©Ges. deutschspr. Odonatologen e.V.; download www.libellula.org/libellula/ und www.zobodat.at

Libellula 19 (3/4): 175-198 2000

Entwicklungsdauer von *Gomphus vulgatissimus*: Einfluss von Gewässertyp und Klima (Odonata: Gomphidae)

Ole Müller, Carsten Schütte, Christoph Artmeyer, Klaus Burbach, Daniel Grand, Dietrich Kern, Klaus Guido Leipelt, Andreas Martens, Falk Petzold, Frank Suhling, Florian Weihrauch, Joachim Werzinger und Sabine Werzinger

eingegangen: 8. September 2000

Summary

Life cycles of Gomphus vulgatissimus: influence of water-type and climate (Odonata: Gomphidae) – *G. vulgatissimus* lives in different waters and completes its life cycle in two, three or four years. These different life cycles indicate that the duration of larval development depends on the type of water or climatic situation. Therefore, in the middle of October 1999 larvae were collected at 11 localities in Central Europe. Larval population structures were investigated by measuring the head widths of larvae. The data show that larval development could be finished within two years in warm, shallow rivers like the Oder and the Ems. In streams with low temperatures and lakes the sp.

Dr. Ole Müller, Birkenweg 6d, D-13206 Libbenichen
E-mail: olemueller@freenet.de
Carsten Schütte, Klaus Guido Leipelt, Dr. Andreas Martens, Dr. Frank Suhling, Zoologisches Institut, Technische Universität Braunschweig, Fasanenstraße 3, D-38092 Braunschweig
E-mail: c.schuette@tu-bs.de, k.leipelt@tu-bs.de, andreas.martens@tu-bs.de, f.suhling@tu-bs.de
Christoph Artmeyer, Philippistraße 16, D-48149 Münster,
E-mail: artmeyc@uni-muenster.de
Klaus Burbach, Griesfeldstraße 5a, D-85354 Freising
E-mail: klaus.burbach@gmx.de
Daniel Grand, 11, Impasse des Voûtes, F-69270 St. Romain au Mont d'Or
Dietrich Kern, Taxusweg 2, D-27232 Sulingen
Falk Petzold, Pappelallee 69, D-10437 Berlin
E-mail: Petzold.Berlin@t-online.de
Florian Weihrauch, Hengelerstraße 9, D-80637 München
E-mail: florian.weihrauch@LBP.bayern.de
Joachim und Sabine Werzinger, Zwernberger Weg 29, D-90449 Nürnberg
E-mail: Werzinger-nbg@t-online.de

©Ges. deutschspr. Odonatologen e.V.; download www.libellula.org/libellula/ und www.zobodat.at

has a three or four year life-cycle. The population structures and duration of life cycles did not show any clear dependence on climate or latitude.

Zusammenfassung

Gomphus vulgatissimus vollendet seinen Entwicklungszyklus in verschiedenen Gewässern Europas in zwei, drei oder vier Jahren. Die unterschiedlichen Entwicklungszyklen lassen vermuten, dass die Dauer der Larvalentwicklung vom Gewässertyp und der geografischen Lage bzw. dem Klima abhängig ist. Um diese Einflüsse zu analysieren, wurden Mitte Oktober 1999 an 11 mitteleuropäischen Lokalpopulationen Larven gesammelt. Die Beurteilung der Altersstruktur der Populationen erfolgte durch Vermessung der Kopfbreiten. Die Vergleiche der Populationsstrukturen und der Wassertemperaturen ergaben, dass die Larvenentwicklung nur in Strömen mit warmen Flachwasserbereichen wie der Oder und der Ems innerhalb von zwei Jahren abgeschlossen werden kann. Eine drei- oder vierjährige Entwicklung ist für *G. vulgatissimus* sowohl in tieferen Seen als auch in kleinen Flüssen und Bächen sehr wahrscheinlich. Zwischen der Entwicklungsdauer und dem Klima bzw. der geografischen Lage konnte kein eindeutiger Zusammenhang festgestellt werden.

Einleitung

Während von einigen Gomphiden Amerikas schon früh genaue Analysen der Larvenentwicklung durch KENNEDY (1915) vorlagen, gab es zu diesem Aspekt über die europäischen Arten lediglich Vermutungen. PORTMANN (1921) hielt für die europäischen Gomphiden eine zweijährige Entwicklung für wahrscheinlich. Über den Entwicklungszyklus von *Gomphus vulgatissimus* wurde zuerst von MÜNCHBERG (1932) verläßliches Datenmaterial präsentiert. Nach systematischen Vermessungen an Populationen der Warta (Polen) schloß er auf einen dreijährigen Zyklus. In den Abbildungen der fünf Größenklassen von WESENBERG-LUND (1908) fand MÜNCHBERG sein Modell der dreijährigen Entwicklung bestätigt. Seit MÜNCHBERG haben sich einige Autoren erneut mit der Entwicklungsdauer der Art beschäftigt. Trotz unterschiedlicher methodischer Ansätze, die Vergleiche erschweren, weisen die Ergebnisse auf eine große Variabilität der Entwicklungszyklen hin (Abb. 1). Neben dem Nachweis einer dreijährigen Entwicklung (FOIDL et al. 1993, KERN 1999) gibt es Hinweise auf vierjährige Zyklen (KERN 1992). Daneben konnten auch zweijährige Zyklen nachgewiesen werden (MÜLLER 1995, ARTMEYER 1999).

G. vulgatissimus hat in Europa ein weites Verbreitungsgebiet. Die Art dringt im Norden etwa bis zum 60. bis 64. Breitengrad vor, wobei die nördlichen Verbreitungsgrenzen nicht lückenlos bekannt sind (SUHLING & MÜLLER

©Ges. deutschspr. Odonatologen e.V.; download www.libellula.org/libellula/ und www.zobodat.at

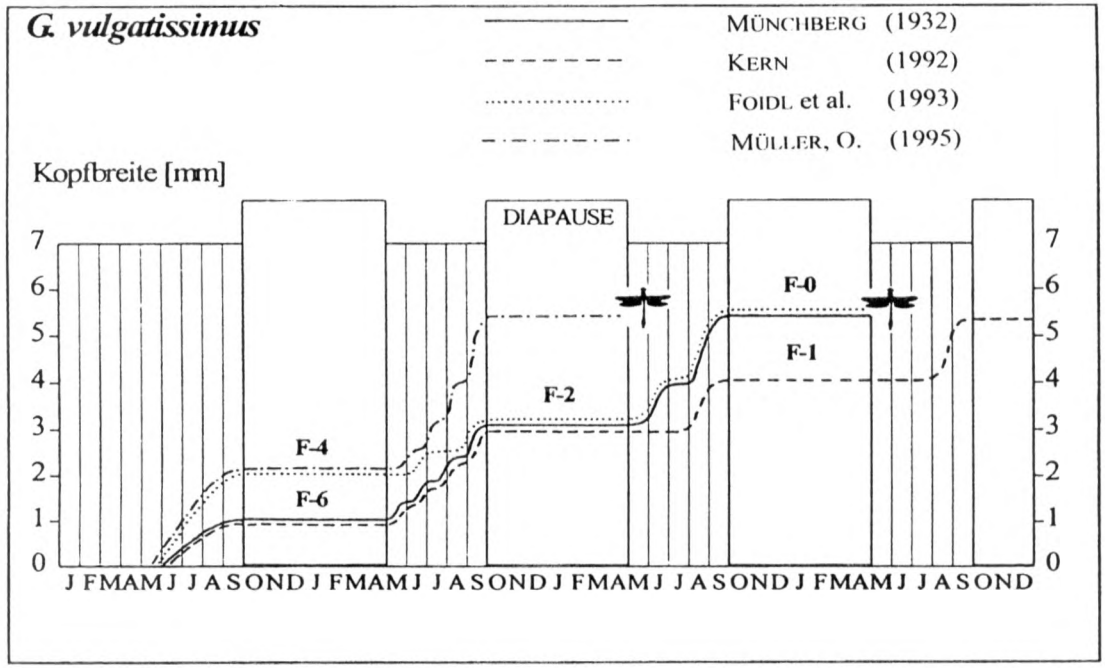


Abb. 1: Entwicklungsdauer von *Gomphus vulgatissimus* nach verschiedenen Autoren. – Fig. 1: Duration of larval development of *Gomphus vulgatissimus* after different authors.

©Ges. deutschspr. Odonatologen e.V.; download www.libellula.org/libellula/ und www.zobodat.at

1996). Die südliche Verbreitungsgrenze erreicht in Frankreich fast das Mittelmeer, in Italien die geografische Breite von Neapel (CARCHINI & ROTA 1986, D'ANTONIO 1995) und in Griechenland Thessaloniki (LOPAU 1998, VAN PELT 1998). Im Westen reicht das Verbreitungsgebiet bis an den Atlantik (DOMMANGET 1994). Obwohl Einzelfunde aus Spanien vorliegen (BELLE 1985), scheint das Hauptareal südwestlich an den Pyrenäen zu enden. Östlich ist die Art bis an den Ural verbreitet (BELYSHEV 1968).

