

Zur Populations- und Verhaltensökologie von *Coenagrion lunulatum* (Charpentier) (Zygoptera: Coenagrionidae)

Sándor Samu

eingegangen: 27. Februar 1998

Summary

On the population and behavioural ecology of Coenagrion lunulatum (Charpentier) (Zygoptera: Coenagrionidae) - At a small field-pond close to Schwerin, NE Germany, the emergence period started on 5-V-1995 and lasted 35 days. The EM_{50} of 11 days was quite low but the emergence curve shows two approximately similar sized peaks. So, *C. lunulatum* can not be described as a typical spring species, because the emergence curve missed the typical course of a mass emergence. - Exuviae were found on an average of 5.2 cm above waterlevel. Most of the individuals emerged in shallow areas with a water depth between 6 to 25 cm. - The reproductive period lasted 23 days, though the main flight period with high numbers of adult damselflies covered only 9 days. The maturation period was estimated to be 9-10 days. The average adult life-span was 8.3 days. - For oviposition the tandem pair submerged for a mean of 13.03 min. Oviposition above the waterlevel was not observed. The tandem pairs did not aggregate. - The results are discussed in regard to an adaptation to the habitat conditions and the species specificity in comparison to other Coenagrionidae.

Zusammenfassung

An einem in der Agrarlandschaft gelegenen Kleingewässer in Nordwestmecklenburg bei Schwerin begann die Schlupfperiode von *C. lunulatum* am 05.05.1995 und erstreckte sich über 35 Tage. Der Emergenzverlauf war durch zwei etwa gleich große Schlupfmaxima gekennzeichnet und wich damit von dem für klassische Frühjahrsarten typischen Massenschlupf zu Beginn der Schlupfperiode ab. Dementsprechend ist die Einordnung von *C. lunulatum* als eine "spring-species" trotz des geringen EM_{50} von nur 11 Tagen als problematisch anzusehen. - Die Schlupfhöhe betrug im Mittel 5,2 cm über dem Wasserspiegel. Die meisten Exemplare entstiegen dem Flachwasserbereich, um sich zu verwandeln. Tiefere und flachere Gewässer-

bereiche wurden trotz entsprechenden Angebots an Schlupfhalmen gemieden. An Land schlüpften fast keine Exemplare. - Die gesamte Fortpflanzungsperiode umfaßte 23 Tage, während die Hauptflugzeit mit hohen Individuenzahlen lediglich 9 Tage umfaßte. Für die Maturation ist eine durchschnittliche Dauer von 9-10 Tagen anzunehmen, die Lebenserwartung als geschlechtsreife Imago betrug durchschnittlich 8,3 Tage. - Zur Eiablage gingen die Paare im Tandem für im Mittel 13,03 min unter Wasser. Sowohl eine Eiablage über Wasser als auch eine Aggregation der Tandems konnte in keinem Fall beobachtet werden. - Die Ergebnisse werden in Hinblick auf eine Anpassung der Art an die Habitatbedingungen sowie hinsichtlich ihrer Artspezifität im Vergleich mit anderen Libellenarten diskutiert.

Einleitung

Coenagrion lunulatum kommt im gesamten norddeutschen Raum vor, ist aber nur selten in größeren Populationen anzutreffen. Im Nordwesten besiedelt sie hauptsächlich nährstoffarme Moorgewässer, im Osten besonders mäßig nährstoffreiche Kleingewässer in der Agrarlandschaft (SAMU 1997). Über die Biologie von *C. lunulatum* ist kaum etwas bekannt. Gründe dafür sind in der kurzen Flugzeit, den meist kleinen Populationen und der oftmals schlechten Einsehbarkeit der Eiablageorte am wasserseitigen Rand von Röhrichten zu suchen. SCHMIDT (1964) weist auf die besonderen Probleme bei der Erfassung der Art hin und beschreibt erstmalig die submerse Eiablage und das Eiablagehabitat. Der Abundanzverlauf und die Vergesellschaftung mit anderen Libellenarten ist von WASSCHER (1983, 1989, 1992) dokumentiert worden. Der größte Teil der Literaturangaben beschränkt sich jedoch auf eine allgemeine Charakterisierung der Fundorte und Habitatansprüche (Zusammenfassung: SCHORR 1990). Die vorliegende, im Rahmen einer Diplomarbeit durchgeführte Arbeit (SAMU 1996) beschäftigt sich als erste ausschließlich mit der Biologie von *C. lunulatum*.

Ziel der Untersuchung war es, den Emergenzverlauf, den präferierten Schlupfort und das Geschlechterverhältnis auf der Basis von quantitativen Exuvienaufsammlungen zu dokumentieren. Markierungsversuche dienten der Einschätzung der mittleren Lebenserwartung der Individuen. Zusätzlich werden Angaben zur Fortpflanzungsperiode, Reifungsdauer und dem Eiablageverhalten gemacht.

Untersuchungsgebiet

Die Untersuchungen wurden an einem Kleingewässer, der sogenannten "Hölle", in Nordwestmecklenburg ca 12 km nördlich von Schwerin durchgeführt. Der Biotop läßt sich als ein gestörtes, "junges", mäßig nährstoffreiches, strukturreiches Kleingewässer mit starken Wasserstandsschwankungen charakterisieren.

Das Untersuchungsgewässer wurde 1990 im Zuge einer Ausgleichsmaßnahme zu einer bereits 1984/85 durchgeführten "Komplexmelioration" der umgebenden Agrarlandschaft auf der Fläche eines vermoorten, größtenteils trockengefallenen Solls ausgehoben. Sölle sind ein typisches geomorphologisches Element der Grundmoränenlandschaften Nordostdeutschland. Die als kleinräumige Binnenentwässerungsgebiete wirkenden Kleinhohlformen entstanden durch das nacheiszeitliche Abschmelzen von Toteisblöcken. Ihre Zahl wird für Mecklenburg-Vorpommern und Brandenburg auf 100 000 geschätzt (JESCHKE 1987).

Das Untersuchungsgewässer ist ca. 2 200 m² groß, hat eine Uferlänge von ca. 380 m und liegt neben vier weiteren kleinen Gewässern in einer ca. 1,5 ha großen, früher beweideten, jetzt brachliegenden Senke. Umgeben ist das Gelände von Intensivackerland, im Norden grenzt eine Intensivweide an. Das Untersuchungsgewässer besitzt eine langgestreckte Form mit überwiegend flachen Ufern. Die Wassertiefe beträgt im Zentrum zwischen 60 und 115 cm. Der Untergrund ist größtenteils mineralisch. Das Aushubmaterial wurde in der südlichen Uferhälfte zu bis zu 2 m hohen Erdwällen aufgeschoben.

Die Vegetation des Gewässers wurde 1995 zur Flugzeit von *C. lunulatum* von sehr schütterten *Glyceria fluitans*-Herden, einem lichten *Sparganium erectum*-Röhricht und großen Freiwasserflächen geprägt. Der Gewässerboden wurde großflächig von dichten Moosrasen (*Drepanocladus aduncus*) und flutenden *Lemna trisulca*-Beständen eingenommen. Geschlossene Wasserlinsendecken fehlten fast gänzlich. In den Uferbereichen herrschten arten- und strukturreiche Pflanzengemeinschaften vor, z. T. dominierten Bestände von *Phalaris arundinacea*.

Material und Methoden

Witterung

Neben den als Grundlage dienenden Angaben der Schweriner Wetterstation (DEUTSCHER WETTERDIENST 1995), wurden zusätzlich täglich Messungen der Temperatur (Min/Max-Thermometer), Sonnenscheindauer (Sonnenschreiber nach Campbell-Stokes) und Wassertemperatur (10 cm Wassertiefe, Quecksilberthermometer) durchgeführt. Das Messen bzw. Ablesen der Temperatur erfolgte in den frühen Abendstunden.

