

Nachweis einer zweiten Jahresgeneration von *Ischnura elegans* (Vander Linden) und *I. pumilio* (Charpentier) in Mitteleuropa (Zygoptera: Coenagrionidae)

Christoph Inden-Lohmar

eingegangen: 18. Juli 1996

Summary

Bivoltine development of Ischnura elegans (Vander Linden) and I. pumilio (Charpentier) in Central Europe - At a small man-made pond (50° 36' N, 7° 06' E) south of Bonn, North Rhine-Westfalia, Germany, evidence of the completion of a second generation in the two species could be given in August 1989. The breeding-site had only been created the previous autumn. Data suggest, that the rapid larval development was mainly dependent on the extreme warm weather conditions during summer of 1989, but probably was also affected by low larval densities and therefore little competition. The paper gives detailed information on the colonization-history in 1989 and 1990 and discusses the data with reference to maturation, reproduction and dispersal in *Ischnura* species.

Zusammenfassung

Im August 1989 konnte an einem neu angelegten Kleingewässer (50° 36' N, 7° 06' E) südlich von Bonn, NRW, erstmals der direkte Beleg für eine zweite Jahresgeneration von *Ischnura elegans* (Vander Linden) und *I. pumilio* (Charpentier) in Mitteleuropa erbracht werden. Die Arbeit stellt die Besiedlungsdynamik beider Arten in den Jahren 1989 und 1990 dar und diskutiert diese im Hinblick auf deren Reproduktions- und Ausbreitungsökologie.

Einleitung

Wachstum und Entwicklungsdauer von Libellenlarven einer Art variieren deutlich in Abhängigkeit von verschiedenen biotischen und abiotischen Einflüssen. Photoperiode und Temperatur (LUTZ 1974, NORLING 1984, PRITCHARD 1989), Konkurrenzfaktoren wie Dichte und Nahrungsspektrum (LAWTON et al. 1980, McPEEK & CROWLEY 1987) oder Präsenz von Prä-

datoren (MORIN 1984) wirken direkt auf Entwicklungsprozesse ein. Daraus resultiert, daß eine Art innerhalb eines Areals, aber auch an verschiedenen benachbarten Standorten unterschiedlich lange Entwicklungszeiten benötigen kann.

In Europa sind für verschiedene Zygopterenarten veränderliche Entwicklungszyklen in Abhängigkeit von der geographischen Lage nachgewiesen. *Pyrrhosoma nymphula*, die in Mitteleuropa einen univoltinen Entwicklungszyklus aufweist, benötigt in Nordengland 2-3 Jahre bis zur Emergenz (MACAN 1974). Die Entwicklungszeit von *Coenagrion hastulatum* verlängert sich in Schweden zwischen 58° und 67° nördlicher Breite von 1-2 Jahren auf 3-4 Jahre (NORLING 1984). Die größte Entwicklungsplastizität zeigt *Ischnura elegans*. In Nordengland ist die Art zumeist semivoltin (PARR 1969), in Südenland ist sie univoltin (PARR 1970), im Mittelmeerraum, wo bereits Ende März die ersten Individuen schlüpfen, bringt sie jedoch 2 bzw. 3 Jahresgenerationen hervor (AGUESSE 1955, nach CORBET 1962). Auch für *I. pumilio* konnte in Südfrankreich eine zweite Jahresgeneration nachgewiesen werden, die eine etwa zweimonatige Entwicklungszeit benötigt (LANGENBACH 1993). Für Mitteleuropa ist die Entwicklungsdauer beider *Ischnura*-Arten immer wieder diskutiert worden. WESENBERG-LUND (1913) hält eine bivoltine Entwicklung für möglich. RIS (1909) bestreitet hingegen diese Möglichkeit: „Mehr als eine Generation im Jahr ist für sämtliche deutsche Arten höchst unwahrscheinlich“ (zitiert nach PORTMANN 1921, S. 22). Ursache dieser kontroversen Diskussion ist die extrem lange, bis zu 4 Monate währende Emergenzperiode der Art. Die Frage, ob es sich hierbei immer um eine synchron zu den Eiablageterminen im Vorjahr verlaufende Entwicklungsreihe einer P-Generation handelt, blieb bislang ungeklärt. Die z.T. auch zweigipflige Schlupfkurve mit einem zweiten Schlupfhöhepunkt im August (z.B. PARR 1973a) könnte auch von einer F₁-Generation gebildet werden, die sich innerhalb der Sommermonate entwickelt. Auch für *I. pumilio* ist in der Vergangenheit mehrfach eine solche zweite Generation vermutet worden (z.B. JÖDICKE et al. 1989, JURZITZA 1970, KERN 1995, LEMPERT 1996, REINHARDT 1990, ZIEBELL & BENKEN 1982). Alle Autoren begründen ihre Annahme hierbei mit spontan einsetzender August-Emergenz an zumeist ephemeren oder neu entstandenen Gewässern. Wenngleich solche Entwicklungen regelmäßig auftreten können, gibt es bislang keinen definitiven Beleg für eine zweite Jahresgeneration. Die nachweisbare Entwicklung einer solchen zweiten Generation beider Arten wird im folgenden beschrieben und unter Berücksichtigung der klimatischen und standörtlichen Bedingungen wie auch im Hinblick auf die Ausbreitungsstrategie der Arten diskutiert.

