

Überwinterung der Eier von *Gomphus flavipes* (Charpentier) und *Ophiogomphus cecilia* (Fourcroy) (Anisoptera: Gomphidae)

Carsten Schütte

eingegangen: 30. Dezember 1997

Summary

Overwintering in the egg-stage of Gomphus flavipes (Charpentier) compared to Ophiogomphus cecilia (Fourcroy) (Anisoptera: Gomphidae) - Egg development of both species was monitored at different temperatures and daylight regimes in the laboratory and under field conditions from August 1996 until June 1997. The eggs of *O. cecilia* developed directly and hatched throughout the winter whereas in *G. flavipes* diapause lasted from November at least until February at temperatures below 16 °C, no matter what daylength was employed. This is interpreted as an oligopause. The differences in life-styles of both species were discussed.

Zusammenfassung

Die Entwicklung der Eier von *Gomphus flavipes* und *Ophiogomphus cecilia* wurde von August 1996 bis Juni 1997 bei verschiedenen Temperaturen und Tageslängen im Labor und Freiland beobachtet. Dabei zeigte sich ein deutlicher Unterschied zwischen den Arten. Während sich die Eier von *O. cecilia* direkt und kontinuierlich entwickelten, fand bei denen von *G. flavipes* bei Temperaturen unter 16 °C unabhängig von der Tageslänge keine weitere Entwicklung statt, was als Oligopause interpretiert wird. Die Unterschiede in den Lebensstilen beider Arten werden diskutiert.

Einleitung

Das ausgeprägte Jahreszeitenklima der höheren geographischen Breiten führt zu niedrigen Temperaturen im Winter. Alle auf die Energiezufuhr durch die Sonne angewiesenen Organismen sind daher gezwungen, diesen suboptimalen Zeiten auszuweichen. Da Insekten selten in der Lage sind, in wärmere Gebiete zu ziehen, bleibt ihnen in der Regel nur die Möglichkeit, ihren Lebenszyklus mit dem saisonalen Klima in Einklang zu bringen.

Dieses geschieht durch eine deutliche Reduktion der Aktivität während der kalten Jahreszeit und wird allgemein als Dormanz bezeichnet (z.B. MÜLLER 1992, LEATHER et al. 1993).

Dormanz kann bei Eiern oder Larven von Libellen auf verschiedene Weise induziert werden. Zum einen konsekutiv durch einen Parameter, der direkt das Wachstum bzw. die Entwicklung begrenzt, z.B. die Temperatur, Feuchtigkeit oder Nahrungsmenge. Tritt die Pause sofort ein, wenn ein Schwellenwert unter- bzw. überschritten wird, spricht man von Quieszenz. SAWCHYN & CHURCH (1973) haben diese Form der Dormanz bei Eiern von vier *Lestes*-Arten nachgewiesen. Wird die Pause langsam eingeleitet, d. h. die Temperatur oder ein anderer Faktor müssen über einen längeren Zeitraum unter einem Schwellenwert liegen, handelt es sich um eine Oligopause. INGRAM (1975) hat diese Form an Larven von *Enallagma aspersum* und *E. hageni* gefunden. Ebenso kann ein Parameter, der an sich keine negative Auswirkungen hat, nämlich die abnehmende Tageslänge, als Anzeiger für kommende Verschlechterung der Verhältnisse genutzt werden und so prospektiv die Dormanz auslösen; dieses wäre eine Diapause im eigentlichen Sinn oder Ei-Diapause. CORBET (1956) hat diese Form der Dormanz bei *Lestes sponsa*, STERNBERG (1995) bei *Somatochlora alpestris* und *S. arctica* gefunden.

Eine Dormanzphase kann sich schließlich innerhalb des Lebenszyklus auch evolutiv etablieren, diese Phase wird dann nicht mehr durch äußere Faktoren induziert, sondern tritt endogen obligatorisch ein, wenn z.B. ein bestimmtes Entwicklungsstadium erreicht wird, man spricht von einer Parapause (nach MÜLLER 1992). Im anglo-amerikanischen Sprachraum gibt es den Ausdruck Parapause allerdings nicht, dort wird die Diapause als endogen gesteuerte Dormanzphase betrachtet (z.B. LEATHER et al. 1993).

