

# Atmungsverhalten von *Orthetrum cancellatum*-Larven: Einfluss der aktuellen Temperatur und der Aufzuchtbedingungen (Odonata: Libellulidae)

Lesley Mühle<sup>1</sup>, Lena Rohe<sup>1</sup>, Ida Flenner<sup>1,2</sup> und Frank Suhling<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Institut für Geoökologie, Technische Universität Braunschweig,

Langer Kamp 19c, D-38106 Braunschweig,

<lesley.muehle@arcor.de>, <l.rohe@tu-bs.de>, <f.suhling@tu-bs.de>

<sup>2</sup> Ekologi och miljövetenskap, Högskolan i Halmstad, P.O. Box 823, S-30118 Halmstad

<ida.flenner@hh.se>

## Abstract

Ventilation behaviour of *Orthetrum cancellatum* larvae: influence of the current temperature and rearing conditions (Odonata: Libellulidae) — The intensity of respiration of larval Anisoptera can be determined by observing the frequency of abdominal movements. We used this to study the influence of the current temperature on the larval respiration of *O. cancellatum*. We assumed that (1) the breathing rate of the larvae increases with rising temperature and that (2) the response to the current temperature depends on the rearing conditions. The larvae were kept for nine months under four different rearing conditions. The egg clutches originated from two countries in different climate zones, from southern France in the Mediterranean area and from northern Germany in the temperate zone. Our experiment revealed that the ventilation rate increased with increasing temperature. This was more pronounced with higher rearing temperatures than the larvae experienced. We interpreted this as a habituation effect. The size of the larvae influenced the ventilation rate as well. On the other hand, the genetic and geographic origin of the larvae had no significant effect.

## Zusammenfassung

Die Intensität der Respiration bei Anisopteralarven kann relativ einfach über die Beobachtung der Häufigkeit der Abdominalbewegungen ermittelt werden. Wir haben uns dies zu Nutze gemacht, um den Einfluss der aktuellen Temperatur auf die Atmungsrate von Larven von *Orthetrum cancellatum* zu untersuchen. Dabei haben wir angenommen, dass die Atmungsrate der Larven mit steigender Temperatur zunimmt und die Reaktion auf die aktuelle Temperatur auch von den Aufzuchtbedingungen abhängt. Die Larven wurden vor unserem Versuch über neun Monate bei vier unterschiedlichen Aufzucht-

bedingungen gehalten. Die Eigelege stammten aus zwei Klimazonen, der mediterranen Zone in Südfrankreich und der gemäßigten Zone in Norddeutschland. Wir stellten fest, dass die Atmungsrate mit steigender Temperatur zunahm. Die Steigung war umso ausgeprägter, je höher die Temperatur bei der Aufzucht der Larve war, was wir als Gewöhnungseffekt interpretieren. Die Größe der Larven während des Versuchs beeinflusste die Atmungsrate ebenfalls. Die genetische und geographische Herkunft der Larven hatten dagegen keinen signifikanten Einfluss.

## Einleitung

Die Atmung bei Großlibellenlarven erfolgt fast ausschließlich über den Enddarm (CORBET 1999: 74). Im Rektum sind Kiemenlamellen ausgebildet, die zusätzlich mit Tracheenkiemen ausgestattet sind, so dass eine vergrößerte Respirationsfläche entsteht (TILLYARD 1916). Durch kräftige Abdominalmuskeln wird das Atemwasser in einem regelmäßigen Rhythmus in den Enddarm eingesogen und wieder ausgestoßen. Die Kontraktions- und Dilatationsbewegungen des Enddarms sind durch Heben und Senken des Bauchschildes sichtbar und können bei Großlibellenlarven selbst im Ruhezustand gezählt werden (MÜNCHBERG 1966). Die Atemfrequenz der Larven ist vom Sauerstoffgehalt des umgebenden Wassers abhängig (MÜNCHBERG 1966). Dieser wiederum hängt von der Wassertemperatur ab, denn je wärmer das Wasser ist, desto niedriger ist die Löslichkeit von Sauerstoff im Wasser (SCHMIDT-NIELSEN 1997: 9). Larven, die hypoxischen Bedingungen ausgesetzt sind, reagieren mit einem Anstieg in der Atemhäufigkeit und in der Amplitude der Atmung (MILLER 1993). Bei empfindlicher Abnahme des Sauerstoffgehaltes suchen die Larven die Wasseroberfläche auf, heben das Abdominalende über die Wasseroberfläche und nehmen mit den Atmungsorganen des Enddarms atmosphärische Luft auf (MÜNCHBERG 1966; ZAHNER 1959).