Tab. 1: Allgemeine Witterungsverhältnisse April - Juni 1995 nach Angaben der Wetterstation Schwerin (¹ = Tagesmittel der Bewölkung von weniger als 1,6 Achteln, ² = Höchsttemperatur mindestens 30°C, ³ = Höchsttemperatur mindestens 25°C, ⁴ = Bewölkungsmittel von mehr als 6,4 Achteln).

	Abweichung der Temperatur vom Mittel (°C)	Niederschlag in % vom Mittel	Sonnenschein in % vom Mittel	heitere Tage ¹	heiße Tage ²	Sommer-Tage ³	trübe Tage ⁴
April	0,8	80	108	5	0	1	9
Mai	-0,1	90	107	1	0	2	6
Juni	-0,8	103	90	6	0	2	9

Den Angaben der Schweriner Wetterstation zufolge (Tab. 1) war der April bei überdurchschnittlicher Sonnenscheindauer im Vergleich zum langjährigen Mittel sehr warm und trocken. Der Mai war insgesamt trocken, aber trotz überdurchschnittlicher Sonnenscheindauer zu kalt. Im Juni war das Wetter in jeder Hinsicht schlechter als im Mittel. Die Dokumentation der standörtlichen Witterung aus den eigenen Messungen ist der Abb. 1 zu entnehmen. Auf die Darstellung der Lufttemperatur konnte hierbei verzichtet werden, da sie sich im Temperaturverlauf des flachen Wasserkörpers im wesentlichen widerspiegelte. Anfang Mai waren die Bedingungen ausgesprochen sonnig und warm. In der Zeit vom 07.05.-18.05.1995 herrschten allgemein schlechte Witterungsbedingungen vor. In den anschließenden zehn Tagen war es sommerlich warm bis heiß - lediglich unterbrochen von Wärmegewittern mit starken Niederschlägen. Vom 30.05. bis 03.06. kam es zu einem starken Witterungseinbruch. In den nachfolgenden Tagen bis zum 11.06. stiegen die Temperaturen wieder an, die Witterung war für den Juni aber insgesamt durchwachsen.

Populationsökologie

Die Untersuchungen erfolgten in der Zeit vom 2. Mai bis 7. Juli 1995. Zunächst wurden täglich vom 02.05.-07.05. entlang des gesamten Ufer-saumes Exuvienaufsammlungen durchgeführt. Aufgrund der schnell ansteigenden Exuvienmenge mußte sich die Suche in der nachfolgenden Zeit (08.05.-30.05.) auf 6 jeweils 6 m lange Sektoren beschränken, die soweit möglich, jeden 2. Tag in den frühen Abendstunden beprobt wurden. Im Juni erfolgte die Kontrolle der Sektoren nur noch an drei Tagen (05.06., 08.06. und 24.06.). Die Exuvien wurden im Labor mit Hilfe eines Binokulars (Olympus SZ 60) bestimmt und nach Arten sowie Geschlechtern getrennt ausgezählt. Als Bestimmungsgrundlage dienten ASKEW (1988), BELLMANN (1987) und HEIDEMANN & SEIDENBUSCH (1993). Zur Charakterisierung des Emergenzverlaufs der Art erfolgte nach CORBET (1962) die Angabe des EM_{50} , d. h. des Zeitpunkts an dem 50% des gesamten Emergenzjahrgangs geschlüpft waren. Zusätzlich wurden für die Gewässerfläche und die nähere Umgebung (Wälle, angrenzende Feuchtbrachbereiche) Schätzungen der Gesamtanzahl der beobachteten Imagines durchgeführt. Hierfür lieferten zum einen die aus den Kescherfängen zur Verhaltensökologie (s.u.) ermittelten Individuenzahlen wichtige Anhaltspunkte. Zum anderen ließen sich die Imaginaldichten am Gewässer aufgrund der übersichtlichen Vegetationszonierung hochrechnen.

Verhaltensökologie

Zur Analyse des Schlupfverhaltens wurden in der Zeit vom 06.05. bis 12.05.1995 für jede Exuvie folgende Angaben notiert: Die Schlupfhöhe über dem Wasserspiegel; die Wassertiefe am Schlupfort; das jeweilige Schlupfsubstrat; die räumliche Stellung des Schlupfhalmes. Letztere Angabe diente der Einschätzung der Vegetationsstruktur des Schlupfortes. Für die Schlupfhöhe wurde der Abstand vom Wasser bis zu den Procten in 1 cm Intervallen (0-1, 1-2 cm etc.) festgehalten. Für die Auswertung wurde der jeweils niedrigere Wert herangezogen.

Daten zum Eiablageverhalten wurden durch Dauerbeobachtung stark beflogener Uferbereiche über mehrere Stunden oder auch Zufallsbeobachtungen erhoben. Hierbei wurde die Verhaltenssequenz, die Gesamtdauer und auffällige Verhaltenselemente bei der Eiablage protokolliert. Aufgrund des klaren Wassers war es möglich, die Position der Tandems auch während der Eiablage ständig im Auge zu behalten.

Zur ungefähren Einschätzung der mittleren Lebenserwartung wurden vom 06.05. bis zum 19.05. entlang der Uferwälle Imagines gekeschert und markiert. Dafür wurden die Flügel der Imagines mit einem Lackstift (Faber Castell Uni-Paint PX-21, verschiedene Farben, Dicke ca. 1 mm) je Fangtag mit einem Farbpunkt auf den Flügeln gekennzeichnet. Die Tiere wurden beim Wiederfang registriert oder die Farbtupfer mit einem Nahsichtglas abgelesen. Die in der Zeit vom 06.05.-08.05. gefangenen Imagines waren fast alle frisch geschlüpft und wurden zunächst einen Tag in einem Flugkäfig gehältert, bevor sie markiert werden konnten. Ab dem 10.05. waren die Individuen soweit ausgehärtet, daß sie sofort markiert werden konnten.

Ergebnisse

Populationsökologie

Coenagrion lunulatum war mit 664 gesammelten Exuvien nach der Artengruppe *Coenagrion puella/pulchellum* (1 115 Exuvien, entsprechend den Imagines-Abundanzen hauptsächlich *C. puella*) die zweithäufigste Zygopterenart am Gewässer. Die Emergenz war gemäß den Kontrollen der gesamten Uferstrecke (02.05.-07.05.1995) zu Beginn von einem sich schnell steigernden Schlupf gekennzeichnet: Am 05.05.1995 schlüpften nur 6 Imagines, in den nächsten beiden Tagen waren es bereits 112 Exuvien. Der Emergenzverlauf wies zwei Peaks auf (Abb. 1). Der Schlupf setzte während einer Schönwetterphase am 05.05. ein und steigerte sich trotz zunehmend schlechterer Witterungsverhältnisse (sinkende Temperaturen, wechselhafte Bewölkung, Nieselregen) bis zu einem ersten Maximum am 12.05. Nach einer am 19.05. einsetzenden Schönwetterperiode kam es am 25.05. zu einem zweiten starken Schlupfmaximum. In der nachfolgenden Zeit befanden sich unter der Masse der anderen (v. a. *C. puella*, *Enallagma cyathigerum*) nur noch wenige Exuvien von *C. lunulatum*. Die gesamte Schlupfperiode erstreckte sich über mindestens 35 Tage (05.05.-08.06.1995), der EM_{50} lag bei 11 Tagen.

