©Ges. deutschspr. Odonatologen e.V.; download www.libellula.org/libellula/ und www.zobodat.at
1. Juli 2006

Strategien frisch geschlüpfter *Lestes viridis* zur Vermeidung von Regenschäden (Odonata: Lestidae)

Karl Westermann

Buchenweg 2, D-79365 Rheinhausen, <FOSOR@t-online.de>

Abstract

Strategies of newly emerged *Lestes viridis* to avoid damage from rain (Odonata: Lestidae) — In detailed daily studies of the emergence of *L. viridis* it was found that newly emerged imagines use several strategies to minimize damage from rain. The most effective one is the ability of the larvae to postpone emergence during rainy or cool weather for up to 14 hours at the emergence site, or by at least one day in the water. In early and late stages of emergence, imagines are relatively insensitive to rain. Larvae attach to the emergence support at angles between 90 and 180 degrees, which frequently provides the imagines with a degree of protection from rain under leaves and oblique stems. In case of sudden onset of heavy rain, imagines are able to climb, flutter or fly to more protected sites. It is remarkable that in case of rain most larvae choose better protected sites for emergence. Losses caused by rain were approximately 1 % of the total number of imagines emerging.

Zusammenfassung

Bei täglichen detaillierten Emergenzstudien an *Lestes viridis* zeigte sich, dass frisch geschlüpfte Imagines über eine Reihe von Strategien verfügen, um Regenschäden zu minimieren. Am wirksamsten ist sicherlich die Fähigkeit der Larven, bei ungünstiger Witterung die Emergenz um bis zu 14 Stunden am Schlüpfplatz oder um mindestens einen Tag im Wasser zu verzögern. In einer frühen und der späten Phase der Emergenz sind schlüpfende bzw. frisch geschlüpfte Imagines relativ unempfindlich gegen Regen. Larven verankern sich unter Winkeln von 90° bis 180° am Schlüpfsubstrat, wodurch die Imagines unter Blättern oder schiefen Stängeln häufig einen gewissen Regenschutz bekommen. Bei plötzlich einsetzendem Starkregen können Imagines kletternd, flatternd oder fliegend rasch an einen besser geschützten Platz flüchten. Bemerkenswert ist die Fähigkeit der Larven, bei Regen mehrheitlich andere Schlüpfplätze als sonst auszuwählen, die vor Regen besser geschützt sind. Die Verluste durch Regen betrugen nur etwa 1 % der insgesamt geschlüpften Imagines.

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

Einleitung

«Während des Schlüpfens sind die Libellen völlig hilflos [...] der Witterung ausgesetzt. Ein kurzes, heftiges Gewitter von nur wenigen Minuten Dauer kann bei schlüpfenden Libellen bereits zu irreparablen Verkrüppelungen an den Flügeln führen [...] und sogar die ganze „Tagesproduktion" eines Gewässers, u.U. Hunderte bis Tausende Individuen, zugrunde richten» (STERNBERG 1999). Wer kennt nicht die entsprechenden «Schlüpfkrüppel» (STERNBERG 1999), die manchmal noch tagelang hilflos am Gewässerufer sitzen? Vitale frisch geschlüpfte Individuen fliegen jedoch in der Regel innerhalb weniger Stunden vom Gewässer weg, sodass der Eindruck großer Verluste öfters irrig sein könnte. Höchstens in Ausnahmefällen dürfte er für die gesamte Emergenzsaison und für Populationen richtig sein. CORBET (2004: 253) nennt in einer Übersicht Werte von 1 % bis fast 30 % für die Gesamtmortalität von Libellen während der Emergenzsaison, also durch Fehlschlupf, Witterung und Prädation. Bei der Häufigkeit von Regenfällen während der Emergenz könnten sich zudem Strategien herausgebildet haben, um Schäden zu minimieren. Eine intensive Studie an schlüpfenden *Lestes viridis* bot Gelegenheit, die Verluste durch Regen abzuschätzen und Strategien zur Vermeidung von Regenschäden zu belegen.

Material und Methode, Untersuchungsgebiet

Im Jahr 2002 sammelte ich während der Emergenzperiode auf einer 46 m langen Uferstrecke eines 32 bis 40 m breiten Altrheinabschnitts im Rheinwald bei Weisweil (Landkreis Emmendingen, Baden-Württemberg, MTB 7711/SE) täglich über etwa sechs bis zehn Stunden vom Kajak aus alle Exuvien von *Lestes viridis* ab und protokollierte detailliert schlüpfende Imagines. Die Untersuchungen begannen am 3. Juli, erfolgten vom 5. Juli bis zum 2. August unabhängig vom Wetter täglich und wurden am 5. und 14. August mit der Suche nach Nachzüglern abgeschlossen. Die als Datengrundlage ermittelte Abundanz war mit 3716 Exuvien auf 46 m hoch (vgl. WESTERMANN 2002a, 2004).

Die Büsche und Bäume des Rheinwalds standen oft unmittelbar bis zum Wasserrand und bildeten Äste über dem Wasser aus. Dem Ufer vorgelagert war ein Flachwasserbereich von 1 bis 2 m Breite, in dem *Phalaris arundinacea*, *Carex acutiformis*, *Carex elata* und lückig stehendes *Phragmites australis* dominierten. Hier schlüpfte *L. viridis* größtenteils.

Bei jedem Individuum wurden der Schlüpfort auf 0,1 m genau und der Schlüpfwinkel auf 10° genau bestimmt. Außerdem wurden Uhrzeit, Entwicklungsstand, Vitalität, Schäden oder Verluste, etwaiges auffälliges Verhalten sowie verschiedene Parameter des Schlüpfsubstrats protokolliert. Oft konnte dasselbe Individuum mehrfach kontrolliert werden. Die Zahlen der Daten für eine bestimmte Untersuchung schwankten, weil aus verschiedenen Gründen nicht immer vollständige Datensätze erhoben werden konnten.

