

Untersuchungen zur Habitatwahl der Larven von *Macromia splendens* (Pictet) (Anisoptera: Macromiidae)

Klaus Guido Leipelt, Ilona Jökel, Thomas Schrimpf,
Carsten Schütte und Frank Suhling

eingegangen: 25. November 1998

Summary

Habitat selection of Macromia splendens (Pictet) (Macromiidae) – In July 1998 we studied larval habitats and behaviour of *Macromia splendens* at the Gardon de Mialet (France). Penultimate instar larvae were found in deep, calm sections of the river close to large rocks. In each case the bottom substratum was sand sometimes covered with leaf debris. Despite of intense search the habitats of smaller instars remained unknown to us. In substratum selection experiments the larvae preferred leaf detritus on sand rather than bare sand or stones on sand and shaded substrata rather than those exposed to the sun. In the experiments the larvae were inactive during the day whereas they changed their places during the night. Substratum selection, low activity and burrowing behaviour are interpreted as anti-predator behaviour.

Zusammenfassung

Im July 1998 führten wir am Gardon de Mialet (Frankreich) Untersuchungen zum Habitat und Verhalten der Larven von *Macromia splendens* durch. Larven im vorletzten Stadium hielten sich in tiefen, strömungsberuhigten Bereichen in der Nähe großer Felsen auf. In allen Fällen war an den Fundorten Sand und gelegentlich wenig Laubdetritus als Substrat vorhanden. Trotz intensiver Suche konnten wir die Aufenthaltsorte junger Larven nicht ermitteln. In Substratwahlversuchen präferierten die Larven mit Laubdetritus bedeckten Sand gegenüber offenem Sand oder Steinen auf Sand

Klaus Guido Leipelt, Ilona Jökel, Carsten Schütte, Dr. Frank Suhling, Zoologisches Institut, Technische Universität Braunschweig, Fasanenstraße 3, D-38092 Braunschweig

Thomas Schrimpf, Institut für Halbleitertechnik, Technische Universität Braunschweig, Hans-Sommer-Straße 66, D-38092 Braunschweig
E-Mail: f.suhling@tu-bs.de, c.schuette@tu-bs.de, th.schrimpf@tu-bs.de

und beschattete Substrate gegenüber besonnten. Die Larven waren tagsüber inaktiv, während sie nachts mehrfach den Aufenthaltsort wechselten. Substratwahlverhalten, Aktivitätsmuster und Grabeverhalten werden als Anti-Prädator-Verhalten interpretiert.

Einleitung

Publikationen über *Macromia splendens*, die zu den seltensten Libellenarten Europas zählt (VAN TOL & VERDONK 1988, GRAND & DOMMANGET 1996), beinhalten meist nur eine allgemeine Beschreibung der Lebensräume (z.B. MORTON 1925, LIEFTINCK 1965, BILEK 1969, TIBERGHEN 1985, MALKMUS 1996). Wenige Studien beschäftigen sich mit der Ökologie und dem Verhalten der Imagines (DOMMANGET 1995, SCHÜTTE & SUHLING 1997). Untersuchungen zum genauen Aufenthaltsort und zum Verhalten der Larven von *M. splendens* gibt es nicht. Nach bisherigen Angaben leben die Larven eingegraben in Schlamm oder Sand (GRASSÉ 1930, AGUESSE 1968, D'AGUILAR et al. 1986, DOMMANGET 1987, GRAND & DOMMANGET 1996). DOMMANGET (1987) beschreibt außerdem, daß die Larven in Bereichen großer Wassertiefe vor steilen Ufern gefunden werden, die mit Weiden oder anderen Büschen bewachsen sind.

Ende Juli 1998 hatten wir während einer Exkursion in die Cévennes (Frankreich) die Gelegenheit, uns etwas ausführlicher mit der Biologie der Larven von *M. splendens* zu beschäftigen. Wir präsentieren an dieser Stelle Beschreibungen der Larvenhabitate und Beobachtungen zum Habitatwahlverhalten sowie zu Aktivitätsmustern der Larven.

Untersuchungsgebiet

Alle hier beschriebenen Beobachtungen und Versuche fanden in der letzten Juliwoche 1998 am Gardon de Mialet, zwei Kilometer nordwestlich des Ortes Mialet (44°07'N, 3°55'E) im Departement Gard in Frankreich, statt. Der näher untersuchte ca. 500 m lange Flußabschnitt liegt etwa 160 m über NN, die umliegenden Berge erreichen 500 m über NN. Der Gardon de Mialet bildet dort ein enges, am Grunde ca. 50 - 100 m breites Tal. Der im Sommer 10 - 20 m breite Flußlauf wird von wenig bewachsenen Schotterbänken und sandigen, mit Büschen bestandenen Bereichen begleitet. Stellenweise grenzen senkrecht aufragende, 5 - 20 m hohe Felswände und einzelne Felsblöcke direkt ans Ufer. Flache, schnellfließende Abschnitte wechseln sich mit bis zu 1,5 m tiefen, strömungsberuhigten Bereichen ab.