Aufgrund seiner ökologischen Plastizität gehört *G. vulgatissimus* in Mitteleuropa zu den häufigsten Gomphiden. Seine Larven besiedeln verschiedene Gewässertypen. Die meisten Entwicklungsnachweise stammen von Flüssen und Bächen. Daneben entwickelt sich die Art auch in natürlichen Seen (z.B. WESENBERG-LUND 1908, MOTHES 1965, MAUERSBERGER & ZESSIN 1990) und in Kiesgrubengewässern (FOIDL et al. 1993, WEIHRAUCH 1998). Das Spektrum von Fließwasserlebensräumen reicht von kühl temperierten Bächen (WERZINGER & WERZINGER 1998), kalten Entwässerungssystemen von Tagebauen (HIEKEL 1987) bis in die warmen Unterläufe der großen europäischen Ströme (MÜNCHBERG 1932, MÜLLER 1995). Daneben entwickeln sich die Larven auch in Kanälen (z.B. MÜLLER 1997, POSTLER & POSTLER 2000) und in stagnierenden Altarmen großer Flüsse (z.B. MÜNCHBERG 1932).

Photoperiode und regionales Temperaturregime setzen den großen Rahmen, innerhalb dessen die Entwicklungsgeschwindigkeiten der Arten gesteuert werden (z.B. LUTZ 1968, 1974, NORLING 1984, SCHÜTTE et al. 1999). Daneben modulieren Faktoren mit engem Habitatbezug die Entwicklung. Dazu zählen zum Beispiel die Wassertemperatur (INGRAM & JENNER 1976), die Nahrungsverfügbarkeit (z.B. LAWTON et al. 1980) oder die Individuendichte in den Larvenhabitaten (SCHÜTTE et al. 1998). Die genannten Faktoren lassen vermuten, dass die Dauer der Larvenentwicklung mit der geografischen Lage und bestimmten Gewässertypen korrelieren könnte.

Ziel der hier vorliegenden Arbeit ist eine vergleichende Analyse der Entwicklungsdauer von *G. vulgatissimus* in verschiedenen Gewässern Mitteleuropas. Dabei sollten zwei Hypothesen überprüft werden:

(1) Die Entwicklungsdauer ist von der geografischen Lage abhängig. Es gibt Unterschiede zwischen westlichen und östlichen Populationen, da kontinentale oder atlantische Klimaeinflüsse das regionale Temperaturregime der Gewässer bestimmen.
(2) Die Entwicklungsdauer ist vom Gewässertyp abhängig, da die Gewässer unterschiedliche lokale Faktorenkombinationen aufweisen.

©Ges. deutschspr. Odonatologen e.V.; download www.libellula.org/libellula/ und www.zobodat.at

Methode

Wir verwenden in der vorliegenden Arbeit den Begriff "Population" als lokale Population einer regionalen Population im Sinn des Metapopulationskonzeptes (LEVINS 1970). Damit setzten wir unter anderem voraus, dass zwischen den lokalen Populationen der untersuchten Entwicklungsgewässer potenziell Genaustausch stattfindet.

Um objektiv vergleichbare Daten erheben zu können, wurde vor Beginn der Arbeit von den Mitgliedern der Arbeitsgruppe eine standardisierte Methode entwickelt. Alle Mitarbeiter gingen nach einem vorher abgestimmten Plan vor.

Larvenfang und Vermessung

Die Entwicklungszyklen wurden aus den Größenklassen-Zusammensetzungen der Larvenpopulationen zu Beginn der Wachstumsstagnation abgeleitet. Die Larven wurden einheitlich in der zweiten und dritten Oktoberwoche des Jahres 1999 gefangen. Zu dieser Zeit haben sie ihre jährliche Entwicklung normalerweise bereits abgeschlossen (MÜLLER 1995). Eine Ausnahme stellt die Stichprobe von der Aisch dar, die erst im April 2000 vermessen wurde. Wenn überhaupt, konnten sich die Larven dort über den Winter nur wenig entwickelt haben, so dass auch diese Ergebnisse in die Untersuchung einbezogen werden konnten. Um die Größenklassen-Zusammensetzungen vergleichen zu können, wurden die Kopfbreiten nach der gleichen Methode mit Schieblehren auf 0,05 mm Genauigkeit erfasst. Die jungen Stadien mit Kopfbreiten < 1,5 mm wurden mit Okularmikrometern gemessen. Unmittelbar nach der Vermessung wurden die Larven wieder an den Probestellen ausgesetzt. Die Mindeststichprobengröße wurde auf 50 Larven je Gewässer festgelegt. Die Serien hatten Umfänge von 53 bis 298 Larven.

Temperaturen

Zum Vergleich des Temperaturregimes der Gewässer wurden die Wassertemperaturen vom Januar 1998 bis zum Dezember 1999 verwendet. Da von der Ems keine Tagesmittelwerte, sondern nur solche von 8:00 Uhr-Messungen vorlagen, wurden vom Klötzlmühlbach, von der Oker, Oder und Ems Monatsmittelwerte der täglichen 8:00 Uhr-Messungen berechnet. Von den anderen Untersuchungsgewässern lagen nur sporadische Messungen der Wassertemperaturen oder nur solche aus anderen Jahren vor. Um die klimatische Situation der Gewässer bewerten zu können, wurden Lufttemperaturen jeweils benachbarter Meßstationen nach STRÄßER (1998) herangezogen (Tab. 1).

©Ges. deutschspr. Odonatologen e.V.; download www.libellula.org/libellula/ und www.zobodat.at

Tab. 1: Monatliche Mittel und Jahresmittel der Lufttemperaturen von 1961 bis 1990 (STRÄßER 1998) von Meßstationen in der Nähe der untersuchten Gewässer – Tab. 1: Monthly and yearly mean air temperatures between 1961 and 1990 (STRÄßER 1998) measured in the vicinity of the investigated waters.

	Lufttemperaturen [°C]									
Gewässer (Meßstation)	März	Apr	Mai	Juni	Juli	Aug	Sept	Okt	Nov	Jahr
Oder (Grünberg)	3	7,6	13	16,4	17,8	17,3	13,7	9	3,8	8,3
Witwesee (Berlin)	4	8,4	13,5	16,7	17,9	17,2	13,5	9,3	4,6	8,9
Peetschsee (Berlin)	4	8,4	13,5	16,7	17,9	17,2	13,5	9,3	4,6	8,9
Aller (Magdeburg)	3,9	8	13	16,2	17,5	17,3	13,8	9,5	4,5	8,8
Oker (Hannover)	4	7,8	12,6	15,8	17,2	16,9	13,7	9,7	5	8,9
Allerbeeke (Hannover)	3,9	8	12,6	15,8	17,5	17,3	13,7	9,5	4,5	8,9
Ems (Münster)	4,9	8,4	13	15,9	17,3	17,1	14,1	10,3	5,6	9,5
Eltingmühlenbach (Münster)	4,9	8,4	13	15,9	17,3	17,1	14,1	10,3	5,6	9,5
Aisch (Nürnberg)	3,9	8,2	13,2	16,6	18,3	17,6	14	9	3,9	8,8
Klötzlmühlbach (München)	3,4	7,5	12,2	15,4	17,5	16,8	13,6	8,6	3,1	8,0
Rizan (Lyon)	6,9	10,2	14,3	17,9	20,8	19,8	16,7	12,1	6,5	11,3

©Ges. deutschspr. Odonatologen e.V.; download www.libellula.org/libellula/ und www.zobodat.at

Untersuchungsgebiete

Mit der Untersuchung wurden 11 Gewässer zwischen 45°48' und 53°28' nördlicher Breite sowie zwischen 4°59' und 14°47' östlicher Länge erfaßt (Abb. 2).

