

Vergleichende Morphologie der Imagines von *Coenagrion lunulatum*, *C. pulchellum* und *C. puella* in einem syntopen Vorkommen (Odonata: Coenagrionidae)

Dirk Johannes Mikolajewski¹, Anita Weißflog² und Oliver Brauner³

¹Institut für Biologie, Freie Universität Berlin, Königin-Luise-Straße 1-3, D-14195 Berlin, d.mikolajewski@gmx.de

²Pflanzenökologie, Universität Bayreuth, Universitätsstraße 30, D-95440 Bayreuth, anitaweissflogzepernick@yahoo.de

³Rudolf-Breitscheid-Straße 62, D-16225 Eberswalde, oliver.brauner@gmail.com

Abstract

Comparative adult morphology of *Coenagrion lunulatum*, *C. pulchellum*, and *C. puella* in a syntopic situation (Odonata: Coenagrionidae) – Interspecific competition among odonate species for food, mating partner etc. is a common phenomenon. Because morphology mediates species' behaviour and microhabitat use, competition is expected to increase with species being more similar in their phenotypes. Here we present data for adult body morphology as well as abundance data of parasitic water mites in syntopically occurring *Coenagrion lunulatum*, *C. puella*, and *C. pulchellum* at a pond near Wilmersdorf (Brandenburg). Whereas all three species differed significantly in overall body size (head, thorax, abdomen, and legs), *C. lunulatum* also differed in their wing morphology from *C. puella* and *C. pulchellum*. No such differences were found in the latter two species. All three species also differed in total abundance of water mites, however those differences were completely attributed to body size differences among the three *Coenagrion*-species. Based on our results, we discuss potential differences in flight behaviour, hunting mode, and microhabitat use among the three studied species.

Zusammenfassung

Interspezifische Konkurrenz um Nahrung, Paarungspartner etc. zwischen Libellenarten ist weitverbreitet. Diese Konkurrenz sollte zunehmen, je ähnlicher sich Arten in ihrem Phänotyp sind, denn dieser bestimmt ihr Verhalten und ihre Mikrohabitatnutzung. An den drei an einem bei Wilmersdorf (Brandenburg) syntop vorkommenden Arten *Coenagrion lunulatum*, *C. puella* und *C. pulchellum* zeigen wir Unterschiede und Gemeinsamkeiten in der Körpermorphologie geschlechtsreifer Imagines auf und präsentieren Daten für die Abundanz parasitärer Wassermilben. Alle drei Arten unterschieden sich in ihrer Ge-

samtkörpergröße (Kopfbreite, Thoraxlänge, Abdomenlänge und Beinlänge). Während sich *C. lunulatum* auch in der Flügelmorphologie von den beiden anderen Arten unterschied, gab es keine Unterschiede zwischen *C. puella* und *C. pulchellum*. Beim Wassermilbenbefall wurden zwar absolute Unterschiede in der Anzahl an Wassermilben zwischen den drei *Coenagrion*-Arten gefunden, jedoch waren diese komplett den Unterschieden in der Körpergrößen zwischen den drei Arten geschuldet. Abschließend ziehen wir Rückschlüsse auf potentielle Unterschiede zwischen den drei Arten im Flugverhalten, dem Nahrungserwerb und der Nutzung von Mikrohabitaten, die sich aus den gewonnen Ergebnissen ableiten lassen.

Einleitung

Zwischenartliche Konkurrenz um Ressourcen bei evolutiv nah verwandten Arten gilt als eine weit verbreitete Quelle für divergente natürliche Selektion (COYNE & ORR 2004). Interspezifische Konkurrenz bei syntopen Libellenarten um z.B. Nahrungsressourcen, Eiablagsubstrate, Schlafplätze und Reviere zur Partnerfindung ist weit verbreitet und steigt mit der Ähnlichkeit der Arten in ihren Körpermerkmalen (CORBET 1999). Als Resultat von interspezifischer Konkurrenz haben Arten vielfältige Verhaltensanpassungen evolviert bzw. weichen auf noch verfügbare Mikrohabitats aus, wobei Unterschiede im Verhalten sowie in der Nutzung verschiedener Mikrohabitats sich in der jeweiligen Morphologie der Organismen widerspiegeln (besprochen in CORBET 1999: 337).

Insbesondere die sehr nah verwandten Arten aus der Gattung *Coenagrion* können sich sowohl in der Morphologie der Larven als auch der Imagines relativ stark ähneln (z.B. LEHMANN & NÜSS 1998; HEIDEMANN & SEIDENBUSCH 2002; BROCHARD & VAN DER PLOEG 2014; SWAEGERS et al. 2014). Trotz unterschiedlicher Verbreitungsareale aller *Coenagrion*-Arten überlappen sich bis auf wenige Ausnahmen die paläarktischen Arten in Mitteleuropa großräumig in ihrer Verbreitung (BOUDOT & KALKMAN 2015). In diesen Gebieten kommen einige Arten häufig in denselben Gewässern und Lebensräumen vor und überschneiden sich teilweise in ihrer Flugzeit (SAMU 1997; STERNBERG 1999; STERNBERG & BUCHWALD 1999; HUNGER et al. 2006). Es wird vermutet, dass es aufgrund der starken phänotypischen Ähnlichkeit zwischen *Coenagrion*-Arten zu Konkurrenz zwischen den Arten kommen kann (besprochen in STERNBERG & BUCHWALD 1999). Trotz vorhandener Daten für Körper- und Flügelgröße bei *Coenagrion*-Arten (z.B. SCHIEMENZ 1953; ROBERT 1959; SWAEGERS et al. 2014; WILDERMUTH & MARTENS 2014) fehlen häufig ganzheitliche, vergleichende morphologische Daten über z.B. Flügel- und Körpermaße, die Hinweise zur Erklärung bestimmter Verhaltensweisen oder zur Nutzung verschiedener Mikrohabitats geben können. Dies wiederum ließe eine Beurteilung zu, inwieweit es Potenzial für interspezifische Konkurrenz gibt.