Letztere befinden sich vornehmlich vor den Felswänden und in Kolken, die von einzelnen Felsblöcken umsäumt sind. Die faustgroßen Steine der im Sommer trockenliegenden Schotterflächen bilden auch weitgehend den Bodengrund im Fluß. Einige strömungsberuhigte Bereiche weisen jedoch sandigen Untergrund auf, der gelegentlich von Laubdetritus bedeckt ist. Die von uns am 31.07.1998 um Mitternacht in der Flußmitte gemessene Wassertemperatur betrug 20,8 °C.

Material und Methode

Larvensuche

Zur Larvensuche nutzten wir zwei unterschiedliche Methoden: Kescherfang und visuelle Suche mittels Taucherbrille. Zum Kescherfang wurde ein robuster Kescher verwendet, dessen Fangnetz (Maschenweite: 1 mm) über einen trapezförmigen Metallbügel gespannt war. Es wurden verschiedene Substrattypen abgesucht: grobes Flußgeröll, kleine Sandflächen mit und ohne Laubauflage (Detritus) sowie Felskanten und -höhlungen. Dabei wurde die unten gelegene Kante des Keschermetallbügels so über das Substrat geführt, daß sich Laub, Sand, Steine und die zwischen diesem Substrat sitzenden Makroinvertebraten in der Gaze verfangen konnten. Gegebenenfalls wurde mit dem Fuß Substrat aufgewirbelt, so daß es mit der Strömung in den Kescher gespült wurde. Mit Hilfe der Taucherbrille suchten wir an Felsüberhängen und davor liegenden Substraten nach Larven.

Um das Larvenstadium der gefangenen Tiere zu bestimmen, maßen wir mittels Schieblehre die Kopfbreiten der Larven und der gesammelten Exuvien (Genauigkeit: $\pm 0,05$ mm). Unter der Annahme, daß die Kopfbreite der Libellenlarven von Stadium zu Stadium im Mittel etwa um den Faktor 1,25 zunimmt (z.B. SCHÜTTE et al. 1998), wurde auf das Larvenstadium rückgeschlossen.

Versuche zur Substratwahl

Mit vier am 26.07.1998 gefangenen *Macromia splendens*-Larven wurden zwei Substratwahlversuche durchgeführt, in denen jeweils die Faktoren Substratbeschaffenheit und Beschattung der Substrate variiert wurden. Die Versuche fanden vor Ort im Freien in vier rechteckigen, Plastikschalen (Seitenlänge: 40 cm x 25 cm, Höhe: 15 cm) statt. Im ersten Versuchsansatz boten wir reinen Sand und mit Laub bedeckten Sand als Substrate an. Jede

Plastikschale wurde in gleichgroße rechteckige Viertel eingeteilt: Zwei mit ihren Seiten nicht aneinand stoßende Viertel wurden nur mit Sand bedeckt (Sand-Feld); mit den beiden übrigen Feldern wurde ebenso verfahren, zusätzlich wurden jedoch jeweils einige Laubblätter aus dem Fluß auf dem Sand verteilt (Laub-Feld; siehe Abb. 1), wobei kleine, wenige Quadrat-zentimeter große Flecken frei von Blättern blieben. Die Mächtigkeit der Sandschicht in den Schalen betrug etwa 1 cm, die Wassersäule über dem Substrat war ca. 7 cm hoch. Jeweils ein Sand-Feld und ein Laub-Feld deckten wir mittels Pappkarton in einer Höhe von 8 cm über der Wasseroberfläche ab, so daß diese Bereiche immer beschattet waren (Abb. 1). Die Beschattung sollte die Verhältnisse in jenen Bereichen im Fluß widerspiegeln, die im Schatten unter Felsvorsprüngen liegen. Der erste Versuch begann mit dem Einsetzen der Larven in der Schalenmitte am Abend des 26.07.1998 und endete am 28.07.1998 um 20:00 h MESZ (das entspricht etwa einer mittleren Ortszeit (MOZ) von 19:16 h).

Im zweiten Versuchsansatz wurde verfahren wie beim ersten, mit einer Änderung: Auf jene zwei Felder, die zuvor nur mit Sand bedeckt gewesen waren, legten wir nun flache, faustgroße Steine (Stein-Feld; Abb. 1). Diese wurden z.T. übereinander auf dem Sand angeordnet, so daß unter ihnen Hohlräume entstanden, die Höhlungen und Spalten simulieren sollten, wie sie an den felsigen Uferstrukturen des Gardon de Mialet vorkommen. Der zweite Versuch wurde am 28.07.1998 um 20:00 h MESZ begonnen und am 30.07.1998 um 20:00 h beendet. Wir verwendeten dieselben Individuen wie im ersten Versuchsansatz, da wir nicht genügend weitere fangen konnten.

