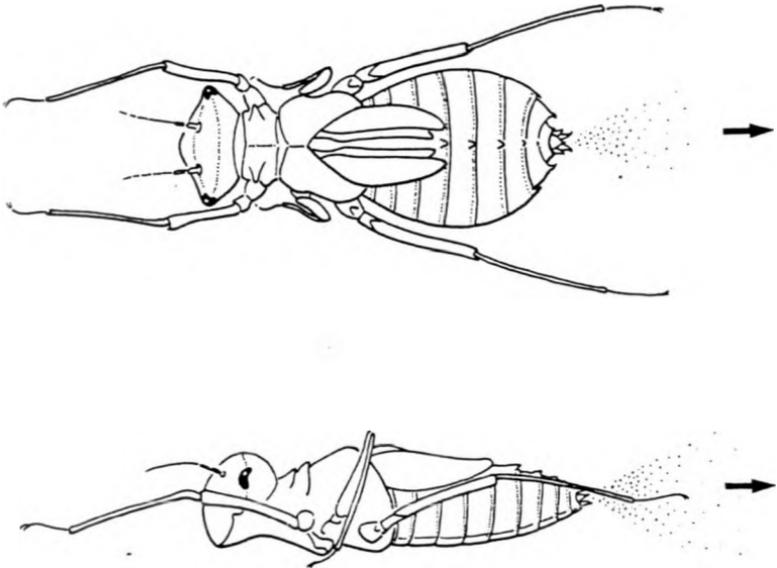


Abb. 1: Beinhaltung einer F-0-Larve von *Cordulia aenea* beim Rückstoß-Schwimmen im freien Wasser. Die Vorder- und Hinterbeine sind gestreckt, die Mittelbeine seitlich angezogen. – *Cordulia aenea*: posture of legs of F-0 larva during swimming by jet propulsion. The fore and hind legs are stretched while the middle legs are folded against the thorax

Die anderen beobachteten Corduliidenlarven zeigten grundsätzlich die gleichen Bewegungsarten wie *C. aenea*. Unterschiede ergaben sich, wenn sie ins freie Wasser gebracht wurden. Während *E. bimaculata* mit Rückstoß-Schwimmen reagierte, ließ sich *S. metallica* bei den ersten Störungen bewegungslos mit gespreizten Beinen absinken. Manchmal machten die Larven auch zwei bis drei Atemwasserrückstöße oder ein paar langsame Ruderbewegungen mit den Vorder- und Mittelbeinen. Auf wiederholte Störungen erfolgte zügiges Rudern. Dabei vollführten die Tiere mit den Vorderbeinen langsame, alternierende und den seitlich abgespreizten Mittelbeinen synchrone und kräftige Bewegungen. Am trägsten verhielt sich *S. alpestris*. Die Larven ließen sich, wenn überhaupt, nur durch mehrfach wiederholte Störungen zu Bewegungsreaktionen anregen.

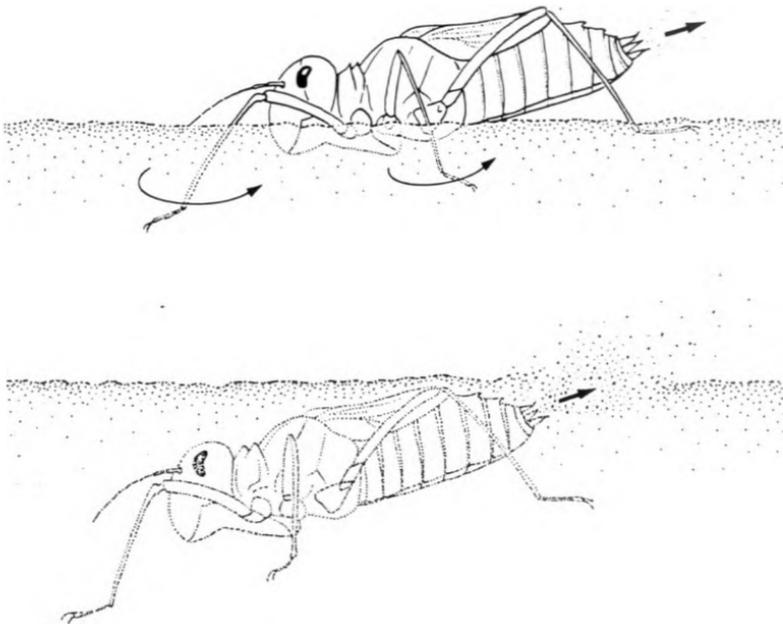


Abb. 2: Eingraben einer F0-Larve von *Cordulia aenea* im lockeren Feinschlamm. Vorder- und Mittelbeine schieben das Substrat zur Seite, während der Körper einsinkt. – *Cordulia aenea*: digging movements of F-0 larva in organic mud. The fore and middle legs shove the substrate aside while the body sinks into the mud

Eingraben

Wurden die *C. aenea*-Larven auf weiches Substrat gesetzt, begannen sie sich bald einzugraben. Von den 18 beobachteten Tieren fingen die ersten nach drei bis fünf Sekunden mit Grabebewegungen an, die letzten nach 30 bis 40 Sekunden. Mit langsamen, alternierenden bis beinahe synchronen Bewegungen schoben sie zunächst mit den Vorderbeinen und kurz darnach auch mit den Mittelbeinen das Substrat zur Seite, in das sie kontinuierlich einsanken. Der Körper war dabei leicht abwärts geneigt. Mit den langen Hinterbeinen stützten sie sich auf dem Substrat ab; jene beteiligten sich nicht an den Grabbewegungen. Aus der Analöffnung kam jede Sekunde ein kräftiger Atemwasserstrahl, der mithalf, die Tiere kopfvoran ins Substrat zu treiben (Abb. 2). Nach zwei bis drei Minuten waren sie im Substrat verschwunden, kamen aber erst nach einiger Zeit zur Ruhe. Das Eingraben erfolgte in den verschiedenen weichen Substraten (Feinschlamm, lockerer Torf, Grobdetritus) auf die gleiche Weise. Reiner, feinkörniger Sand erwies sich zum Graben als ungeeignet; die Tiere machten in keinem Fall Versuche, in das schwere und kompakte Material einzudringen. Bei den anderen untersuchten Corduliidenlarven verlief die Art und Weise des Eingrabens ähnlich. Nur *Epitheca bimaculata* machte einige Versuche, sich im Sand einzugraben, hatte dabei aber keinen Erfolg.