Die Wassertemperatur beeinflusst aber nicht nur den Sauerstoffgehalt, sondern ebenfalls das Wachstum, die Entwicklung und somit den ganzen Lebenszyklus der Larven (SCHÜTTE & SCHRIMPF 2002). Normalerweise steigt der Stoffwechsel mit steigender Temperatur bis zu einem artspezifischen Optimum an, um dann bei weiterer Temperaturerhöhung wieder abzusinken (KRISHNARAJ & PRITCHARD 1995; SCHMIDT-NIELSEN 1997: 188). Ein weiterer Parameter, der die Atmung beeinflussen kann, ist die Größe der Larven (z.B. BALKE 1957; SCHÜTTE & SCHRIMPF 2002).

Die Reaktion von Tieren auf die aktuelle Temperatur kann variieren, wenn die Tiere längere Zeit unterschiedlichen Bedingungen wie zum Beispiel unterschiedlichen Umgebungstemperaturen ausgesetzt sind. Dies wird als Akklimatisation oder - im Falle von Laboreffekten - als Akklimation bezeichnet (SCHMIDT-NIELSEN 1997: 198). Bei Libellenlarven waren solche Wirkungen bislang unbekannt. Für uns stellte sich deshalb die Frage, ob und wie sich die Atmungsrate von Larven unterscheidet, die über einen längeren Zeitraum unterschiedlichen Temperaturen ausgesetzt waren. Die Frage der Akklimatisation ist auch vor dem Hintergrund der Klimaerwärmung zu sehen. Bei Libellen sind schon jetzt verschiedene Effekte des

Klimawandels nachgewiesen (siehe Übersicht in HASSALL & THOMPSON 2008). Direkte physiologische Reaktionen wurden bislang kaum untersucht.

In dieser Arbeit haben wir die Hypothese untersucht, dass die Larven bei höheren aktuellen Umgebungstemperaturen öfter atmen als die Larven bei niedrigeren. Die Hypothese stütze sich auf die Erkenntnis, dass sich in warmem Wasser weniger Sauerstoff löst als in kaltem Wasser. Somit ist der Sauerstoffgehalt in wärmerem Wasser geringer und die Larven müssen öfter atmen, um ihren Bedarf zu decken. Um diese Annahme zu bestätigen, wurde neben der Anzahl der Atemzüge auch der Sauerstoffgehalt in den Aquarien gemessen. Wir haben außerdem untersucht, ob unterschiedliche Temperaturbedingungen während der Larvalentwicklung einen Einfluss auf die Temperaturreaktion haben. Die von uns verwendeten Larven wurden zuvor über neun Monate bei natürlich fluktuierenden und demgegenüber um 2, 4 und 6°C erhöhten Temperaturen aufgezogen. In unserer Studie haben wir berücksichtigt, dass die Herkunft aus verschiedenen Regionen und die Abstammung von unterschiedlichen genetischen Linien, d.h. Müttern, sowie die Größe und die Aktivität der Larven im Versuch einen Einfluss auf das Atmungsverhalten der Larven haben könnten.

## Untersuchungsgebiet & Methoden

### Herkunft der Larven

Die in diesem Versuch verwendeten Larven wurden aus Eigelegen aufgezogen, die von Weibchen von *Orthetrum cancellatum* aus zwei verschiedenen Klimazonen stammten: zum einen aus dem mediterranen Klima zum anderen aus den mittleren Breiten. Eigelege von neun Weibchen stammten aus dem Rhône-Delta in der Nähe von Arles in Süd-Frankreich (43°41'N, 04°38'E) und neun weitere aus der Umgebung von Braunschweig (52°16'N, 10°31'E) in Deutschland. Die Art ist sowohl in Frankreich als auch in Deutschland weit verbreitet und besiedelt fast alle Gewässertypen von Fließ- oder Stillgewässern bis hin zu temporären Gewässern.