Das Problem bei der Beschreibung und Interpretation solcher Entwicklungs- und Wachstumspausen ist, daß es nur in der Theorie deutliche Unterschiede zwischen den Kategorien gibt, diese in der Wirklichkeit leider oft nicht offensichtlich werden. Wenn z.B. nicht der auslösende Faktor, wie die Temperatur, der Grund für die Dormanz ist, sondern nur ein Trigger, der benutzt wird, um rechtzeitig kommendes Unheil zu vermeiden, wird das Erkennen der Gründe für eine Dormanzphase schwer.

In dieser Arbeit werden mit *Ophiogomphus cecilia* und *Gomphus flavipes* zwei ökologisch sehr ähnliche Arten betrachtet, die jedoch unterschiedliche Reaktionen auf niedrige Temperaturen zeigen. Über eine Entwicklungspause

der Eier von *G. flavipes* haben schon POPOWA (1923) und ROBERT (1959) berichtet, MÜNCHBERG (1932) schreibt bereits über Entwicklungsstagnation der Eier von *O. cecilia*. Diese Berichte haben leider eine eher unklare Datenbasis.

Methode

Die Eier von *Ophiogomphus cecilia* wurden am 3. August 1996 an der Oker nahe Braunschweig von einem Weibchen durch "hand held oviposition" erhalten, leider kein komplettes Gelege, sondern nur ca. 40 Eier. Die Eier von *Gomphus flavipes* wurden auf die gleiche Weise am 24. August 1996 an der Oder bei Frankfurt erhalten, hier ein komplettes Gelege mit über 600 Eiern. Alle Eier wurden bis zum Versuchsbeginn am 20. September 1996 in einem Freilandfließgerinne unter natürlichen Licht- und Temperaturverhältnissen gehalten. Zu diesem Zeitpunkt waren die Eier von *O. cecilia* schon komplett entwickelt, bei denen von *G. flavipes* war der Keimstreif gerade zu erkennen. Am 20. September 1996 wurden die Eier in Aquarien auf Klimakammern mit unterschiedlichen Temperaturen verteilt. Je 7 Eier von *O. cecilia* und je 10 Eier von *G. flavipes* wurde bei konstant 13 °C, 16 °C, 19,5 °C und 25 °C im Labor gehältert. Jeweils ein weiterer Ansatz blieb im Freiland den jahreszeitlich schwankenden Temperatur- und Lichtverhältnissen ausgesetzt, hier wurden von *O. cecilia* 11 Eier eingesetzt. Die Tageslänge in der 13 °C-Klimakammer war auf konstant 12/12 Stunden hell/dunkel eingestellt, die der anderen Klimakammern waren untereinander gleich, begannen ebenfalls mit 12/12 h und wurden im Dezember auf 10/14 h hell/dunkel umgestellt. Ab März 1997 wurden alle Klimakammern wieder auf 12/12 h hell/dunkel zurückgestellt. Die Eier wurden bis Ende Oktober 1996 alle drei Tage kontrolliert, bis Dezember im wöchentlichen Abstand und darauf in 14-tägigem Rhythmus, geschlüpfte Larven wurden gezählt und entfernt. Die überschüssigen Eier von *G. flavipes* wurden ebenfalls im Freilandfließgerinne gehältert, werden für diese Untersuchung jedoch nur in einem Nebenaspekt betrachtet.

Ergebnisse

Bei 25 °C entwickelten sich die Eier beider Arten am schnellsten (Abb. 1). Die von *O. cecilia* waren 3 Tage nach Versuchsbeginn zu 100 % geschlüpft, die von *G. flavipes* nach 10 Tagen. Bei 20 °C dauerte es 32 Tage, bis alle *O. cecilia*-Larven aus den Eiern geschlüpft waren. Die Eier von *G. flavipes* holten, nachdem sie zu Beginn langsamer waren, auf und waren letztlich mit 25 Tagen schneller zu 100 % geschlüpft. Betrachtet man die Zeit von der Eiablage an, und nicht erst ab Versuchsbeginn, bis zum Zeitpunkt an dem 50 % der Eier geschlüpft sind, ist diese sowohl bei 25 °C als auch bei 20 °C für *G. flavipes* kürzer als für *O. cecilia*, ebenso die Zeit bis zum letzten Schlupf (Tab. 1).