Feindvermeidung

Optische Reize lösten im Aquarium keine Flucht aus. Bei leichter Berührung der Antennen hingegen zuckten die Larven zusammen und wichen rasch schreitend etwas zurück ($n = 9$). Auf kurze Griffe mit einer Federstahlpinzette an einer Antenne oder einem Bein reagierten sie mit Flucht durch Rückstoß-Schwimmen ($n = 5$). Im Wasser auf den Rücken gedreht, versuchten sie ebenfalls, sofort mit Rückstoß-Schwimmen zu fliehen ($n = 16$). In solchen Situationen verharrten die Larven von *S. metallica* 1,5 bis 10 Minuten in Thanatanose ($n = 26$). Die *aenea*-Larven blieben nur dann einige Zeit regungslos, wenn sie aus dem Wasser genommen und umgedreht wurden. Nach durchschnittlich 62 Sekunden (Extremwerte 7 und 330 s; $n = 29$) begannen sie sich zu bewegen und wegzulaufen. *E. bimaculata*-Larven verharrten in dieser Situation im Mittel 185 Sekunden (Extremwerte 65 und 540 s, $n = 17$), *S. metallica* noch länger (180, 270, 375, 810, 1 020, 1 650 und zweimal >3 600s, dann Versuchsabbruch). Wurden sie mit einer Pinzette an einem Bein einige Sekunden festgehalten, blieben sie passiv, flohen aber, sobald sie losgelassen wurden. Nur in einem von zwölf Fällen wehrte sich ein frischgefangenes Tier, indem es den Kopf wendete und die

Fangmaske nach der Pinzette ausschleuderte. Bei Frischfängen von *S. metallica* wurde ein derartiges Abwehrverhalten in dieser Situation mehrfach beobachtet; sie versuchten auch, mit den Mandibeln und Maxillen zu beißen. Auf simulierte Fischangriffe (wiederholter Wasserstrahl aus Pipette mit weiter Öffnung; n = 10) blieben die *aenea*-Larven 10 bis 60 Sekunden ruhig und liefen oder schwammen dann weg. *S. metallica*-Larven blieben einige Minuten mit angezogenen Beinen in Thanatanose.

Nahrungserwerb und Putzverhalten

Bei Tages- oder Kunstlicht beobachtete Larven gingen nicht aktiv auf Nahrungssuche. Sie verhielten sich regungslos, bis ein Beutetier in Reichweite kam. Die Fangmaske wurde nicht nur in der Richtung der Körperlängsachse ausgeschleudert, sondern auch seitlich und aufwärts ca. 30° abweichend davon. Die Erfolgsquote der Fangschläge lag unter 50 % (n = 25). Eine Beuteattrappe in Form eines schwarzen Stecknadelkopfes von 2,5 mm Durchmesser löste nur dann eine Fanghandlung aus, wenn das Objekt im Wasser und in unmittelbarer Nähe des Kopfes bewegt wurde. Auf außerhalb des Wassers, in Reichweite der Fangmaske gebotene Attrappen reagierten die Tiere nicht, dies im Gegensatz zu den Larven von *Libellula quadrimaculata*, *L. fulva* und *Cordulegaster boltonii*. Hungrige *Cordulia*-Larven nahmen zu jeder Tageszeit Nahrung zu sich.

Putzverhalten konnte nur selten und immer im Zusammenhang mit Fressen beobachtet werden. Dabei rieben sich jeweils zwei benachbarte Extremitäten einer Körperseite (z.B. linkes Mittel- und Hinterbein) mit Tibien und Tarsen. Manchmal reinigten sich auch die Tarsen der beiden Vorderbeine gegenseitig. Einzeln wurden die Tibien der Vorderbeine auch über die entsprechende Kopfseite zur Reinigung der Augen und Fühler gezogen.

Schlupfverhalten im Labor

Im Aquarium gehaltene Larven schlüpften zum größten Teil am Vormittag. Der Schlupf war jeweils um die Mittagszeit oder etwas vorher abgeschlossen und dauerte bei ca. 20 °C rund dreieinhalb Stunden. An fünf Individuen konnte die Emergenz vom Ausstieg aus dem Wasser bis zum Abflug verfolgt werden. Die fünf Phasen des Schlupfes erfolgten nach typischer Art der Großlibellen. Besonderheiten zeigten sich nur in der Vorbereitung zur Häutung. Im folgenden werden deshalb lediglich diese Vorgänge näher beschrieben:

Nachdem sich die Larven eine Zeitlang am Schlupfsubstrat festgehalten und den Kopf aus dem Wasser gestreckt hatten, kletterten sie zügig am 25 cm langen Rundholz hoch. Dabei machten sie während kurzer Zwischenhalte mit den Vorder- und Mittelbeinen »Suchbewegungen« in der Luft. Oben angekommen verstärkten sie diese Bewegungen, wobei sich auch die Hinterbeine beteiligen. Dann kletterten sie abwärts und stiegen wieder bis zum Ende hoch. Es folgten erneut »Suchbewegungen«. Die einen Larven änderten nochmals ihre Position, andere blieben. Dann setzten kräftige, weit nach lateral und dorsal ausholende Bewegungen mit den langen, beinahe gestreckten Hinterbeinen ein (Abb. 3). Diese arbeiteten alternierend, ausnahmsweise auch einmal synchron. Einige der Larven veränderten ihre Lage nochmals, vollführten ein weiteres Mal weit ausholende Bewegungen mit den Hinterbeinen und verharrten schließlich im oberen Teil des Schlupfsubstrates. In der ganzen Zeit blieb das Abdomen unbeweglich oder bog sich höchstens einmal ruckartig in dorsoventraler Richtung. Etwa 30 Minuten nach dem Ausstieg aus dem Wasser hatten sich die Larven provisorisch festgesetzt und ruhten. Dabei berührten sie das Substrat nur mit den Tarsen, und die Ventralseite des ganzen Körpers war konkav gekrümmt (Abb. 3).

In der folgenden Phase, die etwa 10 Minuten dauerte, waren keine Veränderungen zu sehen. Dann setzten erneut Bewegungen ein. Die Larven verankerten sich definitiv am Schlupfsubstrat, indem sie das Rundholz mit den Mittel- und Hinterbeinen eng umklammerten. Diese überkreuzen sich auf der Rückseite des Rundholzes. Die Stellung wurde mehrmals verbessert, bis optimaler Halt gefunden war. Das Abdomen berührte jetzt die Unterlage. Die Vorderbeine stützten sich lediglich auf dem Substrat ab, und der Kopf war leicht zurückgeneigt (Abb. 3). Kurz darauf verdickte sich das Abdomen, und es setzten Preßbewegungen ein, wobei die Kopfoberseite stark angeschwollen war. Dann riß die Larvenhaut, und die Imago schlüpfte.

Schlupf im Freiland

An den kleinen Torfweihern schlüpfte *C. aenea* ausnahmslos in der schmalen Uferzone, und zwar bevorzugt in dichten Beständen dürrer Seggenhalme (Abb. 4). Sie entfernten sich höchstens 0,2 m von der Wasserlinie; in der geschnittenen Vegetation um die Gewässer wurden keine Exuvien gefunden. Am Kämmoosweiher gab es sowohl über dem Wasser wie auch am Land genug Schlupfmöglichkeiten (Abb. 5). Die Larven benutzten vorwiegend dürre Schilfstengel oder -halme, aber auch Teile von grünen Pflanzen (junge Sprosse von *Phragmites*, *Carex*, *Filipendula*). Zum

Schlupf war die Körperachse 90 bis 160° zur Horizontalen ausgerichtet. Werte von 120 bis 160° ergaben sich bei Larven, die geknickte Halme oder seitlich abstehende Blätter als Schlupfsubstrat benutzten. Die Tiere kamen beinahe gleich häufig über dem Wasser wie über trockenem Boden zum Schlupf ($\text{Chi}^2 = 0,44$, FG = 1, NS, n = 146). 80 % der Larven benutzten dazu einen zwei Meter breiten Uferstreifen. Die Extremwerte lagen

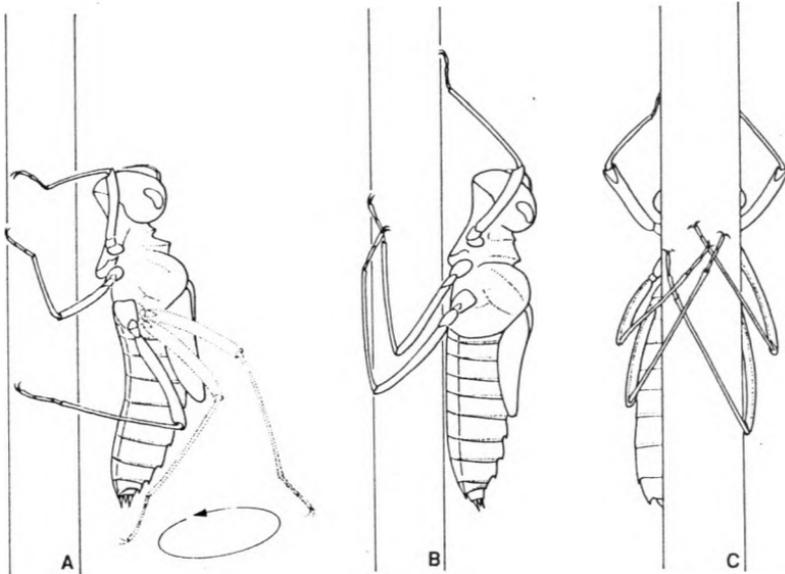


Abb. 3: Letzte Vorbereitungen zum Schlupf von *Cordulia aenea*. A Die Larve prüft mit kreisenden Bewegungen der Hinterbeine den Raum dorsal und lateral des Abdomens. B, C Die Larve hat sich mit Mittel- und Hinterbeinen definitiv an der Unterlage verankert. Die Haltung der Vorderbeine ermöglicht, daß sich der Kopf leicht rückwärts neigt. – Last preparations to emergence in *Cordulia aenea*. A By circling the hind legs the larva examines the space dorsally and laterally of the abdomen. B, C The larva is definitely fixed on the support by the middle and hind legs. The posture of the fore legs allows the head to incline slightly backwards.

wasserseitig 1,5 m und landseitig 3,6 m von der Uferlinie entfernt. In der Vertikalen nutzten die Tiere den Raum über dem Wasser ziemlich gleichmäßig und bis zu einem Meter Höhe. Zwischen der Anzahl Exuvien über und unter der 0,5 m-Linie oberhalb des Wasserspiegels ergaben sich keine signifikanten Unterschiede ($\text{Chi}^2 = 0,11$, $\text{FG} = 1$, NS , $n = 79$). Im Gegensatz zu *C. aenea* schlüpfte *L. fulva* signifikant häufiger über dem Wasser als über dem Land ($\text{Chi}^2 = 45,6$, $\text{FG} = 1$, $p < 0,001$, $n = 87$). Zudem verankerten sich die Larven zum Schlupf bevorzugt höher als 0,5 m über dem Wasser ($\text{Chi}^2 = 42,8$, $\text{FG} = 1$, $p < 0,001$, $n = 84$).