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

Als Regenopfer wurden alle Individuen gezählt, die sicher oder wahrscheinlich auf Grund von Regenfällen ihre Metamorphose nicht erfolgreich abschließen konnten. Dazu zählten an Regentagen tote oder verkrüppelte, nicht überlebensfähige Tiere, auch wenn diese anschließend von Prädatoren erbeutet wurden. Vor allem an Regentagen traten gelegentlich Windböen auf, von denen das Schlüpfsubstrat so umgebogen wurde, dass niedrig geschlüpfte Imagines in das Wasser gerieten und von Regenopfern kaum mehr unterscheidbar waren. Trotz erhöhter Aufmerksamkeit wurde nie beobachtet, dass frisch geschlüpfte Imagines bei Windböen vom Schlüpfsubstrat abgestreift wurden. Sichere oder wahrscheinliche Windopfer waren sehr selten, wozu zweifellos die windgeschützte Lage des Entwicklungsgewässers entscheidend beitrug.

Von allen Regenfällen wurden ihr Anfang und ihr Ende sowie qualitativ die Intensität protokolliert. Luft- und Wassertemperaturen sowie der Pegelstand wurden mindestens einmal pro Tag am späten Vormittag gemessen. Die geschätzte Windstärke wurde mindestens einmal täglich notiert. Alle auffälligen Veränderungen von Wetterfaktoren wurden zusätzlich protokolliert. Zusammenhänge zwischen verschiedenen qualitativen Variablen wurden in Kontingenztafeln mit Hilfe von χ^2 - Tests statistisch geprüft. Ausnahmsweise wurden bemerkenswerte Verhaltensweisen, die während einer Untersuchung in einem benachbarten Gebiet zufällig oder gezielt registriert wurden, in dieser Arbeit dokumentiert.

Ergebnisse

Verzögerung der Emergenz bei Regen

Die Emergenzraten fielen an allen Tagen mit Regen niedriger aus als nach ihren Werten an den Tagen zuvor und danach zu erwarten war (Abb. 1). Am 16. und 17. Juli 2002 kam es zu schweren, lange anhaltenden Regenfällen. Obwohl diese beiden Tage offensichtlich in den sich theoretisch entwickelnden Schlüpfhöhepunkt fielen, gingen die Emergenzraten drastisch zurück. Diese blieben über die Regentage hinaus noch zumindest an den beiden folgenden Tagen niedrig, an denen höhere Abflüsse mit größeren Fließgeschwindigkeiten und um bis zu 10 cm höheren Pegelständen herrschten. Die Wassertemperaturen schwankten nur wenig und beeinflussten die Emergenzraten nicht (Abb. 1).

Bei Regen waren Larven regelmäßig nach einiger Zeit wieder verschwunden und fehlten in der folgenden Zeit auch in der nahen Umgebung. Mehrmals wurden Larven beobachtet, die bei Regen wieder in das Wasser zurückstiegen. In einem benachbarten Gebiet konnte am 15. August 2002 eine nach einer

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

Störung durch den Beobachter in das Wasser zurückgesprungene Larve von *L. viridis* im flachen Wasser ohne weitere Störung über eine Strecke von etwa drei Metern verfolgt werden, die dann zielstrebig wieder aus dem Wasser kam und sich neu verankerte.

Bei Regen oder niedrigen Temperaturen können die schlüpfbereiten Larven auch außerhalb des Wassers die Entwicklung hinauszögern. So harrten bei speziellen Kontrollen am Regentag 17. Juli vier Larven mindestens 2 h und zwei mindestens 5 h am Schlüpfsubstrat an der gleichen Stelle aus. In einem benachbarten Untersuchungsgebiet wurden in der Abenddämmerung des

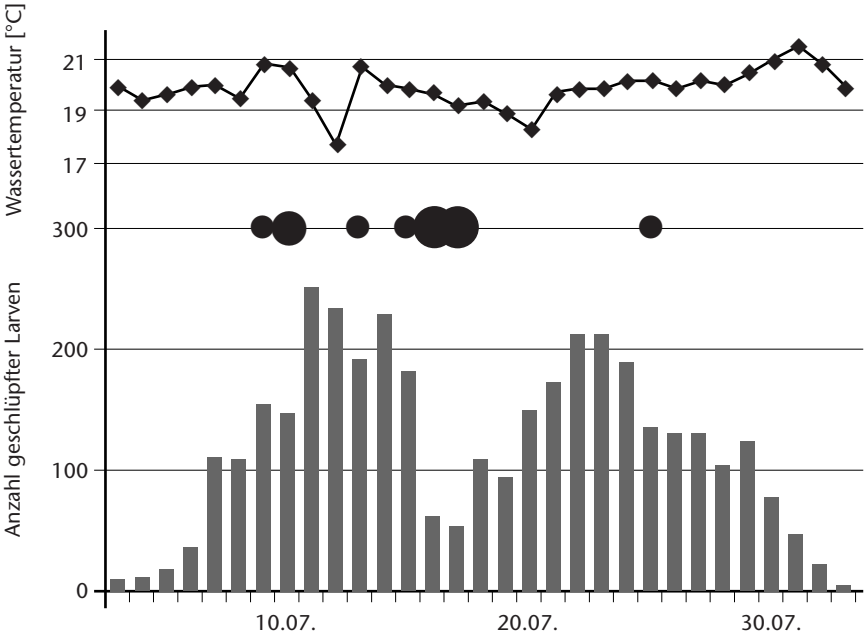

Abbildung 1: Zahl der vom 3. Juli bis zum 2. August 2002 an einer 46 m langen Uferstrecke eines Altrheinabschnitts bei Weisweil (Landkreis Emmendingen, Baden-Württemberg) täglich geschlüpften *Lestes viridis* (Säulendiagramm; n = insgesamt 3716). Tage mit Regenfällen von der späten Nacht bis zum frühen Nachmittag eines Tages in drei Stufen der Regenintensität (schwarze Punkte). Wasser-Temperaturen am späten Vormittag (Streckenzug). — Figure 1: Number of emerged *Lestes viridis* per day from 03-VII to 02-VIII--2002, at 46 m of the shore of a River Rhine oxbow near Weisweil, Baden-Württemberg, Germany (histogram; total n = 3716). Days on which rain fell from late night until early afternoon of the next day in three intensity classes (black dots). Water temperatures late in the morning (polygons).