Sämtliches in den Versuchsansätzen verwendetes Substrat wurde dem Fluß entnommen. Das als Sand bezeichnete Substrat war tatsächlich ein Sand-Feinkies-Gemisch, das zusätzlich noch feine Detrituspartikel enthielt. Die benutzten Laubblätter waren gelblich bis dunkelbraun und schon teilweise zersetzt. Die Wassertemperatur in den Versuchsgefäßen betrug am letzten Versuchstag um 14:00 h MESZ 22,5 bis 24,2 °C, der Sauerstoffgehalt lag bei 52 bis 62 %. Eine Fütterung der Larven fand nicht statt.

Während der beiden jeweils 48 h dauernden Versuche wurde je siebenmal registriert, in welchem der Felder sich die Larven aufhielten. Außerdem notierten wir, ob sie sich offen auf dem Substrat befanden, eingegraben oder unter Laub oder Steinen versteckt waren. Wenn sich die Larven während

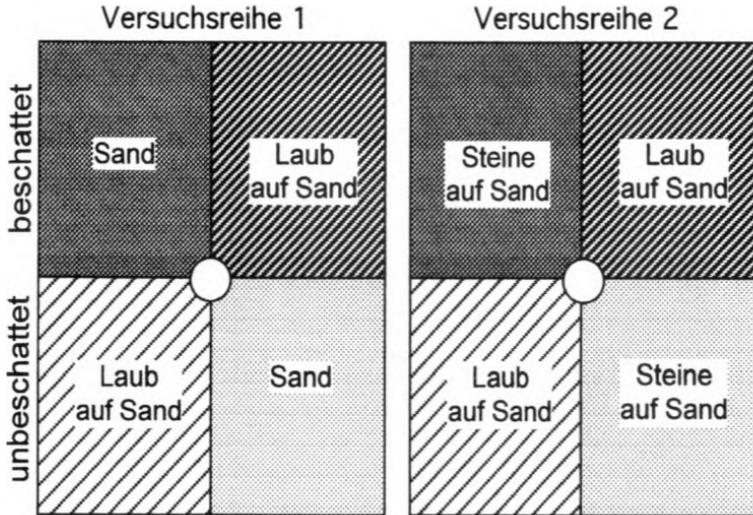


Abb. 1: Schematische Darstellung der beiden Versuchsreihen zur Substratwahl von *Macromia splendens*: Anordnung der Substrate und Verteilung der Beschattung in den Versuchsbehältern. Die Beschattung der Flächen wurde mittels Pappkarton vorgenommen, der die eine Hälfte der Versuchsbehälter in etwa 8 cm Höhe über dem Wasserspiegel bedeckte. In jeder Versuchsreihe fanden vier Wiederholungen mit jeweils einer Larve statt.

dieser Beobachtungen nicht offen auf dem Substrat aufhielten, wurde vermerkt, ob sie eingegraben oder in irgendeiner Weise verdeckt unter oder zwischen dem Substrat lagen.

Verhaltensbeobachtungen im Freiland

Alle Larven wurden am 31.07.1998 an den Fundorten wieder freigelassen. Jedes Tier wurde einzeln in etwa 20 cm Abstand zu einem felsigen Überhang im freien Wasser (ca. 10 cm unter der Oberfläche) ausgesetzt. Die Tiere wurden beim Freilassen mit der Körperachse parallel zum Ufer ausgerichtet und dann losgelassen. Ihr Verhalten wurde dann jeweils für 20 bis 30 Minuten protokolliert.

Ergebnisse

Fundorte der Larven

Am späten Vormittag des 26.07.1998 fingen wir im Gardon de Mialet zunächst vier *Macromia splendens*-Larven auf einer Strecke von 30 m am strömungsberuhigten rechten Flußufer des Untersuchungsabschnitts. Der Gewässerquerschnitt war annähernd dreieckig: die linksseitig gelegene Schotterbank setzte sich zunächst als flach auslaufendes Ufer unter Wasser fort und endete 2 - 3 m vor dem rechten Ufer bei einer maximalen Wassertiefe von ca. 1,5 m. Dieses Ufer wurde von einem 2 - 10 m hohen, stellenweise durchbrochenen Felsband gebildet, das sich unter Wasser fortsetzte, wobei es an vielen Stellen am Gewässergrund im Verhältnis zur Wasseroberfläche um bis zu einen Meter zurücktrat. Der Gewässerboden direkt vor dem rechten Ufer bestand größtenteils aus ebenen Felsplatten, zwischen denen sich etwa quadratmetergroße Felder aus faustgroßen Steinen befanden. An Stellen, an denen kaltes kalkhaltiges Quellwasser - von den steilen Hängen kommend - an den Felsen hinab in den Fluß rieselte, hatten sich dichte Moospolster auf den Felsen gebildet. An den Moospolstern und der Felswand fanden wir elf *M. splendens*-Exuvien.