### Vorbehandlung der Larven und Versuchsdurchführung

Die von jeweils neun Weibchen pro Herkunftsregion gewonnenen Eigelege wurden für ihre Entwicklung, sortiert nach der Herkunft und Weibchen, in Aquarien (20 x 12 cm) gesetzt, die am Boden mit Sand bedeckt und mit etwas Heu ausgestattet waren, um Protozoen als Anfangsfutter zu züchten - für weitere Details siehe FLENNER et al. (2009). Im Juli und August 2007 schlüpfen die Larven und die Aufzucht begann. Den Larven wurden zunächst mit *Artemia salina* und später mit *Daphnia* sp. und Chironomidenlarven ad libitum gefüttert.

Die Larven wurden unter verschiedenen Bedingungen aufgezogen. Dabei entsprachen die Aufzuchtbedingungen vier verschiedenen Temperaturregimes. Die Nachkommen jedes Weibchens wurden auf jeweils alle vier Temperaturregimes verteilt. Die Aquarien mit den Larven standen in vier großen Wasserbecken, in

denen die vier unterschiedlichen Temperaturansätze eingestellt waren. Die Wassertemperatur entsprach in einem Becken etwa der aktuellen Lufttemperatur und wurde kontinuierlich in Abständen von 20 Sekunden digital gemessen und aufgezeichnet. In den anderen Becken wurde die Temperatur mittels Aquarienheizern und einer selber gebauten Regeltechnik um 2, 4 und 6°C gegenüber der aktuellen Temperatur erhöht (Abb. 1). Das Wasser in den Becken wurde ständig durch Pumpen in Bewegung gehalten, um eine gute Durchmischung zu gewährleisten. Dadurch unterschied sich die Wassertemperatur in allen Aquarien innerhalb eines Beckens um maximal 0,1°C. Die Wasserbecken waren im Außenbereich des Biozentrums der TU Braunschweig aufgebaut und gegen Regen durch ein durchsichtiges Plastikdach geschützt.

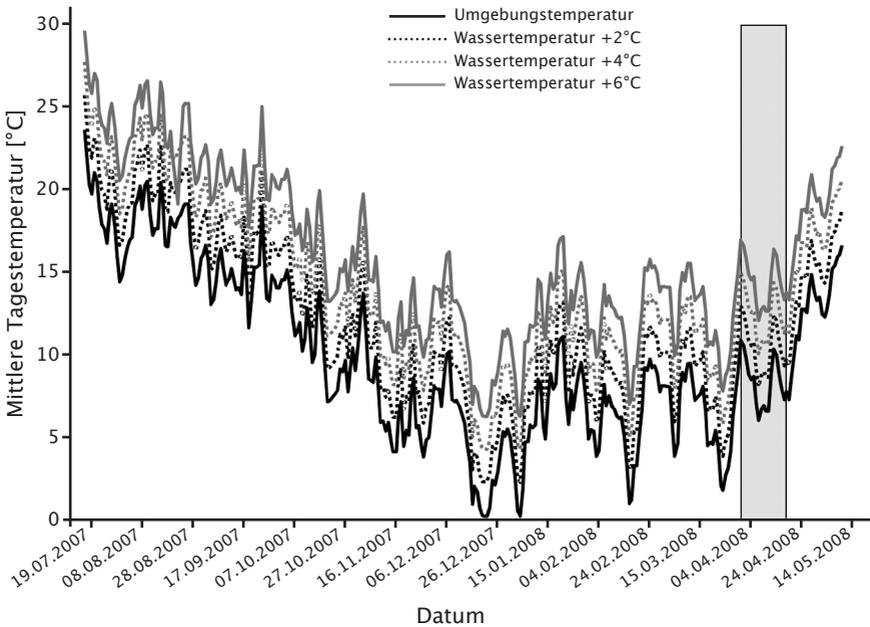


Abbildung 1: Mittlere Tagestemperaturen in den Wasserbecken bei vier verwendeten Aufzuchtbedingungen dieser Studie während der gesamten Entwicklungsperiode von Larven von *Orthetrum cancellatum*. Der eigentliche Untersuchungszeitraum ist grau hinterlegt. — Figure 1: The average daytime temperatures of the four rearing conditions used in this study, during the complete larval development of *Orthetrum cancellatum*. The actual study period is marked grey.