Die Emergenzraten der einander gegenüberliegenden (ca. 8 m Distanz) Sektoren B und D am nördlichen Gewässerende wurden gesondert ausgewertet (Abb. 2). Während im sonnenexponierten, flacheren Bereich (20-30 cm) von Sektor D bereits am 12.05.1995 die Hälfte aller Imagines geschlüpft waren, wurde dieser Wert im tieferen (60-80 cm), weniger sonnigen (ungünstigerer Einfallswinkel, Teilbeschattung durch höhere Ufervegetation) Sektor B erst 11 Tage später überschritten. Der Gewässergrund war

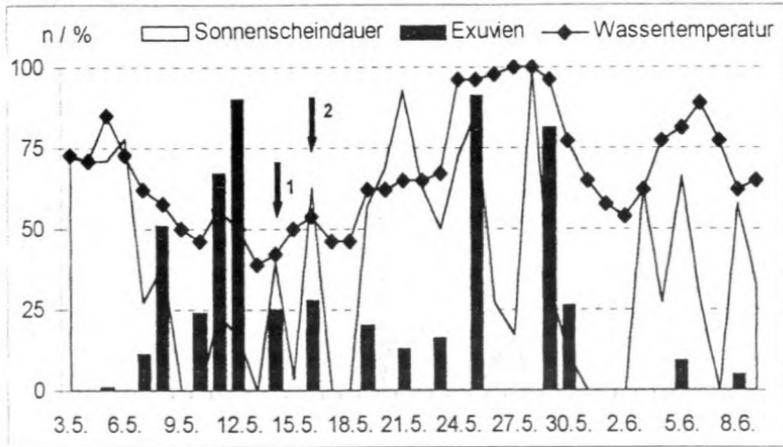


Abb. 1: Emergenz von *Coenagrion lunulatum* in Abhängigkeit von den Witterungsbedingungen (n = 558); Wassertemperatur und Sonnenscheindauer sind in Prozent vom Höchstwert (26 °C und 13,07 h) angegeben. Pfeil 1 repräsentiert den EM₅₀ der Weibchen, Pfeil 2 den der Männchen und gleichzeitig der Gesamtpopulation; ein Balken steht für je einen Sammlungstag.

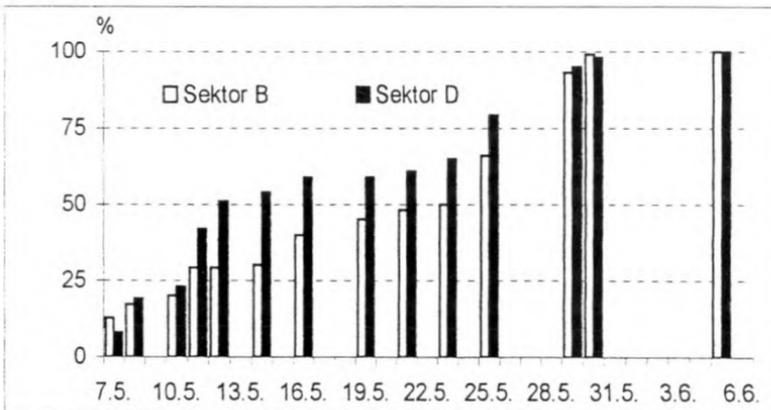


Abb. 2: Vergleich der kumulativen Emergenz von *Coenagrion lunulatum* von zwei in der Gewässertiefe und Sonnenexposition unterschiedlichen Uferabschnitten (Sektor B, n = 133 und Sektor D, n = 170); ein Balken entspricht je einem Sammlungstag.

in beiden Sektoren reich strukturiert, die Exuvienzahl in beiden Sektoren vergleichbar hoch (Sektor B: $n=133$, Sektor D: $n=170$).

In den umgebenden Wiesen und an den Wällen war *C. lunulatum* bereits ab dem 08.05.1995 allgegenwärtig, bei Sonnenschein oder in windgeschützten Bereichen auch stets zahlreich anzutreffen (50-100 Exemplare). Mit Einsetzen einer Schönwetterperiode am 19.05. war ein starker Anstieg der Imaginalzahlen zu beobachten (ca. 200 Exemplare). Die erste Flug- und Eiablageaktivität über dem Gewässer wurde jedoch erst am 21.05. festgestellt. Die Hauptflugzeit mit hohen Abundanzen am Gewässer (um die 400 Exemplare) währte vom 22.5. bis 30.05., gefolgt von zwei kleineren Peaks (03.-06.06. und 10.-12.06.) mit deutlich niedrigeren Individuenzahlen (bis 50 bzw. 100 Exemplare). Die letzten Individuen flogen über dem Gewässer am 12.06., in der Umgebung am 16.06.1995.

Das Geschlechterverhältnis betrug mit 283 Männchen und 275 Weibchen $1 : 1$, $2=0,057$, $p=0,811$ (nur Uferlänge der Sektoren). In den ersten Tagen (5.5.-7.5.1995) dominierte allerdings mit 82,2 % in beträchtlichem Maße der Weibchenanteil (von $n=118$, Gesamtuferlänge). Die Männchen begannen erst ab dem 12.05. mengenmäßig gegenüber den Weibchen aufzuschließen. Der EM_{50} der Weibchen lag dementsprechend zwei Tage früher (am 14.05.) als der der Männchen (Abb. 1).

Schlupfverhalten

Die Imagines schlüpften im gesamten Tagesverlauf von ca. 8:30 Uhr (MESZ) bis ca. 19:15 Uhr. Dem Augenschein nach war der Schlupf in den Morgenstunden (ca. bis 11:00 Uhr) stärker.

Zum Schlupf bevorzugten die Tiere stets senkrecht aus dem Wasser ragende oder nur schwach geneigte Pflanzen. Dabei hingen sie mit dem Kopf zuoberst an den Halmen. Ein Schlupf in der horizontalen Lage konnte nicht beobachtet werden. Es wurden Schlupfstele bevorzugt, die nur wenige cm oberhalb des Wasserspiegels lagen ($5,20 \pm 5,96$ cm; Abb. 3) - auch wenn höhere Halme zur Verfügung standen. Exuvien, die in dichten Rohrglanzgrasbeständen oder Binsenhörsten gefunden wurden ($n=26$) hingen höher ($15,04 \pm 7,27$ cm). Die meisten Exemplare (84 %) waren aus dem Flachwasserbereich (6-25 cm Wassertiefe) emporgestiegen, um sich zu verwandeln. Tiefere Gewässerbereiche und solche mit sehr flachem Ufer wurden trotz entsprechenden Angebots an Schlupfhalmen gemieden.

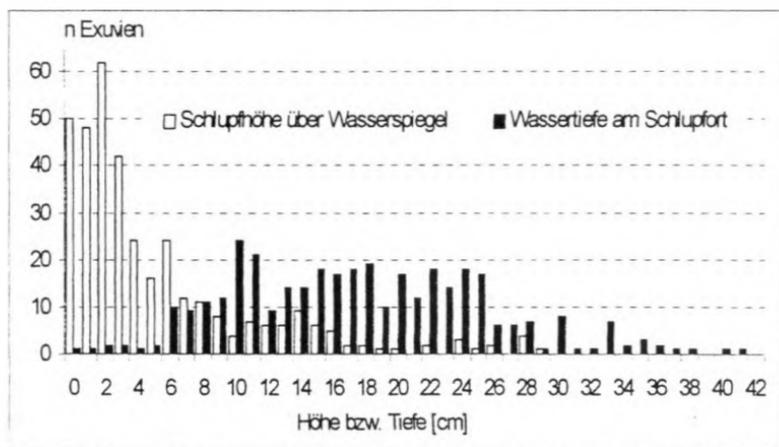


Abb. 3: Verteilung der Exuvienfunde von *Coenagrion lunulatum* in Abhängigkeit von der Wassertiefe am Schlupfort und der präferierten Schlupfhöhe über dem Wasserspiegel (n = 359).