Hier präsentieren wir vergleichende morphologische Flügel- und Körpermaße von *C. pulchellum*, *C. puella* und *C. lunulatum* aus einem syntopen Vorkommen in

der Uckermark, Brandenburg. Die Auswahl der drei Arten erfolgte aufgrund ihrer unterschiedlichen phylogenetischen Beziehung. Während die Schwesterarten *C. pulchellum* und *C. puella* sich erst vor ca. 1 Mio. Jahren aufgetrennt haben, hat sich die Artengruppe um *C. lunulatum* bereits vor ca. 12 Mio. Jahren abgetrennt (SWÆGERS et al. 2014). Dementsprechend ist davon auszugehen, dass sich *C. pulchellum* und *C. puella* stärker morphologisch ähneln und möglicherweise auch stärker konkurrieren als die beiden Arten im Vergleich zu *C. lunulatum*. Solche Informationen sind auch aus Naturschutzsicht interessant, da sie Hinweise geben können, welche Strukturen von den jeweiligen Arten aufgrund ihrer Morphologie besiedelt und genutzt werden bzw. wie Gewässer gestaltet sein müssen, um Lebensraum für eine oder mehrere Arten zu bieten. Während in Mitteleuropa *C. puella* regelmäßig an Gewässern aller Art anzutreffen ist, weisen *C. pulchellum* und *C. lunulatum* ein spezielleres Habitatbedürfnis auf und sind aufgrund fehlender geeigneter Gewässerhabitate seltener bzw. weisen einen abnehmenden Trend auf (SAMU 1997; STERNBERG & BUCHWALD 1999; MAUERSBERGER et al. 2013, BROCKHAUS et al. 2015).

Zusätzlich zu den morphologischen Maßen präsentieren wir Daten zur Parasitierung aller Individuen durch Wassermilben. Von allen drei untersuchten *Coenagrion*-Arten ist eine Parasitierung mit Wassermilben beschrieben (z.B. ROLFF 2000; ZAWAL 2004; A. SCHRÖTER pers. Mitteilung). Ob eine Beziehung zwischen Befallstärke und -zahl sowie der Morphologie von Arten besteht, ist jedoch nicht bekannt.

Methode

Untersuchungsgewässer

Bei dem Untersuchungsgewässer handelte es sich um ein Kleingewässer (Feldsoll) in der Agrarlandschaft ca. 1 km nordöstlich von Wilmersdorf (Koordinaten: 58°86'N, 42°95'E; 66 m ü. NHN), Brandenburg. Das eiszeitlich als Toteisloch entstandene Gewässer liegt innerhalb des Biosphärenreservates Schorfheide-Chorin und gehört zum FFH-Gebiet „Steinhöfel, Schmiedeberg, Friedrichsfelde“, das sich durch eine Vielzahl von Kleingewässern der offenen Agrarlandschaft mit temporärem bis perennierendem Wasserhaushalt auszeichnet und besonders für *C. lunulatum* eine größere regionale Bedeutung besitzt. Das untersuchte Feldsoll liegt in einem Bereich mit ökologischem Ackerbau und wies zur Zeit der Untersuchungen ein ausgedehntes, ca. 1 ha großes, Schilfröhricht auf. In den trockeneren Randbereichen wuchsen vornehmlich nitrophile Brennnessel-Staudenfluren; stellenweise waren Grauweidengebüsche ausgebildet. Das Soll war weitgehend trocken. Lediglich in den zentralen Senken war ein Flachwasserbereich mit überwiegend lockerer und niedriger Vegetation vorhanden. Die Populationen der hier untersuchten Kleinlibellenarten stehen vermutlich im regelmäßigen Austausch mit den Kleingewässern der Umgebung.

Sampling und Körpermaße

Am 25.05.2012 wurden zwischen 10:00 und 13:00 Uhr MESZ Imagines von *C. lunalatum* (26♂, 21♀), *C. puella* (31♂, 34♀) und *C. pulchellum* (7♂, 8♀) mit einem Insektennetz gefangen. Sechzehn morphologische Merkmale (Tab. 1) wurden im Labor mit einem Stereomikroskop (Olympus SZX16) vermessen: Die (i) Kopfbreite als maximaler Abstand zwischen der Außenwölbung der beiden Komplexaugen, die (ii) Thoraxlänge als die maximale Länge der drei thorakalen Segmente in Aufsicht; die (iii) Abdomenlänge als die maximale Länge aller abdominalen Segmente ohne Hinterleibsanhänge in Seitenansicht; die (iv & v) Vorder- und Hinterflügelgröße sowie die (vi & vii) Vorder- und Hinterflügelbreite als maximal zu messende Länge bzw. Breite der Flügel. Für die Beine wurden (viii–xvi) Femur, Tibia und Tarsus von Vorder-, Mittel- und Hinterbein als maximale Länge in Aufsicht gemessen, wobei die Tarsenlänge nicht die Krallen beinhaltete. Für die Vermessung der Flügel und Beine wurden stets die rechtsseitigen Extremitäten vermessen.

Danach wurden die vorhandenen parasitären Wassermilben sowie die von abgefallenen Milben hinterlassenen Narben (ÅBRO 1982) mithilfe des Stereomikroskops gezählt. Bei allen Individuen wurden zwei Milben mithilfe von VIETS (1936) bestimmt. Da es sich bei allen Milbenindividuen um Larven handelte, konnte eine Bestimmung nur auf Gattungsebene vorgenommen werden. Bei allen Milben handelte es sich um Individuen der Gattung *Arrenurus* (A. CONRAD pers. Mitteilung).