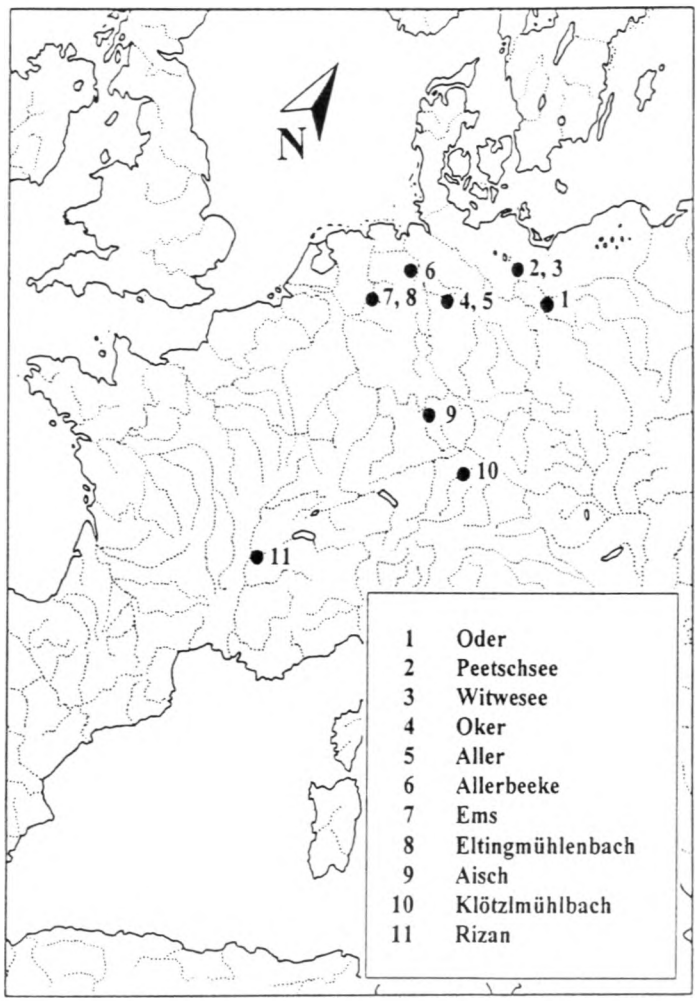


Abb. 2: Geografische Lage der untersuchten Gewässer in Mitteleuropa – Fig. 2: Position of investigated waters in Central Europe

©Ges. deutschspr. Odonatologen e.V.; download www.libellula.org/libellula/ und www.zobodat.at

Nach ihrem ökologischen Charakter wurden vier Typen von Gewässern gegeneinander abgegrenzt: (1) Seen, (2) Ströme, (3) Flüsse und (4) Bäche.

Oder

Strom N Frankfurt (52°41' N, 14°47' E, MTB 3553, 17 m ü. NN). – Die Oder gehört mit einer Gesamtlänge von 912 km zu den großen Strömen Europas. Sie durchfließt das Untersuchungsgebiet als Strom mit etwa 100 bis 150 m Breite. Die Wasserführung wird von der Schneeschmelze in den Quellgebirgen und der Niederschlagsverteilung über Süd-Polen bestimmt. Da der Strom wenig reguliert wird, treten periodische Hoch- und Niedrigwasser auf. Das Bild des Stromes ist durch Buhnen geprägt, die in Richtung Gewässermitte in Abständen von etwa 100 m in das Flußbett eingebaut sind (Abb. 5). Zwischen den Buhnen entstehen flache, strömungsruhige Buhnenfelder, in denen sich feine Sedimente ablagern können. In diesen Bereichen wurden die Larven gefangen. Die besammelten Buhnenfelder waren nicht beschattet. Im Untersuchungsabschnitt entwickleten sich auch *Gomphus flavipes*, *Ophiogomphus cecilia*, *Calopteryx splendens*, *Platycnemis pennipes*, *Ischnura elegans* und *Somatochlora metallica*.

Witwesee

See NE Rheinsberg (53°26' N, 12°95' E, MTB 2943, 50 m ü. NN). – Der Witwesee ist 160,3 ha groß und dimiktisch. Seine maximale Tiefe beträgt 11 m. Die Larven wurden hier in einer besonnten und mit lichtem Schilfröhricht bestandenen Uferzone gefangen. Die Wassertiefe betrug an der Probestelle 20-110 cm. Das Substrat bestand aus Feinsand mit Schlamm und einer Grobdetritusauflage. Die Dichte von *G. vulgatissimus* betrug etwa 5 Larven/m^2. Neben *G. vulgatissimus* wurde *Onychogomphus f. forcipatus* in geringen Dichten gefangen.

Peetschsee

See W Fürstenberg (Havel) (53°28' N, 13°06' E, MTB 2844, 50 m ü. NN). – Der Peetschsee ist 89 ha groß. Seine maximale Tiefe beträgt 21 m, er ist ein typischer dimiktischer See. Die Larven wurden an einem besonnten und windexponierten Flachufer gefangen, die Wassertiefe betrug dort 10-50 cm. Das Substrat war Sand mit Schlamm, stellenweise auch leicht kiesig, mit Grobdetritusauflage. Am Ufer wuchsen abschnittsweise lichte Schilfröhrichte und Erlen. Die Larvendichten betrugen ca. 2 Individuen/m^2, neben *G. vulgatissimus* wurde *O. f. forcipatus* in Dichten von ca. 1 Larve/m^2 gefangen.

©Ges. deutschspr. Odonatologen e.V.; download www.libellula.org/libellula/ und www.zobodat.at

Aller

Fluß E Wolfsburg (52°28' N, 10°56' E, MTB 3531, 56 m ü. NN). – Die Aller ist mit 270 km Gesamtlänge der größte Nebenfluß der Weser. Der überwiegende Teil ihrer Fließstrecke verläuft durch Niedersachsen. Der Untersuchungsabschnitt liegt im Niedermoorgebiet des Drömlings 2 km unterhalb Grafhorst. Bei Grafhorst und direkt oberhalb des Untersuchungsabschnitts ist die Aller aufgestaut. Die Fließdynamik war deshalb gering. In der Sammelstrecke, die bis 9 m breit war, befand sich eine flache Furt, die mit ca. 15 cm/s überströmt wurde. Zu beiden Seiten der Furt lag der Wasserstand im Oktober bei max. 80 cm und die Strömung war deutlich geringer. Die Ufer waren mit *Glyceria*-Röhricht bewachsen. Im Wasser wuchsen Igelkolben und Wasserpest. Der Boden bestand überwiegend aus Sand oder Schlamm, der meist von angeschwemmtem Laub bedeckt war. Im besammelten Abschnitt gab es nur wenig Beschattung. *G. vulgatissimus* trat dort in Dichten von 20-30 Larven/ m^2 auf. Daneben waren *P. pennipes* und *C. splendens* vertreten.

Oker

Fluß N Braunschweig (52°26' N, 10°23' E, MTB 3528, 54 m ü. NN). – Die Oker entspringt im Harz und mündet nach 115 km Lauflänge bei Müden in die Aller. Ihr Lauf zieht sich durch die Städte Wolfenbüttel und Braunschweig, wo sie jeweils zu einem sogenannten Umflutgraben aufgestaut ist. Unterhalb Braunschweig tritt der meist 1 bis 1,5 m eingetiefte Fluss im Frühjahr regelmäßig über die Ufer und überschwemmt die Aue stellenweise auf mehreren 100 m Breite. Der Untersuchungsabschnitt lag bei Volkse etwa 15 km flußabwärts von Braunschweig. Die Breite betrug 16 m, die Strömungsgeschwindigkeit reichte von 70 cm/s in der Hauptrinne bis zu wenigen cm/s in den Randbereichen, wo die Larven gefangen wurden. Der Bodengrund bestand vorwiegend aus Sand, teilweise von kiesigen Bereichen durchsetzt. An den Rändern gab es dünne Schlamm- und Detritusablagerungen. Die Ufer waren teilweise durch Bäume beschattet. Das Umfeld bestand überwiegend aus extensiv bewirtschafteten Wiesen und Wald. Neben *G. vulgatissimus* kamen *O. cecilia*, *P. pennipes* und *C. splendens* in großen Beständen vor.

Allerbeeke

Bach N Sulingen (52°37' N, 8°53' E, MTB 3319, 32 m ü. NN). – Die Allerbeeke beginnt nordöstlich von Sulingen und mündet in die große Aue. Sie durchfließt als Hauptvorfluter dieses Raumes ein Gebiet mit vorwiegender Grünlandnutzung und gehört naturräumlich zur Dümmer-Geestniederung. Sie ist ein für diesen Raum typischer Graben mit Wiesenbachcharakter und einer

©Ges. deutschspr. Odonatologen e.V.; download www.libellula.org/libellula/ und www.zobodat.at

Fließgeschwindigkeit von 20 bis 30 cm/s. Der Bachgrund bestand aus sandigem bis feinkiesigem Substrat mit Schlammauflagen und Detritusanteilen. Der von *G. vulgatissimus* besiedelte Abschnitt wies eine Sohlbreite von 2 m auf. Die Wassertiefe betrug 20-30 cm. Die 80 cm hohen, steilen Böschungen wiesen neben verschiedenen Gräsern hohe Brennesselbestände (*Urtica dioica*) auf. An den Uferrändern bildeten sich im Gewässer stellenweise starke Bestände von Wasserstern (*Callitriche* sp.) und Rohrglanzgras (*Phalaris arundinacea*) aus. In einigen Bereichen säumten kleine Baumbestände das Gewässer, doch waren auch größere Strecken gehölzfrei. Die größten Dichten der Larven von *G. vulgatissimus* (ca. 20 Larven/m^2) wurden in den detritusreichen, unbeschatteten Abschnitten in der Nähe von Gehölzen festgestellt. Daneben entwickelten sich im Bachabschnitt *C. splendens*, *P. pennipes*, *Pyrrhosoma nymphula* und *I. elegans*.