Zur Terminologie: Der Begriff „zweite Jahresgeneration“ bezeichnet eine direkte Filialgeneration F_1 , die von einer im selben Jahr geschlüpften Parentalgeneration P abstammt. Die folgenden Generationen werden numerisch als F_n -Generationen gezählt. Dies festzuhalten ist wesentlich für die Unterscheidung zu dem manchmal beschriebenen „Schlupf von zwei Generationen in einem Jahr“, womit eine durch „cohort-splitting“ hervorgerufene Emergenz von zwei unterschiedlich alten Jahreskohorten innerhalb eines Sommers bezeichnet wird. Diese stehen aber nicht in einer generativen Folge.

Untersuchungsgebiet

Im Drachenfelser Ländchen ($50^\circ 36' N$, $7^\circ 06' E$), südwestlich von Bonn wurde von 1988-1995 das E + E Vorhaben: „Amphibienlebensräume“ des Bundesamtes für Naturschutz (BfN) durchgeführt. Das beschriebene und im folgenden als Teich „Wülfing“ bezeichnete Gewässer wurde im Rahmen dieses Projektes zwischen Oktober und November 1988 zusammen mit 3 weiteren Folienteichen angelegt. Es hat eine Wasserfläche von ca. $70 m^2$ und eine maximale Tiefe von 70 cm. Das Gewässer liegt in einer feuchten Senke, die weitläufig von Ackerflächen eingeschlossen ist. Durch diese weithin offene Lage ist das Gewässer fast ganztägig besonnt. Eine ursprünglich in die Senke mündende, verrohrte Drainage aus den umgebenden Agrarflächen wurde an dem Teich vorbei geleitet, um eine Überdüngung zu vermeiden. Der Einzugsbereich der stark geneigten Uferhänge reichte aus, um das Gewässer über die Wintermonate mit Regenwasser zu füllen. Zudem wurde es nicht bepflanzt und der natürlichen Sukzession überlassen. Bereits innerhalb des ersten Sommers bildete sich eine funktional ausreichend strukturierte Vegetation im Uferbereich, die wesentlich durch *Phragmites australis*, *Sparganium erectum* sowie *Glyceria fluitans* und *Alopecurus geniculatus* bestimmt wurde. Im Wasserkörper bildeten sich nach den ersten warmen Frühlingstagen dichte Watten von *Cladophora* sp. aus, die nach anhaltenden Regenfällen im April verschwanden und von einer Armleuchteralge *Chara* sp. und dem Kamm-Laichkraut *Potamogeton pectinatus* abgelöst wurden. Ab 1990 dominierte *Chara* den Wasserkörper jedoch zu fast 100%. Aufgrund dieser Voraussetzungen kann eine indirekte Einbringung von Larven in den Teich „Wülfing“ ausgeschlossen werden.

Witterung

Nach einem milden Winter zeichnete sich der April 1989 durch niedrige Temperaturen und geringe Sonnenscheindauer aus. Mit 133 mm monatli-

cher Niederschlagssumme wurden im April 314% des langjährigen Mittelwertes erreicht. Der Mai war hingegen sehr trocken und warm und erreichte mit 309 Sonnenstunden einen neuen Jahrhundertrekord (DEUTSCHER WETTERDIENST 1989). Auch Juni und Juli des Jahres blieben ungewöhnlich warm bei überdurchschnittlicher (Juni) bis durchschnittlicher (Juli) Sonnenscheindauer. Vor allem die extremen Maiwerte trugen dazu bei, daß 1989 als das bislang wärmste und sonnigste Jahr in Nordrhein-Westfalen verzeichnet wurde (DEUTSCHER WETTERDIENST 1990). Auch 1990 war ein überdurchschnittlich warmes und sonniges Jahr, in dem abermals der Mai durch extreme Temperaturwerte und Sonnenreichtum gekennzeichnet war. Der Juni war hingegen kühl und feucht, Juli und August erneut sonnig und warm. Beide Jahre wiesen zudem wenig Regentage und zu geringen Niederschlag auf. Im wesentlichen sind sie durch sehr milde Winter und überaus warme Sommer zu charakterisieren (Abb. 1).

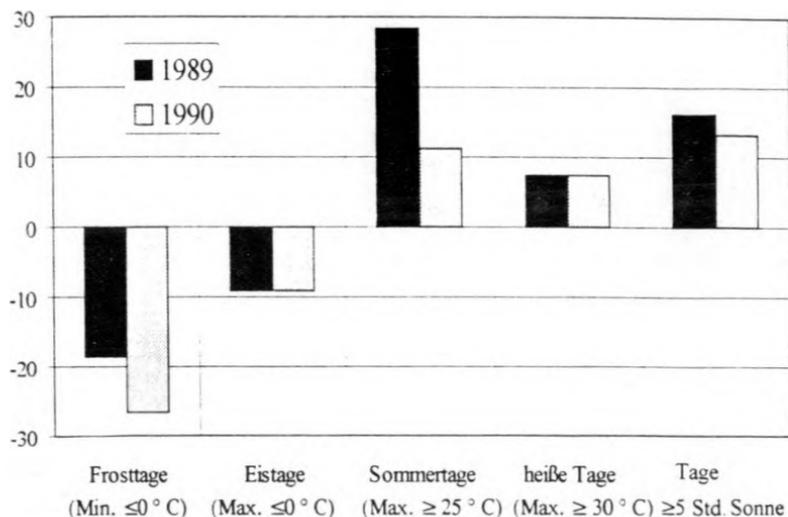


Abb. 1: Abweichung der Summe besonderer Tage 1989 und 1990 vom langjährigen Mittel. - Deviation from the longterm average in the number of days, defined as days with special weather conditions. Data for 1989 and 1990.