Bei 16 °C sind, vom Zeitpunkt der Eiablage aus betrachtet, 50 % der *G. flavipes*-Larven nach 74 Tagen geschlüpft (Tab. 1), die von *O. cecilia* nach 95 Tagen. Die zweite Hälfte der Eier von *G. flavipes* dagegen benötigte mit 274 Tagen länger als die von *O. cecilia* mit 197 Tagen (Tab. 1). Von *O. cecilia* ist ein einziges Ei nicht zum Schlupf gekommen, es fiel einer Milbe zum Opfer. Bis zum Februar 1997 waren alle restlichen geschlüpft. Von *G. flavipes* hingegen schlüpften ab November 1996 keine weiteren Larven mehr (Abb. 1). Erst ab Februar 1997 begann der Schlupf der restlichen Hälfte.

Die Eier von *G. flavipes* im 16 °C-Ansatz waren Anfang November fast komplett entwickelt, Augen und Gliedmaßen waren ausgebildet und nur ein sehr kleiner Dotterrest war noch vorhanden. Bei 13 °C waren die Augen zu diesem Zeitpunkt nicht, die Gliedmaßen nur im Ansatz zu erkennen, und ca. 30 % des Eiinhaltes bestand aus Dotter. Im Freilandansatz waren die Eier ungleichmäßig entwickelt; ihr Entwicklungszustand lag zwischen dem des 13 °C und 16 °C Ansatzes. Nahezu fertig entwickelte Eiern und auch solche mit noch hohem Dottergehalt waren vorhanden. Bei 13 °C fand der erste Schlupf der Larven von *G. flavipes* sogar erst im Februar statt, zu diesem Zeitpunkt waren die von *O. cecilia* bereits zu 100 % geschlüpft.

Ein ähnliches Bild zeigte sich beim Freilandansatz: Die Eier von *O. cecilia* entwickelten sich relativ kontinuierlich bis zum letzten Schlupf im März 1997, bei *G. flavipes* schlüpften nach der ersten Larve von November bis zum März keine weiteren mehr. Sowohl bei 13 °C und 16 °C als auch im Freiland sind von letzter Art vom November bis zum Februar keine Larven aus den Eiern geschlüpft.

Tab. 1: Anzahl der Tage vom Datum der Eiablage bis zum ersten und letzten Schlupf der Larven von *Gomphus flavipes* und *Ophiogomphus cecilia* aus dem Ei bei fünf unterschiedlichen Temperaturregimes. Weiterhin angegeben ist die Anzahl der Tage, bis zum ersten Mal $\geq 50\%$ der Eier je Ansatz ($n = 10$ für *G. flavipes* und $n = 7$ für *O. cecilia* je Temperaturansatz) geschlüpft waren. Beachte: ab ca. Tag 130 nur noch 14-tägiger Kontrollrhythmus.

Temperatur	Art	Tage bis zum Schlupf aus dem Ei		
		erster Schlupf	$\geq 50\%$ geschlüpft	letzter Schlupf
25 °C	<i>O. cecilia</i>	51	51	51
	<i>G. flavipes</i>	34	37	37
20 °C	<i>O. cecilia</i>	53	53	79
	<i>G. flavipes</i>	44	46	61
16 °C	<i>O. cecilia</i>	95	95	186
	<i>G. flavipes</i>	65	74	274
13 °C	<i>O. cecilia</i>	115	149	197
	<i>G. flavipes</i>	176	190	220
Freiland	<i>O. cecilia</i>	95	149	210
	<i>G. flavipes</i>	74	242	260

Aus dem überschüssigen Ansatz mit den restlichen 600 *G. flavipes*-Eiern aus dem Freiland wurden 10 fertig entwickelte Eier am 6. Februar 1997 in den 16° C-Raum gebracht, sie waren nach 5 Tagen zu 90 % geschlüpft. Im Freiland selbst begann der Schlupf erst nach Anfang März, allerdings bei Temperaturen um 10 °C.