Die Larven wurden mit dem Kescher direkt vor dem felsigen Ufer in 80 cm Tiefe gefangen. Der felsige Gewässergrund wies dort eine dünne Sandschicht und vereinzelt Detritusaufgaben auf. Neben den Larven befand sich immer nur wenig Substrat im Kescher: ein bis zwei Blätter und ein wenig Sand. Am 30.07.1998 konnte eine weitere Larve in einer Entfernung von 0,5 - 1 m zum Ufer mittels Taucherbrille in 30 cm Wassertiefe gesichtet werden. Der Fundort befand sich ca. 100 m flußaufwärts des oben beschriebenen Abschnitts in einem Kolk vor dem linken Ufer. Der Kolk war bis 1,5 m tief und von Felsblöcken gesäumt. Die Larve verharrte - mit dem Abdomen flach auf dem Substrat aufliegend - bewegungslos auf dem Sand. In Bereichen der Flußmitte fanden wir generell keine Larven, unabhängig davon, in welcher Wassertiefe oder in welchem Substrat wir suchten.

Bei allen von uns gefangenen *Macromia*-Larven waren die Flügelscheiden schon weit entwickelt und bedeckten etwa ein Drittel des Abdomens (siehe Abb. 2). Die Kopfbreiten lagen zwischen 5,60 und 5,75 mm. Alle fünf Larven dürften sich demnach im vorletzten Larvenstadium (F-1) befunden haben.

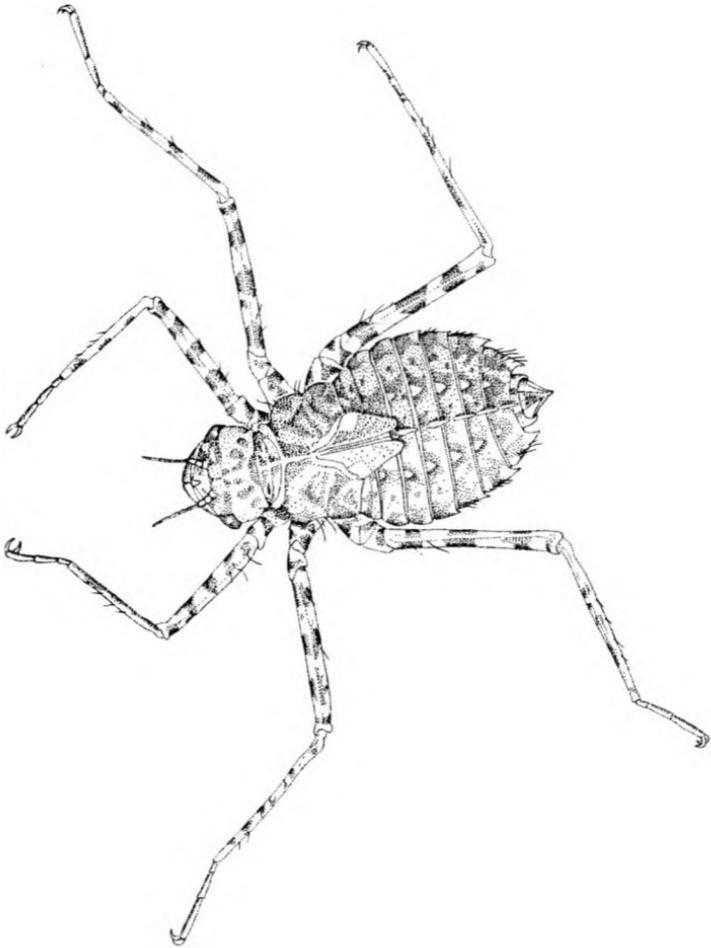


Abb. 2: Larve von *Macromia splendens* (Pictet) im vorletzten Larvenstadium (Zeichnung: Ole Müller).

Wir fanden nie Larven anderer Libellenarten an gleicher Stelle wie *M. splendens*. In unmittelbarer Nähe, in Kescherzügen ohne *Macromia*-Larven, waren dagegen andere Arten vertreten. Dies waren vor allem *Oxygastra curtisii* (Dale), *Boyeria irene* (Fonscolombe), *Onychogomphus uncatatus* (Charpentier), *O. forcipatus unguiculatus* (Vander Linden) und *Gomphus vulgatissimus* (Linné) sowie vereinzelt *Gomphus pulchellus* Sélys, *G. graslinii* Rambur und *Cordulegaster boltonii* (Donovan).

Substratwahl der Larven

Alle Daten des ersten Versuchsansatzes zusammen genommen (Abb. 3) war die Verteilung der Larven auf die vier Substratfelder signifikant unterschiedlich (FRIEDMAN-Test: $\chi^2 = 9,0$; $p = 0,029$): Die Larven hielten sich am häufigsten in den beschatteten Laub-Feldern auf. Bezieht man nur die Daten ein, die tagsüber registriert wurden (um 8:00, 14:00 und 20:00 h), so waren die Larven ebenfalls unterschiedlich verteilt (FRIEDMAN-Test: $\chi^2 = 10,5$; $p = 0,015$): In 16 von 20 Fällen befanden sie sich in den beschatteten Laub-Feldern, viermal hielten sie sich in unbeschatteten Feldern auf: dreimal auf Laub und einmal auf Sand. In der Nacht (0:00 h) konnte keine Präferenz für ein Substrat festgestellt werden (FRIEDMAN-Test: $\chi^2 = 3,0$; $p = 0,392$).