Methode

Das Gewässer wurde zwischen dem 10. Mai und dem 8. September 1989 an 28 Tagen aufgesucht, im Jahre 1990 fanden zwischen dem 29. April und dem 14. August 58 Exkursionen statt. Exuvien wurden stichprobenhaft gesammelt. Geschlechtsreife Imagines wurden sofort, frisch geschlüpfte erst nach eintägiger Haltung in gazeubespannten Holzgestellen von 0,125 - 0,2 m³ Volumen individuell markiert.

Ergebnisse

Besiedlung des Teiches

Die ersten geschlechtsreifen Individuen von *Ischnura elegans* wurden an Gewässern der näheren Umgebung am 14.5.1989 gesichtet und markiert. Von *I. pumilio* sind keine Fundorte im Umkreis von 5 km bekannt. Ab dem 20.5.1989 konnten vereinzelt männliche Individuen von *I. elegans* an dem noch fast vegetationslosen Gewässer „Wülfing“ beobachtet werden. Bis Ende Juni wurden insgesamt 3 Männchen registriert. Nach einer unbeständigen Witterungsperiode Anfang Juli, die durch Gewitter und kräftige Winde aus wechselnden Richtungen gekennzeichnet war, nahm die Zahl der Zygopteren am Gewässer deutlich zu: Allein am 11.7.1989 wurden 10 geschlechtsreife Tiere: 9 Männchen und 1 Weibchen von *I. elegans* gefangen. Bis zum 30.7.1989 wurden insgesamt 29 männliche und 3 weibliche Tiere gekennzeichnet. Alle waren eindeutig zugewandert. Kopulationen konnten am 11.7.1989 und 20.7.1989, eine Eiablage am 11.7.1989 um 17:30 h (MESZ) beobachtet werden. Von *Ischnura pumilio* lagen bis zum 30.7.1989 keine Beobachtungen vor.

Emergenz 1989

Am 30.7.1989 schlüpfte in einem flutenden Bestand von *Glyceria fluitans* ein Männchen von *Ischnura elegans*. Eine genauere Nachsuche erbrachte 4 Exuvien der Art in demselben Vegetationsbereich. Auch an den folgenden Tagen konnten in verschiedenen Beständen von *Alopecurus geniculatus* und *Glyceria fluitans* weiterhin schlüpfende Tiere gefunden werden. Am 7.8.1989 schlüpfte ein Weibchen von *I. pumilio*. Auch diese Art schlüpfte an den folgenden Tagen beständig, wenn auch in deutlich geringerer Zahl als ihre Schwesterart. Die letzte Imago von *I. elegans* verließ am 21.8.1989 den Teich, die letzte frisch geschlüpfte *I. pumilio* wurde am 24.8.1989 gefunden. Bis dahin waren insgesamt 17 Individuen von *I. pumilio* und 142 *I. elegans* während oder nach der Emergenz registriert worden (Abb. 2).

Die frisch geschlüpften Individuen beider Arten blieben während der Maturation in der ufernahen Hochstaudenflur. Ab dem 7.8.1989 fanden dort zunehmend Kopulationen und Eiablagen von *I. elegans* statt. Die Wiederfundrate der nach dem Schlupf markierten Individuen lag bei 32 % für *I. elegans* und bei 35 % für *I. pumilio*. Paarungen oder Eiablagen von *I. pumilio* wurden nicht gesehen. Jedoch konnte ein 11 Tage altes Weibchen am 18.8.1989 bei einem interspezifischen Paarungsversuch mit einem *I. elegans*-Männchen beobachtet werden. *I. elegans* dominierte auch unter den Imagines in vergleichbarem Verhältnis wie beim Schlupf (Tab. 1). Nach einer langen Schlechtwetterperiode Ende August wurden die letzten geschlechtsreifen Individuen beider Arten am 6.9.1989 gesehen.

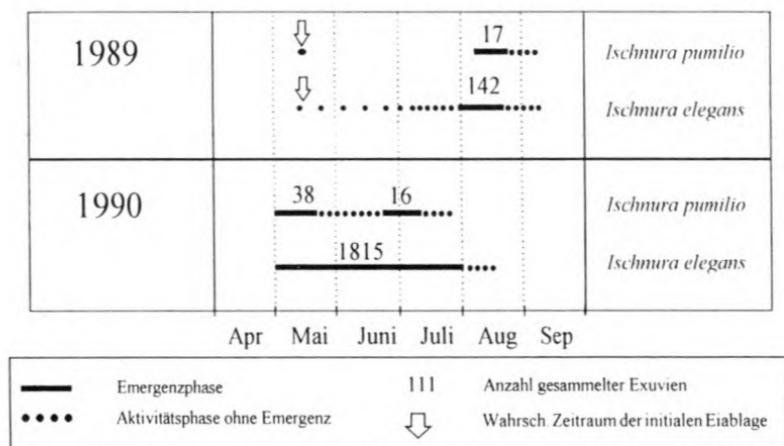


Abb. 2: Emergenz- und Aktivitätsmuster von *Ischnura elegans* und *I. pumilio* am Gewässer „Wülfing“ 1989-1990. Die Zahl der gesammelten Exuvien gibt die Mindestzahl der geschlüpften Imagines an. Die Pfeile markieren den Zeitraum der wahrscheinlichen Eiablage von *I. pumilio* und *I. elegans* 1989. - Patterns of emergence and reproduction-activity of *Ischnura elegans* and *I. pumilio* at pond „Wülfing“ in 1989 and 1990. Solid lines indicate emergence periods, dotted lines indicate periods in which reproduction, but no emergence has taken place. Numbers give the minimum amount of newly emerged adults. The arrows mark the period, when initial egg-deposition of both species probably has taken place.