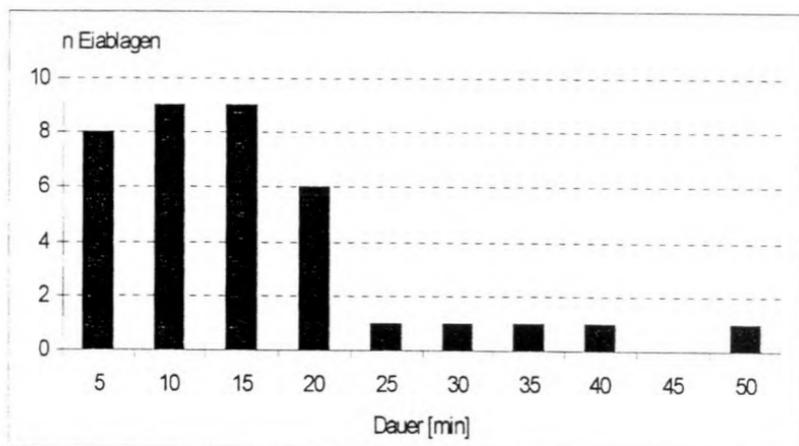


Abb. 4: Dauer der Unterwassereiablagen (n = 37) bei *Coenagrion lunulatum* bezogen auf 5-Minuten-Intervalle.

Die Aufnahme des genutzten Schlupfsubstrats erfolgte in 343 bzw. der strukturellen Ausprägung des Schlupfortes in 382 Fällen. Die Individuen nutzten hauptsächlich *Phalaris arundinacea* (55 %), *Juncus effusus* (19 %) und *Glyceria fluitans* (14 %), die auch die dominanten Pflanzenarten in jenen Uferbereichen stellten. Etwa 68 % aller Individuen waren an Uferabschnitten mit schütter ausgeprägten Röhrichtern oder Bereichen, in denen lediglich einzelne Halme standen, geschlüpft. Inmitten dichter Röhrichte und an waagrecht aufsteigenden Uferkanten schlüpften nur 25 %. An Land konnten trotz intensiver Suche in der Vegetation bis ca. 30 cm landeinwärts lediglich 27 Exuvien (7 %) gesammelt werden. Die maximale Distanz einer Exuvie vom Wasser betrug 50 cm.

Eiablageverhalten

Die Pärchen führten die Eiablage grundsätzlich im Tandem aus. Eiablagen konnten vom 21.05.-12.06.1995 sowie tageszeitlich zwischen 11:30 und 16:30 Uhr beobachtet werden. Sichere Eiablagevorgänge, d. h. solche, die länger als eine Minute andauerten, konnten nur an untergetauchten Tandems festgestellt werden. Nach dem Prüfen des Eiablagesubstrats erfolgte der Abstieg meist sehr schnell, so daß sich die Tandems bereits nach wenigen Sekunden unter der Wasseroberfläche befanden.

Von insgesamt 37 protokollierten submersen Eiablagen betrug die kürzeste 2 min, die längste dauerte 47 min (Abb. 4). Schließlich verbrachte ein Tandem mit einer einmaligen Unterbrechung von 2 min insgesamt 75 min Unterwasser. Die durchschnittliche Dauer währte $13,03 \pm 10,33$ min ($n=37$). Gelegentlich verweilten die Pärchen auch in horizontaler Position auf Substraten in Wasserspiegelhöhe. Diese Aufenthalte dauerten nur wenige Sekunden bis maximal 1 min. Eiablagen in emerse Pflanzenstengel wurden nicht festgestellt.

Eine Aggregation der Tandems, wie sie am selben Gewässer bei *C. puella* deutlich zu sehen war, trat bei *C. lunulatum* nicht auf. Die Eiablage erfolgte in lockere Röhrichtbestände oder einzelne Halme unterschiedlichster Höhe - dichte Bestände und Wasserlinsendecken wurden eindeutig gemieden. Der Abstieg erfolgte 22 x an *Glyceria fluitans*, 12 x an *Spartanium erectum* agg., 1 x an *Ranunculus aquatilis* agg., 1 x an einem abgestorbenen *Phragmites australis*-Halm und 1 x an dem Wassermoos *Drepanocladus aduncus*. Diese Ergebnisse stimmten mit dem dominierenden Pflanzenarten in den Beobachtungsräumen überein.

Mittlere Lebenserwartung

Insgesamt wurden 95 ausgefärbte Männchen und 143 Weibchen markiert. 31 (13%) Tiere konnten zu späteren Zeitpunkten wiederbeobachtet bzw. -gefangen werden, davon allerdings nur 4 Exemplare, deren Alter genau datiert werden konnte (Frischgeschlüpfte vom 06.-08.05.1995). Die kürzeste Zeitspanne zwischen Fang- und Wiederfang betrug 3 Tage, die längste 23 Tage (Abb. 5). Die durchschnittliche Wiederbeobachtungszeit aller Individuen lag bei $8,3 \pm 5,3$ Tagen, der frischgeschlüpft markierten bei $13,8 \pm 6,7$ Tagen (4, 15, 17, 19) und der übrigen bei $7,5 \pm 4,7$ Tagen. Alle Individuen, die nach 14 oder mehr Tagen protokolliert wurden, wiesen eine mehr oder minder bräunliche Verfärbung von Thorakal- und Abdominalbereichen und Beschädigungen der Flügel auf bzw. wirkten abgeflogen.

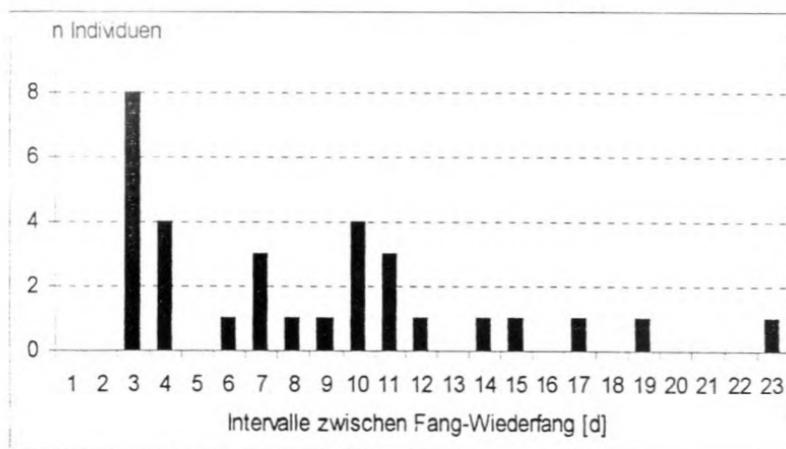


Abb. 5: Zeitspannenabhängige Verteilung der Wiederfunde markierter Imagines (n = 31) von *Coenagrion lunulatum*.