Der zweite Versuchsansatz erbrachte ein ähnliches Bild (Abb. 4): Auch hier gab es unter Einbeziehung aller Kontrollen signifikante Unterschiede in der Verteilung der Larven (FRIEDMAN-Test: $\chi^2 = 8,486$; $p = 0,037$). Während des Tages wurden die Larven immer in den beschatteten Bereichen gefunden: 17 mal in Laub-Feldern, in den übrigen drei Fällen in Stein-Feldern (FRIEDMAN-Test: $\chi^2 = 10,8$; $p = 0,0129$). Während der Nacht hielten sich die Larven ungefähr gleich häufig in den vier Substratfeldern auf (FRIEDMAN-Test: $\chi^2 = 0,6$; $p = 0,896$).

Da die Larven in beiden Versuchsansätzen im Prinzip gleiches Verhalten zeigten, wurden die Ergebnisse beider Versuchsansätze für weitere Auswertungen zusammengefaßt, um eine größere Stichprobe zu erhalten. Zur Frage, wann sich die Larven in beschatteten und wann in unbeschatteten Substratfeldern aufhielten, wurde nur die Beschattung berücksichtigt, nicht aber der Substrattyp. Tagsüber (Beobachtungen um 8:00, 14:00 und 20:00 h) befanden sich die Larven in 36 von 40 Fällen in abgedeckten und damit beschatteten Feldern, nachts (0:00 h) wurden die Larven achtmal in abgedeckten und ebensooft in nicht abgedeckten Substratfeldern gefunden. Das

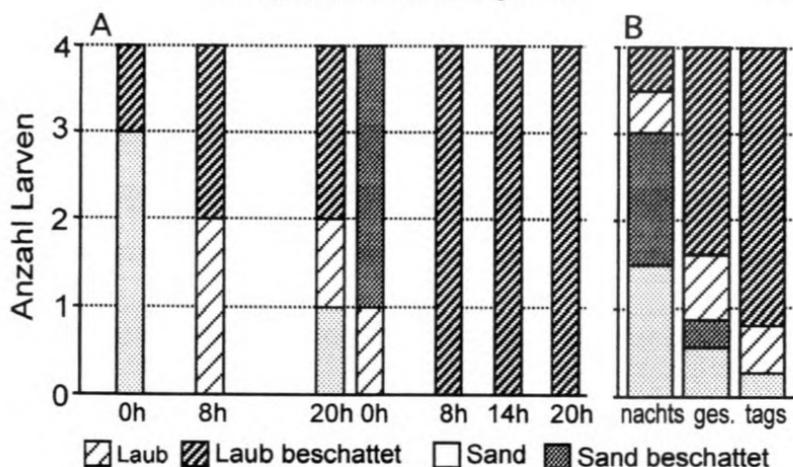


Abb. 3: Substratwahl von *Macromia splendens*-Larven in Versuchsreihe 1: Laub auf Sand gegen unbedeckten Sand. (A) Anzahl der Larven in den unterschiedlichen Substratfeldern (siehe Abb. 1) bei sieben Kontrollen zwischen dem 26.07. und dem 28.07.1998, jeweils 20:00 h. (B) Mittlere Anzahl der Beobachtungen von Larven in den einzelnen Substratfeldern, während der Nacht (nachts), bei Tageslicht (tags) und zusammengefaßt aus allen Beobachtungen (ges.).

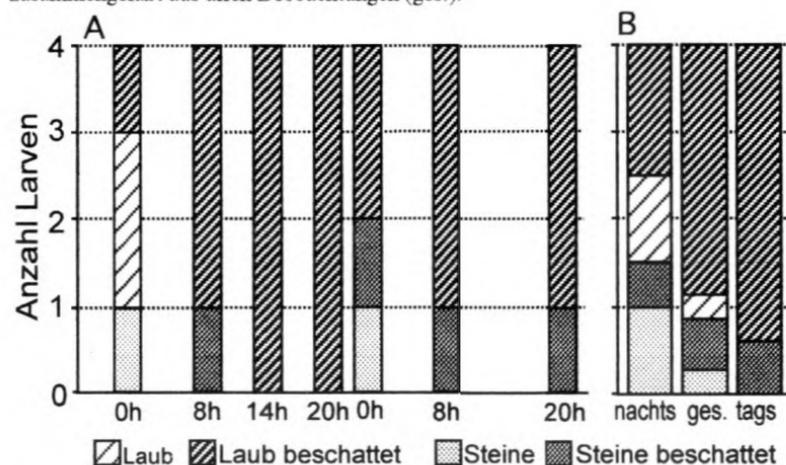


Abb. 4: Substratwahl von *Macromia splendens*-Larven in Versuchsreihe 2: Laub auf Sand gegen Steine auf Sand. (A) Anzahl der Larven in den unterschiedlichen Substratfeldern (siehe Abb. 1) bei sieben Kontrollen zwischen dem 28.07. und dem 30.07.1998, jeweils 20:00 h. (B) Mittlere Anzahl der Beobachtungen von Larven in den einzelnen Substratfeldern, während der Nacht (nachts), bei Tageslicht (tags) und zusammengefaßt aus allen Beobachtungen (ges.).

letztere, ausgeglichene Verhältnis unterschied sich signifikant von dem am Tag (G-Test, $g^2 = 10,01$; $p = 0,002$).