Ems

Strom N Münster (52°15' N, 7°28' E, MTB 3710, 33 m ü. NN). – Die Probestelle an der Ems befand sich südlich (flußaufwärts) der Stadt Rheine in Nordrhein-Westfalen. Durch den Staueffekt des in Rheine befindlichen Wehres weist die Ems dort eine größere Breite (etwa 30 m), eine verminderte Fließgeschwindigkeit sowie niedrigere Uferböschungen auf. Durch Viehvertritt kam es zu Uferabbrüchen mit kleinen sandigen Flachwasserzonen, die nach 1-2 m zur Flußmitte hin steil abfielen. Insgesamt waren derartige Uferstrukturen entlang der Ems jedoch selten zu finden, da sie heute durch ein Regelprofil gekennzeichnet ist. Das Substrat im Bereich der Untersuchungsstelle bestand aus Feinsand, über dem sich dünne Schichten von Feindetritus ablagert hatten. Eine mögliche Störung der Larvenhabitate ging von dem in die Ems hineinlaufenden Vieh aus. Die Sammelstrecke war unbeschattet. Im Untersuchungsabschnitt entwickelten sich *C. splendens* und *P. pennipes*, vereinzelt wurden *G. pulchellus* und *Orthetrum cancellatum* nachgewiesen.

Eltingmühlenbach

Bach N Münster (52°06' N, 7°41' E, MTB 3812, 48 m ü. NN). – Der Eltingmühlenbach gehört zum Einzugsbereich der Ems und stellt einen der wenigen naturnahen Flachlandbäche im Münsterland dar. Insgesamt wurden drei Stellen beprobt, die sich flußabwärts der Eltingmühle bei Schmedehausen nahe Greven (Nordrhein-Westfalen) befanden. Hier durchfließt der etwa 6 m breite Bach teilweise stark mäandrierend einen Wald. Die Gewässersohle bestand aus mehr oder weniger stark übersandeten Mergelbänken. Dem Mineralsubstrat war vor allem Grobdetritus beigemischt, wobei in strömungsarmen

©Ges. deutschspr. Odonatologen e.V.; download www.libellula.org/libellula/ und www.zobodat.at

Bereichen zusätzlich eine dünne Schicht Feindetritus aufgelagert war. Neben *G. vulgatissimus* entwickelten sich hier außerdem *C. splendens* und *Calopteryx virgo*.

Aisch

Fluß ca. 10 km NW Höchstadt/Aisch (49°44'N, 10°57'E, MTB 6231, 255 m ü. NN). – Die Aisch entspringt im Süden der Windsheimer Bucht und mündet nach 66 km etwa 8 km NE Forchheim in die Regnitz. Als größter westlicher Zufluss der Regnitz durchströmt sie auf fast ihrer gesamten Länge das Mittelfränkische Becken. Die gemessenen Larven stammen aus einer etwa 1000 m langen Probestrecke zwischen Haid und Willersdorf im Landkreis Forchheim. Der Fluss mäandrierte dort stark, seine Breite schwankte zwischen 10 und 12 m. Die Fließgeschwindigkeit in der Fließrinne betrug etwa 30 cm/s, in einigen Uferbereichen ging sie gegen null. Die Probestrecke war zu 40-50 % durch Ufervegetation (meist Erlen) beschattet. In einigen Bereichen waren Auwaldreste vorhanden, die teilweise bis an die Ufer reichten. Larven von *G. vulgatissimus* wurden aus neun Uferbereichen, in einer Gewässertiefe zwischen 5 und 40 cm gekeschert. Dort war der Untergrund feinsandig bis schlammig, an Abbruchkanten zur Fließrinne grobsandig. Im Uferbereich bedeckten meist Blätter und anderer Detritus den Untergrund. In der Probestrecke entwickelten sich zwischen 1994 und 2000 neben *G. vulgatissimus* auch *C. splendens* und *P. pennipes*.

Klötzlmühlbach

Bach SW Landshut (48°31' N, 12°5' E, MTB 7438, 397 m ü. NN). – Beim Klötzlmühlbach handelt es sich um einen typischen Mühlbach der niederbayerischen Isaraue. Er wird am Zufluss der Amper in die Isar aus der Amper ausgeleitet, mäandriert dann mit etwa 17 km Fließstrecke nordwestlich entlang der Isar durch die Aue und wird im Stadtgebiet von Landshut wieder in die Isar eingeleitet; seine Breite beträgt ca 7 m. Bachbegleitend war an beiden Ufern ein lockerer, galerieähnlicher Gehölzbestand aus Weichhölzern zu finden. Der beprobte Bachabschnitt bestand aus einer Sand- und Schlammbank am Gleitufer von etwa 15 m Länge und 2 m Breite teilweise mit Grobdetritusauflagen. Die Larven von *G. vulgatissimus* wurden in Tiefen von 25-150 cm gekeschert. Am Fundort besaß der Bach ein Regelprofil (etwa 1:2) und war zu 60 % beschattet. Als begleitende Libellenarten konnten lediglich noch einige Exemplare von *C. splendens* nachgewiesen werden.

©Ges. deutschspr. Odonatologen e.V.; download www.libellula.org/libellula/ und www.zobodat.at

Rizan

Bach bei Lyon, Frankreich, (45°48' N, 4°59' E, 171 m ü. NN). – Der Rizan hat eine Länge von 4 km bei einem Höhenunterschied von 8 m. Die Breite betrug im Untersuchungsabschnitt 3,5 bis 4 m. Der Gewässergrund bestand aus Fein- bis Grobkies. An den Fundstellen von *G. vulgatissimus* war der Grund mit einer Mischung aus Sand, Schlamm und mehr oder weniger feinem Detritus bedeckt (10-20 cm). Im Sommer betrug die Fließgeschwindigkeit durchschnittlich 0,6 m/s. Der Rizan durchfloß einen lichten Bestand hoher Bäume, deren Kronen das Gewässer aber nicht vollständig beschatteten. Die Böschungen des Rizan waren im untersuchten Abschnitt mit einer Krautschicht bewachsen, in der *Carex*-Arten (*C. aequatilis, C. pendula*), Brennesseln (*Urtica dioica*) und Efeu (*Hedera helix*) dominierten. In dem 30-80 cm tiefen Gewässerbett wuchsen keine Hydrophyten. Die sich hier ebenfalls reproduzierenden Libellen waren *C. virgo meridionalis, C. s. splendens, P. pennipes* und *Cordulegaster b. boltonii*. *G. vulgatissimus* war die häufigste Art.

Ergebnisse

Temperaturverhältnisse in den Gewässern

Die vier Gewässer, von denen Wassertemperatur-Messungen vorlagen, unterschieden sich im Jahrestemperaturverlauf (Abb. 3). Die Oder wies während der Sommermonate höhere Temperaturen auf als alle anderen Gewässer, von denen Temperaturdaten vorlagen. Der Strom zeichnete sich in den Sommermonaten Juni bis August durch Temperaturen von über 20 °C aus. Nur die Ems erreichte im Juli 1998 ähnlich hohe Werte. Sowohl die Oker als auch der Klötzlmühlbach lagen im Jahresverlauf nicht über 19 °C. Im Jahre 1999 erreichten die Temperaturen nicht einmal 18 °C. Es zeichneten sich drei verschiedene "Temperatur-Typen" ab. In der Oder stiegen die Temperaturen früh im Jahr an, lagen über den Sommer sehr hoch und fielen erst spät im Herbst wieder ab. Im Winter war sie das kälteste Gewässer. Die Oker und der Klötzlmühlbach hingegen waren im Winter wärmer und im Sommer kühler als die Oder. Die Temperaturanstiege im Frühjahr erfolgten in beiden Gewässern recht spät, dagegen kühlten sie im Herbst schneller ab als die Oder. Die Ems bildete einen intermediären Typ. Im Sommer 1998 erreichte sie fast die Werte der Oder, war aber über den Winter wärmer als die drei anderen Gewässer. Im Sommer 1999 war sie jedoch ebenso kühl wie die Oker und der Klötzlmühlbach.