An regenfreien Tagen schlüpften die Tiere meist am Vormittag, allerdings nur bei Temperaturen über 13 °C. Die Emergenz erfolgte nicht nur bei Sonnenschein, sondern auch bei bedecktem Himmel. Zweimal beobachtete ich, daß Larven, die zum Schlupf das Wasser bereits verlassen hatten, vom Regen überrascht wurden und dann ins Wasser zurückkehrten. Hörte es im Verlauf des Vormittags auf zu regnen, begann der Schlupf gegen Mittag und zog sich in den Nachmittag hinein.

Emergenzperioden

Die Daten zu den Emergenzperioden sind in Abb. 6 zusammengefaßt. An den Torfgewässern kamen im Verlauf der 14 Beobachtungsjahre 91 % der Larven ($n = 561$) zwischen der zweiten und sechsten Maipentade zum Schlupf. Die ersten Tiere schlüpften zwischen dem 1. und 5. Mai, die letzten zwischen dem 6. und 11. Juni. Drei Exuvien wurden, als Ausnahme, in der letzten Julipentade gefunden. Die meisten Tiere schlüpften jeweils am Anfang der Emergenzperiode. In Bezug auf den Beginn und die Länge der Schlupfzeiträume gab es zwischen den einzelnen Jahren erhebliche – hauptsächlich wetterbedingte – Unterschiede. Die Flugzeit erstreckte sich im Untersuchungszeitraum von der zweiten Maipentade bis zur ersten Julipentade. Am Kämmoosweiher dauerte die Schupfzeit von *C. aenea* 1996 und 1997 jeweils von der ersten bis zur fünften Maipentade. Bei *L. fulva* begann die Emergenzperiode in beiden Jahren in der zweiten Maipentade und endete zusammen mit derjenigen von *C. aenea*.

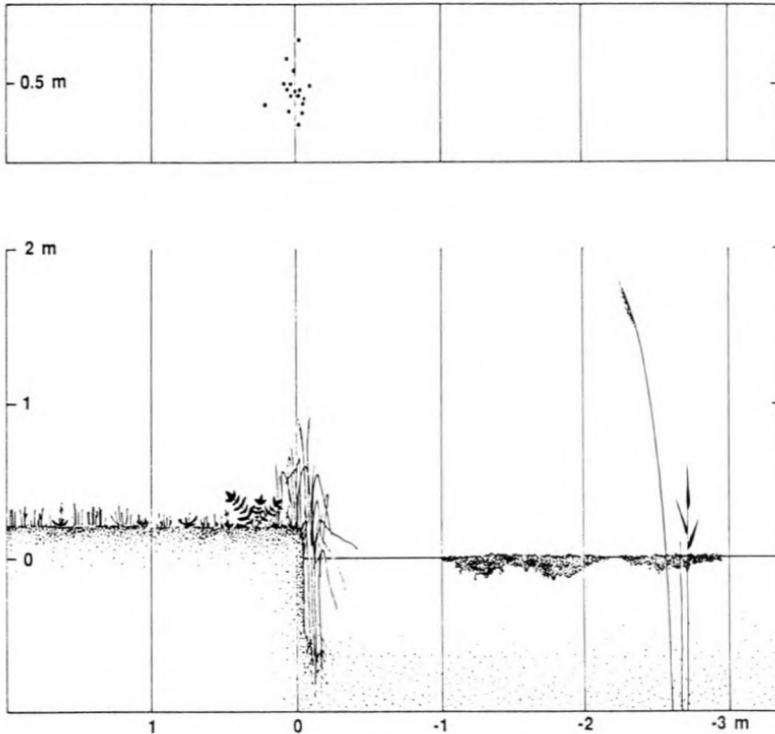


Abb. 4: Torfstichufer (Nr. 2a) im Schnitt zur Schupfzeit von *Cordulia aenea* (unten) mit den Schlupforten (oben). Jeder Punkt zeigt die Lage einer Exuvie, horizontal in Bezug zur Wasserlinie und vertikal zum Wasserspiegel resp. zur Bodenoberfläche. – Section through border of peat digging No 2a during emergence period of *Cordulia aenea*. (below) together with emergence sites (above). Each dot indicates the position of an exuvia, horizontally in relation to the water line and vertically to the water table or the soil surface respectively