## **Erfassung der Atmungsrate**

Unsere Untersuchungen fanden im April 2008 statt. Zu diesem Zeitpunkt hatten die Larven etwa neun Monate bei den unterschiedlichen Aufzuchtbedingungen verbracht und waren unterschiedlich schnell gewachsen. Deshalb waren die in unserem Versuch verwendeten Larven aus den Becken mit höherer Temperatur im Mittel größer. Auch die französischen Larven waren im Mittel größer als die deutschen (siehe Ergebnisteil).

Insgesamt haben wir das Atmungsverhalten von 87 Larven beobachtet. Die Beobachtungen fanden bei unterschiedlichen aktuellen Umgebungstemperaturen statt. Aus jedem Aufzuchtbecken wurde jeweils nur eine Larve für die Messungen verwendet. Wenn mehrere Larven im Becken vorhanden waren, wurde jeweils eine per Zufall ausgewählt. Die Messungen fanden immer am Nachmittag statt, um den Einfluss möglicher tagesrhythmischer Schwankungen mit verändertem Atmungsverhalten zu vermeiden. Von einem Computer wurden die aktuellen Temperaturen in den Becken mit den Aquarien automatisch aufgezeichnet (s.o.). Wir haben für unsere Messungen je eine Larve mit einer Pinzette aus einem Aufzuchtbecken in ein kleines, mit etwas Wasser aus dem Becken gefülltes Glasschälchen gesetzt, in dem sie sich frei bewegen konnte. Eine Schreckreaktion nach dem Umsetzen in Bezug auf das Atmungsverhalten konnte nicht beobachtet werden. Die Atemzüge einer Larve wurden über einen Zeitraum von fünf Minuten gezählt. Dafür wurden die rektalen Pumpvorgänge der Larve beobachtet. Bei kleineren Larven wurde eine Vergrößerungsbrille (3x) genutzt, bei den größeren Larven konnte diese Bewegung mit dem bloßen Auge beobachtet werden. Diese Zählung wurde danach einmal wiederholt und für die Auswertung wurde ein gemittelter Wert der Anzahl der Atemzüge einer Larve innerhalb von fünf Minuten verwendet.

Bei jeder Messung wurde der Sauerstoffgehalt des Aquariumwassers mit einer Sauerstoff-Elektrode der Firma WTW bestimmt. Als Vergleichsmaß für die Größe der Larve wurde die Kopfbreite ermittelt. Dafür wurde jede Larve einzeln mit einer Digitalkamera fotografiert und mit dem Computerprogramm ImageJ der größte Abstand zwischen den Augen gemessen.

## **Auswertung**

Zur Auswertung haben wir eine Kovarianzanalyse (ANCOVA) verwendet mit den Aufzuchtbedingungen (= Temperaturregime) und der geographischen Herkunft als unabhängigen Faktoren, der aktuellen Temperatur sowie der Larvengröße (= Kopfbreite) als Kofaktoren und der genetischen Herkunft (Weibchen) als Zufallsfaktor. Zusätzlich haben wir untersucht, ob der Sauerstoffgehalt im Wasser von der aktuellen Temperatur abhängig war und wie sich die Atmungsrate in Bezug auf den Sauerstoffgehalt verhielt. In beiden Fällen haben wir einfache Regressionsanalysen verwendet. Alle Analysen wurden mit SPSS 16.0 durchgeführt.