©Ges. deutschspr. Odonatologen e.V.; download www.libellula.org/libellula/ und www.zobodat.at

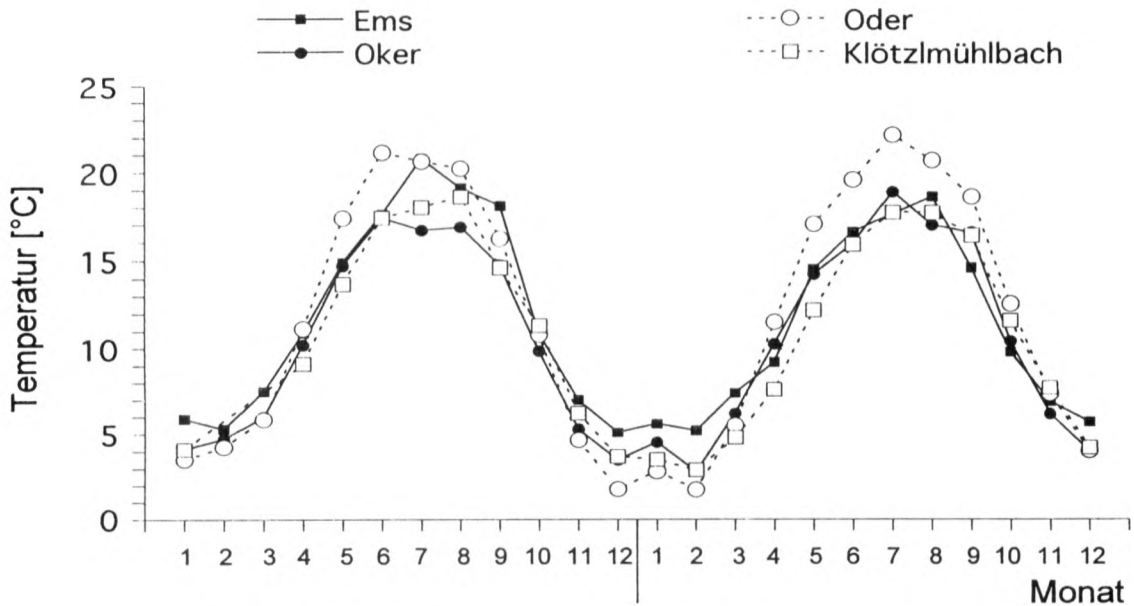


Abb. 3: Monatliche Mittel der täglich um 8:00 Uhr MEZ aufgenommenen Wassertemperaturen von 1998 und 1999 der Probestellen an Oder, Oker, Ems und dem Klötzlmühlbach. – Fig. 3: Monthly mean of water temperatures (daily measures at 8:00 h CET) of 1998 and 1999 near the sample sites at the Oder, Oker, Ems and Klötzlmühlbach.

©Ges. deutschspr. Odonatologen e.V.; download www.libellula.org/libellula/ und www.zobodat.at

Die über den Zeitraum von 1961-1990 gemittelten Lufttemperaturen zur Einschätzung der anderen Untersuchungsgewässer zeigten keine gravierenden Unterschiede (Tab.1). Während die Lufttemperaturen an der Oder im Winter und im Jahresmittel sehr niedrig waren, übertrafen sie in den Sommermonaten zusammen mit den Regionen um Lyon (Rizan), Nürnberg (Aisch) und dem Berliner Raum (Peetschsee und Witwesee) die anderen Untersuchungsgebiete. Die in der Nähe des Klötzlmühlbaches gemessenen Lufttemperaturen waren im Frühjahr und Herbst sehr niedrig, im Jahresdurchschnitt die niedrigsten aller betrachteten Meßstationen. Ems und Eltingmühlenbach (beide Meßstation Münster) hatten hohe Jahresdurchschnitte mit hohen Frühjahr- und Herbsttemperaturen.

Stadienbelegung der Populationen

Der Vergleich der Kopfbreiten zeigte in allen Stichproben eine Trennung von Größenklassen, die Rückschlüsse auf die Alterszusammensetzung der Populationen zulassen (Abb. 4). Bis zum Stadium F-4 war die Klassenbildung eindeutig. Jüngere Stadien bildeten nur bei großen Stichproben eindeutige Klassen - ihre Zuordnung zu bestimmten Stadien war problematisch. Unsere Interpretationen beziehen sich deshalb im Wesentlichen auf die letzten fünf Stadien. Die Stadienbelegungen in den Gewässern zeigte folgende Charakteristika:

(a) Die Stichproben der Populationen von Oder und Ems enthielten keine F-1 Stadien.
(b) In den See-Populationen fehlten die F-0 Stadien (Witwesee) oder sie waren unterrepräsentiert (Peetschsee). In allen anderen Populationen (außer Oder und Ems, s.o.) konnten die Stadien F-0 bis F-4 durchgängig nachgewiesen werden.
(c) In der Allerbeeke, der Aisch und im Witwesee wurden auch sehr junge Stadien (um 1- 1,5 mm Kopfbreite) zahlreich gefangen.

Diskussion

Unterscheiden sich die Entwicklungszyklen verschiedener Gewässer?

Aus der Größenklassen-Verteilung lassen sich zwei bzw. drei Grundtypen von Entwicklungszyklen ableiten. Der im Untersuchungszeitraum ausschließlich zweijährigen Entwicklung in der Oder und der Ems stehen drei-, bzw. vierjährige Zyklen in den anderen Gewässern gegenüber. Zur Interpretation

©Ges. deutschspr. Odonatologen e.V.; download www.libellula.org/libellula/ und www.zobodat.at

der Histogramme wollen wir einige bekannte Sachverhalte der saisonalen Regulation und der Entwicklungsbiologie von *G. vulgatissimus* heranziehen.

G. vulgatissimus ist eine Frühjahrsart (CORBET 1954). Dafür sprechen der zeitige, hoch synchronisierte Schlupf sowie die obligatorische Überwinterung als F-0-Stadium in den Monaten vor dem Schlupf. Die saisonale Regulation erfolgt bei Libellen der gemäßigten Breiten über die Tageslängen und die Temperatur (zusammenfassend: CORBET 1999). Wachstum findet demnach hauptsächlich zwischen den Monaten April bis Oktober statt, wenn ein bestimmtes Temperaturminimum überschritten wird. Von PRITCHARD (1982) werden Temperaturbereiche von 8- 12 °C als Untergrenze bei Libellen angegeben. Obwohl für *G. vulgatissimus* dieses Minimum nicht bekannt ist, können wir aus einer vergleichbaren Größenklassen-Verteilung von jeweils Oktober und folgendem Mai einen Wachstumsstillstand im Winter annehmen (MÜLLER 1995, ARTMEYER 1999, KERN 1999). Geht man davon aus, dass die Weibchen in einem durchschnittlichen Jahr Ende Mai ihre Eier ablegen, verbleiben für die Embryonal- und Larvalentwicklung durchschnittlich fünf Monate bis zur nächsten Dormanz. Während später ablegende Gomphiden als Ei überwintern können (SCHÜTTE 1998), dürften bei *G. vulgatissimus* alle Eier die Embryonalentwicklung lange vor Eintritt der Wachstumspause abgeschlossen haben. Unter günstigen Bedingungen können sich die Larven noch im Jahr der Eiablage bis zum F-4 oder sogar bis zum F-3- Stadium entwickeln (MÜLLER 1995). Nach dem Ende der ersten Dormanz sind dann nur noch vier bzw. drei Stadien bis zur F-0-Larve zu durchlaufen. So können die Larven bereits im Jahr nach der Eiablage das letzte Stadium erreichen.

An der Oder zeigten sie in Aufzuchtversuchen einen zweijährigen Zyklus mit 14 Stadien an (MÜLLER 1995). Im Histogramm einer solchen Population sind zum Eintritt der Dormanz zwei große Larvengruppen nachzuweisen. Eine Larvengruppe umfaßt die kleinen Larvenstadien (bis maximal F-3) der überwiegend im gleichen Jahr abgelegten Eier. Die zweite große Larvengruppe besteht nur aus F-0-Larven. In diesem Fall können wir die Larvengruppen als Jahrgangsklassen bezeichnen. Charakteristisch ist das Fehlen der F-1-Stadien, die sich bereits zwischen Juli und August zu F-0-Larven gehäutet haben. Die wenigen Larven, die im F-2-Stadium überwintern, durchlaufen einen dreijährigen Zyklus. Der zweijährige Entwicklungsmodus ist bisher nur an Populationen der Oder (für 1990-1994, MÜLLER 1995) und der Ems (für 1997, ARTMEYER 1999) nachgewiesen worden. In beiden Flüssen zeigt das vorliegende Datenmaterial auch im Jahr 1999 diese Populationsstruktur.