Diskussion

Vergleich beider Arten

Ophiogomphus cecilia und *Gomphus flavipes* kommen z.T. gemeinsam in Gewässern vor, in ihrer Verbreitung gibt es keine grundlegenden Unterschiede, wobei *G. flavipes* jedoch auf die größeren Flüsse beschränkt bleibt (SUHLING & MÜLLER 1996). So leben beide z.B. in der Oder (Müller 1995), an der auch die Eier von *G. flavipes* gewonnen wurden. Beide legen ihre Eier dort in den Buhnenfeldern ab, so daß sie von der Strömung in die gleichen Gewässerbereiche verdriftet werden, bevor sie sich ans Substrat anheften (z.B. SCHÜTTE 1996). Eiablagen finden in der Zeit von Juni bis

September statt, wobei *G. flavipes* etwa zwei Wochen später beginnt. Man sollte annehmen, daß beide Arten aufgrund dieser großen ökologischen Ähnlichkeiten ebenso eine ähnliche Regulation der Embryonalentwicklung haben. Die Ergebnisse zeigen trotz des geringen Stichprobenumfanges deutliche Unterschiede zwischen beiden Arten.

Bei allen getesteten Temperaturen schlüpften die Larven von *O. cecilia* zwar früher aus den Eiern als jene von *G. flavipes* (Abb. 1), allerdings lag die Eiablage der ersten Art auch drei Wochen vor der letzteren, so daß sich das Bild zu Gunsten von *G. flavipes* verschiebt (Tab. 1). Diese entwickelten sich also bei 20 °C und 25 °C schneller, bei Temperaturen, die in den flachen Buhnenbereichen häufig vorkommen (z.B. MÜLLER 1995).

Bei 16 °C haben sich die ersten 50 % von *G. flavipes* immer noch schneller entwickelt als jene von *O. cecilia*. Der darauf folgende Entwicklungsstopp der Eier von *G. flavipes* hält unabhängig von den Temperaturen bis mindestens Mitte Februar an, im Freiland bis Mitte März (Abb. 1). Bei *O. cecilia* sind während dieser Zeit die Larven kontinuierlich weiter aus dem Ei geschlüpft. POPOWA (1923) berichtet bereits, daß sich bei einer Temperatur von unter 16,8 °C die Entwicklung der Eier von *G. flavipes* einstellt, was sich mit den hier gezeigten Ergebnissen deckt. ROBERT (1959) schreibt ebenso, daß im Juli abgelegte Eier sich unverzüglich entwickeln, während Eier aus dem August und September überwintern.

MÜNCHBERG (1932) hat an *O. cecilia* beobachtet, daß nach einem Temperatursturz auf unter 15 °C von Anfang September bis vermutlich Ende Oktober (5 °C) aus Eiern der Art keine Larven mehr schlüpften. Dieser relativ kurze Beobachtungszeitraum sagt jedoch noch nichts über eine Entwicklungsstagnation aus. Die hier gezeigten Daten zeigen, daß unter den getesteten Bedingungen, die unter anderen auch Freilandverhältnisse beinhalten, zumindest in einem sehr späten Entwicklungszustand der Embryonen keine Entwicklungsstagnation eintritt. Selbst im Dezember bei Temperaturen unter 5 °C und im Februar zwischen 7 °C und 9 °C fand bei *O. cecilia* noch Schlupf statt.