Auswertung

Alle Analysen wurden unter Zuhilfenahme des quelloffenen Programms R 3.2.1 (R CORE TEAM 2015) durchgeführt. Univariate Analysen der einzelnen Merkmale mussten aufgrund der hohen Multikollinearität der 16 morphologischen Merkmale ausgeschlossen werden. Deshalb wurde zuerst eine Hauptkomponentenanalyse (PCA) durchgeführt (package „psych“, REVELLE 2015). PCAs haben den Vorteil, dass sie aus Varianz korrelierter Merkmale neue Variablen erzeugen, die die ursprünglichen Merkmale vereinen. Als Beispiel: Merkmal A und B sind stark korreliert, so dass eine PCA aus den beiden Merkmalen eine neue Variable, die Hauptkomponente C, erzeugt. Dabei beschreibt die erste Hauptkomponente (PC) den größten Anteil der Varianz, die zweite PC den zweitgrößten Anteil usw. Die einzelnen PCs sind nicht miteinander korreliert und somit sind Merkmale, die auf unterschiedlichen PCs liegen, unabhängig voneinander (JOLLIFFE 2002). Da die extrahierten PCs unkorreliert sind, können diese in weiteren univariaten Analysen verwendet werden.

Die Faktoren der extrahierten Hauptkomponenten (PCs) wurden mittels Varimax rotiert. Nur PCs mit einem Eigenwert > 1 wurden betrachtet (Tab. 2). Die Scores der PCs wurden anschließend in linearen Modellen als abhängige Variable und Arten als unabhängige Variable verwendet. Da sich die Geschlechter bei *Coenagrion*-Arten stark in der Größe unterscheiden, wurde das Geschlecht jedes Individuums als voll-faktorielle, unabhängige Variable in den Modellen verwendet.

Tabelle 1: Mittelwerte in mm (\pm 1SE) der 16 morphologischen Merkmale gemessen an drei *Coenagrion*-Arten für Weibchen und Männchen. – Table 1. Mean in mm (\pm 1SE) of the 16 morphological measurements in males and females from three *Coenagrion*-species.

Merkmal	<i>C. lunulatum</i>		<i>C. puella</i>		<i>C. pulchellum</i>	
	♀	♂	♀	♂	♀	♂
Kopfbreite	4,41 (0,02)	4,38 (0,02)	4,20 (0,02)	4,17 (0,02)	4,17 (0,04)	4,13 (0,04)
Thoraxlänge	6,40 (0,04)	5,97 (0,05)	6,19 (0,04)	5,73 (0,04)	6,02 (0,14)	5,76 (0,07)
Vorderflügelänge	21,16 (0,12)	19,76 (0,10)	22,93 (0,14)	20,90 (0,15)	22,16 (0,38)	20,68 (0,35)
Max. Vorderflügelbreite	4,13 (0,02)	3,89 (0,03)	4,18 (0,03)	3,81(0,03)	4,15 (0,04)	3,90 (0,04)
Hinterflügelänge	19,93 (0,11)	18,63 (0,10)	21,52 (0,15)	19,58 (0,15)	20,51 (0,38)	19,32 (0,33)
Max. Hinterflügelbreite	4,02 (0,03)	3,77 (0,03)	4,11 (0,03)	3,74 (0,03)	4,03 (0,05)	3,81 (0,06)
Profemurlänge	2,15 (0,02)	2,04 (0,02)	2,00 (0,02)	1,89 (0,02)	2,04 (0,03)	1,91 (0,04)
Prothibiallänge	2,98 (0,02)	2,91 (0,03)	3,02 (0,02)	2,87 (0,03)	2,92 (0,05)	2,92 (0,04)
Protarsuslänge	1,21 (0,01)	1,17 (0,01)	1,10 (0,01)	1,03 (0,01)	1,13 (0,02)	1,11 (0,02)
Mesofemurlänge	3,17 (0,03)	3,05 (0,02)	3,02 (0,03)	3,04 (0,02)	3,01 (0,05)	3,07 (0,06)
Mesothibiallänge	3,45 (0,03)	3,28 (0,03)	3,14 (0,03)	3,05 (0,02)	3,16 (0,06)	2,95 (0,04)
Mesotarsuslänge	1,34 (0,01)	1,25 (0,01)	1,19 (0,01)	1,13 (0,01)	1,26 (0,01)	1,18 (0,02)
Metafemurlänge	4,21 (0,03)	4,06 (0,03)	3,70 (0,04)	3,40 (0,03)	3,85 (0,06)	3,56 (0,08)
Metathibiallänge	4,20 (0,04)	4,02 (0,03)	3,67 (0,04)	3,39 (0,03)	3,79 (0,07)	3,50 (0,07)
Metatarsuslänge	1,61 (0,02)	1,53 (0,02)	1,38 (0,01)	1,32 (0,01)	1,49 (0,04)	1,41 (0,03)
Abdomenlänge	24,75 (0,11)	24,88 (0,15)	28,06 (0,13)	28,70 (0,17)	28,33 (0,57)	28,76 (0,32)

Tabelle 2: PC Ladungen der ersten (PC1) und zweiten (PC2) Komponente einer Hauptkomponentenanalyse (PCA) für 16 morphologische Merkmale bei *Coenagrion lunulatum*, *C. puella* und *C. pulchellum*. Werte in Fettschrift zeigen die Zugehörigkeit (Faktorenladung) des jeweiligen Merkmals zur ersten und/oder zweiten PC. Werte in Klammern geben die Eigenwerte sowie den prozentualen Anteil der Varianz, die die jeweilige Hauptkomponente erklärt, an. – Table 2. Loadings of the first (PC1) and second (PC2) principal components for 16 morphological traits in *Coenagrion lunulatum*, *C. puella*, and *C. pulchellum*. Values in bold show main affiliation of a trait with the first and/or second PC. Values in brackets indicate eigenvalues and percentage variance explained for each principal component.