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

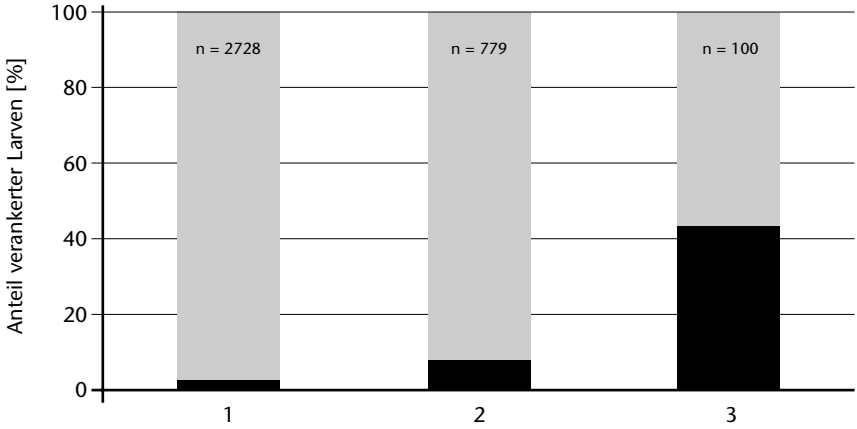

Abbildung 2: Prozentualer Anteil der am Schlüpfsubstrat verankerten Larven von *Lestes viridis* nach 11:00 Uhr eines Tages (schwarze Säulen) an der Gesamtzahl der Exuvien des Tages (= 100 %, graue Säulen). 1: kein Regen, 2: leichter oder mäßiger Regen, 3: schwerer, anhaltender Regen. Zahl n der Fälle. Die Unterschiede waren statistisch signifikant (χ^2 = 246; p <0,001; df = 2). — Figure 2: Relative proportion of larvae of *Lestes viridis* attached to the emergence support after 11:00 am (black columns), compared to the total daily number of exuviae (= 100%, grey columns). 1: no rain, 2: light or moderate rain, 3: constant heavy rain. Number n of cases. Differences were statistically significant (χ^2 = 246; p <0.001; df = 2).

8. bzw. 14. August 2002 insgesamt fünf verankerte Larven detailliert protokolliert, die nach kühlen Nächten ohne Regen am folgenden frühen Morgen an den gleichen Stellen mehrfach wieder registriert wurden. Bei vier von fünf setzte nach mindestens 11,5, 12,5 und zweimal 13 h die Emergenz ein, die schließlich erfolgreich abgeschlossen wurde. Die fünfte Larve wurde jeweils um 20:20, 6:50, 7:30, 9:00 und 10:15 Uhr kontrolliert, ehe sie nach einer leichten Störung etwa um 10:30 Uhr zurück in das Wasser kletterte; bei der nächsten Kontrolle um 11:15 Uhr fand sich eine (dieselbe?) verankerte Larve in etwa 20 cm Entfernung, die wiederum nach 50 Minuten verschwunden war.

An Regentagen stieg die Zahl der Larven am Schlüpfsubstrat, die noch nach 11:00 Uhr eines Tages auftraten, relativ zur Zahl der Exuvien erheblich an (Abb. 2). An regenlosen Tagen waren es weniger als 3 %. Regnete es leicht oder mäßig, stieg der Anteil auf das Dreifache; bei schwerem Regen war die relative Zahl der Larven viel höher.

Es kam regelmäßig vor, dass in Regenpausen oder bei den ersten Sonnenstrahlen etliche Tiere fast gleichzeitig mit der Emergenz begannen. Aber auch bei leichtem Regen konnte bei einzelnen Imagines die Emergenz einsetzen.

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

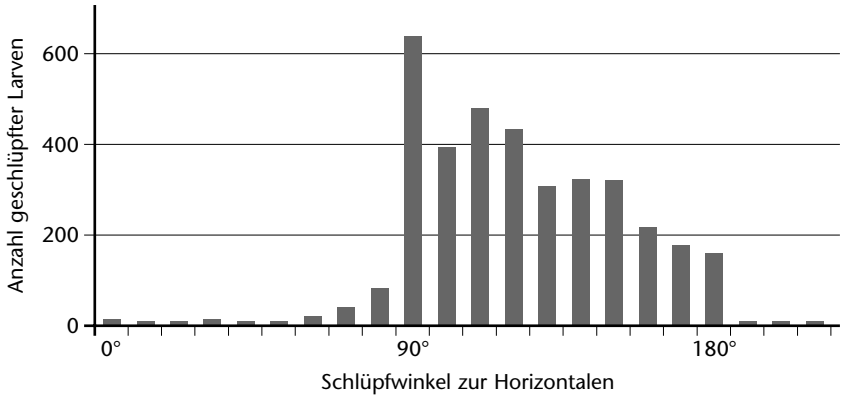

Abbildung 3: Absolute Häufigkeit n des Schlüpfwinkels frisch geschlüpfter *Lestes viridis* an Hand der Lage der Exuvie (Vergleiche mit Normwinkeln). 0°: Larve horizontal, Bauchseite nach unten; 90°: Larve vertikal, Kopf nach oben; 180°: Larve horizontal, Bauchseite nach oben. Bei den außergewöhnlichen kleinen Schlüpfwinkeln (<60°) war nicht mehr auszuschließen, dass die Lage der Exuvie am Substrat oder die Lage des Substrats verändert waren. — Figure 3: Absolute abundance N of the angle at which *Lestes viridis* emerged determined by the orientation of the exuvia (comparison to norm angles). 0°: Larva horizontal, venter downwards; 90°: Larva vertical, head upwards; 180°: Larva horizontal, venter upwards. At exceptionally small emergence angles (<60°), it was not possible to distinguish between cases where the position of the exuvia at the support or the position of the support had been changed.