Diskussion

Populationsökologie

Auf Basis der in den Sammel-Sektoren (36 m Uferlänge) gefundenen Exuvien ($n = 558$), läßt sich eine vorsichtige Hochrechnung für die Populationsgröße vornehmen. Berücksichtigt man bei der Berechnung lediglich die Uferbereiche mit strukturiertem, vegetationsbestandem Gewässergrund (Uferlänge ca. 300 m), also voraussichtlich günstigen Larvallebensräumen und geht davon aus, daß keine Exuvien beim Absammeln übersehen oder durch Regenschauer und Fraß verloren gegangenen sind, ergibt sich eine Mindestpopulationsgröße von ca. 4600 Exemplaren. WILDERMUTH (1994) nimmt bei seinen Untersuchungen an Anisopteren (*Leucorrhinia pectoralis* u.a.) für extrem übersichtlich strukturierte Uferbereiche (regelmäßige Mahd, abrupte Torfstichkante) allerdings schon eine Quote von 10 % übersehener Exuvien an. Aufgrund der an der "Hölle" ausgeprägten vielgestaltigen Vegetationszonen und Flachwasserbereiche sowie der schwereren Auffindbarkeit von Zygopteren-Exuvien erscheint eine Verlustrate von 30% für diese Untersuchung realistischer. Somit würde sich bei gleichzeitiger Einberechnung der Gesamtuferlänge ein Maximalwert von ca. 7600 Exemplaren ergeben.

Damit konnte bei der Untersuchung erstmals eine mehrere tausend Exemplare zählende Population von *C. lunulatum* für den mitteleuropäischen Raum sicher belegt werden. Nur eine geringe Zahl von Literaturangaben beschreiben Abundanzen, die auf ähnlich hohe Gesamtindividuenzahlen schließen lassen (LUNAU 1932, SCHMIDT 1965, WASSCHER 1983, 1989, 1992). MAUERSBERGER (1996 mdl.) fand zudem in Nordostdeutschland eine Reihe vergleichbar starker Populationen. Die größte mir bekannte Population der in den meisten Teilen Mitteleuropas seltenen Art beschreibt LOPAU (1997 mdl.), der "zigtausende" in einem flach mit Wasser überstauten Vulkankrater ("Caldera") in der Osttürkei schlüpfen sah.

C. lunulatum zeigt entsprechend des EM_{50} -Index von 11 Tagen, dem frühjährlichen Auftreten und der Schlupfperiode von ca. 35 Tagen deutliche Übereinstimmungen mit dem Emergenzverlauf "klassischer" Frühjahrsarten, wie beispielsweise *Gomphus vulgatissimus* (vgl. SUHLING & MÜLLER 1996). Dementsprechend ließe sie sich nach CORBET (1962) zunächst als "spring-species" einordnen. Allerdings steht der zweigipflige Schlupfverlauf (Abb. 1) im Widerspruch zu der von CORBET (1962) für "spring-species"

formulierten "explosive emergence", also einem eindeutig synchronisiertem Schlupfmaximum zu Beginn der Emergenz.

SUHLING (1995) zeigt an *Onychogomphus uncatus* die Abhängigkeit der Emergenz von dem thermischen Regime eines Gewässers. Die Art besitzt an zwei nah beieinander liegenden, in ihren Temperaturmaxima und -minima differierenden, aber in ihrer Struktur ähnlichen Gewässern in Südfrankreich einmal die Schlupfphänologie einer Frühjahrs- und einmal die einer Sommerart. In der Untersuchung von WISCHHOF (1997) über *Leucorrhinia albifrons* weist die Emergenz sowohl Charakteristika einer "spring-species" als auch "summer-species" auf. Aufgrund der Verteilung der Larven sowohl auf tiefe (bis 190 cm) als auch flache (bis 50 cm) Gewässerbereiche vermutet der Autor eine "habitatbedingte Desynchronisation" des Schlupfverlaufs, v. a. in Abhängigkeit von der Wassertiefe und der daraus folgernden unterschiedlichen Temperatursumme am jeweiligen Larvenaufenthaltort. MAIER & WILDERMUTH (1991) sahen sich bei der Interpretation der Emergenz von *Libellula quadrimaculata* vor das gleiche Problem gestellt. Neben der Temperaturschichtung des Gewässers geben sie aber zusätzlich eine artspezifische genetische Disposition für die Variabilität des Schlupfverlaufs als mögliche Ursache an. Schließlich konnte NORLING (1984) an in Süd- und Nordschweden lebenden Populationen von *Coenagrion hastulatum* die Abhängigkeit der Larvalentwicklung nicht nur von dem Klima sondern auch von der Photoperiodik nachweisen.

Vor dem Hintergrund der starken Schwankungsbreite des Emergenzverlaufs innerhalb einer Art und der Vielzahl einflussnehmender Faktoren stellt sich die Frage, wie eng die eigenen Untersuchungsergebnisse an der idealisierten Klassifikation von CORBET (1962) angelehnt werden sollten. Die zweifelhafte Aussagekraft zeigt sich, wenn man die Untersuchungsergebnisse aus dieser Arbeit mit denen von BEFELD et al. (1997) von der ebenfalls im Frühjahr, lediglich zwei Wochen später auftretenden *C. hastulatum* vergleicht. Die Emergenz weist dort ebenfalls einen zweigipfligen Verlauf auf, woraufhin die Autoren die Art trotz kürzerer Schlupfperiode (25 Tage) zu den "summer-species" stellen. Mit anderen Worten: Ein sehr ähnlicher Emergenzverlauf ließ sich in genau umgekehrter Weise interpretieren. Das Beispiel zeigt, daß solange keine Definition vorgegeben ist, die Einordnung willkürlich bleibt. Interessanter ist im Zusammenhang mit dem zweigipfligen Schlupfverlauf bei *C. lunulatum* die Frage nach den Faktoren, die die Schlupfdynamik beeinflussen.

Eine ganze Reihe von Arbeiten (z.B. BANKS & THOMPSON 1985, CORBET 1952, 1957, CORBET & HARVEY 1989, GRIBBIN & THOMPSON 1991, MAIER & WILDERMUTH 1991, SOEFFING 1990, WISCHHOF 1997) deuten auf einen Zusammenhang zwischen Schlechtwetterperioden und Emergenzeinbrüchen hin, wie er auch für die vorliegenden Untersuchungsergebnisse angenommen werden kann (vgl. Abb. 1). Dabei scheidet eine mögliche Temperaturschwelle aufgrund des trotz absinkender Wassertemperatur anhaltenden Emergenzanstiegs vom 10.-12.05.1995 zumindest als alleiniger Auslöser für den Schlupf aus. Ebenso nimmt die Sonnenscheindauer keinen direkten Einfluß auf die Emergenzrate, wie sich aus der anhaltend geringen Exuvienrate vom 19.05.-24.05. ablesen läßt. Naheliegender wäre es, daß, ähnlich wie bei den "spring-species" unter den Gomphiden (SUHLING & MÜLLER 1996), die Temperatursumme der vorhergehenden Tage als Auslöser fungiert.

Die gesonderte Auswertung der Aufsammlungen der Sektoren B und D (Abb. 2) geben einen Hinweis darauf, daß die Synchronisation der Emergenz am Untersuchungsgewässer von habitatbedingten Effekten überlagert worden ist. Aktuelle Schlechtwetterverhältnisse haben die Effekte durch Kumulation schlupfbereiter Larven (vgl. Abb. 1 am 25.05.1995) vermutlich noch verstärkt und so den zweigipfligen Schlupfverlauf verursacht.

Das ausgeglichene Geschlechterverhältnis von *C. lunulatum* stimmt mit den Ergebnissen, der von BANKS & THOMPSON (1985) an *C. puella* sowie von BENNETT & MILL (1993) an *Pyrrhosoma nymphula* durchgeführten Untersuchungen überein, widerspricht aber dem von GRIBBIN & THOMPSON (1991) ebenfalls an *P. nymphula* festgestelltem signifikanten Männchenüberhang. Eindeutiger ist der Weibchenüberhang in den ersten Schlupftagen zu beurteilen, der für Coenagrioniden als typisch bezeichnet werden kann und bei *C. lunulatum* bereits von PETERS (1985) beobachtet worden ist. BANKS & THOMPSON (1985) weisen an *C. puella* eine im Durchschnitt längere Reifungszeit der Weibchen nach (vgl. FINCKE 1982), die nach ihrem Reifeflug auch später an die Entwicklungsgewässer zurückkehrten als die Männchen. Der vorgezogene Schlupfbeginn bei *C. lunulatum* könnte demnach als Synchronisation des Auftretens der geschlechtsreifen Tiere am Brutgewässer gedeutet werden.