## Ergebnisse

Die Atmungsrate unterschied sich signifikant zwischen den Aufzuchtbedingungen (Tab. 1). Die Korrelationen zwischen Atmungsrate und aktueller Temperatur zeigen, dass bei den Aufzuchtbedingungen von 2°C und 4°C der Zusammenhang nicht besonders deutlich war, was in den R-Werten deutlich wurde (Abb. 2). Bei der Aufzuchtbedingung von 6°C dagegen war die Zunahme der Atmungsrate am besten zu erkennen (Abb. 2). Außerdem hatten die aktuelle Umgebungstemperatur und die Größe der Larven einen signifikanten Einfluss (Tab. 1). Mit Zunahme beider Parameter stieg die Atmungsrate an (Abb. 2, 3). Die Korrelation zwischen Atmungsrate und Größe war bei den französischen Larven nicht so deutlich wie bei den deutschen (Abb. 3). Die höhere Varianz und der entsprechend geringere R-Wert deuteten bei den französischen Larven darauf hin, dass hier vor allem andere Faktoren als die Größe die Atmungsrate beeinflusst haben (Abb.3). Der Sauerstoffgehalt des Aquarienwassers fiel mit steigender Temperatur (Abb. 4a); entsprechend nahmen die Atemzüge der Larven mit fallendem Sauerstoffgehalt zu (Abb. 4b). Die geografische und genetische Herkunft hatten keinen signifikanten Einfluss auf die Atmungsrate (Tab. 1).

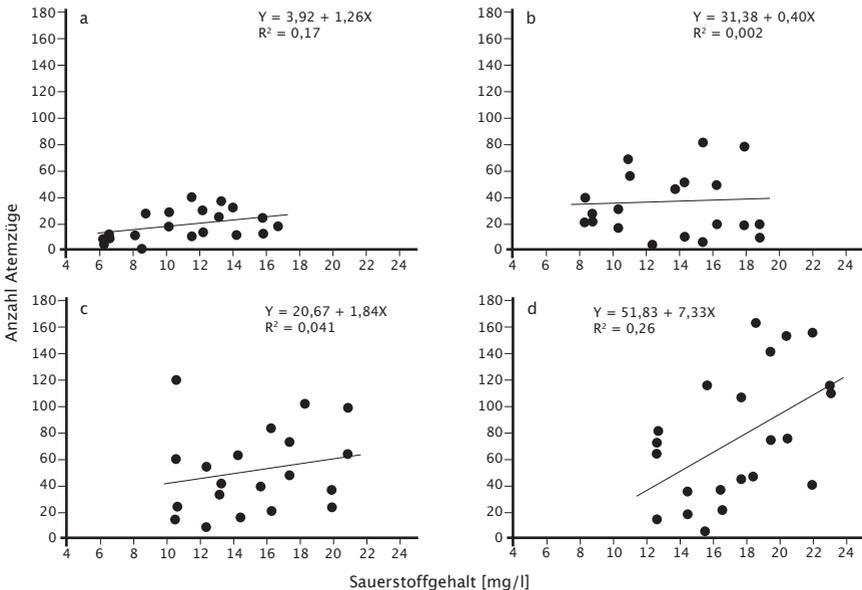


Abbildung 2: Anzahl der Atemzüge von Larven von *Orthetrum cancellatum* innerhalb von fünf Minuten in Abhängigkeit von der aktuellen Temperatur, aufgeteilt nach den Aufzuchtbedingungen. — Figure 2: Number of ventilation movements of larval *Orthetrum cancellatum* within five minutes, depending on the current temperature and divided according to the rearing conditions: (a) 0°C-Ansatz, 0°C-approach; (b) 2°C-Ansatz, 2°C approach; (c) 4°C-Ansatz, 4°C approach; (d) 6°C-Ansatz, 6°C approach.

Tabelle 1. Einfluss verschiedener Variablen auf die Atmungsrate von *Orthetrum cancellatum*-Larven. Ergebnisse einer univariaten Varianzanalyse mit dem Temperaturregime bei der Larvalentwicklung und der geografischen Herkunft der Larven als unabhängige Faktoren, der aktuellen Umgebungstemperatur und der Größe der Larven als Kofaktoren und der genetischen Herkunft von unterschiedlichen Weibchen als Zufallsvariable. Wechselwirkungen wurden nur zwischen Temperaturregime und der aktuellen Temperatur betrachtet. — Table 1. The influence of different variables on the ventilation rate of larval *Orthetrum cancellatum*. The results of ANOVA with the temperature regime in the larval development and the geographical origin of larvae as independent factors, the current ambient temperature and the size of larvae as cofactors and the genetic origin of different females as random variable. Interactions were considered only between rearing conditions and the current temperature.