Emergenz 1990

Nach dem ausgesprochen milden Winter 1989/90 schlüpfen vom 1.5.-19.5.1990 an Teich „Wülfing“ die ersten Individuen von *Ischnura pumilio*. Einer langen Pause folgte zwischen dem 26.6. und 11.7.1990 eine erneute Schlupfphase. Später konnten nur noch einzelne, bereits markierte Exemplare beobachtet, jedoch keine neuen Individuen mehr festgestellt werden. Nach 1990 konnte *I. pumilio* bis einschließlich 1996 nicht mehr am Teich „Wülfing“ nachgewiesen werden. Am 6.5.1990 schlüpfen die ersten Imagines von *I. elegans*. Die Art schlüpfte beständig über den gesamten Sommer hinweg mit Tagesmaxima von mehr als 100 Individuen und ohne klar erkennbare saisonale Gipfel oder Phasen ohne Emergenz. Die letzte Exuvie wurde am 28.7.1990 gefunden. Bis zum Ende der Erfassung am 16.8.1990 wurden keine weiteren frischen Imagines oder Exuvien gefunden. Mit zeitweilig mehreren Hundert Individuen in der Gewässerumgebung war *I. elegans* über den gesamten Sommer hinweg die absolut dominierende Zygoptere an dem Gewässer. Es wurden 1815 Exuvien gesammelt, die tatsächliche Zahl geschlüpfter Imagines wird auf über 2000 geschätzt. *I. pumilio* rezierte bereits beim Schlupf deutlich. Bei Stichproben unter den Imagines im Randbereich des Gewässers verloren sich die wenigen *I. pumilio* deutlich. Paarungen wurden nicht beobachtet.

Tab. 1: Anzahl täglich registrierter geschlechtsreifer Individuen der beiden Ischnura-Arten an Teich „Wülfing“ nach Schlupfbeginn, August 1989.

	<i>I. elegans</i>	<i>I. pumilio</i>	Verhältnis <i>I. elegans</i> / <i>I. pumilio</i>
07. Aug.	12	-	
08. Aug.	10	-	
11. Aug.	9	-	
15. Aug.	27	3	9,0
18. Aug.	28	5	5,6
20. Aug.	14	3	4,7
21. Aug.	34	8	4,3
24. Aug.	9	2	4,5

Sonstige Libellenarten

1989 konnten insgesamt 11 verschiedene Libellenarten bei Paarungen und Eiablagen am Teich „Wülfing“ beobachtet werden. *Enallagma cyathigerum*, *Coenagrion puella* und *Sympetrum striolatum* waren neben *Ischnura elegans* die zahlenmäßig häufigsten Arten. *Libellula depressa* trat in geringeren Abundanzen, aber beständig auf. Von *Anax imperator*, *Aeshna mixta* und *A. cyanea* konnten mehrfach einzelne Individuen, zumeist eierlegende Weibchen beobachtet werden. Außer den beiden *Ischnura*-Arten konnte keine Art ihren Entwicklungszyklus an Teich „Wülfing“ oder an einem der anderen neuangelegten Gewässer innerhalb eines Sommers abschließen. Tab. 2 zeigt die Gesamtemergenz für 1990. *A. cyanea* benötigte 2 Jahre für ihre Entwicklung. Die ersten Tiere schlüpfen erst 1991. *Sympecma fusca* wurde am 1.5.1990 bei der Eiablage gesehen.

Diskussion

Der Zeitpunkt der Teichanlage und das Ausbleiben einer Bepflanzung schließen die Möglichkeit aus, daß bereits vor dem Winter Larven in den Teich gelangt sind. Eintragung durch Wasservogel kann unter den gegebenen Umständen ebenfalls ausgeschlossen werden. Insofern müssen die ab Juli geschlüpften Individuen aus Eiern stammen, die im Mai 1989 abgelegt wurden, auch wenn im Falle von *Ischnura pumilio* bis zum 30.7.1989 keine

Tab. 2: Emergenz der Odonata an Teich „Wülfing“ im Jahr 1990.

Anisoptera	Exuvien	Zygoptera	Exuvien
<i>Libellula depressa</i>	456	<i>Ischnura elegans</i>	1815
<i>Sympetrum striolatum</i>	388	<i>Coenagrion puella</i>	447
<i>Anax imperator</i>	18	<i>Enallagma cyathigerum</i>	162
<i>Aeshna mixta</i>	11	<i>Ischnura pumilio</i>	54
		<i>Lestes sponsa</i>	3
		<i>Sympecma fusca</i>	2

adulten Tiere beobachtet wurden. Letztlich ergeben die Anzahl der geschlüpften Tiere, die Synchronisation und die kleinräumige Konzentration des Schlupfes weitere Indizien für eine autochthone Hervorbringung einer zweiten Generation. Der Beleg kann daher als gesichert gelten.