Merkmal	PC1 (7,92/46,5 %)	PC2 (3,72/26,3 %)
Kopfbreite	0,839	0,079
Thoraxlänge	0,602	0,596
Profemurlänge	0,783	0,321
Protarsuslänge	0,869	0,143
Protibiallänge	0,183	0,428
Mesofemurlänge	0,459	0,111
Mesotibiallänge	0,837	0,081
Mesotarsuslänge	0,887	0,129
Metafemurlänge	0,945	0,151
Metatibiallänge	0,944	0,150
Metatarsuslänge	0,914	0,034
Vorderflügelänge	-0,148	0,975
Vorderflügelbreite	0,320	0,826
Hinterflügelänge	-0,103	0,964
Hinterflügelbreite	0,236	0,858
Abdomenlänge	-0,676	0,448

Die Anzahl der Milben und Narben wurden mit einem generalisierten linearen Modell mit Quasipoisson-Verteilung ausgewertet, bei dem die Arten die unabhängige Variable waren. Auch hier wurde das Geschlecht als voll-faktorielle unabhängige Variable hinzugefügt, um Geschlechtsunterschiede zu ermitteln. Um zu sehen, ob die Anzahl der Milben und Narben größenabhängig ist, fügten wir in einem zweiten, identischen Modell die Scores der zwei PCs als weitere additive, unabhängige Variablen hinzu (Tab. 3). In allen Modellen wurden nicht-signifikante Interaktionen nicht mit einbezogen (CRAWLEY 2007). Art- und Geschlechterunterschiede wurden innerhalb des jeweiligen Modells anhand von linearen Kontrasten mit Hilfe von t-Tests über die Quadratmittelwerte verglichen (package „lsmmeans“, RUSSELL 2015).

Tabelle 3: Durchschnittliche Anzahl (\pm 1SE) festgestellter parasitierender Milben und Narben (Narbe: Saugstelle einer Milbe, die sich bereits vom Wirtstier abgelöst hat) pro Individuum bei drei *Coenagrion*-Arten getrennt nach Geschlechtern. – Table 3. Mean number (\pm 1SE) of parasitic mites and scars (scars: visual scar left by the proboscis of a formerly attached mite).

Art	♀	♂
<i>Coenagrion lunulatum</i>	12,95 (2,88)	6,46 (1,24)
<i>Coenagrion puella</i>	21,91 (3,30)	13,77 (3,72)
<i>Coenagrion pulchellum</i>	28,25 (10,06)	10,71 (4,23)

Ergebnisse

Körpermorphologie

Die Hauptkomponentenanalyse extrahierte zwei PCs mit einem Eigenwert > 1 , die zusammen 72,8 % der ursprünglichen Varianz erklärten (Tab. 2). PC1 setzt sich aus den hoch korrelierenden Maßen der Kopfbreite, der Thoraxlänge, der Abdomenlänge und der Beine mit Ausnahme der Protibiallänge zusammen (Tab. 2). Die Abdomenlänge ist hierbei negativ mit den anderen Merkmalen korreliert, während die anderen Merkmale positiv korrelieren (Tab. 2). Zusammenfassend bedeuten hohe PC1-Werte ein kurzes Abdomen, aber einen langen Thorax, lange Beine und eine große Kopfbreite. PC2 erfasst die hoch korrelierenden Flügelmaße, die Protibiallänge sowie ebenfalls die Varianz, die mit der Thoraxlänge assoziiert ist (Tab. 2). Hohe PC2-Werte bedeuten demnach lange sowie breite Flügel, einen langen Thorax und lange Protibiae.

Die Interaktionen zwischen Arten und Geschlecht bei der Analyse der beiden PCs war nicht signifikant (PC1: $F_{2/121} = 0,12$, $p = 0,887$; PC2: $F_{2/121} = 2,97$, $p = 0,055$) und wurden aus den Modellen entfernt (s.o.). Die drei *Coenagrion*-Arten unterschieden sich signifikant in den PC1-Werten ($F_{2/123} = 234,21$; $p < 0,001$), mit *C. lunulatum* $>$ *C. pulchellum* $>$ *C. puella* (t-Tests alle $p < 0,014$) (Abb. 1). Die drei *Coenagrion*-Arten unterschieden sich ebenfalls in den PC2-Werten ($F_{2/123} = 23,32$, $p < 0,001$), mit *C. lunulatum* $<$ *C. pulchellum* und *C. puella* (t-Tests alle $p < 0,011$) (Abb. 1). *Coenagrion pulchellum* und *C. puella* unterschieden sich hingegen nicht in ihren PC2-Werten voneinander (t-Tests $p = 0,293$) (Abb. 1). Weibchen aller drei Arten wiesen die größeren PC1- ($F_{1/123} = 53,28$, $p < 0,001$) und PC2-Werte auf ($F_{1/121} = 166,66$, $p < 0,001$) (Abb. 1).

Zusammenfassend hatte *C. lunulatum* längere Beine, ein kürzeres Abdomen und eine größere Kopfbreite als *C. pulchellum* und diese wiederum als *C. puella*. Gleichzeitig und zu den vorherigen Maßen unkorreliert hatte *C. lunulatum* kürzere und schmalere Flügel als *C. puella* und *C. pulchellum*, während letztere sich hier nicht unterschieden.