Um zu klären, ob die Larven tag- oder nachtaktiv sind, werteten wir Änderungen der Aufenthaltsorte aus. Als Änderung wurde dabei ein Wechsel des Substratfelds gewertet, also wenn sich eine Larve von einer Beobachtung zur nächsten nicht mehr im selben Schalenviertel befand. Während der nächtlichen Phase wurden die Larven in 19 von 24 Fällen (79,2 %) in einem anderen Schalenviertel gefunden als bei der Beobachtung zuvor (von 20:00 auf 0:00 h und von 0:00 auf 8:00 h). Tagsüber (von 8:00 auf 20:00 h, von 8:00 auf 14:00 h und von 14:00 auf 20:00 h) konnten wir nur in 2 von 24 Fällen (8,3 %) eine Veränderung von einer Beobachtung zur nächsten feststellen. Die Häufigkeit der Wechsel von einem Viertel zu einem anderen unterschied sich demnach signifikant zwischen Tag- und Nachtphase (WILCOXON-Rang-Test, $z = -2,232$; $p = 0,026$).

Bei den mitternächtlichen Beobachtungen hielten sich die Larven stets offen auf dem Substrat auf, wobei sie regungslos verharrten. Saßen die Larven tagsüber in den Laub-Feldern, was 36 mal vorkam, so waren die Tiere in zwei Drittel der Fälle vollständig unter dem Laub versteckt; zweimal waren sie zudem zur Hälfte mit Sand bedeckt. Nur einmal saß eine Larve auf dem Laub. Elfmal hielten sich Larven im Bereich der wenige Quadratzentimeter großen, offenen Sandflecken auf, die zwischen den mit Laubblättern bedeckten Bereichen innerhalb der Laub-Felder lagen: achtmal waren die Larven dabei partiell eingegraben, in den restlichen drei Fällen saßen sie offen auf dem Sand. Alle vier Fälle, in denen die Larven tagsüber exponiert auf Laub oder auf Sand in den Laub-Feldern gefunden wurden, traten am Morgen und Abend nach der ersten Versuchsnacht auf.

Verhalten der Larven nach dem Aussetzen im natürlichen Lebensraum

Nach dem Freilassen der Larven an den Orten, an denen wir sie gefangen hatten, schwammen alle fünf zunächst sehr zielgerichtet mittels Rückstößen aus dem Enddarm dem Bodengrund entgegen, wobei das vordere Beinpaar nach vorne und das hintere Beinpaar nach hinten ausgestreckt wurde. Danach verharrten sie zunächst ruhig an der Stelle, an der sie den Boden erreicht hatten. Vier Larven machten nach 15 bis 25 Sekunden erste Tastbewegungen mit den Hinterbeinen. Weitere 15 bis 390 Sekunden vergingen, bis die Larven mit Grabebewegungen begannen. Das Graben erfolgte durch heftige Seitwärtsbewegungen mit dem Abdomen, das die Lar-

ven dabei jeweils nur in eine Richtung leicht anwinkelten. Die Larven führten nur zwei bis drei Grabebewegungen pro Minute durch. Nach einigen Minuten, wenn das Abdomen auf diese Weise etwa zu einem Drittel mit Sand bedeckt war, hörten die Abdomenbewegungen auf, und die Larven schaufelten mit den Mittel- und Hinterbeinen weiteres Substrat über den Körper. Nach 5 - 18,5 Minuten schauten nur noch der Kopf und die Beine aus dem Sand, und die Larven stellten zunächst alle weiteren Bewegungen ein. Bei einer späteren Kontrolle zweier Tiere (nach ca. 60 Minuten) waren diese allerdings vollständig eingegraben. Eine Larve landete nach dem Freilassen auf einem Laubblatt. Diese Larve begann erst nach 180 Sekunden mit der oben beschriebenen Tastbewegung und machte daraufhin keine Grabebewegungen. Nach drei Minuten wechselte sie auf ein weiteres Blatt, machte dort einige wenige Tastbewegungen und blieb anschließend während der gesamten weiteren Beobachtungsdauer von 30 Minuten unbewegt sitzen.