Unter der Annahme, daß die Reifungsdauer witterungsabhängig ist (vgl. CORBET 1962, INDEN-LOHMAR 1995) muß für das Untersuchungsjahr wegen anhaltend naßkalter Witterung vom 09.05.-18.05.1995 von einer langen

Maturation ausgegangen werden. Am 19.-20.5. konnten trotz günstiger Witterungsverhältnisse keine Imagines über dem Gewässer beobachtet werden. Es erfolgte also eine Kumulation geschlechtsreifer Exemplare bzw. die meisten Individuen beendeten ihre Maturation tatsächlich erst am 21.05. Unter Vernachlässigung der geringen Schlupfzahlen einschließlich des 07.05. muß damit von einer maximalen Reifungsphase von 13 Tagen ausgegangen werden. Die Masse der Individuen ist allerdings am 11.-12.05. geschlüpft, das heißt die Reifungszeit dauert in der Regel 9-10 Tage.

Die Fortpflanzungsperiode der Population betrug 1995 23 Tage, legt man die Zeitspanne zwischen der ersten und letzten Eiablage zugrunde. Die tatsächliche Dauer der sexuellen Aktivität der einzelnen Individuen liegt mit Sicherheit darunter. SCHMIDT (1985) gibt für die von ihm untersuchte *C. lunulatum*-Population eine "Fortpflanzungsperiode mit hinreichend hoher Abundanz von nur 10 Tagen" an. An der "Hölle" lag die Hauptflugzeit zwischen dem 22.05.-30.05.1995 Somit ist auch für die Individuen an der "Hölle" eine tatsächliche Fortpflanzungsperiode von ca. 9 Tagen anzunehmen.

Schlupfverhalten

Die Schlupfhaltung von *C. lunulatum* ist dem 'Agrion-Typ' von STRAUB (1943) zuzuordnen. Damit zeigt die Art das für Coenagrioniden allgemein typische Schlupfverhalten (vgl. z.B. ROBERT 1959). Bezüglich der geringen Schlupfhöhe (\bar{o} 5,2 cm) verhält sich *C. lunulatum* zwar wie die meisten Coenagrioniden (vgl. HEIDEMANN & SEIDENBUSCH 1993), aber deutlich anders als z.B. *Pyrrhosoma nymphula* oder *C. puella* (ROBERT 1959), bei denen die Exuvien häufig höher hängen. PETERS (1985) hat Exuvien von *C. lunulatum* an einem in der Mongolei gelegenen Auentümpel ebenfalls in geringer Höhe gefunden, so daß ein typisches Verhaltensmuster bei der Art vermutet werden kann. Der Umstand, daß die Exuvien in Horsten oder dichtem Röhricht höher hängen, könnte auf eine von CORBET (1952) bei *P. nymphula* beobachtete Verhaltensweise zurückgeführt werden (vgl. CORBET 1957, ROBERT 1959). Deren schlupfbereite Larven testen durch schnelles Hin- und Herbewegen des Abdomens den Freiraum der unmittelbaren Schlupfumgebung. In dichter Vegetation wären die Larven dementsprechend gezwungen, höher zu klettern, um einen entsprechend großen Raum zu finden.

Für die Wahl des Schlupfortes lassen sich lediglich Vermutungen anführen. Eigene Untersuchungen (SAMU 1996) zeigten, daß die Larven auch an den wasserseitigen Außenkanten dichter Röhrichte schlüpfen, sofern schüttere Röhrichte fehlen, das Gewässer aber ansonsten geeignete Habitatstrukturen zur Fortpflanzung besitzt. Sehr wahrscheinlich steht das Erreichen eines geeigneten Schlupfhalmes auf kürzestem Weg im Vordergrund, damit das Individuum sich den kräftezehrenden und gefährlichen Gang ans Land ersparen kann (CORBET 1952, FRASER 1944, MACAN 1949). Ebenso sinnvoll könnte sich die Wahl des Schlupfortes als Abwehrmaßnahme gegenüber Amphibien erweisen, die meist dichte Vegetationsbereiche (Wasserlinsendecken, ufernahe Röhrichte) mit günstigen Versteckmöglichkeiten zur Lauerjagd aufsuchen (REHFELDT 1995). Als Anpassung an spezifische Habitat- und Witterungsbedingungen wie SOEFFING (1990) für *Leucorrhinia rubicunda* annimmt, kann der Schlupfort von *C. lunulatum*, aufgrund der ungeschützten Lage der Tiere gegenüber den im Frühjahr häufig auftretenden Regen- und Hagelschauern, kaum gewertet werden.

Eiablageverhalten

Die Eiablage wird auch von anderen Coenagrionidenarten, wie *Coenagrion pulchellum*, *C. puella* oder *Pyrrhosoma nymphula*, im Tandem, wenn auch in der Regel emers ausgeführt. Daß die Tandems auch gemeinsam unter Wasser steigen, ist lediglich für *Coenagrion hastulatum* als die vorwiegende Eiablageform beschrieben worden (ROLFF 1997). Die gemessenen Tauchzeiten bis zu einer $\frac{3}{4}$ h werden demgegenüber von anderen Coenagrioniden, wie z.B. *Enallagma cyathigerum* (DOERKSEN 1980), noch übertroffen. Ein vorzeitiges Auftauchen der *C. lunulatum*-Männchen, wie von SCHMIDT (1965) beschrieben, konnte in keinem Fall beobachtet werden.

Die Unterwasser-Eiablage wurde für *C. lunulatum* das erste Mal von SCHMIDT (1964) dokumentiert, der sie als die "vorwiegend ausgeführte" Eiablageform beschreibt. Häufiger finden sich in der Literatur allerdings Beschreibungen von Eiablagen, die in die Blätter oder Blüten von Schwimmblattpflanzen, vor allem *Potamogeton natans*, erfolgten (z.B. LEHMANN 1985, WESENBERG-LUND 1913). Meiner Ansicht nach können diese Beobachtungen nicht uneingeschränkt auf erfolgreiche Eiablagen zurückgeführt werden. Zur Verdeutlichung seien eigene Beobachtungen von einem weiteren *C. lunulatum*-Vorkommen angeführt (SAMU 1997). Hier dienten den Tandems, die nur wenige Millimeter über den Wasserspiegel

aufragenden Blüten des Kleinen Laichkrauts *Potamogeton pusillus* als bevorzugter Anflugsort. Nach dem Absitzen des Männchens an der Blüte tauchte das Weibchen sogleich unter fortwährenden Tastbewegungen des Abdomens unter. In dieser Position verharrte das Tandem nur kurze Zeit (wenige Sekunden bis eine Minute) und flog entweder wieder ab oder stieg dann gemeinsam unter Wasser. Aufgrund der kurzen Dauer der ersten Sequenz ist anzunehmen, daß es sich dabei nur um das Überprüfen des Eiablagesubstrats handelt (vgl. MARTENS 1996). Weiterhin war das unsichere Gebaren der Männchen auffällig, wenn das Weibchen selber auf einer Blüte absaß, was nur sehr selten beobachtet wurde. In dieser nach WESENBERG-LUND (1913) bzw. BUCHHOLZ (1950) als 'Agrion-Typ' zu bezeichnenden Position vollführte das Männchen eine Art permanenten "Rüttelflug", um seine Lage zu stabilisieren. Bei der Beobachtung herrschte kein Wind und benachbart sitzende *C. puella*-Männchen verhielten sich in dieser Haltung deutlich ruhiger. Die geringe Anzahl beobachteter Fälle reicht allerdings nicht aus, um zu klären, ob es sich dabei um zufällige Ereignisse oder um eine besonders unruhige Form der von REHFELDT (1991) beschriebenen "upright-male-position" zur Verminderung des Prädationsrisikos handelt. Solange keine Beobachtungen von langanhaltenden, sicheren Eiablagevorgängen in halbhuntergetauchter Form vorliegen, muß allerdings davon ausgegangen werden, daß die gemeinsame Unterwasser-Eiablage die typische Eiablageform bei *C. lunulatum* darstellt.