Milben-Parasiten

Es gab keine signifikante Interaktion zwischen den Arten und dem Geschlecht in Bezug auf die Anzahl der Milben ($\chi^2 = 0,78$, d.f. = 2, $p = 0,679$). Sie wurde deshalb aus dem Modell entfernt (s.o.). Die drei Arten unterschieden sich hinsichtlich der Anzahl ihrer Milben ($\chi^2 = 8,21$, d.f. = 2, $p = 0,016$), wobei *C. lunulatum* weniger Milben aufwies als *C. puella* (t-Test $p = 0,030$) (Tab. 3). Die Arten unterschieden sich allerdings nicht in ihrem Milbenbefall, wenn mittels der beiden extrahierten Hauptkomponenten für Körpermorphologie korrigiert wurde ($\chi^2 = 5,24$, d.f. = 2, $p = 0,073$) (Tab. 3). Es wurden keine weiteren signifikanten Unterschiede in der Anzahl des Milbenbefalls zwischen den Arten gefunden (t-Test alle $p > 0,068$) (Tab. 3). Weibchen wiesen mehr Milben als Männchen bei allen drei Arten auf ($\chi^2 = 8,21$, d.f. = 1, $p = 0,016$), allerdings verschwand dieser Zusammenhang ebenfalls, wenn mit den beiden extrahierten Hauptkomponenten für Körpermorphologie korrigiert wurde ($\chi^2 = 1,48$, d.f. = 1, $p = 0,224$) (Tab. 3). Zusammenfassend kann gesagt werden, dass Unterschiede im Milbenbefall zwischen den Arten und Geschlechtern auf Größenunterschiede zurückzuführen waren, wobei die größeren Arten und das größere Geschlecht mehr Milben aufwiesen.

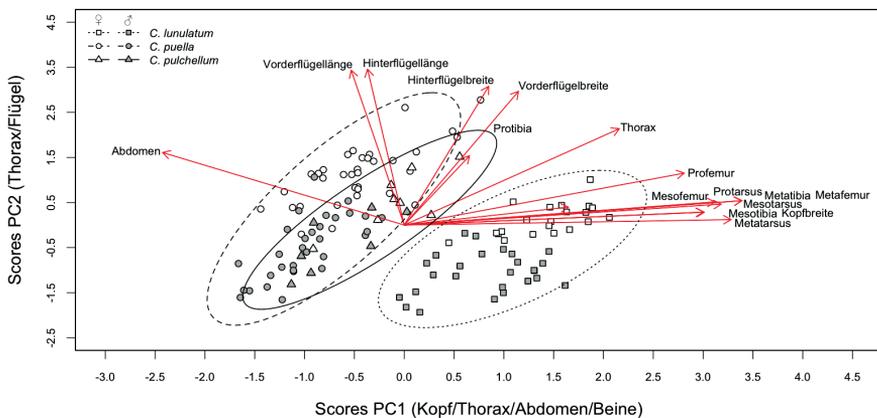


Abbildung 1: Scores der ersten (PC1) und zweiten (PC2) Komponente einer Hauptkomponentenanalyse (PCA) der 16 morphologischen Körpermaße (siehe Methode) bei Weibchen und Männchen von *Coenagrion lunulatum*, *C. puella* und *C. pulchellum*. Die roten Pfeile zeigen die Richtung sowie das Verhältnis der Ladungen der 16 Körpermaße zueinander und in Zusammenhang zu PC1 und PC2 an. PC-Ladungen sind in Tabelle 1 angegeben. Ellipsen zeigen 95 % der Varianz für jede der drei Arten an. – Figure 1. Scores from the first (PC1) and second (PC2) component of a principal component analysis (PCA) including the 16 morphological measurements (see methods) separated by males and females of *Coenagrion lunulatum*, *C. puella*, and *C. pulchellum*. Red arrows show direction and relationship across all morphological traits and to PC1 and PC2. PC-loadings are given in Table 1. Ellipses indicate 95 % of the variance for each species.

Diskussion

Interspezifische Konkurrenz kann zur Evolvierung von verschiedenen Verhaltensweisen als auch unterschiedlicher Mikorhabitatnutzung führen. Diese Anpassungen sollten sich wiederum in der Morphologie der jeweiligen Art widerspiegeln. Hier zeigen wir, dass sich *C. lunulatum*, *C. puella* und *C. pulchellum* deutlich in der Breite des Kopfes, der Länge des Thorax und des Abdomens sowie der Beine unterscheiden. *C. lunulatum* besitzt zusätzlich kürzere und schmalere Flügel als die beiden anderen Arten, die sich in diesem Merkmal nicht voneinander unterscheiden. Es ist wichtig zu bemerken, dass es sich bei den gefundenen Effekten der Flügelmaße nicht um Unterschiede in der allgemeinen Körpergröße zwischen den drei Arten handelt, da Größenmaße wie Kopfbreite und Abdomenlänge auf der anderen PC liegen und dementsprechend unabhängig von den Flügelmaßen sind.