Diskussion

Als ein entscheidender Faktor für die Habitatbindung der Larven von Fließwasserlibellen wird im allgemeinen die Substratbeschaffenheit angesehen. Untersuchungen auf diesem Gebiet liegen für Cordulegastridae (z.B. PRODON 1976), Gomphidae (siehe SUHLING & MÜLLER 1996) sowie Calopterygidae (ZAHNER 1959) vor. Über das Substratwahlverhalten der Larven der Macromiidae gibt es lediglich Einzelbeobachtungen (z.B. KENNEDY 1916, LIEFTINCK 1950, CORBET 1962, D'AGUILAR et al. 1986). Etwas ausführlicher berichten WILSON & THEISCHINGER (1996) über drei in Hongkong vorkommende Arten der Gattung *Macromia*: Die Larven der drei Arten leben in kleinen, drei bis sechs Meter breiten Bächen mit geringem Gefälle. *Macromia berlandi* Lieftinck ist auf Stillwasserbereiche langsam fließender Flußabschnitte beschränkt und auf Substrat zu finden, das schlammigen Sand enthält. *Macromia urania* Ris kommt in relativ schnell fließenden Gewässern vor und hält sich auf der Substratoberfläche sandiger Bereiche in mäßig schnellen Abschnitten, in sandigem Kies und an Flußrändern mit Sand, Kies, Laub und Wurzelmaterial auf. *Macromia katae* Wilson ist nicht auf der Gewässersohle zu finden, sondern an submerse Baumwurzeln in mäßig bis schnell fließendem Wasser gebunden.

Die spärlichen Literatur-Angaben über den Lebensraum der Larven von *Macromia splendens* lassen den Schluß zu, daß die Larven der Art in den Sand- und/oder Detritusablagerungen der strömungsberuhigten Bereiche

leben (AGUESSE 1968, D'AGUILAR et al. 1986, DOMMANGET 1987). Die Ausführungen CORBETS (1962), der aufgrund der Beschreibungen einiger orientalischer Arten der Gattung *Macromia* durch LIEFTINCK (1950) diese Arten als „shallow-burrowers in sand“ bezeichnet, und die Beobachtungen von F. SUHLING (unpubl.), der die Larven der japanischen *Macromia amphigena* Sélys in Laubansammlungen im Fluß gefunden hat, veranlaßten uns, bei den Habitatwahlversuchen sowohl Sand als auch Laub als Substrat einzusetzen. Die ersten vier *M. splendens*-Larven fanden wir im Gardon de Mialet in sandigen Bereichen des felsigen Ufers. Aufgrund der Methode (Kescherzüge), mit der die Larven gefangen wurden, war nicht zu klären, aus welchen Mikrohabitaten die Larven stammten: Entweder hielten sie sich offen an vertikalen Strukturen der Felsen bzw. versteckt in deren Vertiefungen oder Spalten auf oder sie saßen auf der Gewässersohle vor den Uferfelsen, wie im Fall der einen Larve, die wir durch Tauchen im Fluß fanden. Beim Fang befand sich jeweils nur wenig Sand und Laub im Kescher, was auf eine nur wenige Millimeter dicke Sandschicht sowie auf eine spärliche Laubaufgabe des felsigen Bodens schließen läßt. Aus diesen Überlegungen folgt, daß wir den Larven als Ersatz für Felsstrukturen in einem weiteren Versuch Steine anboten, die wir so anordneten, daß Hohlräume als Unterschlupf verblieben. Der Möglichkeit, daß die Larven das Felsufer nicht aufgrund des Substrates, sondern aufgrund der Beschattung durch Felsüberhänge aufsuchten, wurde dadurch Rechnung getragen, daß die Hälfte der Substratfelder im Versuchsansatz beschattet wurde.

In den Habitatwahlversuchen hielten sich die *M. splendens*-Larven tagsüber weitaus am häufigsten in den beschatteten Laub-Feldern auf. Aufgrund der Beobachtung, daß die Larven tagsüber – im Gegensatz zur Nacht – von einer Beobachtung zur nächsten fast immer im selben Feld gefunden wurden, nehmen wir an, daß die Larven im Tagesverlauf keine bedeutenden Ortsveränderungen vornahmen. Dafür spricht auch, daß die Larven tagsüber meist unter Laub verborgen oder im Sand eingegraben waren. Zudem hielten sie sich am Tag in 90 % der Fälle in den beschatteten und somit recht dunklen Bereichen der Versuchsgefäße auf. Dies alles deutet darauf hin, daß die *M. splendens*-Larven tagsüber eher passiv sind und in Deckung bleiben. Ob sie dabei Bereitschaft zeigen, Beute zu fangen, konnten wir mit unseren Versuchen nicht klären.

Nachts waren die Larven offen auf dem Substrat anzutreffen, und Ortswechsel fanden statt. Welches Ausmaß die nächtliche Laufaktivität besitzt,