Wesentlich erscheinen mir folgende Fragen:

- (1) Ist die zweite Jahresgeneration in Mitteleuropa eine Ausnahmerecheinung unter besonderen klimatischen und standörtlichen Bedingungen oder tritt sie regelmäßig auf?
- (2) Inwiefern ist dieses Potential in Hinblick auf die Paarungs- und Ausbreitungsökologie, insbesondere von *I. pumilio*, wesentlich?
- (3) Welche Rolle spielt die Konkurrenz zwischen beiden Arten für die Vorkommen von *I. pumilio*?

Witterungs- und Standortbedingungen

Der Sommer 1989 war meteorologisch ein Ausnahmesommer. Trotz des feucht-kühlen Aprils, der die Emergenz aller Arten deutlich verzögerte, bot der extrem warme Mai optimale Entwicklungsbedingungen. Eine initiale Eiablage im Laufe des Mai wurde auf Grund der geringen Besuchsfrequenz nicht beobachtet. Wahrscheinlich ist, daß sich diese bei beiden Arten in der ersten Wärmeperiode zwischen dem 15. und 25. Mai ereignete. Die am 11.7. abgelegten Eier vollendeten sicher nicht mehr im selben Jahr ihre Entwicklung. Geht man vom 20.5. als Eiablagetermin aus, benötigten die Larven zwischen 71 und 90 Tagen für eine vollständige Entwicklung. GRIEVE (1937) hat *I. verticalis* unter experimentellen Bedingungen in 57 Tagen vom Ei bis zur Imago aufgezogen. KRIEGER & KRIEGER-LOIBL (1958) *I. elegans* bei 20-27° C in 2-3 Monaten. Auch die von AGUESSE (1955) beschriebenen zwei Sommergenerationen von *I. elegans* in Südfrankreich können nur etwa 60-70 Tage für die vollständige Entwicklung benötigt haben. Wesentlich für die hier beschriebene Generation scheint die sehr warme Phase in Mai und Juni gewesen zu sein, wodurch die Embryonal- und frühe Larvalentwicklung beschleunigt wurde. Zumindest bot der wechselhafte und eher kühle Juli keine außerordentlichen Bedingungen mehr.

Relevant ist in diesem Zusammenhang auch die Pioniersituation. GRIBBIN & THOMPSON (1990) zeigen, daß *I. elegans*-Larven in der Gegenwart größerer Artgenossen langsamer wachsen. Ähnliche Befunde erhalten auch McPEEK & CROWLEY (1987) für *I. verticalis*: Durch reduzierte Aktivität bei hohen Dichten verlangsamten sich Wachstum und Entwicklung deutlich. An

dem neuangelegten Gewässer bestand im Mai 1989 nahezu keine interspezifische Konkurrenz oder Prädation. Die Emergenzraten weisen zudem auf geringe Dichten der *Ischnura*-Larven und damit auf geringe intraspezifische Konkurrenz hin, so daß die Larven beider Arten sicher optimale Wachstumsbedingungen vorfanden. Obwohl 1990 ähnlich günstige Witterungsverhältnisse bot, konnten beide Arten wahrscheinlich keine zweite Generation mehr bilden. Unter Berücksichtigung der Emergenz aller Libellenarten im Jahre 1990 (Tab. 2) wird deutlich, daß bereits innerhalb des ersten Jahres sehr hohe Larvendichten entstanden. Die dadurch verstärkte inter- und intraspezifische Konkurrenz hatte im Vergleich zum Vorjahr sicher verminderte Wachstumsraten und damit eine längere Entwicklungsdauer zur Folge.

Bei der Schlupfphänologie des Jahres 1990 (Abb. 2) fallen der recht frühe Schlupfbeginn Anfang Mai, insbesondere aber die beiden diskreten Schlupfphasen bei *I. pumilio* auf. Daß Anfang Mai bereits die F₂-Generation ihre Entwicklung abgeschlossen hat, ist eher unwahrscheinlich, da der frühest mögliche Eiablagetermin der F₁-Generation nach dem 10.8.1989 datiert. Daher handelt es sich bei diesen Tieren entweder um Nachkommen eines zweiten *I. pumilio*-Geleges der P-Generation, das später im Vorsommer abgelegt wurde, oder die Larvenpopulation der F₁-Generation zeigte ein cohort-splitting, wie es für zahlreiche Libellen beschrieben ist (z.B. CORBET 1957, MÜLLER 1995). Möglich ist auch das Auftreten beider Phänomene. Dies bedeutet, daß ein Teil der Larven bereits im August, die übrigen erst im Mai ihre Entwicklung vollendeten. Erst die Ende Juni schlüpfenden Tiere bilden demnach die F₂-Generation, die aus den im August 1989 abgelegten Eiern der F₁-Generation stammt. Eine zweite Jahres-, also F₃-Generation, kann für *I. pumilio* 1990 aber als unwahrscheinlich angenommen werden.