©Ges. deutschspr. Odonatologen e.V.; download www.libellula.org/libellula/ und www.zobodat.at

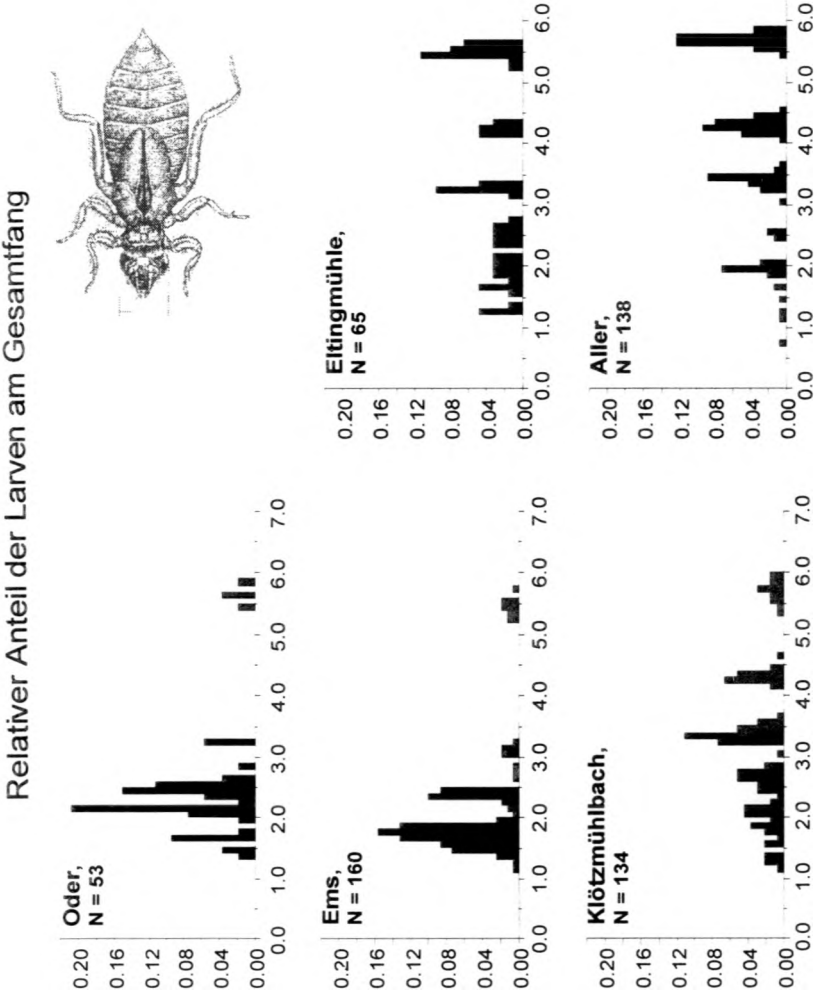
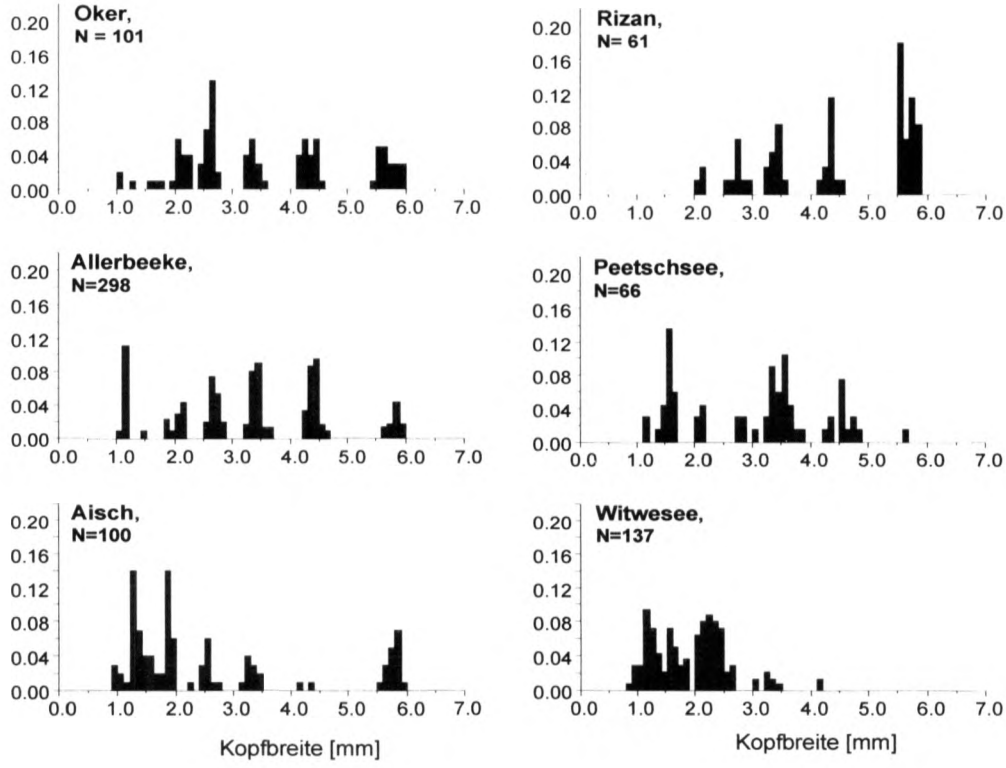


Abb. 4 (oben und rechts): Größenverteilungen der Larven von *Gomphus vulgatissimus* in den 11 untersuchten Gewässern – Fig. 4: Frequency diagrams of larval headwidth of *Gomphus vulgatissimus* from 11 investigated waters.

©Ges. deutschspr. Odonatologen e.V.; download www.libellula.org/libellula/ und www.zobodat.at



©Ges. deutschspr. Odonatologen e.V.; download www.libellula.org/libellula/ und www.zobodat.at

Bei einem dreijährigen Zyklus sind im Oktober zudem die F-1-Stadien und ein größerer Anteil F-2-Stadien vertreten. Es liegen drei Jahrgangsklassen nebeneinander vor. Der erste Jahrgang besteht aus Individuen, die im Jahr der Eiablage höchstens das F-6-Stadium erreicht haben. Individuen des zweiten Jahrganges befinden sich in den Stadien F-2 und F-1, während der dritte Jahrgang im F-0-Stadium den letzten Winter überdauert. Wie schon MÜNCHBERG (1932) schreibt, ist dieser Entwicklungszyklus für *G. vulgatissimus* der Regelfall. Er ist für die meisten der von uns untersuchten Populationen als wahrscheinlich anzunehmen. Die Methodenwahl läßt allerdings die Frage offen, ob in den Populationen mit vermutlich dreijähriger Entwicklung ein Teil der Larven auch längere Entwicklungszeiten haben könnte. FOLSOM & MANUEL (1983) haben an *Lanthus vernalis* (Gomphidae) unterschiedliche Entwicklungsgeschwindigkeiten gleicher Jahrgänge festgestellt. Innerhalb eines Gewässers können die von den Larven genutzten Habitate hinsichtlich ihres Faktorengefüges so unterschiedlich sein, dass sich ein Teil der Larven schneller bzw. langsamer entwickelt. Der Jahrgang spaltet sich also in verschiedene Größenklassen (cohort splitting, NORLING 1984). Experimentelle Befunde weisen darauf hin, dass auf die Entwicklungsgeschwindigkeit zusätzlich endogene Faktoren wirken. Gleichalte Larven von *G. pulchellus* zeigten unter identischen Bedingungen individuell verschiedene Zuwachsraten (SUHLING 1991). Ähnliche Befunde erhielten FERRERAS-ROMERO & CORBET (1999) in einer Freilandstudie an *Onychogomphus uncatus*. In einem südspanischen Fließgewässer spaltete sich ein Jahrgang von *O. uncatus* in eine langsame, dreijährige und eine schnelle, zweijährige Larvengruppe. Die Beispiele zeigen, dass exogene und endogene Faktoren flexible Entwicklungszyklen innerhalb einer lokalen Population induzieren können. Sind in solchen Stichproben alle Stadien durchgängig vorhanden, lassen sich ohne Aufzuchtversuche unterschiedliche Entwicklungszyklen innerhalb eines Gewässers nicht trennen.

Gibt es gewässertypische Entwicklungszeiten oder ist die Entwicklungsdauer von der geografischen Lage abhängig?