Diskussion

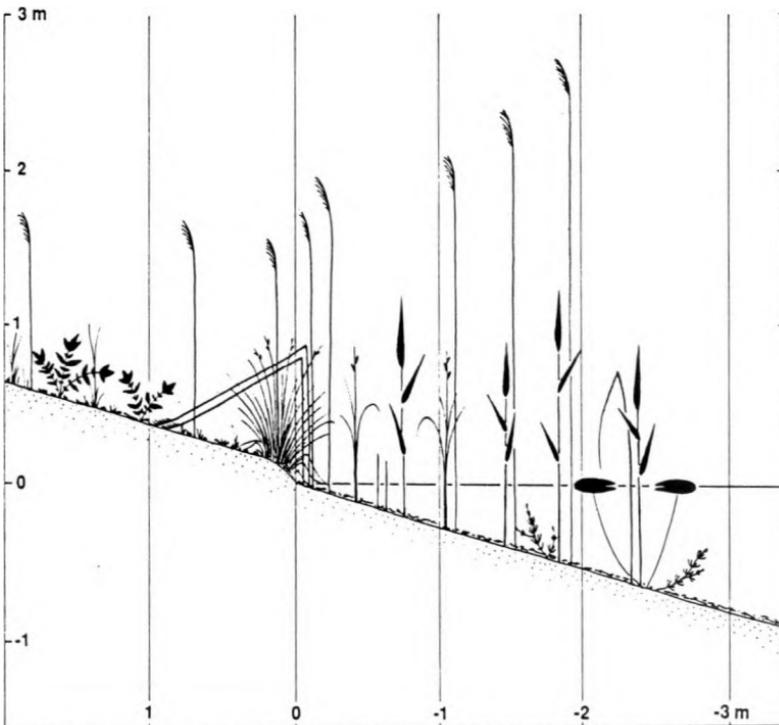
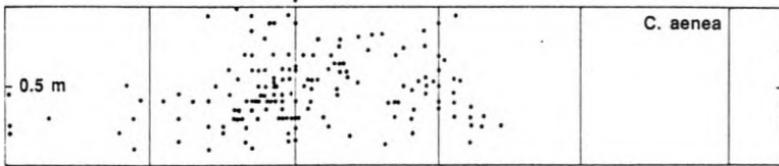
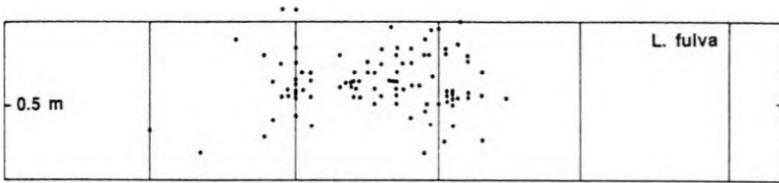
Larvengewässer

Der Kämmoosweiher erscheint als Entwicklungsgewässer optimal für *Cordulia aenea*. Die Emergenzzahlen lassen auf eine Population schließen, die Überschüsse produziert. Für die Besiedlung ungünstigerer oder neu geschaffener Gewässer der Umgebung ist der Weiher mit seinem Potential von großer Bedeutung. Im Gegensatz dazu liegen die kleinen Torfweiher des Böndlerriedes für die Art – verglichen mit anderen Anisopteren – offenbar an der Grenze für erfolgreiche Larvalentwicklung. Ein maßgeblicher Faktor ist wahrscheinlich die Gewässergröße. In Weihern mit einer Fläche von weniger als 10 m² vermag sich *C. aenea* nicht oder höchstens ausnahmsweise zu entwickeln. Tragfähige Populationen können sich auch dann nicht aufbauen, wenn eine Anzahl von kleinen Gewässern beisammen liegt, selbst wenn sie fischfrei sind. Die hohen jährlichen Schwankungen der Emergenzzahlen an den Torfstichen lassen darauf schließen, daß diese immer wieder auf Zuwanderungen aus stabilen Großpopulationen angewiesen sind.

Im Gegensatz zur Größe spielen die hydrochemischen Eigenschaften bei der Besiedlung eines Gewässers keine entscheidende Rolle. Starke Populationen fand ich sowohl an elektrolytarmen und leicht sauren Mooreseen als auch an großen Lehmweihern mit leicht basischem und karbonathaltigem Wasser. Von Bedeutung sind hingegen submerse Vegetationsstrukturen wie Tauchblattrasen, fädige Algen, flutende Moose oder Wurzelgeflechte von Helophyten. Zum gleichen Schluß kommt auch SCHMIDT (1995) aufgrund von Befunden an verschiedenen Gewässern Baden-Württembergs. An kleinen Torfweihern, die immer wieder einmal vollständig trockenfallen, wurden keine Exuvien gefunden. Möglicherweise überstehen die Larven die längere Austrocknung des Gewässers nicht, es sei denn, diese enthalten eine Bodenauflage aus organischem Feinschlamm oder lockerem Grobdetritus. In diesem Substrat vermögen die Larven vermutlich zu überdauern, solange es feucht ist. SCHMIDT (1995) beobachtete ältere Larven, die am Gewässerufer auf schlammigen Blättern saßen und atmosphärischen Sauerstoff atmeten.

Abb. 5 (rechts): Ostufer des Kämmoosweihers im Schnitt zur Schupfzeit von *Cordulia aenea* und *Libellula fulva* (unten) mit den Schlupforten in den Jahren 1996 und 1997 (oben). Lage der Exuvien wie in Abb. 4. – Section through the eastern border of the Kämmoosweiher during emergence period of *Cordulia aenea* and *Libellula fulva* (below) together with emergence sites in 1996 and 1997 (above). Position of exuviae as in fig. 4

Larvenbiologie von *Cordulia aenea*



An neu geschaffenen oder regenerierten Torfgewässern flog *Cordulia aenea* jeweils bereits in der ersten Saison. Exuvien wurden aber frühestens in der fünften oder sechsten darauf folgenden Flugsaison gefunden. MARTENS (1991) kam an einem anderen Gewässertyp zu einem ähnlichen Befund. Bei Annahme einer zwei- oder höchstens dreijährigen Entwicklungsdauer in Mitteleuropa (MÜNCHBERG 1932) läßt sich vermuten, daß die Weibchen potentiell geeignete Gewässer solange zur Eiablage meiden, als diese noch im Pionierstadium sind. Es könnte aber auch sein, daß in neuen Gewässern ohne Detritusaufgabe die Larven von *C. aenea* denen anderer Arten (z.B. *Anax imperator*) unterlegen sind und sich deshalb erst in späteren Sukzessionsphasen durchzusetzen vermögen. Dies würde allerdings nur für Kiesweiher und ähnliche Gewässer zutreffen, nicht aber für die Torfstiche, deren Grund von Anfang mit Schlamm besetzt ist.