Auch bei *I. elegans* bleibt die Generationsfolge 1990 unklar. Falls erneut eine zweite Jahres-, also F₃-Generation schlüpfte, blieb diese zumindest durch die kontinuierliche Emergenz der späten F₁- und der F₂-Imagines maskiert. Das Ende der Emergenzphase gegen Ende Juli deutet aber eher darauf hin, daß auch bei ihr keine solche zweite Generation auftrat. Ob nach dem 15.8.1990 noch einmal Emergenz stattfand, konnte zwar nicht festgestellt werden, ist aber unwahrscheinlich. Zu berücksichtigen ist hierbei, daß die Reproduktion aufgrund der klimatischen Verhältnisse 1-2 Wochen früher als im Vorjahr begann. Eindeutig bleibt aber, daß sich bereits im zweiten Jahr die typische lang anhaltende Schlupfperiode einstellte, die ebenso von den Nachkommen der späten P-Generation gebildet wurde, die erst im

Juni und Juli ihre Eier ablegten, wie auch von den Nachkommen der F₁-Tiere, die im August reproduzierten.

Von beiden Arten konnten demnach 1990 Nachkommen von zwei unterschiedlichen Generationen schlüpfen, trotz günstiger klimatischer Bedingungen wahrscheinlich aber keine zweite Jahresgeneration mehr. Diese scheint nicht nur an klimatisch günstige, sondern auch an konkurrenzarme Bedingungen im Gewässer gebunden zu sein.

Ausbreitungsökologie

Im Unterschied zu allen anderen europäischen Zygopteren zeigt *I. elegans* keinen typischen Jungfernflug, sondern verbleibt auch während der Maturation in der unmittelbaren Umgebung der Gewässer (PARR 1973a). Reproduktions- und Reifungsprozeß vollziehen sich also nicht in räumlicher Trennung. Vergleichbares Verhalten findet sich z.B. bei *I. ramburii* (ROBERTSON 1985) oder *I. graellsii* (CORDERO 1989). ROWE (1978) hat bei *I. aurora* regelmäßig frisch geschlüpfte Weibchen in Kopulationen beobachtet. Auch JURZITZA (1970) hat ein unausgefärbtes Weibchen von *I. pumilio* im Paarungsrad beobachtet. ROWE vermutet in dem Verhalten, Spermata bereits vor der Ovarienreife aufzunehmen, eine Adaptation schlecht fliegender Inselarten an die hohe Verdriftungsgefahr. Selbst bei Arten, die erst nach Erreichung der Maturität kopulieren, könnte eine solche Adaptation vorliegen. Das schnelle Erreichen der Geschlechtsreife, die bei *I. elegans* nach 6-8 Tagen (PARR 1973a), bei warmer Witterung aber auch bereits nach 4 Tagen eintritt (INDEN-LOHMAR, unpubl.) und von LANGENBACH (1993) für *I. pumilio* auf 6-12 Reifungstage ermittelt worden ist, kann korrespondierend mit der geringen Flugaktivität und der außergewöhnlichen Unabhängigkeit der Paarungsaktivität von Witterungsfaktoren (PARR 1973b) dahingehend interpretiert werden. Die Fähigkeit, fertiles Sperma bis zu 15 Tage lang zu speichern, wie es CORDERO (1990) für *I. graellsii* nachweist, macht migrierende oder verdriftete Weibchen daher bei der Besiedlung neuer Gewässer von der ungewissen Gegenwart männlicher Artgenossen unabhängig. Die frühen Eiablagen am Gewässer „Wülfing“, an dem im Mai und Juni keine oder kaum Männchen beider Arten vorhanden waren, deuten darauf hin, daß die Weibchen an einem anderen, wahrscheinlich ihrem Ursprungsgewässer, bereits begattet worden sind. Auch an anderen neuangelegten Gewässern wurden mehrere Eiablagen von *I. elegans* an Tagen ohne Männchenaktivität beobachtet. Wenngleich bislang keine vergleichbaren Beobachtungen für *I. pumilio* vorliegen, paßt dies doch in das Bild der Pionierart, die neu entstandene oder ephemere Gewässer rasch

besiedelt (FOX 1987, FOX & JONES 1991, JURZITZA 1970, WELLINGHORST & MEYER 1979). Charakteristisch ist hierbei das plötzliche Auftauchen, auch in weiter Entfernung zu bekannten Fundorten und das ebenso rasche Erlöschen der Vorkommen. Langfristig bodenständige Vorkommen sind selten (z.B. FOX und CHAM 1994, MARTENS 1991, RUDOLPH 1979). Sowohl FOX (1989) als auch CHAM (1993) beschreiben das spontane und zügige Verlassen von Gewässern durch geschlechtsreife Individuen als einen „Ausbreitungsflug“, der ethologisch im Zusammenhang mit der hohen Dynamik dieser Art stehen kann. Eine breite Streuung von Individuen, vor allem von befruchteten Weibchen, durch passive Verdriftung oder aktive Wanderung kann zu einer kurzfristigen und hocheffektiven Nutzung neuentstandener oder temporärer Gewässer führen. Die räumliche und zeitliche Streuung der Gelege kann auch dazu dienen, das an temporären Gewässern immer bestehende Austrocknungsrisiko zu kompensieren. Durch eine zweite Jahresgeneration kann im Sinne einer r-Strategie der Bestand an einem erfolgreich besiedelten Gewässer kurzfristig vervielfacht werden.