Bei *G. flavipes* stoppte der Schlupf aus dem Ei sowohl im Labor als auch im Freiland unabhängig von der Tageslänge, was also eine verzögerte Reaktion auf die Temperaturen sein muß. Die hier vorgestellten Ergebnisse zeigen allerdings, daß für die Embryonalentwicklung von *G. flavipes* Temperaturen unter 16 °C physiologisch nicht ungeeignet sind. Der Schlupf begann im Februar bzw. März bei 13 °C und 16 °C ohne eine Erhöhung der Temperatur, die Entwicklung fand also auch bei diesen konstant niedrigen

Temperaturen statt. Im Freiland begann der Schlupf im März sogar bei Temperaturen unter 11 °C. Steigende Temperaturen können terminierend auf die Schlupfpause wirken, dieses zeigt die Tatsache, daß die aus dem Freiland Anfang Februar in den 16 °C Raum gebrachten, fertig entwickelten Eier nach 5 Tagen zu 90 % geschlüpft waren. Steigende Temperaturen werden jedoch nicht obligatorisch zur Beendigung der Schlupfpause benötigt (Abb. 1c + d). Um die Kriterien für eine Ei-Diapause zu erfüllen, hätte der Schlupf der Eier erst nach einer Phase tieferer Temperaturen wieder beginnen dürfen. Das war bei 13 °C und 16 °C nicht der Fall. Die Ergebnisse können also so interpretiert werden, daß unter den betrachteten Bedingungen bei *G. flavipes* eine Oligopause im Eistadium vorliegt, konsekutiv eingeleitet zur Vermeidung möglicherweise auftretender tiefer Temperaturen.

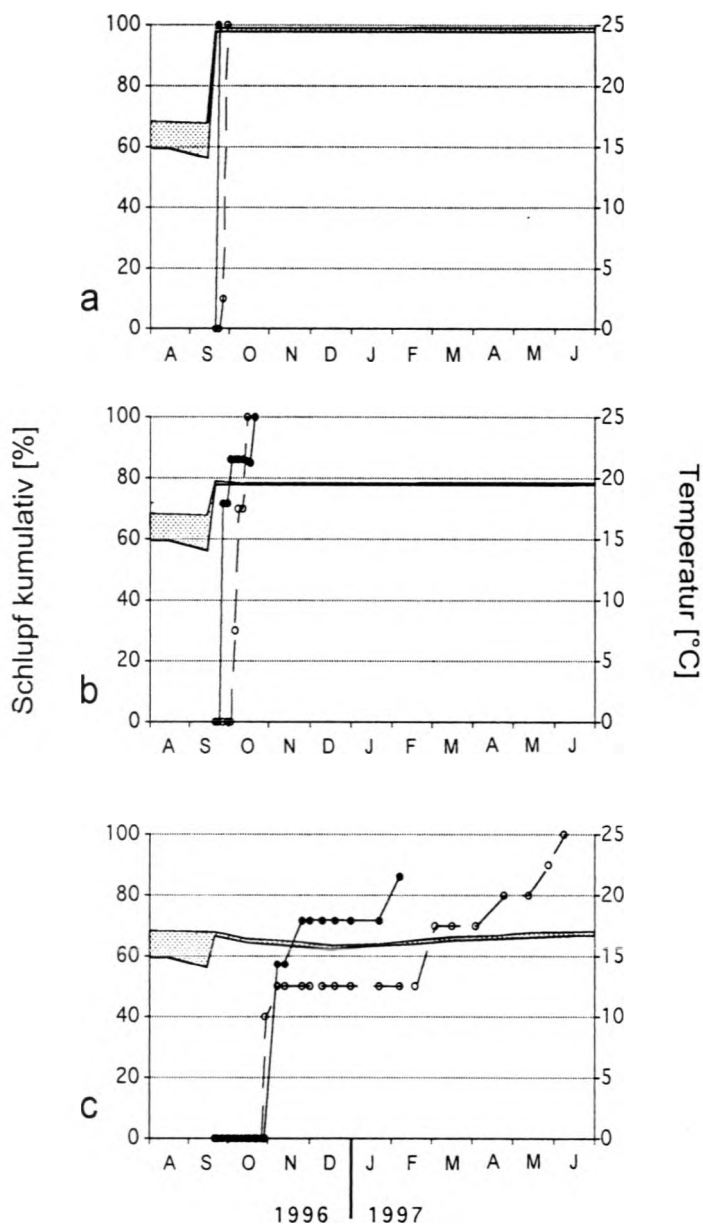
CORBET (1962) stützt sich auf die Beobachtungen von ROBERT (1959) und geht auch davon aus, daß bei *G. flavipes* keine echte Diapause vorliegt, da die Dormanzphase von der Temperatur induziert sei. Nach der anglo-amerikanischen Definition läge ebenfalls lediglich eine Oligopause vor.