Verhalten der Larven

In ihrem Habitat leben die Larven im dichten Geflecht feingliedriger Vegetationsstrukturen (Tauchblattrasen, flutende Moosteppe) oder auf dem schlammigen, detritusreichen Grund des Uferbereiches (MÜNCHBERG 1932, ROBERT 1959, MOTHES 1965, SCHMIDT 1995). Im Winter ziehen sie sich wahrscheinlich vom Ufer in tiefere Bereiche zurück. Aquarienbeobachtungen deuten darauf hin, daß sie sich auch in der Natur oft lange Zeit regungslos und mit gespreizten Beinen in der obersten Schlamm- oder Detritusschicht aufhalten (vgl. auch ROBERT 1959). Sie verstecken sich auch unter zerfallenden Laubblättern und Holzstückchen. Damit kann *C. aenea* als »Spreizsitzer« (»sprawler«; CORBET 1962) larvenökologisch zu den Arten mit »langsamem Lebensstil« (»slow life style«) gezählt werden, die sich als »sit-and-wait«-Typen gegenüber Prädatoren unauffällig verhalten und ihrer Beute regungslos auflauern (JOHNSON 1991). Die Bezeichnung »Lauerjäger« dürfte zutreffen, da *Cordulia*-Larven die Beutetiere

Abb. 6 (rechts): Jährliche Emergenzperioden von *Cordulia aenea* im Bändlerried in 14 aufeinanderfolgenden Jahren (oben) und zwei Beispiele kumulativer Schlupfkurven unter Einschluß von *Libellula fulva*. Diese Art kommt nur am Kämmoosweiher vor. – Annual emergence period of *Cordulia aenea* in 14 subsequent years (above) and two examples of cumulative emergence curves incl. *Libellula fulva* (below). This species occurs only at the Kämmoosweiher.

hauptsächlich taktil erkennen und immer aus dem Ansitz greifen (RICHARD 1960, PRITCHARD 1965). Die Spezialisierung auf Beuteortung durch Mechanorezeptoren ist bei *Cordulia* stärker ausgeprägt als bei ähnlich jagenden Arten wie *Libellula quadrimaculata* oder *Cordulegaster boltonii*, deren Fangmaskenschlag auch allein durch visuelle Reize ausgelöst werden kann.

Daß *C. aenea* an das Zusammenleben mit Prädatoren angepaßt ist, zeigt sich darin, daß sich die Art in entsprechend strukturierten Gewässern auch zusammen mit Fischen gut entwickeln kann, wie dies u.a. im Kämmoosweiher der Fall ist. JOHANSSON (1993) weist nach, daß sich die Larven nachts aktiver verhalten als tagsüber. Im Experiment verkriechen sie sich bei Tageslicht im Substrat und werden nach HENRIKSON (1988) weniger häufig von Fischen gefressen als *Leucorrhinia dubia* (Vander Linden), eine Art mit »fast life style« im Sinne von JOHNSON (1991). Möglicherweise bieten auch die weit abgespreizten, sperrigen Beine und die Abdominaldornen einen gewissen Schutz gegen Fischräuber. JOHANSSON & SAMUELSON (1994) zeigen an *L. dubia*, daß die Dornen bei den Populationen aus fischbestandenen Seen länger sind als bei denen aus fischlosen Gewässern. Die Stacheln sind bei *C. aenea* allerdings nur wenig ausgeprägt und kürzer als bei den syntop vorkommenden Larven von *Somatochlora metallica* und *Epithea bimaculata*. Diese Arten sind auch verhaltensmäßig besser an Fische angepaßt, indem sie bei Angriffen länger regungslos verharren. Wichtige Prädatoren sind vermutlich auch Aeshniden-Larven. Es ist auffällig, daß *C. aenea* keine großen Populationen entwickelt, wenn im gleichen Gewässer *Anax imperator* in hoher Dichte vorkommt (BEUTLER 1985, ARNOLD-REICH 1990). *C. aenea*-Larven reduzieren zwar ihre Aktivität, wenn Larven von *Aeshna juncea* (Linnaeus) anwesend sind. Dennoch ist die Prädationsrate hoch (JOHANSSON 1993). Offenbar exponieren sie sich doch bis zu einem gewissen Grad. Darauf hin deuten auch Aquariumbeobachtungen, wonach die Larven manchmal spontan aktiv werden und bei Störungen fliehen, zum Beispiel nach simulierten Fischangriffen. Es scheint, daß *C. aenea* weniger gut an Prädatoren angepaßt ist als andere Corduliiden des gleichen Lebensraumes.