Wahl des Schlüpfplatzes

Larven wurden überwiegend an bedingt regensicheren Schlüpfplätzen wie unter Blättern oder schiefen Stängeln gefunden. Sie hängten sich nämlich unter Winkeln von 90 bis 180° zur Horizontalen auf (Abb. 3). Vertikal schlüpfende Imagines (90°) hatten regelmäßig dicht unter einem breiten Stängelblatt ebenfalls einen Regenschutz.

Bei Regen schlüpften Imagines signifikant in größerer Entfernung vom offenen Wasser (Abb. 4) und höher über der Wasseroberfläche (Abb. 5), wobei die durchschnittliche Vegetationshöhe mit der Entfernung vom offenen Wasser größer wurde. Hier war nicht nur das schützende Blätterdach der Büsche und Bäume besser ausgeprägt. Auch die Vegetation war weniger dicht, so dass das Spritzwasser der fallenden Regentropfen und die Berührung mit nassen Pflanzenteilen eine viel geringere Rolle spielten.

Auch die Anteile einzelner häufiger Pflanzenarten als Schlüpfsubstrat veränderten sich bei schwerem Regen signifikant. So sank der Anteil von *Phalaris*

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

arundinacea an allen Substraten von 56,7 % bei fehlendem oder leichtem Regen auf 39,2 % bei schwerem Regen, wobei die Art überwiegend am Rand zum offenen Wasser wuchs (χ^2 = 17,1, p <0,001, n = 2120 Exuvien). Der Anteil von *Carex elata* stieg dagegen von 12,9 % auf 25,2 % (χ^2 = 17,9, p <0,001, n = 506); unter dem dichten Blätterdach alter Horstseggen von *C. elata* und *C. paniculata* konnte es auch bei lang anhaltendem, kräftigem Regen ziemlich trocken bleiben. Bei den Substraten *Phragmites australis* und *Carex acutiformis* bestanden keine Unterschiede, bei den vielen anderen Substraten waren die Zahlen für statistische Analysen zu gering.

Am Regentag 9. Juli hatten von 150 protokollierten frisch geschlüpften Imagines und verankerten Larven etwa 69 % relativ geschützte Plätze gegen nicht allzu lange dauernde und allzu starke Regenfälle unter Büschen, Bäumen, Horstseggen und/oder breiten Stängelblättern gewählt. Aber selbst an Tagen mit lange andauerndem, zeitweilig starkem Regen schlüpften einzelne Imagines auch weitgehend ungeschützt und wurden dabei augenscheinlich wesentlich stärker nass.

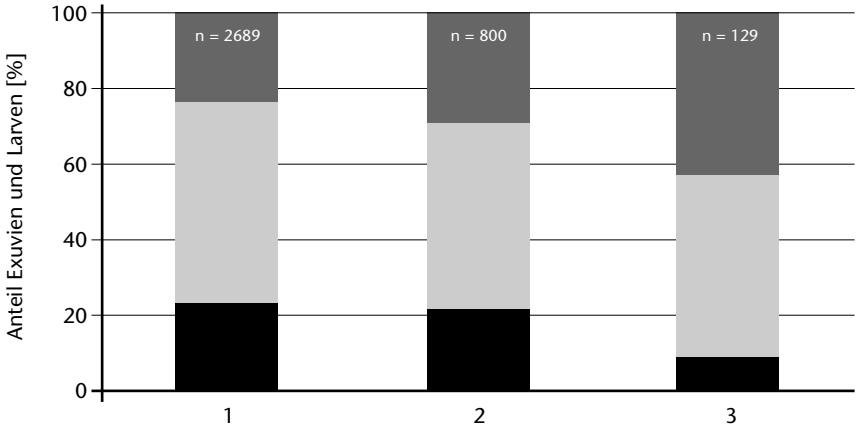

Abbildung 4: Verteilung der Exuvien und der zur Emergenz verankerten Larven von *Lestes viridis* auf verschiedene Klassen der Entfernung vom offenen Wasser in Abhängigkeit von Regenfällen. 1: kein Regen, 2: leichter oder mäßiger Regen, 3: schwerer, anhaltender Regen. Entfernungsklassen: schwarz: < 0,4 m, hellgrau: 0,4-0,7 m, dunkelgrau: > 0,7 m. Zahl n der Fälle. Die Unterschiede waren statistisch signifikant (χ^2 = 34,7; p <0,001; df = 4). — Figure 4: Distribution of exuviae and larvae attached for emergence of *Lestes viridis* in classes of distance to the open water, depending on rainfall. 1: no rain, 2: light or moderate rain, 3: constant heavy rain. Distance classes: black: <0.4 m, light grey: 0.4-0.7 m, dark grey: >0.7 m. Number n of cases. Differences were statistically significant (χ^2 = 34.7; p <0.001; df = 4).

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

Anpassungen und Verhalten der frisch geschlüpften Imagines

Nur Tiere mit teilweise oder vollständig entfalteten, aber noch ganz weichen Flügeln erfuhren bleibende Schäden. Schlüpfende Tiere mit noch gefalteten Flügeln überlebten zumindest mäßigen Regen schadlos. Hatten die Flügel ihre endgültige Größe erreicht, war die besonders kritische Phase der Entwicklung überstanden. Bei Regen sahen frisch geschlüpfte Imagines häufig wie stark geschädigt aus. Wenn der Regen nachließ und gar die Sonne wieder schien, trockneten sie allmählich ab, wurden lebhafter, entwickelten sich weiter und ältere Tiere schüttelten Wasser aus den Flügeln. Bei vielen waren kaum mehr Regenspuren zu erkennen, wenn sie – häufig um Stunden verzögert – anscheinend ganz normal abflogen. So waren am Regentag 10. Juli spätestens bei der letzten Kontrolle um etwa 20:45 Uhr die meisten Imagines weggeflogen, manche nächtigten offensichtlich vital am Schlüpfplatz oder in dessen naher Umgebung, nur einzelne waren verkrüppelt und nicht überlebensfähig.