Konkurrenz

Bemerkenswert an dem hier beschriebenen Fund ist, daß beide *Ischnura*-Arten das Gewässer gleichzeitig besiedelten und eine nahezu identische Entwicklungsdauer zeigten. Deutlich ist hierbei aber auch, daß *I. elegans* bei der Emergenz bereits im ersten Jahr in einem Verhältnis von 4:1 auftrat und im zweiten Jahr in einem Verhältnis von 20:1 dominierte. Ob dieses Verhältnis nur die stärkere Zuwanderung und Eiablage von *I. elegans* aus benachbarten Populationen widerspiegelt oder Resultat direkter Konkurrenzwirkung ist, bleibt unklär. Ungeklärt bleibt auch, in wieweit Larval- und Imaginalökologie hieran beteiligt sind. Da der einzige beobachtete Paarungsversuch von *I. pumilio* ein heterospezifisches Tandem war, kann das schnelle Erlöschen dieses Vorkommens auch durch direkte Konkurrenz mit *I. elegans* bzw. durch die verminderte Wahrscheinlichkeit, arteigene Paarungspartner zu finden, bedingt sein. Bislang gibt es keine Studie zur Konkurrenz zwischen den Larven beider Arten, und nur VERDONK (1979) hat die etho-ökologische Einnischung der Imagines untersucht. KRIEGER & KRIEGER-LOIBL (1958) haben experimentell gezeigt, daß die optische Art- und Geschlechterkennung von *I. elegans*-Männchen zu zahlreichen Interaktionen mit artfremden Tieren, vor allem mit *I. pumilio* führt.

Die Unstetigkeit von *I. pumilio* ist bislang vorwiegend unter dem Gesichtspunkt ihrer stenöken Habitatansprüche diskutiert worden (z.B. CHAM 1991, JURZITZA 1970). RUDOLPH (1979) weist bereits darauf hin, daß die Art

tatsächlich wohl eine recht weite ökologische Valenz hat. Darauf lassen auch die Resultate von FOX (1987) schließen, wonach die Art in Süd-England in wesentlich größere Höhenlagen aufsteigt als *I. elegans*. In dem noch sehr lückenhaften Bild, das wir von der Biologie der zierlichen *I. pumilio* haben, scheint ihre Konkurrenzschwäche gegenüber anderen Zygopteren, vor allem wohl aber gegenüber der ubiquitären *I. elegans*, eine größere Rolle zu spielen als bisher angenommen. Eine gezielte Untersuchung syntoper Vorkommen und der Larvalökologie unter diesem Gesichtspunkt kann sicher mehr Licht auf die immer noch rätselhaftige Biologie dieser Art werfen.

Danksagung

Ich danke J. Lempert, Hamburg, und Dr. A. Martens, Braunschweig, für fruchtbare Diskussionen, Kommentare und die Beschaffung von Literatur.

Literatur

- AGUESSE, P. (1955): Note préliminaire sur les odonates de Camargue. *Terre Vie* 102: 287-308
- CHAM, S.A. (1991): The scarce Blue-tailed Damselfly, *Ischnura pumilio* (Charpentier): its habitat preferences in south-east England. *J. Br. Dragonfly Soc.* 7: 18-25
- CHAM, S.A. (1993): Further observations on generation time and maturation of *Ischnura pumilio* with notes on the use of a mark-recapture programme. *J. Br. Dragonfly Soc.* 9: 40-46
- CORBET, P.S. (1957): The life-history of the Emperor dragonfly *Anax imperator* Leach (Odonata: Aeshnidae). *J. Anim. Ecol.* 26: 1-69
- CORBET, P.S. (1962): *A biology of dragonflies*. Witherby, London
- CORDERO, A. (1989): Reproductive behaviour of *Ischnura graellsii* (Rambur) (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica* 18: 237-244
- CORDERO, A. (1990): The adaptive significance of the prolonged copulations of the damselfly, *Ischnura graellsii*. *Anim. Behav.* 40: 43-48
- DEUTSCHER WETTERDIENST, Wetteramt ESSEN (1989): *Wöchentlicher Witterungsbericht für Nordrhein-Westfalen* 15
- DEUTSCHER WETTERDIENST, Wetteramt ESSEN (1990): *Wöchentlicher Witterungsbericht für Nordrhein-Westfalen* 16
- FOX, A.D. (1987): *Ischnura pumilio* (Charpentier) in Wales: a preliminary review. *J. Br. Dragonfly Soc.* 3: 32-36
- FOX, A.D. (1989): *Ischnura pumilio* (Charpentier) (Odonata: Coenagrionidae) - A wandering opportunist? *Ent. Rec. J. Var.* 101: 25-26
- FOX, A.D. & T.A. JONES (1991): Oviposition behaviour and generation time in *Ischnura pumilio* (Charpentier) (Odonata, Coenagrionidae). *Ent. mon. Mag.* 127: 253-255