FAKTOREN	df	F	P
Aufzuchsbedingungen (Temperaturregime)	3, 63	2,952	0,039
Aktuelle Temperatur	1, 63	12,012	0,001
Temp. regime * akt. Temp.	3, 63	4,820	0,004
Geografische Herkunft	1, 63	0,169	0,682
Größe	1, 63	5,234	0,026
Genetische Herkunft (Weibchen)	8, 63	1,844	0,085

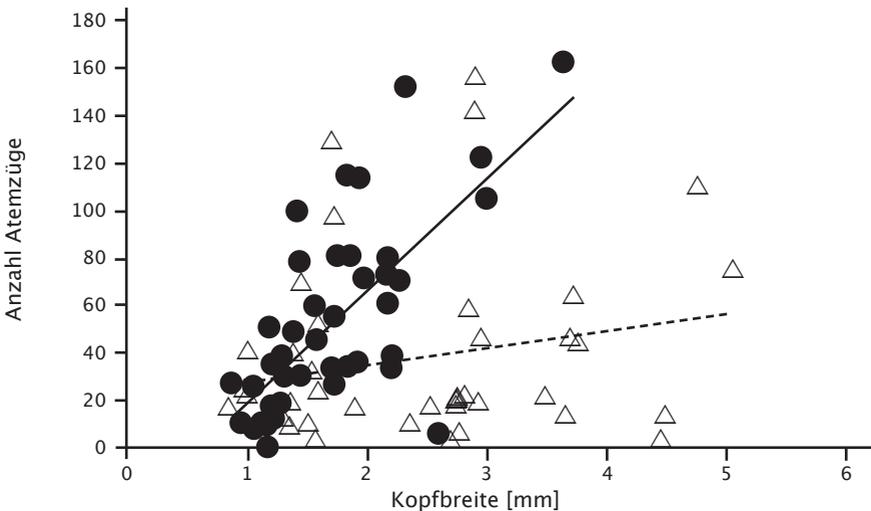


Abbildung 3: Atemzüge von *Orthetrum cancellatum*-Larven unterschiedlicher Herkunft innerhalb von fünf Minuten, in Abhängigkeit von der Larvengröße [Kopfbreite in mm]. — ● Deutschland, Germany:  $Y = -26,13 + 46,70X$ ,  $R^2 = 0,497$ ,  $P = <0,001$ ; -△ Frankreich, France:  $Y = 20,67 + 7,19X$ ,  $R^2 = 0,046$ ,  $P = 0,1671$ .

## Diskussion

In unserem Versuch stellten wir fest, dass die Atmungsrate der Larven von *Orthe-trum cancellatum* von den Aufzuchtbedingungen, der Umgebungstemperatur und der Größe bestimmt wurde. Die Zunahme der Atmungsrate erfolgte bei Larven aus allen vier Aufzuchtbedingungen mit steigender Umgebungstemperatur. Larven aus höherer Aufzuchtstemperatur reagierten mit einer stärkeren Zunahme der Atmungsaktivität.

Die Intensität der Atmung, messbar am Verbrauch von Sauerstoff, ist ein Maßstab für den Gesamtstoffwechsel (GEWECKE 1995: 18). Mit einem Temperaturanstieg von ca. 10°C erfolgt ein zwei- bis dreifach erhöhter Sauerstoffverbrauch bei den Tieren (SCHMIDT-NIELSEN 1997: 187; GEWECKE 1995: 19 ff.) und demzufolge steigert sich der Gesamtstoffwechsel. Bei unseren Messungen war entsprechendes zu beobachten: je höher die Umgebungstemperatur war, desto größer war die Atmungsrate und damit auch der Sauerstoffverbrauch. MÜNCHBERG (1966) konnte für mediterrane Libellen-Larven ebenfalls eine erhöhte Atmungsaktivität mit steigender Temperatur nachweisen.