Das Eiablageverhalten kann aus mehrerer Hinsicht als Anpassung an den bevorzugten Lebensraum der Art interpretiert werden. Kleingewässer mit starken Wasserstandsschwankungen, wie die Sölle in Nordostdeutschland, Moore oder flache Sekundärgewässer (SAMU 1996), verfügen nur selten über einen größeren Fischbestand. Frösche und Kröten jagen v. a. in ufernahen Bereichen oder dichter Vegetation (REHFELDT 1995), seltener in lockeren Röhrichten und vermutlich kaum unter Wasser, so daß die meist großen Amphibienbestände (am Untersuchungsgewässer: sechs Arten in großen Beständen) an Kleingewässern eine geringere Bedrohung darstellen. Darüber hinaus wird das Risiko, durch Vögel erbeutet zu werden, verringert, in dem die Tandems knapp über der Wasseroberfläche fliegen und der Abstieg ins Wasser sehr schnell erfolgt. *C. lunulatum* ist selten an Gewässern mit hohen Deckungsgraden von Schwimmblattpflanzen oder dichten Röhrichten zu finden, wo ein derartiges Eiablageverhalten wenig sinnvoll wäre (vgl. SAMU 1995). Weiterhin kann es sich um eine Anpassung an die wechselnden Wasserstände handeln (vgl. CORBET 1962), die als typisch für den

Lebensraum von *C. lunulatum* gelten können (SAMU 1996). Die Tandems stiegen meist bis zu den untersten Pflanzenteilen hinab. Dementsprechend liegt es nahe, die Verteilung der Eilogen an submerse Pflanzenteile als Schutz der Eier gegen Austrocknung zu interpretieren.

Als wichtiger Prädationsfaktor dürften sich demgegenüber der große Bestand an Kamm- und Teichmolchen erweisen, die neueren Untersuchungen zu Folge auch Libellenimagines fressen (REDER 1998). FINCKE (1982) berichtet darüber hinaus von Angriffen von Wasserwanzen und Spinnen auf *Enallagma hageni* während der Unterwasser-Eiablage.

Aus Sicht der individuellen Fitneß ist das Eiablageverhalten widersprüchlich zu beurteilen. Einerseits können die Pärchen unter Wasser ihrem Eiablage-Geschäft nachgehen, ohne von anfliegenden Männchen gestört zu werden, wie es für eine Reihe anderer Arten dokumentiert wurde (CORBET 1962, JÖDICKE 1997, MARTENS 1996). Andererseits verlieren die Männchen in dieser Zeit die Möglichkeit, sich mit weiteren Weibchen zu verpaaren.

Mittlere Lebenserwartung

Die Ergebnisse können aufgrund methodischer Mängel (uneinheitliche Erfassung frischer und älterer Exemplare bzw. von Männchen und Weibchen) nur eingeschränkt zur Bestimmung der mittleren Lebenserwartung herangezogen werden. Zudem liegt die Wiederfangrate aufgrund der geringen Beobachtungsintensität sowie Gewässer- und Populationsgröße im Vergleich mit Literaturangaben im unteren Bereich (z.B. FINCKE 1982: 45 %; STEIGER 1988: 10%; THOMPSON 1991, 18%). Dennoch lassen sich die Daten aufgrund der vollständigen Erfassung innerhalb der kurzen Flugzeit im Vergleich mit anderen Coenagrioniden (BANKS & THOMPSON 1985, CORBET 1962, INDEN-LOHMAR 1995, PARR 1973, PARR & PARR 1972) näherungsweise für die Einschätzung der Lebensdauer von *C. lunulatum* verwenden. Die Maximalwerte anderer Arten liegen zwischen 5 Wochen und über 2 Monate, wenn auch die durchschnittliche Lebenserwartung deutlich niedriger liegt. Selbst Arten mit einer langen Flugzeit wie z.B. *E. cyathigerum* oder *I. elegans* dürften in der Regel kaum länger als 2 Wochen leben (COOPER et al. 1996, PARR 1973, 1976, PARR & PARR 1972). Demnach erscheint für *C. lunulatum* eine durchschnittliche Lebensdauer von 8,3 Tagen realistisch und eine Lebensspanne von 23 Tagen bereits eine Ausnahme darzustellen.

Danksagung

Für die kritische Durchsicht des Manuskripts und die konstruktiven Anregungen danke ich Andreas Martens, Werner Piper, Klaus Reinhardt, Jens Rolff und Scott Wischhof.

Literatur

- ASKEW, R.R. (1988): *The Dragonflies of Europe*. Harley, Colchester
- BANKS, M.J. & D.J. THOMPSON (1985): Emergence, longevity and breeding area fidelity in *Coenagrion puella* (L.) (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica* 14 : 279-286
- BEFELD, S., K. KATZUR, S. LEPKOJUS & J. ROLFF (1997): Emergence patterns of *Coenagrion hastulatum* (Charpentier) in northern Germany (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica* 26: 337-342
- BELLMANN, H. (1987): *Libellen - beobachten - bestimmen*. Neumann-Neudamm, Melsungen
- BENNETT, S. & P.J. MILL (1993): Larval development and emergence in *Pyrrhosoma nymphula* (Sulzer) (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica* 22: 133-145
- BUCHHOLZ, K.F. (1959): Zur Paarung und Eiablage der Agrioninen (Odonata). *Bonner zool. Beitr.* 1: 262-275
- COOPER, G., P.W.H. HOLLAND & P. L. MILLER (1996): Captive breeding of *Ischnura elegans* (Vander Linden): observations on longevity, copulation and oviposition (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica* 25: 261-273
- CORBET, P.S. (1952): An adult population study of *Pyrrhosoma nymphula* (Sulzer) (Odonata: Coenagrionidae). *J. Anim. Ecol.* 21: 206-222
- CORBET, P.S. (1957): The life-histories of two spring-species of dragonfly (Odonata: Zygoptera). *Ent. Gaz.* 8: 79-89
- CORBET, P.S. (1962): *A biology of dragonflies*. Witherby, London
- CORBET, P.S. & I.F. HARVEY (1989): Seasonal regulations in *Pyrrhosoma nymphula* (Sulzer) (Zygoptera: Coenagrionidae). 1. Seasonal development in nature. *Odonatologica* 18: 133-145
- DEUTSCHER WETTERDIENST (Hrsg.) (1995): Monatlicher Witterungsbericht 43
- DOERKSEN, G.P. (1980): Notes on the reproductive behaviour of *Enallagma cyathigerum* (Charpentier). *Odonatologica* 9: 293-296
- FINCKE, O.M. (1982): Lifetime mating success in a natural population of the damselfly, *Enallagma hageni* (Walsh) (Odonata: Coenagrionidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 10: 293-302
- FRASER, F.C. (1944): Remarkable distance covered by nymphs of *Pyrrhosoma nymphula* (Sulzer) (Odonata: Coenagrionidae). *Ent. mon. Mag.* 80: 192
- GRIBBIN, S.D. & D.J. THOMPSON (1991): Emergence of the damselfly *Pyrrhosoma nymphula* (Sulzer) (Zygoptera: Coenagrionidae) from two adjacent ponds in northern England. *Hydrobiologia* 209: 123-131