Bei Regen oder bei anderen Störungen konnten sich frisch geschlüpfte, noch nicht flugfähige Imagines kletternd neben der Exuvie aufhängen. So befanden sich am Regentag 10. Juli bei einer speziellen Kontrolle innerhalb von 2,5 h acht von 31 Tieren in 8 bis 30 cm Entfernung von der Exuvie unter Blättern an relativ regensicheren Plätzen.

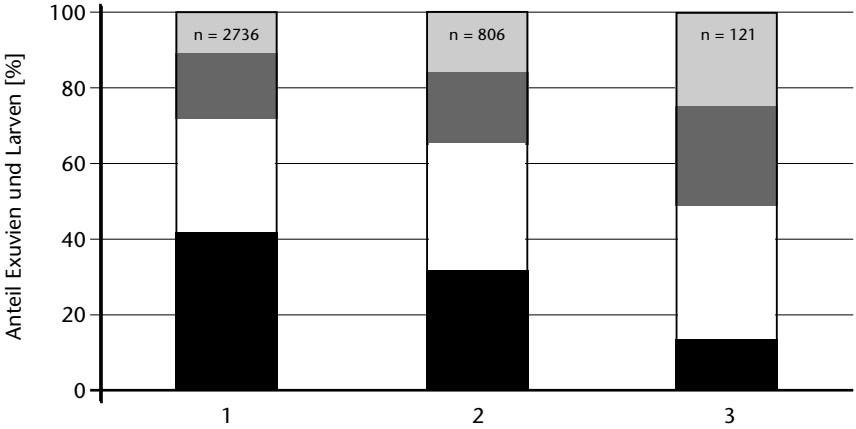

Abbildung 5: Verteilung der Exuvien und der zur Emergenz verankerten Larven von *Lestes viridis* auf verschiedene Höhenklassen über der Wasseroberfläche in Abhängigkeit von Regenfällen. 1: kein Regen, 2: leichter oder mäßiger Regen, 3: schwerer, anhaltender Regen. Höhenklassen: schwarz: 5-20 cm, weiß: 21-40 cm, dunkelgrau: 41-60 cm, hellgrau: >60 cm. Zahl n der Fälle. Die Unterschiede waren statistisch signifikant (χ^2 = 71,6; p <0,001; df = 6). — Figure 5: Distribution of exuviae and larvae attached for emergence of *Lestes viridis* in classes of height above the water surface, depending on rainfall. 1: no rain, 2: light or moderate rain, 3: constant heavy rain. Height classes: black: 5-20 cm, white: 21-40 cm, dark grey: 41-60 cm, light grey >60 cm. Number n of cases. Differences were statistically significant (χ^2 = 71.6; p <0.001; df = 6).

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

Bei plötzlich einsetzendem Starkregen flogen, flatterten oder kletterten frisch geschlüpfte Imagines häufig rasch an besser geschützte Plätze. In einem solchen Fall flatterte eine Imago am 10. Juli um 11:50 Uhr an die vom Regen abgewandte Seite einer dicken, etwa 40 cm entfernten Silberweide; 13:12 Uhr war sie da etwa 10 cm hochgestiegen; an diesem Platz wurde sie letztmals um etwa 21:00 Uhr registriert, bevor sie bei einer leichten Störung durch den Beobachter völlig vital zum Jungfernflug startete.

Verluste durch Regen

Bei etwa 1 % aller frisch geschlüpften Imagines konnten grobe Wasserschäden nachgewiesen werden, die durch Regen verursacht waren. Bezieht man die Verluste nur auf die relativ wenigen Regentage, so stieg der Anteil auf etwa 4 %. An den beiden Tagen mit zeitweilig schwerem, lange andauerndem Regen erreichten die Verluste mindestens 10 %. Die absoluten Zahlen der Verluste blieben aber auch an diesen beiden Tagen klein, weil die Emergenzraten gleichzeitig stark zurückgingen (Abb. 1, Verzögerung der Emergenz, siehe oben).

Diskussion

Frisch geschlüpfte *Lestes viridis* besitzen eine Reihe von Strategien, um Regenschäden zu minimieren. Entsprechend betrugen die ermittelten Verluste durch Regen nur etwa 1 % der insgesamt geschlüpften Imagines. Sie könnten in Wirklichkeit höchstens geringfügig größer gewesen sein, weil sich nasse Individuen länger als sonst am Gewässer aufhalten und damit das Prädationsrisiko steigt. Selbst in Nordengland erreichten die wetterbedingten Verluste von frisch geschlüpften *Pyrrhosoma nymphula* in einem Jahr mit häufigen Schlechtwetterphasen auch nur 6 %, wobei die tägliche Sterblichkeitsrate signifikant mit den Niederschlägen positiv korreliert war (Gribbin & Thompson 1990). Ähnlich wie in dieser Untersuchung stiegen die Mortalitätsraten zwar bei schlechtem Wetter an. Gleichzeitig gingen die Emergenzraten aber wetterbedingt zurück (Gribbin & Thompson 1990), wodurch die Verluste begrenzt blieben. Auch die Verluste von *Leucorrhinia dubia* und *L. rubicunda* in Südfinnland blieben in der Regel gering, weil hohe Emergenzraten nur bei sonnigem Wetter vorkamen (Pajunen 1962). Bei *Onychogomphus uncatus* und *Orthetrum coerulescens* nahm zwar die Mortalität während der Emergenz mit der Windgeschwindigkeit zu, gleichzeitig fielen aber die Emergenzraten bei anhaltenden starken Winden drastisch ab (Jakob & Suhling 1999).