Nicht unerwähnt bleiben soll hier noch eine andere Möglichkeit, die Diapause der Eier von *G. flavipes* zu erklären, auch wenn diese Untersuchung diesbezüglich keine Daten liefert. STERNBERG (1995) vermutet an *Somatochlora alpestris* mütterliche Effekte bei der Steuerung der Ei-Diapause. Er hat Zusammenhänge zwischen dem Anteil der diapausierenden Eier am Gelege und dem Alter der Mütter bei der Eiablage gefunden. MOUSSEAU & DINGLE (1991) führen zahlreiche Arbeiten auf, die zeigen, daß Diapause bei Insekteneiern und -larven vollkommen unabhängig von den auf diese Stadien wirkenden Faktoren stattfinden kann, einzig, weil z.B. die Mütter niedrigen Temperaturen oder Tageslängen ausgesetzt waren.

Ökologische Bedeutung

Allgemein sollte eine Dormanzphase dann in den Lebenszyklus eingeschoben werden, wenn der Fitnesszugewinn durch stetiges Wachstum geringer wäre, als der Zugewinn durch die Dormanz, z.B. durch eine höhere Überlebenswahrscheinlichkeit (COHEN 1970).

Rein physiologisch ist bei den niedrigen untersuchten Temperaturen eine Entwicklung durchaus möglich (s.o.). Aber sind die Larven erst einmal geschlüpft, haben sie deutlich höhere Ansprüche an ihre Umwelt als die Eier. Möglicherweise kann die Umgebung zu den Zeiten, in denen solche



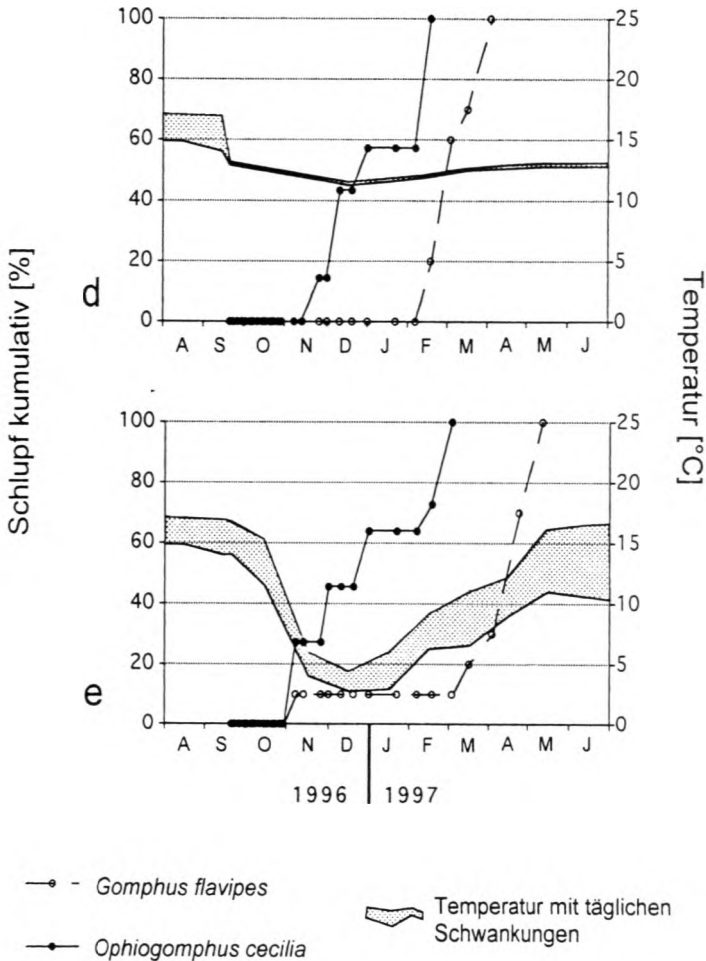


Abb. 1 (links und oben): Anteil aus Eiern geschlüpfter Larven von *Gomphus flavipes* und *Ophiogomphus cecilia* unter fünf verschiedenen Temperaturregimes (n = 10 für *G. flavipes* und n = 7 für *O. cecilia* je Temperaturansatz).