Die Flügelmorphologie hat grundlegende Auswirkungen auf die Flugleistung und -fähigkeit eines Organismus und bestimmt Verhalten und Ökologie von Fluginsekten (DUDLEY 2002). Bei Insekten, einschließlich Libellen, gelten lange und schmale Flügel als Anpassung für lang anhaltende Flüge, wohingegen breite und kurze Flügel eine höhere Flugagilität und Manövrierfähigkeit bewirken (OUTOMURO et al. 2016). Bei eigenen Beobachtungen des Flugverhaltens der drei untersuchten *Coenagrion*-Arten fiel auf, dass *C. lunulatum* häufiger als die anderen beiden Arten dicht über dem Wasser flog, ausdauernd vertikale pflanzliche Strukturen rundherum absuchte und auch in lockere Ufervegetation einflog. Ob dieses Verhalten der Partner- und/oder Beutesuche diente, konnte nicht erkannt werden. *Coenagrion puella* und *C. pulchellum* hingegen kamen oft nur im Tandem zur Eiablage an das Gewässer. Dabei überflogen sie die höheren Uferpflanzen und ließen sich auf z.B. Schwimmblattvegetation nieder. Dies könnte auf eine unterschiedliche Nutzung von Mikrohabitaten zur Partner- und Futtersuche der drei *Coenagrion*-Arten hinweisen. Allerdings fand eine quantitative Erfassung des exakten Flugverhaltens nicht statt. Unsere Beobachtungen stimmen überein mit STERNBERG (1999) und MAUERSBERGER et al. (2013), die beschreiben, dass *C. lunulatum* regelmäßig sehr dicht über der Wasseroberfläche flog und in lockere Pflanzenbestände einflog. SAMU (1997) beschreibt ebenfalls den häufigen Aufenthalt von *C. lunulatum* in lockeren Pflanzenbeständen. Inwieweit sich die Arten abseits der Gewässer im Verhalten unterscheiden, ist unseres Wissens nach nicht bekannt. Auch Daten zu Nahrungssuche und -fang sind selten. STERNBERG (1999) beschreibt bei *C. puella*, dass Individuen Halme nach Futter absuchen und fliegende Insekten fangen. Ähnliches nehmen wir für die beiden anderen Arten an. Zusammenfassend kann man sagen, dass *C. lunulatum* möglicherweise etwas agiler und manövrierfähiger erscheint und eher in Pflanzenbestände einfliegt als die anderen beiden Arten. Weitere Verhaltensstudien hierzu wären sehr hilfreich. Die kürzeren Flügel von *C. lunulatum* könnten eine höhere Agilität und Manövrierfähigkeit erklären. Allerdings erklärt dies nicht die schmaleren Flügel, da angenommen wird, dass eine höhere Manövrierfähigkeit durch kürzere und brei-

tere Flügel erreicht wird (OUTOMURO et al. 2016). Bei *Calopteryx haemorrhoidalis* und *C. virgo meridionalis* weisen nicht-territoriale Männchen kürzere und schmalere Vorderflügel auf als territoriale Männchen (OUTOMURO et al. 2014). Leider ist auch hier nicht bekannt, wie sich die schmalere Flügel in Kombination mit kürzeren auf das Flugverhalten auswirken. Möglicherweise ist es von Vorteil, generell kleinere Flügel zu besitzen, um durch dichte Pflanzenbestände zu fliegen, wie auch nicht-territoriale Männchen einiger *Calopteryx*-Arten es tun, um zu Paarungen zu kommen (RÜPPELL 2005).

Merkmale wie die Flugfähigkeit von Libellen sind nicht nur durch die Flügelform bestimmt, sondern eine komplexe Interaktion zwischen der Körpermorphologie, dem Verhalten und der Umgebung (OUTOMURO et al. 2013a, b). Das Abdomen der Fluginsekten dient unter anderem dem Steuern während des Fluges, wobei ein kurzes Abdomen Fluginsekten besonders manövrierfähig macht (DUDLEY 2000). Dies würde unsere Annahme unterstützen, dass *C. lunulatum* öfter als die anderen beiden Arten in dichtere Pflanzenbestände einfliegt und häufig knapp über der Wasseroberfläche fliegt, was eine erhöhte Manövrierfähigkeit voraussetzen würde. Während sich *C. pulchellum* und *C. puella* nicht in der Flügellänge und -breite unterscheiden, hat *C. pulchellum* ein kürzeres Abdomen als *C. puella*. Dies könnte auf Unterschiede im Flugverhalten zwischen den beiden Arten hindeuten. Jedoch nimmt das Abdomen auch wichtige Aufgaben bei der Reproduktion und Verdauung ein, sodass hier ohne weitere Studien keine genauen Rückschlüsse gezogen werden können.

Neben dem Abdomen unterschieden sich alle drei Arten signifikant in der Länge ihrer Beine. Libellen benutzen ihre Beine hauptsächlich zum Beutefang, aber auch zum Greifen von Paarungspartnern und zur Abwehr von Konkurrenten (CORBET 1999). An der Morphologie der Beine kann man dabei ablesen, an welche Mikrohabitate bzw. Verhaltensweisen Arten angepasst sind (LEIPELT et al. 2010 und Zitate darin). Die drei hier untersuchten Arten unterschieden sich signifikant in ihrer Beinlänge mit $C. lunulatum > C. pulchellum > C. puella$. Unser unzureichendes Wissen über Unterschiede z.B. im Beuteerwerb zwischen den Arten lassen jedoch nur Spekulationen zu, inwieweit die unterschiedliche Beinlänge zu Unterschieden in der z.B. Jagdstrategie oder der Beutegröße führen. Allerdings deuten die unterschiedlichen Beinlängen auf deutliche Unterschiede in der Nutzung hin. Da Kleinlibellen häufig sowohl fliegende als auch sitzende Beute überwältigen können (CORBET 1999), stellt sich z.B. die Frage, ob *C. lunulatum* häufiger Beute von Pflanzenhalmen absammelt als eine der beiden anderen Arten.