Im Extremfall können allerdings gelegentlich merkliche Anteile eines Bestandes von einer ungünstigen Witterung betroffen sein (z.B. Pajunen 1962, Gribbin & Thompson 1990, Pellow 1999, Sternberg 2000a). Bei einer Studie an *Calopteryx splendens* fiel das Emergenzmaximum ausgerechnet auf einen plötzlichen krassen Schlechtwettereinbruch (Westermann 2002b).

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

Die Fähigkeit der Larven, die Emergenz um Stunden am Schlüpfplatz oder um mindestens einen Tag im Wasser zu verzögern, ist bei Libellen weit verbreitet. Auf sie kann zunächst indirekt geschlossen werden, wenn die täglichen Emergenzraten bei schlechtem Wetter zurückgehen, wie in vielen Arbeiten gezeigt wurde (z.B. CORBET 1952, 1957, PAJUNEN 1962, BANKS & THOMPSON 1985, THOMPSON 1989, GRIBBIN & THOMPSON 1990, BENNETT & MILL 1993, WILDERMUTH 1994, JÖDICKE & JÖDICKE 1996, PIRNAT 1998, JAKOB & SUHLING 1999, diese Arbeit). Auf die täglichen Emergenzraten von *Coenagrion mercuriale* in England ließ sich allerdings kein negativer Einfluss von Regen und Wind nachweisen (PURSE & THOMPSON 2003).

Auch die Verschiebung der Emergenz von der Nacht auf den folgenden Tag oder vom Vormittag auf den Nachmittag kann regelmäßig beobachtet werden (z.B. CORBET 1957, PAJUNEN 1962, BENNETT & MILL 1993, JÖDICKE & JÖDICKE 1996, KNAUS 2000, diese Arbeit, KW unpubl. für *Brachytron pratense*, *Libellula fulva* und *Sympetrum pedemontanum*).

Larven können sich bei ungünstigen Wetterbedingungen zurück in das Wasser begeben und später mit der Emergenz beginnen ('divided emergence' sensu CORBET 1957, 1962: 107), wie z.B. CORBET (1957), MILLER (1964), TROTTIER (1973), WILDERMUTH (1998) und STERNBERG (2000b) nachwiesen. An Regentagen waren verankerte Larven von *L. viridis* regelmäßig nach einiger Zeit verschwunden, ohne dass es am gewählten Platz oder in der nahen Umgebung zu einem Schlupf kam. Wahrscheinlich waren sie fast immer wieder in das Wasser gestiegen, was nicht nur bei Regenfällen, sondern auch bei Angriffen von Prädatoren und bei Störungen mehrfach direkt beobachtet werden konnte. Solche Larven begannen offensichtlich in der Regel frühestens am nächsten Tag mit der Emergenz. Wie ein oben beschriebenes Beispiel zeigt, muss jedoch grundsätzlich auch mit der Möglichkeit gerechnet werden, dass die Larven im Wasser rasch eine größere Strecke zurücklegen können, bevor sie wieder aufsteigen.

Larven können unter ungünstigen Bedingungen auch Stunden außerhalb des Wassers ausharren. MILLER (1964) wies im Labor entsprechende Verzögerungen von bis zu 12 h nach, KUNZ (2002) bei *Gomphus vulgatissimus* mindestens 20 h. In dieser Arbeit wurden für *L. viridis* Verzögerungen am Schlüpfsubstrat von mindestens 5 h tagsüber bei Regen und von mehr als 14 h in einer kühlen Nacht gezeigt.

Die Verzögerung der Emergenz wird als wirksamste Strategie zur Vermeidung von Schäden durch eine ungünstige Witterung eingeschätzt und hat sich wahrscheinlich unmittelbar zugunsten dieser Funktion entwickelt. GRIBBIN & THOMPSON (1990) stellten die Frage, warum an kalten, regnerischen oder windigen Tagen mit geringen Emergenzraten überhaupt noch Libellen schlüpfen und beantworteten sie mit der Hypothese, dass bei diesen Individuen die Metamorphose zu weit fortgeschritten ist. Larven von *Ictinogomphus ferox*, die nach dem Ausstieg aus dem Wasser in ein Aquarium ohne Emergenzsubstrat gesetzt wurden, starben alle nach spätestens 15 h, wobei sie teilweise die Metamorphose unter Wasser begonnen hatten (MILLER 1964).

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

Am Schlüpfplatz verankerte Larven reagieren vermutlich direkt auf die Regentropfen – mit einer Verzögerung der Emergenz oder mit einem Abstieg zurück in das Wasser. Die Verzögerung der Emergenz im Wasser und die Wahl eines besser geschützten Platzes vom Wasser aus konnten bei dem hier untersuchten *L. viridis* nicht über zurückgehende Wassertemperaturen erklärt werden. Es liegt daher nahe zu vermuten, dass die Larven auch im Wasser die fallenden Tropfen direkt wahrnehmen. Dies stimmt mit der Beobachtung überein, dass Larven selbst bei vollständiger Bewölkung ohne Sonnenstrahlen auf Regenpausen rasch mit dem Ausstieg aus dem Wasser reagieren können.