Feindvermeidung zeigt sich auch beim Schlupf, ebenso die Vermeidung ungünstiger Wetterbedingungen. Es ist bemerkenswert, wie sorgfältig die Larven bei der Emergenz Zeit und Ort wählen. An warmen, regenfreien Tagen schlüpfen die Tiere meist im Verlauf des Vormittags. Werden sie noch vor Beginn der Häutung durch Regen überrascht, kehren sie ins Wasser zurück (vgl. auch UBUKATA 1973). Hört es im Verlauf der ersten Tages-

hälfte auf zu regnen, kann der Schlupf auch noch am späten Morgen beginnen. Werden schlüpfbereite, aber noch nicht definitiv verankerte Larven gestört, ziehen sie sich ins Wasser zurück. Die Emergenzperiode ist kurz. Bei *C. aenea amurensis* sind 5-7 Tage nach Beginn 50 % der Population geschlüpft (UBUKATA 1973). Durch die zeitliche Raffung des Schlupfes wird das Prädationsrisiko vermutlich gemindert und die Begegnungsquote der Geschlechter gesteigert, hat aber den Nachteil, daß sich Schlechtwetterperioden fatal auf die Jahrespopulation auswirken können.

In der Wahl des Schlupfortes verhalten sich die Larven opportunistisch. Bei homogener Verteilung von geeignetem Substrat schlüpfen sie etwa gleich häufig über Wasser wie am Land. UBUKATA (1973) kam bei *C. aenea amurensis* zum gleichen Befund. Wichtig ist genügend Deckung. Die Suche nach einer günstigen Stelle beginnt vermutlich bereits im Wasser. So läßt sich erklären, daß sich die Exuvien an strukturell inhomogenen Ufern dort konzentrieren, wo dürre Vegetationsteile besonders dicht stehen. Schlüpfen die Larven an Land, wandern sie u.U. bis 30 m weit und klettern bis 5 m hoch auf Bäume (KIAUTA 1965). Sie wählen senkrecht stehende oder überhängende Strukturen wie z.B. Schilfhalm oder die Unterseite von schräg abstehenden Schilfblättern. Dabei prüfen sie mit ihren langen Hinterbeinen, ob genügend Raum zur Entfaltung der Imago vorhanden ist. *E. bimaculata* und *Somatochlora meridionalis* Nielsen zeigen das gleiche Verhalten (BILEK 1961, GRAND 1997, eigene Beobachtungen). *Sympetrum depressiusculum* (Selys) schlägt in dieser Situation mit den Hinterbeinen ein paar Mal nach hinten aus (ROBERT 1959). Solche »Prüfbewegungen« sind offenbar typisch für viele Corduliidae und Libellulidae, deren Abdomen charakteristischerweise kurz und gedrungen ist. Die definitive Verankerung mit den Mittel- und Hinterbeinen am Schlupfsubstrat erfolgt bei *C. aenea* erst, wenn das Prüfverfahren abgeschlossen ist. Dabei stützen sich die Larven mit den Vorderbeinen so auf der Unterlage ab, daß der Kopf leicht zurückgeneigt wird. In dieser Stellung kann das Hängestadium ungehindert erreicht werden.

Konsequenzen für den Naturschutz

Zur erfolgreichen Entwicklung benötigen die Larven von *C. aenea* stehende oder schwach fließende Gewässer mit submersen feingliedrigen Vegetationsstrukturen und lockerer organischer Bodenaufgabe. Damit sich eine tragfähige Population halten kann, sollte das Gewässer genügend groß sein (Wasserfläche einige hundert m²). Optimal sind reifere Gewässer; im Pionierstadium werden sie kaum besiedelt. Auch Sekundärgewässer ver-

schiedener Art eignen sich (WILDERMUTH & KREBS 1983). Die Larven können zwar mit Fischen zusammenleben, intensiver Angelbetrieb, verbunden mit regelmäßigem Fischbesatz, Zerstörung der landseitigen Ufervegetation und Entfernung »störender« Wasserpflanzen, wirkt sich aber negativ auf die Population aus. Auch durch Boots- und Badebetrieb wird *C. aenea* beeinträchtigt (SCHMIDT 1995). Beste Schutzmaßnahme ist die uneingeschränkte Erhaltung aller Gewässer mit großen Populationen. Durch entsprechende Maßnahmen können auch Grubenweiher oder Stauteiche zu optimalen Larvenhabitaten für *C. aenea* umgestaltet werden. Dabei eignen sich solche Biotope immer auch für weitere Libellen und andere Organismengruppen mit bedrohten Arten.

Danksagung

Dr. Sepp Bauer (Immenried) danke ich herzlich für die freundschaftliche Führung und Begleitung auf den Exkursionen zu den Fundplätzen von *C. aenea* und weiteren Arten in Oberschwaben.

Literatur

- ARNOLD-REICH, U. (1990): Ökologisch-faunistische Untersuchungen an Libellen in Auenwaldgewässern bei Unterfählheim (Landkreis Neu-Ulm). Schr.R. bayer. Landesamt Umweltschutz 99: 101-112
- BEUTLER, H. (1985): Freiland-Daten zur Koexistenz von Aeshnidenlarven. *Entomol. Nachr. Ber.* 29: 73-76
- BILEK, A. (1961): Die Zucht von *Epithea bimaculata* Charp. aus dem Ei bis zur Imago mit biologischen und morphologischen Angaben (Odonata). *NachrBl. bayer. Ent.* 10: 124-130
- BUCHWALD, R., B. HÖPPNER UND A. SCHANOWSKI (1994): 10. *Sammelbericht (1994) über Libellenvorkommen in Baden-Württemberg*. Schutzgemeinschaft Libellen Baden-Württemberg, Landesanstalt für Umweltschutz Baden-Württemberg, Karlsruhe
- CORBET, P.S. (1962): *A biology of dragonflies*. Witherby, London
- DOMMANGET, J.-L. (1994): *Atlas préliminaire des Odonates de France. Etat d'avancement au 31/12/93*. Coll. Patrimoines Naturels. Vol. 16. - SFF/MNHN, SFO et Min. Env., Paris
- GRAND, D. (1997): *Somatochlora meridionalis* Nielsen, 1935 (Odonata, Anisoptera). Analyse bibliographique et compléments biologiques. *Martinia* 13: 67-86
- HEIDEMANN, H. & R. SEIDENBUSCH (1993): *Die Libellenlarven Deutschlands und Frankreichs. Handbuch für Exuviansammler*. Bauer, Keltern
- HENRIKSON, B.-I. (1988): The absence of antipredator behaviour in the larvae of *Leucorrhinia dubia* (Odonata) and the consequences for their distribution. *Oikos* 51: 179-183