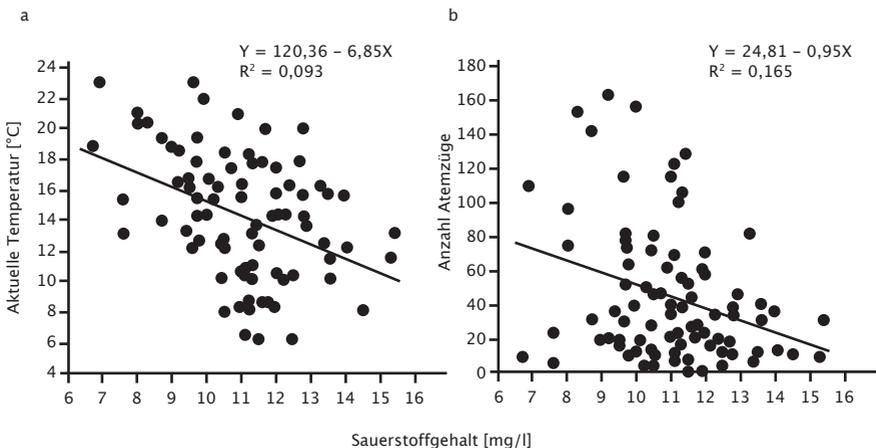


Abbildung 4: (a) Abhängigkeit des Sauerstoffgehaltes im Aquarienwasser [mg/l] von der aktuellen Temperatur [°C]; (b) Abhängigkeit der Anzahl der Atemzüge von *Orthe-trum cancellatum*-Larven innerhalb von fünf Minuten vom Sauerstoffgehalt des Aquarienwassers [mg/l] in linearen Regressionsanalysen. — Figure 4: (a) Dependence of the oxygen content of aquarium water [mg/l] on the current temperature [°C]; (b) dependence of the number of ventilation movements of larval *Orthe-trum cancellatum* within five minutes on the oxygen content of aquarium water [mg/l], in linear regression analyses.

Im Allgemeinen haben bei Insekten größere Individuen eine höhere Metabolismusrate und somit auch eine höhere Atemfrequenz als kleinere (PETERS 1983: 28 ff.). Bei Larven einer Reihe von Libellenarten ist dieser Zusammenhang ebenfalls beschrieben, z.B. bei *Calopteryx virgo*, *Coenagrion puella*, *Enallagma cyathigerum* und *Aeshna cyanea* (BALKE 1957). Auch bei unseren Versuchen konnten wir diese Beobachtungen bestätigen, denn die größeren Larven von *O. cancellatum* haben öfter geatmet als die kleineren Larven. Dieser Zusammenhang war sehr deutlich bei den deutschen Larven, während bei den französischen Tieren der Zusammenhang offenbar durch andere Faktoren stark beeinflusst war. Obwohl generell kein signifikanter Effekt sondern nur ein schwacher Trend zu einem Einfluss der genetischen Herkunft auf die Atmungsrate festgestellt wurde, mag dieser Effekt den Größeneffekt bei den französischen Tieren teilweise überdeckt haben. Auch in der Larvalentwicklung zeigte sich eine größere Varianz innerhalb der französischen Tiere (FLENNER et al. 2009).

Wir haben neben den aktuellen Temperaturbedingungen, die die Atmung der Tiere beeinflussten, ebenfalls beobachtet, dass die Tiere bei den höher temperierten Aufzuchtbedingungen mit stärkerer Atmung reagierten als die Tiere bei den geringeren Aufzuchtstemperaturen, was wir als Akklimation interpretierten. Es sind uns keine weiteren Arbeiten bekannt, bei denen eine Akklimation der Larven von Libellen auf die Temperaturbedingen festgestellt worden ist.

Wir haben auch vermutet, dass durch die unterschiedliche genetische Herkunft (verschiedene Weibchen) der Larven verschiedene Eigenschaften in Bezug auf die Atmung vererbt worden sein könnten. Allerdings konnte diese Vermutung durch unsere Messungen nicht sicher bestätigt werden, da wir keinen signifikanten Einfluss der genetischen Herkunft festgestellt haben. Auch in Bezug auf die geographische Herkunft konnten bei unserem Versuch keine Unterschiede hinsichtlich des Atmungsverhaltens festgestellt werden, was ebenfalls darauf hinweist, dass potentiell genetisch unterschiedliche Populationen ähnliche Atmungsraten haben. Im Gegensatz dazu unterschieden sich die Populationen von *O. cancellatum* aus Südfrankreich und Deutschland in anderen physiologischen Merkmalen, wie im Wachstum und in der Diapauseregulation (FLENNER et al. 2009).