Die tägliche Emergenz von *L. viridis* ist nur schwach synchronisiert. Sie zieht sich bei der Hauptmenge über mehrere Stunden, bei einzelnen Individuen regelmäßig bis in den späten Nachmittag und frühen Abend hin (KW unpubl.; vgl. auch CORBET 2004: 243). Damit besteht kaum Gefahr, dass bei einem rasch hereinbrechenden Starkregen ein großer Teil der frisch geschlüpften Imagines eines Tages irreparabel geschädigt wird. In Mitteleuropa dürfte in diesem Zusammenhang eine wesentliche Rolle spielen, dass Gewitter und Starkregen eher ab dem Nachmittag und in der Nacht auftreten, wenn sich die meisten frisch geschlüpften Imagines nicht mehr am Gewässer aufhalten. Die Hauptschlüpfzeit von *L. viridis* dauerte bei 17 Stichproben der Jahre 1999 bis 2001 22,4 ± 6,0 Tage (WESTERMANN 2002c), bei der vorliegenden Untersuchung 20 Tage – und damit länger als fast jede Schlechtwetterperiode im Hochsommer des südlichen Mitteleuropas.

Erhebliche Bedeutung für den Schlüpferfolg hat, dass Imagines in einer frühen und der späten Phase ihrer Entwicklung relativ unempfindlich gegen Regen sind, wozu vermutlich die eng zusammengelegten Flügel maßgeblich beitragen. Weitere detaillierte Beobachtungen und Experimente erscheinen jedoch erforderlich, um die Mechanismen zu klären. ROBERT (1959: 195) stellte fest, dass die Emergenz von *Aeshna cyanea* nicht selten bei Regen ablaufen kann und zumindest bei ganz feinem Regen und ruhigem Wetter «absolut normal» erfolgt.

Bemerkenswert ist die Fähigkeit der Larven, bei Regen mehrheitlich andere Schlüpfplätze als sonst auszuwählen, die vor Regen besser geschützt sind. Diese hat sich wahrscheinlich ebenfalls zur Vermeidung von Witterungsschäden entwickelt. Es ist nicht auszuschließen, dass die einzelnen Larven dabei gezielt vorgehen, etwa indem sie sich an den fallenden Wassertropfen orientieren. Ebenfalls möglich scheint, dass ungeeignete Schlüpfplätze nochmals gewechselt werden – notfalls mehrfach. ROBERT (1959: 103) berichtete von einer schlüpfbereiten Larve von *Sympecma fusca*, die fünfmal wieder in das Wasser zurückkehrte und einen anderen Halm wählte. Frisch geschlüpfte, ziemlich weit entwickelte *Pyrrhosoma nymphula* suchten bei Regen oft Schutz unter der Vegetation (GRIBBIN & THOMPSON 1990).

Andere nachgewiesene Strategien bringen neben der Reduzierung von Regenschäden auch weitere Vorteile, sodass sie sich möglicherweise ursprüng-

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

lich zugunsten einer anderen Funktion entwickelten. So könnte die relativ schwache Synchronisation der Emergenz auch Lernvorgänge von potentiellen Prädatoren wie Vögeln behindern und generell die Effizienz von Prädatoren reduzieren. Die gewählten Schlüpfwinkel bieten – ganz besonders in niedrigen Höhen über dem Wasser – einen effektiven Sichtschutz gegen Prädatoren; zudem machen sie eine effektive Verteidigung gegen Prädatoren wie Spinnen oder Ameisen möglich (WESTERMANN 2003, KW unpubl.). Die Aufhängung der frisch geschlüpften Imago neben der Exuvie und ihre Reaktion auf plötzlich hereinbrechenden Starkregen kommen regelmäßig auch bei Angriffen von Prädatoren und bei Störungen vor (KW unpubl.).

Im Untersuchungsgebiet entstanden die größten Prädationsverluste durch Wespen, die kaum Spuren der Opfer hinterließen, diese wegtrugen oder sehr rasch an Ort und Stelle zerlegten und auch bei leichtem Regen jagten (KW unpubl.). Noch nicht flugfähige Imagines von *L. viridis* versuchten ausnahmslos, sich einem Wespenangriff durch einen Sprung in das Wasser zu entziehen, wo die Wespen ihre Beute freigaben. Regelmäßig ertranken die Libellen dabei oder gingen vielleicht auch an schon erlittenen Verletzungen zugrunde. Andere konnten sich aus dem Wasser retten, hatten aber völlig verklebte Flügel und waren nicht überlebensfähig. In einer dritten Gruppe von etwas älteren Tieren jedoch erreichten sie manchmal einen Stängel und konnten mit großen Verzögerungen die Entwicklung bis zum Jungfernflug fortsetzen. In seltenen Fällen flatterten bei einer Störung nicht voll flugfähige Imagines nach 1-3 m in das Wasser; sofern sie nicht rasch aktiv irgendein Substrat erreichten, wurden sie an einen Halm gesetzt; dort trockneten sie passiv ab oder schüttelten Wasser aus den Flügeln und entwickelten sich vital weiter (KW unpubl.). Das Verhalten zeigt eindeutig, dass eine Benetzung der Flügel mit Wasser nicht unbedingt zum Tod führen muss und daher im Extremfall eines Wespenangriffs selbst ein Sprung in das Wasser ein biologisch sinnvoller Ausweg sein kann. Wahrscheinlich waren im Wasser treibende tote Individuen an einem Regentag hauptsächlich Opfer von Regenfällen, an anderen Tagen Opfer von Wespen.

Völlig ungeklärt muss bleiben, ob an Regentagen die zum Jungfernflug gestarteten, scheinbar vitalen Individuen nicht teilweise doch Vitalitäts-Defizite aufwiesen, die am Schlüpfplatz nicht erkennbar wurden.

Dank

Für die kritische und konstruktive Durchsicht des Manuskripts sowie die Bereitstellung weiterer Literatur danke ich Marko Olias, Frank Suhling und Florian Weihrauch sehr herzlich. Meine Frau Elisabeth W. half gelegentlich entscheidend mit, indem sie die Emergenz einzelner Tiere detailliert protokollierte.