Die drei untersuchten Arten unterschieden sich ebenfalls deutlich in ihrer Kopfbreite mit $C. lunulatum > C. pulchellum > C. puella$. Die Kopfbreite stellt ein verbreitetes Größenmaß bei Libellen dar (Larven: z.B. BENKE 1970; LEIPELT et al. 2010; Imagines: z.B. BANKS & THOMPSON 1987; LEIPELT et al. 2010). Allerdings zeigt eine genauere Betrachtung unserer Daten, dass die Kopfbreite zumindest in unseren drei untersuchten Arten, z.B. negativ mit der Abdomenlänge korreliert ist und komplett unabhängig von den Flügelmaßen ist. Eine große Kopfbreite

scheint also nicht immer ein großes Körpervolumen widerzuspiegeln und Größenmaße, insbesondere zum interspezifischen Vergleich, sollten möglicherweise mit Vorsicht interpretiert werden. Inwieweit die Kopfbreite Anpassungen im Verhalten und/oder der Nutzung des Mikrohabitats widerspiegelt, kann hier wieder nur spekuliert werden. Eine kleine Kopfpattie könnte eine Anpassung an dichte Vegetation sein, um besser durch dichte Vegetation zu fliegen (JOHANSSON et al. 2005). Allerdings hat *C. lunulatum*, vor der wir annehmen, dass sie am meisten in Pflanzenbestände einfliegt, die größte Kopfbreite. Weiter auseinanderstehende Komplexaugen können auch dazu dienen, ein weiteres Blickfeld bei der Beute und/oder der Partnersuche zu erlangen und verbessern ebenfalls das stereoskopische Sehen. Des Weiteren könnten weiter auseinander stehende Augen eine Anpassung sein, um an unterschiedlich dicken Pflanzenhalmen vorbeizuschauen. So ist bekannt, dass sich Arten der Familie Coenagrionidae aufgrund ihrer unterschiedlichen Körpergröße in der bevorzugten Halmdicke zum Pausieren oder Schlafen unterscheiden. (ASKEW 1982). Die Tiere sind dabei gut hinter den Halmen verborgen, können aber mit ihren außenstehenden Augen noch das gesamte Umfeld überblicken. Dies würde bedeuten, dass *C. lunulatum* dickere Halme als *C. pulchellum* und diese wieder als *C. puella* bevorzugt. Aber auch hier fehlen leider grundlegende vergleichende Daten.

Alle drei Arten wiesen ektoparasitische Wassermilben auf. Diese können in dreierlei Weise ihre Wirte beeinflussen. Erstens wird der Wirt durch die Entnahme von Hämolymphe geschwächt (ROLFF 2001), zweitens könnte durch die Einstichstelle weiteren Pathogenen wie Pilzen, Bakterien und Viren ein potentieller Eintritt in den Wirt ermöglicht werden (JOHNSTON et al. 2015) und drittens verringern Wassermilben die Flugkapazität ihrer Wirte (REINHARDT 1996). Zwar unterscheidet sich die Gesamtzahl an Wassermilben zwischen den drei Arten und den beiden Geschlechtern. Dies kann jedoch auf die unterschiedlichen Größen der drei Arten und beiden Geschlechter zurückgeführt werden. ROLFF (2000) kann zeigen, dass in einer syntopen Population von *C. puella* und *C. hastulatum* keine Unterschiede in der Abundanz von Wassermilben zwischen den Arten vorliegt. Anscheinend unterscheiden Wassermilben nicht zwischen verwandten Arten einer Gattung. Wassermilben klettern beim Schlupf auf ihren Wirt und müssen diesen somit schon im Schlupfmikrohabitat auffinden (ROLFF 2001). Leider gibt es keine Daten, die zeigen, ob sich die drei untersuchten *Coenagrion*-Arten in ihren Schlupfhabitaten unterscheiden und Wassermilben diese an verschiedenen Orten heimsuchen oder ob starke Überschneidungen im Schlupfhabitat zwischen unseren *Coenagrion*-Arten bestehen.

In dieser Studie zeigen wir, dass nah verwandte, syntop vorkommende Arten der Gattung *Coenagrion* sich unterschiedlich stark in ihrer Körpermorphologie unterscheiden. Diese Unterschiede können als Indikator genommen werden, inwieweit Arten konkurrieren und Rückschlüsse auf ihr Verhalten und die Mikrohabitatwahl gezogen werden. Allerdings sind weitere Studien nötig, um genauere Aussagen über den Zusammenhang vom Phänotypen auf das Verhalten als auch die Mikrohabitatwahl treffen zu können.

Danksagung

Vielen Dank an Alex Gründel für Hilfe im Feld, Axel Conrad für das Bestimmen der Milbenlarven sowie Klaus Guido Leipelt, Andreas Martens und Verena Mikolajewski für die Korrektur des Textes.