- FOX, A.D. & S.A. CHAM (1994): Status, habitat use and conservation of the scarce blue-tailed damselfly *Ischnura pumilio* (Charpentier) (Odonata: Coenagrionidae) in Britain and Ireland. *Biol. Conserv.* 68, 115-122
- GRIBBIN, S.D. & D.J. THOMPSON (1990): Asymmetric intraspecific competition among larvae of the damselfly *Ischnura elegans* (Zygoptera: Coenagrionidae). *Ecol. Entomol.* 15: 37-42
- GRIEVE, E. (1937): Studies on the biology of the damselfly *Ischnura verticalis* Say, with notes on certain parasites. *Ent. amer.* 17: 121-153
- INDEN-LOHMAR, C. (1991): *Zur Besiedlung anthropogener Kleingewässer durch Libellen (Odonata)*. Staatsexamensarbeit, Universität Bonn
- JÖDICKE, R., U. KRÜNER, G. SENNERT & J.T. HERMANS (1989): Die Libellenfauna im südwestlichen niederrheinischen Tiefland. *Libellula* 8: 1-106
- JURZITZA, G. (1970): Beobachtungen zur Ökologie und Ethologie von *Ischnura pumilio* (Charp.). *Beitr. Naturk. Forsch. SüdwDtl.* 24: 151-153
- KERN, D. (1995): Die Libellen des Landkreises Diepholz (Insecta: Odonata). *Libellula* 14: 57-95
- KRIEGER, F. & E. KRIEGER-LOIBL (1958): Beiträge zum Verhalten von *Ischnura elegans* und *Ischnura pumilio* (Odonata). *Z. Tierpsychol.* 15: 82-93
- LANGENBACH, A. (1993): *Verhaltensökologie von Ischnura pumilio (Charpentier) unter besonderer Berücksichtigung des Farbwechsels der Weibchen (Insecta: Odonata)*. Diplomarbeit, TU Braunschweig
- 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
- LEMPERT, J. (1996): Zur Libellenfauna der ostfriesischen Insel Wangerooge. *Seevögel* 11: 82-87
- LUTZ, P.E. (1974): Effects of temperature and photoperiod on larval development in *Tetragoneuria cynosura* (Odonata: Libellulidae). *Ecology* 55: 370-377
- MACAN, T.T. (1974): Twenty generations of *Pyrrhosoma nymphula* (Sulzer) and *Enallagma cyathigerum*. *Odonatologica* 3: 107-119
- MARTENS, A. (1991): Kolonisationserfolg von Libellen an einem neu angelegten Gewässer. *Libellula* 10: 45-61
- MCPEEK, M.A. & P.H. CROWLEY (1987): The effects of density and relative size on the aggressive behaviour, movement and feeding of damselfly. *Anim. Behav.* 35: 1051-1061
- MORIN, P.J. (1984): Odonate guild composition: experiments with colonization history and fish predation. *Ecology* 65: 1866-1873
- MÜLLER, O. (1995): *Ökologische Untersuchungen an Gomphiden (Odonata: Gomphidae) unter besonderer Berücksichtigung ihrer Larvenstadien*. Cuvillier, Göttingen
- NORLAND, U. (1984): The life cycle and larval photoperiodic responses of *Coenagrion hastulatum* (Charpentier) in two climatically different areas (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica* 13: 429-449
- PARR, M.J. (1969): Comparative notes on the distribution, ecology and behaviour of some damselflies (Odonata). *Entomologist* 102: 151-161

- PARR, M.J. (1970): The life histories of *Ischnura elegans* (Vander Linden) and *Coenagrion puella* (L.) (Odonata) in south Lancashire. *Proc. R. ent. Soc. Lond. (A)* 45: 172-181
- PARR, M.J. (1973a): Ecological studies of *Ischnura elegans* (Vander Linden) (Zygoptera: Coenagrionidae). I. Age groups, emergence patterns and numbers. *Odonatologica* 2: 139-157
- PARR, M.J. (1973b): Ecological studies of *Ischnura elegans* (Vander Linden) (Zygoptera: Coenagrionidae). II. Survivorship, local movements and dispersal. *Odonatologica* 2: 159-174
- PORTMANN, A. (1921): *Die Odonaten in der Umgebung von Basel, Beitrag zur biologischen Systematik der mitteleuropäischen Libellen*. Dissertation Univ. Basel, Nachdruck: Piper, München 1967
- PRITCHARD, G. (1989): The role of temperature and diapause in the life history of a temperate zone dragonfly: *Argia vivida* (Odonata: Coenagrionidae). *Ecol. Entom.* 14: 99-108
- RIS, F. (1909): Odonata. In: BRAUER, F. (Hrsg.): *Die Süßwasserfauna Deutschlands*. Heft 9
- REINHARD, K. (1990): Die Kleine Pechlibelle - bodenständig im Stadtgebiet von Karl-Marx-Stadt (Odonata). *Veröff. Mus. Naturk. Chemnitz* 14: 103-107
- ROBERTSON, H. (1985): Female dimorphism and mating behaviour in a damselfly, *Ischnura ramburi*: females mimicking males. *Anim. Behav.* 33: 805-809
- ROWE, R.J. (1978): *Ischnura aurora* (Brauer), a dragonfly with unusual mating behaviour (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica* 7: 375-383
- RUDOLPH, R. (1979): Bemerkungen zur Ökologie von *Ischnura pumilio* (Charpentier) (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica* 8: 55-61
- VERDONK, M. (1979): Comparison of the habitat and population structure of *Ischnura elegans* (Vander L.) and *I. pumilio* (Charp.) in a central Netherlands locality (Zygoptera: Coenagrionidae). *Notul. odonatol.* 1: 81
- WELLINGHORST, R. & W. MEYER (1979): Einige Beobachtungen zur Biologie von *Ischnura pumilio* (Charp.) und *Libellula depressa* (L.) (Odonata). *Dt. ent. Z., N. F.* 26: 271-274
- WESENBERG-LUND, C. (1913): Odonaten-Studien. *Int. Rev. ges. Hydrobiol. Hydrogr.* 6: 155-228, 373-422
- ZIEBELL, S. & T. BENKEN (1982): Zur Libellenfauna in West-Niedersachsen (Odonata). *Drosera* '82: 135-150