Die Oder (Abb. 5) war das wärmste der vier Gewässer, von denen vergleichbare Wassertemperaturdaten vorhanden waren. Während der Monate April bis Oktober lagen die Temperaturen in der Fließrinne deutlich (bis zu 4 °C) über denen anderer Gewässer. Hinzu kommt die besondere Gewässermorphologie der Oder im Bereich des Untersuchungsgebietes. Die Zwischenbuhnenfelder haben im Sommer meist niedrige Wasserstände und werden durch eine Umlenkströmung nur sehr wenig durchströmt (Abb. 5). Die geringe Strömung hat drei positive Effekte auf die Larven von *G. vulgatissimus*:

©Ges. deutschspr. Odonatologen e.V.; download www.libellula.org/libellula/ und www.zobodat.at

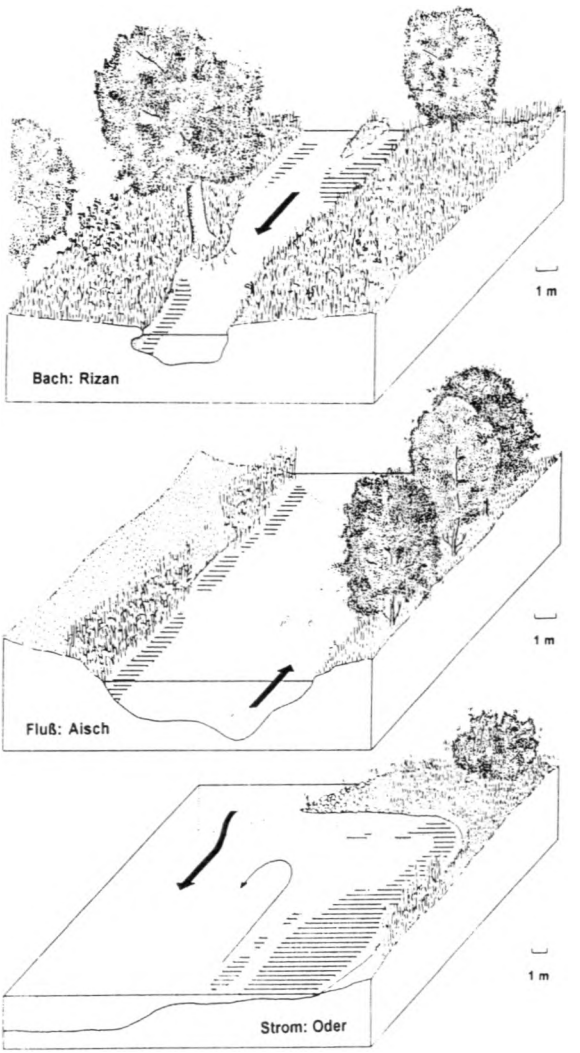


Abb. 5: Profile der verschiedenen Gewässertypen; schraffiert: Flachwasserzonen. – Fig. 5: Lateral profiles of running water types; hatched: shallow zones.

©Ges. deutschspr. Odonatologen e.V.; download www.libellula.org/libellula/ und www.zobodat.at

(1) Solche Bereiche können sich deutlich stärker erwärmen als der restliche Wasserkörper (z.B. SCHÜTTE et al. 1999).
(2) Hier sedimentieren feine Substrate, die für die Larven besonders zum Graben geeignet sind (MÜLLER 1995).
(3) Das Nahrungsspektrum und die Menge potenzieller Beutetiere, u. a. Chironomiden und Tubifiziden (SUHLING & MÜLLER 1996), sind dort besonders groß.

Derartige Verhältnisse ermöglichen in Fließgewässern eine zweijährige Entwicklung der Art. In der Ems herrschten 1998 ähnlich hohe Temperaturen, allerdings war sie 1999 nicht wärmer als Oker und Klötzlmühlbach. Während der Wintermonate von November bis März war sie zwar wärmer als die anderen Gewässer, doch lagen die Temperaturen unter 8 °C. Unterhalb dieser Grenze findet wahrscheinlich kein Larvenwachstum mehr statt (siehe PRITCHARD 1982).

Oker und Klötzlmühlbach sind im Vergleich zu Oder und Ems im gesamten für Entwicklung und Wachstum relevanten Jahresabschnitt kälter. Da beiden Gewässern flache, sich stärker erwärmende Bereiche wie die Buhnenfelder der Oder fehlen, braucht *G. vulgatissimus* hier mindestens drei Jahre zur Entwicklung. Es kann als sicher gelten, dass Gomphidenlarven ihre Habitate auch nach den Temperaturverhältnissen auswählen (MÜLLER in Vorb.). In schmalen Fließgewässern mit steilen Uferabbrüchen ist das Temperaturprofil sehr homogen, die Larven können keine thermisch begünstigten Strukturen aufsuchen. In den warmen Uferzonen der Ströme sind die Larven in kürzerer Zeit viel höheren Temperatursummen ausgesetzt und wachsen entsprechend schneller. Unter Umständen wäre die zweijährige Entwicklung von *G. vulgatissimus* auch in flachen Stillgewässern möglich. Die untersuchten Seen sind aber vergleichsweise tief und unterliegen nur für wenige Monate der Sommerstagnation, so dass in den ufernahen Larvenhabitaten nur kleine Temperatursummen erreicht werden. Für diese Argumentation spricht auch der Befund, dass in Seen und kühleren Fließgewässern eine nicht unerhebliche Anzahl der im gleichen Jahr geschlüpften Tiere in jungen Stadien überwintern (vgl. Charakteristik c, S. 188).

Um die Gewässer, für die keine vergleichbaren Wassertemperatur-Meßwerte existieren, vor diesem Hintergrund diskutieren zu können, sollten die Lufttemperaturen jeweils benachbarter Meßstationen genutzt werden. Dabei zeigen sich grundsätzliche Probleme. Prinzipiell ist eine Abhängigkeit zwischen Luft- und der ihr folgenden Wassertemperatur vorhanden, so dass Vergleiche angestellt werden können. Allerdings sind die Unterschiede der Was-

©Ges. deutschspr. Odonatologen e.V.; download www.libellula.org/libellula/ und www.zobodat.at

sertemperaturen zwischen den vier Gewässern, für die Wassertemperaturmessungen vorlagen, sehr klein. Die Unterschiede in den Lufttemperaturen zwischen den Meßstationen an den übrigen Gewässern sind noch geringer. Hinzu kommt, dass die Wassertemperatur eines Gewässers stark von Faktoren wie z.B. Fließgeschwindigkeit, Beschattung, Wassertiefe, Grundwassereinfluss, Entfernung zur Quelle und Einzugsgebiet abhängt. Also sind Wassertemperaturen theoretisch zwar aus Lufttemperaturen zu berechnen, allerdings in unseren Fällen nur mit Fehlern, die ungefähr so groß sind, wie die zu erwartenden Temperaturunterschiede (vgl. STEFAN & PREUD'HOMME 1993). Der Vergleich der Lufttemperaturen zeigt, dass aus ihnen nicht auf die Entwicklungszeit von *G. vulgatissimus* geschlossen werden kann. Am Rizan sind die höchsten Lufttemperaturen aller Untersuchungsgebiete zu messen, trotzdem zeigen die Kopfbreiten eine dreijährige Entwicklung an. Umgekehrt entwickelt sich die Art an der Oder in zwei Jahren unter dem Einfluß sehr geringer mittlerer jährlicher Lufttemperaturen. Eine Interpretation der Lufttemperaturen aus benachbarten Stationen funktioniert also nur, wenn relevante Gewässerparameter einbezogen werden können. Bei guter Kenntnis eines Gewässers und dieser Faktoren kann man auf die Lufttemperaturen verzichten und statt dessen die geografische Lage zur Einschätzung zu Hilfe nehmen. Aus den gleichen Gründen sind auch pauschale Aussagen zur Abhängigkeit der Entwicklungsdauer, wenn sie ausschließlich aus der geografischen Lage gefolgert wird, zumindest für das Untersuchungsgebiet unsicher. Die südlichste Lokalpopulation (Rizan) entwickelte sich mindestens dreijährig, während die Tiere der nördlichsten Lokalpopulation (Oder) ihre Entwicklung schon in zwei Jahren abschließen können. Sowohl unter östlich kontinentalem (Oder) als auch unter westlich atlantischem Klimaeinfluß (Ems) kann eine zweijährige Entwicklung stattfinden.

Danksagung

Diese Untersuchung entstand als Teamarbeit der Arbeitsgruppe "*Gomphus vulgatissimus*", die am 21. März 1999 auf der 18. Jahrestagung der Gesellschaft deutschsprachiger Odonatologen in Münster gegründet wurde. Die Autoren bedanken sich bei KARSTEN GRABOW (Deutschland, Grünheide) für die Unterstützung bei der Larvensuche sowie bei GEROLD LAISTER (Österreich, Linz) und RUEDI OSTERWALDER (Schweiz, Mühlau), die, statt Larven zu finden, sich fast die Finger abfroren. Weiterhin danken wir dem NIEDERSÄCHSISCHEN LANDESAMT FÜR WASSERBAU UND KÜSTENSCHUTZ, dem WASSER- UND SCHIFFFAHRTSAMT RHEINE, der WASSER- UND SCHIFFFAHRTSVERWALTUNG DES BUNDES (WASSER- UND SCHIFFFAHRTSAMT EBERSWALDE) und dem WASSERWIRTSCHAFTSAMT BAMBERG für die Überlassung von Temperaturdaten.