In den kommenden Jahren ist laut IPCC mit einem Temperaturanstieg um einige Grad Celsius zu rechnen (KUNDEZEWICZ & PARRY 2001). Libellen reagieren nach bisheriger Kenntnis darauf zumindest mit Veränderungen der Phänologie und im Lebenszyklus (siehe Übersicht in HASSALL & THOMPSON 2008). Direkte Einflüsse auf die Stoffwechselphysiologie sind bisher kaum untersucht worden, obwohl sie bei steigenden Temperaturen zu erwarten sind. Unser Versuch zeigt die erwartete Zunahme der Atemrate mit erhöhter Temperatur. Die Ergebnisse weisen darauf hin, dass die Larven sich an längere Phasen erhöhter Temperatur gewöhnen und ihren Stoffwechsel darauf einstellen. Wenn dem so ist, kann man Gewöhnungseffekte im Lebenszyklus der Libellen erwarten und damit wären die Auswirkungen der steigenden Temperaturen möglicherweise weniger ausgeprägt als allgemein erwartet.

## Literatur

- BALKE E. (1957) Der O<sub>2</sub>-Konsum und die Tracheen-Innenfläche bei durch Tracheenkiemen atmenden Insektenlarven in Abhängigkeit von der Körpergröße. *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie* 40: 415–439
- CORBET P.S. (1999) Dragonflies: behaviour and ecology of Odonata, Harley, Colchester
- FLENNER I., O. RICHTER & F. SUHLING (2009) Rising temperatures and latitudinal development in dragonfly populations. *Freshwater Biology* (im Druck, doi: 10.1111/j.1365-2427.2009.02289.x)
- GEWECKE M. (1995) Physiologie der Insekten. Gustav Fischer, Stuttgart
- HASSALL C. & D.J. THOMPSON (2008) The effects of environmental warming on Odonata: a review. *International Journal of Odonatology* 11: 131–153
- KRISHNARAJ R. & G. PRITCHARD (1995) The influence of larval size, temperature, and components of the functional response to prey density on growth rates of the dragonflies *Lestes disjunctus* and *Coenagrion resolutum* (Insecta: Odonata). *Canadian Journal of Zoology* 73: 1672–1680
- KUNDEZEWICZ Z.W. & M.L. PARRY (2001) Europe. In: MCCARTHY J.J., O.F. CANZIANI, N.A. LEARY, D.J. DOKKEN & K.S. WHITE (Ed.) *Climate change 2001: impacts, adaptation & vulnerability*: 641–692. Cambridge University Press, Cambridge
- MILLER P.L. (1993) Responses of rectal pumping to oxygen lack by larval *Calopteryx splendens* (Zygoptera: Odonata). *Physiological Entomology* 18: 379–388
- MÜNCHBERG P. (1966) Zur chemischen Bestimmung des von hemipneustisch lebenden Insekten-Larven respiratorisch benötigten Sauerstoffs, zugleich ein Beitrag über die Atmungsintensität von Anisopteren-Nymphen verschiedener ökologischer Valenz (Odonata). *Deutsche Entomologische Zeitschrift* (NF) 13: 183–200
- PETERS R.H. (1983) The ecological implications of body size. 1<sup>st</sup> Edition. Cambridge University Press, Cambridge
- SCHMIDT-NIELSEN K. (1997) Physiologie der Tiere. Spektrum, Heidelberg
- SCHÜTTE C. & I. SCHRIMPF (2002) Explaining species distribution in running water systems: larval respiration and growth of two Calopteryx species (Odonata, Zygoptera). *Archiv für Hydrobiologie* 153: 217–229
- TILLYARD R.J. (1916) A study of the rectal breathing-apparatus in the larvae of anisopterid dragonflies. *Journal of the Linnean Society* 33: 127–196 + 125 Tafeln
- ZAHNER R. (1959) Über die Bindung der mitteleuropäischen Calopteryx-Arten (Odonata, Zygoptera) an den Lebensraum des strömenden Wassers. I. Der Anteil der Larven an der Biotopbindung. *Internationale Revue der Gesamten Hydrobiologie* 44: 51–129