- JOHANSSON, F. (1991): Foraging modes in an assemblage of odonate larvae – effects of prey and interference. *Hydrobiologia* 209: 79-87
- JOHANSSON, F. (1992a): Predator life style and prey mobility: a comparison of two predatory odonate larvae. *Arch. Hydrobiol.* 126: 163-174
- JOHANSSON, F. (1992b): Effects of zooplankton availability and foraging mode of cannibalism in three dragonfly larvae. *Oecologia* 91: 179-183
- JOHANSSON, F. (1992c): Diel feeding behaviour in larvae of four odonate species. *J. Insect Behav.* 6: 253-264
- JOHANSSON, F. (1993): Intraguild predation and cannibalism in odonate larvae: effects of foraging behaviour and zooplankton availability. *Oikos* 66: 80-87
- JOHANSSON, F. & L. SAMUELSON (1994): Fish-induced variation in abdominal spine length of *Leucorrhinia dubia* (Odonata) larvae? *Oecologia* 100: 74-79
- JOHNSON, D. M. (1991): Behavioral ecology of larval dragonflies and damselflies. *Trends Ecol. Evol.* 6: 8-13
- KIAUTA, B. (1965): Notes sur le dépouillement de *Cordulia aenea* (L.) (Odonata, Corduliidae). *Ent. Ber., Amst.* 25: 111-113
- MAIBACH, A. & C. MEIER (1987): *Verbreitungsatlas der Libellen der Schweiz (Odonata)*. Centre suisse de cartographie de la fauna CSCF, Neuchâtel
- MARTENS, A. (1991): Kolonisationserfolg von Libellen an einem neu angelegten Gewässer. *Libellula* 10: 45-61; Erratum: *Libellula* 11: 87-88
- MOTHES, G. (1965): Die Odonaten des Stechlinsees. *Limnologica* 3: 389-397
- MÜNCHBERG, P. (1932): Beiträge zur Kenntnis der Biologie der Libellenunterfamilie der Corduliinae Selys. *Int. Rev. ges. Hydrobiol. Hydrogr.* 27: 265-302
- PORTMANN, A. (1921): *Die Odonaten der Umgebung von Basel*. Diss. Univ. Basel
- PRITCHARD, G. (1965): Prey capture by dragonfly larvae (Odonata, Anisoptera). *Can. J. Zool.* 43: 271-289
- RICHARD, G. (1960): Les bases sensorielles du comportement de capture des proies par diverses larves d'Odonates. *J. Psychol. norm. pathol.* 57: 95-107
- RICHARD, G. (1961): Contribution à l'étude éthologique des Odonates. *Verh. XI. int. Congr. Entomol.* 1960 1: 604-607
- ROBERT, P.-A. (1959): *Die Libellen (Odonaten)*. Kümmerly & Frey, Bern
- SCHMIDT, B. (1995): *Libellen in Baden-Württemberg (Artenschutzprogramm/ Umsetzung). Auswertung bereits vorliegender Daten: Aeshna grandis, Cordulia aenea, Somatochlora metallica*. Schutzgemeinschaft Libellen in Baden-Württemberg (SLG), Freiburg und Landesanstalt für Umweltschutz, Karlsruhe
- SCHREIBER, K.-F. (1977): *Wärmegliederung des Schweiz auf Grund von phänologischen Geländeaufnahmen in den Jahren 1969 - 1973*. Eidg. Justiz- und Polizeidepartement. Der Delegierte für Raumplanung, Bern – (Kartenwerk)
- UBUKATA, H. (1973): Life history and behavior of a Corduliid dragonfly, *Cordulia aenea amurensis* Selys. I. Emergence and pre-reproductive periods. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ., Ser. VI, Zool.* 19: 251-269
- WILDERMUTH, H. (1980): Die Libellen der Drumlinlandschaft im Zürcher Oberland. *Vjschr. naturf. Ges. Zürich* 125: 201-237

- WILDERMUTH, H. (1992): Habitate und Habitatwahl der Grossen Moosjungfer (*Leucorrhinia pectoralis*) Charp. 1825 (Odonata, Libellulidae). *Z. Ökol. NatSchutz* 1: 3-21
- WILDERMUTH, H. (1994): Populationsdynamik der Grossen Moosjungfer, *Leucorrhinia pectoralis* Charpentier, 1825 (Odonata, Libellulidae). *Z. Ökol. NatSchutz* 3: 25-39
- WILDERMUTH, H., R. HANTKE & J. BURNAND (1982): Die Drumlinlandschaft des Zürcher Oberlandes. *Vjschr. naturf. Ges. Zürich* 57: 297-306
- WILDERMUTH, H. & A. KREBS (1983): Sekundäre Kleingewässer als Libellenbiotope. *Vjschr. naturf. Ges. Zürich* 128: 21-42

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Libellula](#)

Jahr/Year: 1998

Band/Volume: [17](#)

Autor(en)/Author(s): Wildermuth Hansruedi

Artikel/Article: [Ethologische und ökologische Beobachtungen an Larven von Cordulia aenea \(Linnaeus\) \(Anisoptera: Corduliidae\) 1-24](#)