©Ges. deutschspr. Odonatologen e.V.; download www.libellula.org/libellula/ und www.zobodat.at

Literatur

ARTMEYER, C. (1999): Aktuelle Verbreitung, Habitatansprüche und Entwicklungsdauer von *Gomphus vulgatissimus* (Linnaeus) in der Ems im Kreis Steinfurt, Nordrhein-Westfalen (Anisoptera: Gomphidae). *Libellula* 18: 133-146

BELLE, J. (1985): Gomphus vulgatissimus new to the fauna of Spain, with records of other interesting Odonata (Anisoptera). *Entomol. Ber., Amst.* 45: 14-15

BELYSHEV, B.F. (1968): Contributions to the knowledge of the fauna of dragonflies (Odonata) of Siberia. IV. Geography of the dragonflies of Siberia. *Fragm. faun., Warszawa* 14: 407-536

CARCHINI, G. E. & ROTA (1986): Attuali conoscenze sulla distribuzione degli Odonati dell'Italia meridionale. *Biogeographia* (NS) 10 (1984): 629-684

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

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

D'ANTONIO, C. (1995): Gli Odonati della Campania. *Bol. Soc. entomol. ital.* 127: 103-116

DOMMANGET, J.- L. (1994): *Atlas préliminaire des Odonates de France*. Secrétariat de la Faune et de la Flore, Paris

FERRERAS-ROMERO, M. & P. CORBET (1999): The life cycle of Onychogomphus uncatus (Charpentier, 1840) (Odonata: Gomphidae) in the Sierra Morena Mountains (southern Spain): an example of protracted larval development in the Mediterranean basin. *Arch. Hydrobiol.* 144: 215-228

FOIDL, J., R. BUCHWALD, A. HEITZ & S. HEITZ (1993): Untersuchungen zum Larvenbiotop von Gomphus vulgatissimus Linné 1758, (Gemeine Keiljungfer, Gomphidae, Odonata). *Mitt. bad. Landesver. Naturkunde Natursch* NF 15: 637-660

FOLSOM, T.C. & K.L. MANUEL (1983): The life cycle of the dragonfly Lanthus vernalis Carle from a mountain stream in South Carolina, United States (Anisoptera: Gomphidae). *Odonatologica* 12: 279-284

HIEKEL, I. (1987): Bedeutende Vorkommen gefährdeter Libellenarten an Fließgewässern im Kreis Cottbus-Land. *Natur Landsch. Bez. Cottbus* 9: 25-36

INGRAM, B.R. & C.E. JENNER (1976): Influence of photoperiod and temperature on development time and number of molts in nymphs of two species of Odonata. *Can. J. Zool.* 54: 2033-2045

KENNEDY, C. (1915): Notes on the life history and ecology of the dragonflies of Washington and Oregon. *Proc. U.S. natn Mus.* 49: 257-345

KERN, D. (1992): Beobachtungen an Gomphus vulgatissimus (L.) an einem Wiesengraben der Dümmer-Geestniederung. *Libellula* 11: 47-76

KERN, D. (1999): Langzeituntersuchungen zur Populationsentwicklung und zum Lebenszyklus von Gomphus vulgatissimus (Linnaeus) an einem nordwestdeutschen Fließgewässer (Anisoptera: Gomphidae). *Libellula* 18: 107-132

LAWTON, J.H., B.A. THOMPSON & D.J. THOMPSON (1980): The effects of prey density on survival and growth of damselfly larvae. *Ecol. Entomol.* 5: 39-51

©Ges. deutschspr. Odonatologen e.V.; download www.libellula.org/libellula/ und www.zobodat.at

LEVINS, R. (1970): Extinction.- In: M. GERSTENHABER (Hrsg.): *Some mathematical problems in biology*. American Mathematical Society Providence, R. I.

LOPAU, W. (1998): Bisher unveröffentlichte Libellenbeobachtungen aus Griechenland.- In: W. LOPAU (Hrsg.): *Libellula* Suppl. 2: 91-131

LUTZ, P.E. (1968): Effects of temperature and photoperiod on larval development in Lestes eurinus (Odonata: Lestidae). *Ecology* 49: 637-644

LUTZ, P.E. (1974): Environmental factors controlling duration of larval instars in Tetragoneuria cynosura (Odonata). *Ecology* 55: 630-637

MAUERSBERGER, R. & W. ZESSIN (1990): Zum Vorkommen und zur Ökologie von Gomphus vulgatissimus Linnaeus (Odonata, Gomphidae) in der ehemaligen DDR. *Entomol. Nachr. Ber.* 34: 203-211

MOTHES, G. (1965): Die Odonaten des Stechlinsees. *Limnologica* 3: 389-397

MÜLLER, J. (1997): Mittellandkanal und Elbe als Refugien gefährdeter Keiljungferarten. *Natursch. Land Sachsen-Anhalt* 34: 52-56

MÜLLER, O. (1995): *Ökologische Untersuchungen an Gomphiden (Odonata: Gomphidae) unter besonderer Berücksichtigung ihrer Larvenstadien*. Diss. Inst. Biol. Humboldt-Univ. Berlin

MÜLLER, O. (in Vorb.): Temperaturwahlverhalten bei grabenden Gomphidenlarven

MÜNCHBERG, P. (1932): Beiträge zur Kenntnis der Biologie der Odonatenfamilie der Gomphidae BKS. *Z. Morph. Ökol. Tiere* 24: 1-30

NORLING, U. (1984): Life history patterns in the northern expansion of dragonflies. *Adv. Odonatol.* 2: 127-156

PORTMANN (1921): *Die Odonaten der Umgebung von Basel*. Inaug. Diss. Lörrach

POSTLER, E. & W. POSTLER (2000): Entwicklung von Gomphus vulgatissimus im Datteln-Hamm-Kanal. *Libellula* 19: 233-235

PRITCHARD, G. (1982): Life-history strategies in dragonflies and the colonization of North America by the genus Argia (Odonata: Coenagrionidae). *Adv. Odonatol.* 1: 227-241

SCHÜTTE, C. (1998): Überwinterung der Eier von Gomphus flavipes (Charpentier) und Ophiogomphus cecilia (Fourcroy) (Anisoptera: Gomphidae). *Libellula* 17: 59-70

SCHÜTTE, C., P. SCHRIDDE & F. SUHLING (1998): Life history patterns of Onychogomphus uncatus (Charpentier) (Anisoptera: Gomphidae). *Odonatologica* 27: 71-86

SCHÜTTE, C., C. OTT & A. HÜNKEN (1999): Vergleich der Larvalentwicklung von Calopteryx splendens (Harris, 1782) und Calopteryx virgo (L., 1758) (Odonata: Calopterygidae) in zwei Fließgewässern in Niedersachsen. *Braunschw. naturkdl. Schr.* 5: 857-867

STEFAN, H.G. & PREUD'HOMME, E.B. (1993): Stream temperature estimation from air temperature. *Wat. res. bull.* 29: 27-45

STRÄßER, M. (1998): *Klimadiagramm-Atlas der Erde Teil 1: Europa und Nordamerika*. Dortmunder Vertrieb für Bau- und Planungsliteratur, Duisburger Geographische Arbeiten 18

SUHLING, F. (1991): *Habitatansprüche der Larven von Gomphus pulchellus Selys, 1840 (Odonata: Gomphidae)*. Diplomarb., Zool. Inst. TU Braunschweig

©Ges. deutschspr. Odonatologen e.V.; download www.libellula.org/libellula/ und www.zobodat.at

SUHLING, F. & O. MÜLLER (1996): *Die Flußjungfern Europas (Gomphidae)*. Die Neue Brehm-Bücherei 628. Westarp, Magdeburg und Spektrum, Heidelberg

VAN PELT, G. J. (1998): On dragonflies from Greece in the RMNH collection, Leiden, The Netherlands. *Libellula* Suppl. 2: 77-90

WEIHRAUCH, F. (1998): Die Entwicklung von Gomphus vulgatissimus (L.) in Kiesgrubengewässern: seltene Ausnahme oder lediglich übersehen? (Anisoptera: Gomphidae). *Libellula* 17: 149-161

WESENBERG-LUND, C. (1908): Die litoralen Tiergesellschaften unserer größeren Seen. a) Die Tiergesellschaften des Brandungsufers. *Int. Rev. ges. Hydrobiol. Hydrograph.* 1: 574-607

WERZINGER, S. & J. WERZINGER (1998): Gemeine Keiljungfer, Gomphus vulgatissimus (Linnaeus, 1758). In: KUHN, K. & K. BURBACH (Bearb.): *Libellen in Bayern*. Ulmer, Stuttgart

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Libellula

Jahr/Year: 2000

Band/Volume: 19

Autor(en)/Author(s): Müller Ole, Schütte Carsten, Artmeyer Christoph, Burbach Klaus, Grand Daniel, Kern Dietrich, Leipelt Klaus Guido, Martens Andreas, Petzold Falk, Suhling Frank, Weihrauch Florian, Werzinger Joachim, Werzinger Sabine

Artikel/Article: Entwicklungsdauer von Gomphus vulgatissimus: Einfluss von Gewässertyp und Klima (Odonata: Gomphidae) 175-198