Literatur

- ÅBRO A. (1982) The effects of parasitic water mite larvae (*Arrenurus* spp.) on Zygopteran Imagoes (Odonata). *Journal of Invertebrate Pathology* 39: 373–381
- ASKEW R.R. (1982) Roosting and resting site selection by coenagrionid damselflies. *Advances in Odonatology* 1: 1–8
- BANKS M.J. & D.J. THOMPSON (1987) Regulation of damselfly populations: the effect of larval density on larval survival, development rate and size in the field. *Freshwater Biology* 17: 357–365
- BENKE A.C. (1970) A method for comparing individual growth rates of aquatic insects with special references to the Odonata. *Ecology* 51: 328–332
- BOUDOT J.-P. & V.J. KALKMAN (2015) Atlas of the European dragonflies and damselflies. KNNV Publishing, Zeist
- BROCHARD C. & E. VAN DER PLOEG (2014) Fotogids larven van libellen. KNNV Uitgeverij, Zeist
- BROCKHAUS T., H.-J. ROLAND, T. BENKEN, K.-J. CONZE, A. GÜNTHER, K.G. LEIPELT, M. LOHR, A. MARTENS, R. MAUERSBERGER, J. OTT, F. SUHLING, F. WEIHRAUCH & C. WILLIGALLA (2015) Atlas der Libellen Deutschlands, *Libellula Supplement* 14: 1–394
- CORBET P.S. (1999) Dragonflies behavior and ecology of Odonata. Cornell University Press, New York
- COYNE J.A. & H.A. ORR (2004) Speciation. Sinauer Associates, Inc, Sunderland
- CRAWLEY M.J. (2007) The R book. Wiley, Chichester
- DUDLEY R. (2002) The biomechanics of insect flight. Princeton University Press, Princeton
- HEIDEMANN H. & R. SEIDENBUSCH (2002) Die Libellenlarven Deutschlands. Goecke & Evers, Keltern
- HUNGER H., F.-J. SCHIEL & B. KUNZ (2006) Verbreitung und Phänologie der Libellen Baden-Württembergs (Odonata). *Libellula Supplement* 7: 15–188
- JOHANSSON F., P.H. CROWLEY & T. BRODIN (2005) Sexual size dimorphism and sex ratios in dragonflies (Odonata). *Biological Journal of the Linnean Society* 86: 507–513
- JOHNSTON P.R., D.J. MIKOLAJEWSKI & J. ROLFF (2015) Identification of viruses associated with larvae of the dragonfly *Leucorrhinia dubia*, and damselfly *Coenagrion puella* from RNA sequencing data. *International Journal of Odonatology* 18: 81–88
- JOLLIFFE I.T. (2002) Principal Component Analysis. Springer, New York
- LEHMANN A. & J.H. NÜSS (1998) Libellen. Deutscher Jugendbund für Naturbeobachtung, Hamburg
- LEIPELT K.G., F. SUHLING & S.N. GORB (2010) Ontogenetic shifts in functional morphology of dragonfly legs (Odonata: Anisoptera). *Zoology* 113: 317–325
- MAUERSBERGER R., O. BRAUNER, F. PETZOLD & M. KRUSE (2013) Die Libellenfauna des Landes Brandenburgs, *Naturschutz und Landschaftspflege in Brandenburg* 22 (3/4): 1–166

- OUTOMURO D., D.C. ADAMS & F. JOHANSSON (2013a) The evolution of wing shape in ornamented-winged damselflies (Calopterygidae, Odonata). *Evolutionary Biology* 40: 300–309
- OUTOMURO D., D.C. ADAMS & F. JOHANSSON (2013b) Wing shape allometry and aerodynamics in calopterygid damselflies: a comparative approach. *BMC Evolutionary Biology* 13: 118
- OUTOMURO D., S. RODRIGUEZ-MARTINEZ, A. KARLSSON & F. JOHANSSON (2014) Male wing shape differs between condition-dependent alternative reproductive tactics in territorial damselflies. *Animal Behaviour* 91: 1–7
- OUTOMURO D., L. SÖDERQUIST, V. NILSSON-ÖRTMAN, M. CORTAZAR-CHINARRO, C. LUNDGREN & F. JOHANSSON (2016) Antagonistic natural and sexual selection on wing shape in a scrambling damselfly. *Evolution* 70: 1582–1595
- REINHARDT K. (1996) Negative effects of *Arrenurus* water mites on the flight distance of the damselfly *Nehalennia speciosa* (Odonata: Coenagrionidae). *Aquatic Insects* 4: 233–240
- REVELLE W. (2015) psych: Procedures for Personality and Psychological Research, Northwestern University, Evanston, Illinois, USA, <http://CRAN.R-project.org/package=psych>, version = 1.5.8.
- R CORE TEAM (2015) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, <http://www.R-project.org/>
- ROBERT P.-A. (1959) Die Libellen (Odonaten). Kümmerly + Frey, Bern
- ROLFF J. (2000) Water mite parasitism in damselflies during emergence: two hosts, one pattern. *Ecography* 23: 273–282
- ROLFF J. (2001) Evolutionary ecology of watermite-insect interactions: a critical appraisal. *Archiv für Hydrobiologie* 152: 353–368
- RUSSELL L. (2015) lsmeans: Least-Squares Means. R package, version 2.20-2, <http://CRAN.R-project.org/package=lsmeans>
- RÜPPELL G. (2005) Die Prachtlibellen Europas. Westarp Wissenschaften, Hohenwarsleben
- SAMU S. (1997) Zum Habitatschema der Mond-Azurjungfer (*Coenagrion lunulatum*) in Nordwest-Mecklenburg. Artenschutzreport 7: 15–20
- SCHIEMENZ H. (1953) Die Libellen unserer Heimat. Urania, Jena
- STERNBERG K. (1999) Faunistik und Ökologie. In: STERNBERG K. & R. BUCHWALD (Ed.) Die Libellen Baden-Württembergs. Band 2: 16–27. Ulmer, Stuttgart
- STERNBERG K. & R. BUCHWALD (1999) Die Libellen Baden-Württembergs. Ulmer, Stuttgart
- SWAEGERS J., S.B. JANSSENS, S. FERREIRA, P.C. WATTS, J. MERGEAY, M.A. MCPEEK & R. STOKS (2014) Ecological and evolutionary drivers of range size in *Coenagrion* damselflies. *Journal of Evolutionary Biology* 27: 2386–2395
- VIETS K. (1936) Spinnentiere oder Arachnoidea VII: Wassermilben oder Hydracarina. I (Hydrachnella und Halacaridae). In: DAHL F. (Ed.) Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile, Gustav Fischer, Jena
- WILDERMUTH H. & A. MARTENS (2014) Taschenlexikon der Libellen Europas. Quelle & Meyer, Wiebelsheim
- ZAWAL A. (2004) Parasitizing of dragonflies by water mite larvae of the genus *Arrenurus* in the neighbourhood of Barlinek (NW Poland). *Zoologica Poloniae* 49: 37–45

Manuskripteingang: 6. Oktober 2016