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

Literatur

BANKS M.J. & D.J. THOMPSON (1985) Emergence, longevity and breeding area fidelity in Coenagrion puella (L.) (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica* 14: 279-286

BENNETT S. & P.J. MILL (1993) Larval development and emergence in Pyrrhosoma nymphula (Sulzer) (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica* 22: 133-145

CORBET P.S. (1952) An adult population study of Pyrrhosoma nymphula (Sulzer): (Odonata: Coenagrionidae). *Journal of Animal Ecology* 21: 206-222

CORBET P.S. (1957) The life-history of the Emperor Dragonfly Anax imperator Leach (Odonata: Aeshnidae). *Journal of Animal Ecology* 26: 1-69

CORBET P.S. (1962) A Biology of Dragonflies. Witherby, London

CORBET P.S. (2004) Dragonflies: Behaviour and ecology of Odonata. Revised edition. Harley, Colchester

GRIBBIN S.D. & D.J. THOMPSON (1990) A quantitative study of mortality at emergence in the damselfly Pyrrhosoma nymphula (Sulzer) (Zygoptera: Coenagrionidae). *Freshwater Biology* 24: 295-302

JAKOB C. & F. SUHLING (1999) Risky times? Mortality during emergence in two species of dragonflies (Odonata: Gomphidae, Libellulidae). *Aquatic Insects* 21: 1-10

JÖDICKE M. & R. JÖDICKE (1996) Changes in diel emergence rhythm of Orthetrum cancellatum (L.) at a mediterranean irrigation tank (Odonata: Libellulidae). *Opuscula Zoologica Fluminensia* 140: 1-11

KNAUS P. (2000) Emergenzstudien an Somatochlora alpestris in den Zentralalpen (Odonata: Corduliidae). *Libellula* 19: 117-142

KUNZ B. (2002) Zwei ungewöhnliche Larven-Beobachtungen von Gomphus vulgatissimus (Gemeine Keiljungfer) an der Jagst. *Mercuriale* 2: 21-22

MILLER P.L. (1964) Notes on Ictinogomphus ferox Rambur (Odonata, Gomphidae). *The Entomologist* 97: 52-66

PAJUNEN V.I. (1962) Studies on the population ecology of Leucorrhinia dubia V. D. Lind. (Odon., Libellulidae). *Annales Zoologici Societatis Zoologicae Botanicae Fennicae 'Vanamo'* 24: 1-79

PELLOW K. (1999) Some observations of a breeding population of Red-veined Darter Sympetrum fonscolombei (Sélys) in Cornwall during 1998. *Journal of the British Dragonfly Society* 15: 23-30

PIRNAT A. (1998) Study of emergence in Pyrrhosoma nymphula (Sulzer) (Zygoptera: Coenagrionidae). *Exuviae* 5: 6-12

PURSE B.V. & D.J. THOMPSON (2003) Emergence of the damselflies, Coenagrion mercuriale and Ceriagrion tenellum (Odonata: Coenagrionidae), at their northern range margins, in Britain. *European Journal of Entomology* 100: 93-99

ROBERT P.-A. (1959) Die Libellen (Odonaten). Kümmerly & Frey, Bern

STERNBERG K. (1999) Einige Aspekte zur Biologie der Libellen. In: STERNBERG K. & R. BUCHWALD (Hrsg.) Die Libellen Baden-Württembergs, Band 1: 93-111. Ulmer, Stuttgart

STERNBERG K. (2000a) Leucorrhinia dubia (Vander Linden, 1825) – Kleine Moosjungfer. In: STERNBERG K. & R. BUCHWALD (Hrsg.) Die Libellen Baden-Württembergs, Band 2: 403-415. Ulmer, Stuttgart

STERNBERG K. (2000b) Somatochlora alpestris (Sélys, 1840) – Alpen-Smaragdlibelle. In: STERNBERG K. & R. BUCHWALD (Hrsg.) Die Libellen Baden-Württembergs, Band 2: 236-250. Ulmer, Stuttgart

THOMPSON D.J. (1989) A population study of the Azure Damselfly Coenagrion puella (L.) in northern England. *Journal of the British Dragonfly Society* 5: 17-22

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

TROTTIER R. (1973) Influence of temperature and humidity on the emergence behaviour of Anax junius (Odonata: Aeshnidae). *The Canadian Entomologist* 105: 975-984

WESTERMANN K. (2002a) Die Abundanz schlüpfender Libellen in einem südbadischen Altrheingebiet. *Naturschutz am Südlichen Oberrhein* 3: 215-244

WESTERMANN K. (2002b) Zur Phänologie der Emergenz bei der Gebänderten Prachtlibelle (Calopteryx splendens) an südbadischen Altrheinen. *Naturschutz am Südlichen Oberrhein* 3: 193-200

WESTERMANN K. (2002c) Phänologie der Emergenz bei der Gemeinen Weidenjungfer (Chalcolestes viridis) an südbadischen Altrheinen. *Naturschutz am Südlichen Oberrhein* 3: 201-214

WESTERMANN K. (2003) Zum Schlüpfsubstrat der Gebänderten Prachtlibelle (Calopteryx splendens) an südbadischen Altrheinen. *Naturschutz am Südlichen Oberrhein* 4: 95-98

WESTERMANN K. (2004) Kleinräumige Unterschiede des durchschnittlichen Emergenzzeitpunktes bei der Gemeinen Weidenjungfer (Lestes viridis) an einem Altrhein. *Mercuriale* 4: 27-29

WILDERMUTH H. (1994) Populationsdynamik der Großen Moosjungfer, Leucorrhinia pectoralis Charpentier, 1825 (Odonata, Libellulidae). *Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz* 3: 25-39

WILDERMUTH H. (1998) Ethologische und ökologische Beobachtungen an Larven von Cordulia aenea (Linnaeus) (Anisoptera: Corduliidae). *Libellula* 17: 1-24

Manuskripteingang: 15. Januar 2006

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Libellula

Jahr/Year: 2006

Band/Volume: 25

Autor(en)/Author(s): Westermann Karl

Artikel/Article: Strategien frisch geschlüpfter Lestes viridis zur Vermeidung von Regenschäden (Odonata: Lestidae) 47-60