- HEIDEMANN, H. & R. SEIDENBUSCH (1993): *Die Libellenlarven Deutschlands und Frankreichs. Handbuch für Exuviensammler*. Bauer, Keltern
- INDEN-LOHMAR, C. (1995): A five years population study on *Pyrrhosoma nymphula* (Sulzer). *Abstr. bookl. 13 int. Symp. Odonatol., Essen*: 25
- JESCHKE, L. 1987: Unsere Ackersölle und ihre Funktion in der Landschaft. *Naturschutzarb. Meckl.* 30: 29-33
- JÖDICKE, R. (1997): *Die Binsenjungfern und Winterlibellen Europas*. Die Libellen Europas Bd. 3. Die Neue Brehm Bücherei 631. Westarp, Magdeburg
- LEHMANN, G. (1985): *Coenagrion lunulatum* (Charpentier, 1840) und andere Libellen an einem alten Torfstichweiher bei Bad Häring, Bezirk Kufstein (Tirol, Österreich). *Ber. naturwiss. - med. Ver. Innsbruck* 72: 165-172
- LUNAU, C. (1932): Die Libellen des Dummersdorfer Ufers. In: DENKMALRAT LÜBECK [HRSG.]. *Das linke Untertraveufer (Dummesdorfer Ufer) - Eine naturwissenschaftliche Bestandsaufnahme*. Kommissionsverlag Rathgens, Lübeck: 277-288
- MACAN, T.T. (1949): Survey of a moorland fishpond. *J. Anim. Ecol.* 18: 160-186
- MAIER, M. & H. WILDERMUTH (1992): Oekologische Beobachtungen zur Emergenz einiger Anisopteren an Kleingewässern. *Libellula* 10: 89-104
- MARTENS, A. (1996): *Die Federlibellen Europas*. Die Libellen Europas Bd. 1. Die Neue Brehm-Bücherei 626, Westarp, Magdeburg & Spektrum, Heidelberg.
- NORLING, 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. & M. PARR (1972): Survival rates, population density and predation in the damselfly, *Ischnura elegans* (Van der Linden) (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica* 1: 137-141
- PARR, M.J. (1973): Ecological studies of *Ischnura elegans* (Vander Linden) (Zygoptera: Coenagrionidae). I. Age groups, emergence patterns and numbers. *Odonatologica* 2: 139-157
- PARR, M.J. 1976: Some aspects of the population ecology of the damselfly *Enallagma cyathigerum* (Charpentier) (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica* 5: 45-57
- PETERS, G. (1985): Die Libellenfauna der westlichen und nördlichen Mongolei und einige Phänomene ihrer intrakontinentalen Isolation. *Mitt. zool. Mus. Berlin* 61: 11-42
- REDER, G. (1998): Adulte Molche (Urodela: Salamandridae) und Wolfsspinnen (Araneida: Lycosidae) als Unterwasser-Ansitzjäger mit dem Beutespektrum eierlegende Libellen (Odonata: Zygoptera). *Fauna Flora Rheinland-Pfalz* 8: 1207-1216
- REHFELDT, G.E. (1995): Natürliche Feinde, Parasiten und Fortpflanzung von Libellen. *Odonatol. Monogr.* 1: 1-173
- ROBERT, P.-A. (1959): *Die Libellen (Odonaten)*. Kümmerly & Frey, Bern
- ROLFF, J. (1997): Better hosts dive: detachment of ectoparasitic water mites (Hydrachnellae: Arrenuridae) from damselflies (Odonata: Coenagrionidae). *J. Ins. Behav.* 10: 819-827

- SAMU, S. (1996): *Zur Biologie der Mond-Azurjungfer (Coenagrion lunulatum Charpentier, 1840)*. Diplomarbeit. Fachbereich Biologie, Universität Hamburg
- SAMU, S. (1997): Zum Habitatschema der Mond-Azurjungfer (*Coenagrion lunulatum* Charpentier, 1840) in Nordwest-Mecklenburg. *Artenschutzreport* 7: 15-20
- SCHMIDT, E. (1964): Biologisch-ökologische Untersuchungen an Hochmoorlibellen (Odonata). *Z. wiss. Zool.* 169: 313-386
- SCHMIDT, E. (1965): Die Libellenfauna (Odonata) einiger Flachmoore der Umgebung von Kiel. *Faun.-ökol. Mitt.* 2: 237-249
- SCHMIDT, E. (1985): Suchstrategien für unauffällige Odonatenarten I: *Coenagrion lunulatum* (Charp. 1840), Mond-Azurjungfer. *Libellula* 4: 32-48
- SCHORR, M. 1990: *Grundlagen zu einem Artenhilfsprogramm Libellen der Bundesrepublik Deutschland*. Ursus, Balthoven
- SOEFFING, K. (1990): *Verhaltensökologie der Libelle Leucorrhinia rubicunda (L.) (Odonata: Libellulidae) unter besonderer Berücksichtigung nahrungsökologischer Aspekte*. Diss. Univ. Hamburg
- STEIGER, S. (1988): Untersuchungen zur Populationsentwicklung von *Coenagrion puella* L. *Schriftenr. bayer. Landesamt Umweltsch.* 79: 131-136.
- STRAUB, E. (1943): Stadien und Darmkanal der Odonaten in Metamorphose und Häutung, sowie die Bedeutung des Schlüpfaktes für die systematische Biologie. *Arch. Naturgesch. (N.F.)* 12: 1-93
- SUHLING, F. (1995): Temporal patterns of emergence of the riverine dragonfly *Onychogomphus uncutus* (Odonata: Gomphidae). *Hydrobiologia* 302: 113-118
- SUHLING, F. & O. MÜLLER (1996): *Die Flußjungfern Europas*. Die Libellen Europas Bd. 2. Die Neue Brehm-Bücherei 628, Westarp, Magdeburg & Spektrum, Heidelberg
- THOMPSON, D.J. (1991): Size-biased dispersal prior to breeding in a damselfly: conflicting evidence from a natural population. *Oecologia* 87: 600-601
- WASSCHER, M. (1983): Zahlreiches Auftreten von *Coenagrion lunulatum* in den Südniederlanden im Jahr 1982. *Libellula* 2: 37-41
- WASSCHER, M. (1989): Voorkomen van Libellensoorten in de hoofdgroepen van de hydrobiologische distrikten in Nederland. *Contactbl. Nederl. Libellenonderz.* 17: 9-14
- WASSCHER, M. (1992): Libellen in het hoogveenreservaat het Bargerveen. Rapport Staatsbosbeheer Drenthe-zuid, Pesse, 114 S.
- WESENBERG-LUND, C. (1913): Odonatenstudien. *Int. Rev. ges. Hydrobiol. Hydrogr.* 6: 155-228, 373-422
- WILDERMUTH, H. (1994): Populationsdynamik der Großen Moosjungfer, *Leucorrhinia pectoralis* Charpentier, 1825 (Odonata, Libellulidae). *Z. Ökol. Natursch.* 3: 25-39
- WISCHHOF, S. (1997): Zur Habitatwahl und Populationsdynamik von *Leucorrhinia albifrons* Burmeister 1839 (Odonata). Diplomarbeit. Fachbereich Biologie. Universität Hamburg