Temperaturen herrschen, den Ansprüchen der Larven von *G. flavipes* nicht gerecht werden. Einer der komplexeren Ansprüche ist die Nahrungsverfügbarkeit.

Trotz der großen Ähnlichkeit der Ansprüche beider Arten gibt es einen wesentlichen Unterschied zwischen ihnen. *G. flavipes* gehört zu den Arten, die während ihrer Nahrungssuche aktiv sind, *O. cecilia* neigt eher dazu, auf Beute zu warten (MÜLLER 1993). Gerade niedrige Temperaturen beeinträchtigen die Methode des Nahrungserwerbs von *G. flavipes* stärker als den "sit and wait"-Modus der *Ophiogomphus*-Larven. Also ist es sinnvoll, die sinkenden Temperaturen im Herbst als Trigger zu nehmen und den Schlupf bis zum nächsten Frühjahr zu verzögern.

Auch denkbar als Erklärung für die Ei-Diapause von *G. flavipes* Eiern wäre ein getrenntes Entstehungszentren beider Arten in unterschiedlichen Klimata. Die unterschiedlichen Überwinterungsstrategien wären dann das Ergebnis der dort ehemals wirkenden klimatischen Bedingungen. Die heutigen Lebenszyklen beider Arten wären dann nicht mehr als Anpassung an aktuelle Verhältnisse zu sehen, sondern hätten sich durch die ehemals wirkenden evolutiv etabliert. Das heutige Verbreitungsgebiet (SUHLING & MÜLLER 1996) gibt jedoch keinerlei Hinweise auf unterschiedliche Entstehungszentren der Arten.

Die aktuelle räumliche bzw. zeitliche Einnischung der beiden Arten kann mit der von *Calopteryx splendens* und *Calopteryx virgo* verglichen werden. Untersuchungen von OTT (1996) haben gezeigt, daß beide Arten verschiedene Temperaturoptima haben, und angedeutet, daß dieses in unterschiedlich hohen Grundumsätzen begründet liegen könnte. Dabei kann die eher in Oberläufen vorkommende *C. virgo* - wie *O. cecilia* - bei niedrigeren Temperaturen noch weiter wachsen als *C. splendens*. Letztere kann höhere Temperaturen besser nutzen, wie auch *G. flavipes* in dieser Untersuchung. Ihre Eier haben sich bei 20 °C und 25 °C deutlich schneller entwickelt. Die Aktivität bzw. die Entwicklungsgeschwindigkeit ist im Jahresverlauf für das Artenpaar *C. virgo*/ *O. cecilia* relativ gleichmäßig, für *C. splendens*/ *G. flavipes* im Winter niedriger und im Sommer dafür höher (Abb. 2).

Danksagung

Mein Dank gilt den Eierdieben Ilona Jökel, Klaus Guido Leipelt und Frank Suhling.

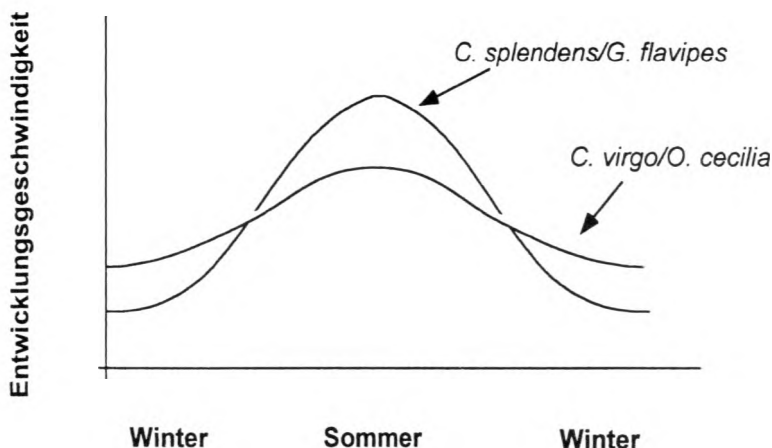


Abb. 2: Entwicklungsgeschwindigkeit für Eier bzw. Larven der Artenpaare *Calopteryx splendens/Gomphus flavipes* und *Calopteryx virgo/Ophiogomphus cecilia* im Jahresverlauf.

Literatur

- COHEN, D. (1970): A theoretical model for the optimal timing of diapause. *Am. Nat.* 104: 389-400
- CORBET, P.S. (1956): The influence of temperature on diapause development in the dragonfly *Lestes sponsa* (Hansemann) (Odonata: Lestidae). *Proc. R. ent. Soc. Lond.*(A) 31: 45-48
- CORBET, P.S. (1962): *A biology of dragonflies*. Witherby, London
- INGRAM, B.R. (1975): Diapause termination in two species of damselflies. *J. Ins. Physiol.* 21: 1909-1916
- LEATHER, S.R., WALTERS K.F.A. & J.S. BALE (1993): *The Ecology of Insect Overwintering*. Cambridge University Press, Cambridge
- MOUSEAU, T.A. & H. DINGLE (1991): Maternal effects in insect life histories. *Ann. Rev. Ent.* 36: 511-534
- MÜLLER, H.J. (1992): *Dormanz bei Arthropoden*. Gustav Fischer Verlag, Jena Stuttgart New York
- MÜLLER, O. (1993): Zum Beutefangverhalten der Larven von *Ophiogomphus cecilia* (Fourcroy), *Gomphus flavipes* (Charpentier) und *Gomphus vulgatissimus* (Linné). *Libellula* 12: 161-173

- MÜLLER, O. (1995): *Ökologische Untersuchungen an Gomphiden (Odonata: Anisoptera) unter besonderer Berücksichtigung ihrer Larvenstadien*. Dissertation, Cuvillier Verlag, Göttingen
- MÜNCHBERG, P. (1932): Beiträge zur Kenntnis der Biologie der Odonatenfamilie der Gomphidae Bks. *Z. Morph. Ökol. Tiere* 24: 704-735
- OTT, C. (1996): *Vergleichende Untersuchungen zur Ei- und Larvalentwicklung von Calopteryx virgo (Linné 1758) und Calopteryx splendens (Harris)*. Diplomarbeit, Technische Universität Braunschweig
- POPOWA, A.N. (1923): Zur Biologie von Gomphus flavipes (Charp.). *Raboty Volzskoj Biologiceskoj Stancii (Arbeiten der Biologischen Wolga-Station)* 6: 271-280
- ROBERT, P. A. (1959): *Die Libellen (Odonaten)*. Kümmerly & Frey, Bern
- SAWCHYN, W.W. & N.S. CHURCH (1973): The effects of temperature and photoperiod on diapause development in the eggs of four species of Lestes (Odonata: Zygoptera). *Can. J. Zool.* 51: 1257-1265
- SCHÜTTE, C. (1996): Eimorphologie-Kampf gegen die Strömung. In: SUHLING, F. & O. MÜLLER: *Die Flußjungfern Europas (Gomphidae)*. Die Neue Brehm-Bücherei 628, Westarp, Magdeburg, Spektrum, Heidelberg: 21-25
- STERNBERG, K. (1995): Influence of oviposition date and temperature upon embryonic development in Somatochlora alpestris and S. arctica (Odonata: Corduliidae). *J. Zool. Lond.* 235: 163-174
- SUHLING, F. & O. MÜLLER (1996): *Die Flußjungfern Europas (Gomphidae)*. Die Neue Brehm-Bücherei 628, Westarp, Magdeburg, Spektrum, Heidelberg