wissen wir nicht. Entweder suchen die Larven im Schutz der Dunkelheit „geeignete“ Stellen auf, um sich dort wieder zu verbergen, oder sie erhöhen durch Umherlaufen die Wahrscheinlichkeit, einem Beutetier zu begegnen. Zu berücksichtigen ist, daß die nächtliche Aktivität durch den Mangel an Beutetieren in den Versuchsgefäßen ausgelöst worden sein könnte. Daß die Larven nachts und nicht tagsüber die Bereitschaft zeigen, ihre Deckung aufzugeben, läßt den Schluß zu, daß ihr Verhalten eine Anpassung gegen sich optisch orientierende Räuber darstellt. Fische sind als bedeutende Prädatoren für große Libellenlarven bekannt (z.B. MORIN 1984). Auch im Untersuchungsgebiet kommen größere Fischarten wie Barben (*Barbus* spp.) und Döbel (*Leuciscus cephalus* (L.)) vor. Auch bei der Art und Weise des Eingrabens der Larven nach dem Wiederaussetzen könnte es sich um Anti-Prädatator-Verhalten handeln: Die Larven versuchen zwar, sich im Sand zu verstecken, machen dabei aber immer wieder lange Pausen, in denen sie sich still und damit unauffällig verhalten. Möglicherweise sind die Larven auch in der Lage, Fischgeruch wahrzunehmen und sich daraufhin inaktiv zu verhalten, wie es z.B. für Larven von *Epitheca cynosura* (Say) beschrieben wurde (CLAUS-WALKER et al. 1997). Eine reduzierte Aktivität oder versteckte Lebensweise von Libellenlarven wird als typische Anpassung für Koexistenz mit Fischen angesehen (siehe JOHNSON 1991). Eine weitere Anpassung zur Vermeidung von Fischprädation könnte die kräftige Dorsalbedornung darstellen (vgl. JOHANSSON & SAMUELSON 1994).

Das Grabeverhalten von *M. splendens* in Sand entspricht offenbar dem von *Macromia gerstaeckeri* Karsch und *Macromia erato* Lieftinck (siehe CORBET 1962). Auf sandigen Untergrund gesetzt, führen die Larven dieser Arten seitliche Bewegungen des Abdomens aus. Haben sich die Larven dadurch halb eingegraben, so räumen sie mit den Beinen Sand über Kopf und Thorax. CORBET (1962) macht die langen Beine der Macromiidae, die für das Eingraben schlecht geeignet seien, für diese Form des sich Verbergens verantwortlich. In der im Vergleich zu den Gomphidae, Cordulegastridae und einigen Libellulidae schlechten Anpassung an das Graben sieht er einen Hinweis darauf, daß Arten wie *M. gerstaeckeri* und *M. erato* erst sekundär eine eingegrabene Lebensweise aufgenommen haben. In sandigen Bereichen mit Laubaufgabe dürfte es den *M. splendens*-Larven leichter fallen, sich, falls erforderlich, völlig zu verbergen. Sie können dort auf das sich Eingraben verzichten und ihren Körper zwischen die Laubblätter schieben. In dieser Hinsicht ähnelt ihr Verhalten dem von *Cordulia aenea* (L.) (z.B. WILDERMUTH 1998).

Die Gegebenheiten der Fundorte der Larven im Freiland widersprechen z.T. den Ergebnissen aus den Habitatwahlversuchen. Die letzte gefundene Larve hielt sich auf sandigem Untergrund auf; es waren keine Laubblätter in der näheren Umgebung vorhanden. Bei den ersten vier Larven blieb das Mikrohabitat, in dem sie sich zum Zeitpunkt des Fangs aufhielten, unbekannt (s. o.). Es gab an den Fundorten weder großflächige Laubansammlungen noch eine mehrere Zentimeter dicke Sandschicht. Die Bedingungen für das Verstecken unter Laub waren dort denkbar schlecht. Die Attraktivität der Felsufer für die Larven könnte zum einen von der Beschattung durch Felsüberhänge herrühren, zum anderen von den Unterschlupfmöglichkeiten, die Spalten und Höhlungen in den Felsen bieten. Es kann auch nicht ausgeschlossen werden, daß die *M. splendens*-Larven in der Lage sind, sich an senkrechten Felsstrukturen aufzuhalten. Die Larven von *M. katae* leben nicht nur im Freiland an Wurzeln, sondern nehmen in Versuchsgefäße gebracht, an Pflanzenstengeln oder Stöckchen hängend, eine vertikale Position ein (WILSON & THEISCHINGER 1996). Zu bedenken ist, daß die Steinanordnungen im Versuch möglicherweise kein geeigneter Ersatz für die im Freiland vorhandenen Felsstrukturen waren und möglicherweise deshalb kaum von den Larven aufgesucht wurden. Gerade die Dreidimensionalität des natürlichen Habitats – das Gewässer war an den meisten Fundorten etwa 0,8 m tief – konnte in den flachen Plastikschalen nicht genügend realisiert werden. Die Bedingungen unserer Versuche stellten nur eine Annäherung an die Verhältnisse im natürlichen Lebensraum dar, und die Ergebnisse sind nicht ohne weiteres auf das Freiland übertragbar. Trotzdem kann man aufgrund der Versuchsergebnisse davon ausgehen, daß zumindest die größeren Larven eine Präferenz für laubbedeckte Sandsubstrate haben. Auch die Beobachtung von DOMMANGET (1987), daß die Larven in von Weiden beschatteten Bereichen zu finden sind, mag ein guter Hinweis auf die Nutzung solcher Habitats sein. Eine im Versuch ermittelte Substratpräferenz muß sich allerdings im Freiland nicht zwingend widerspiegeln, da weitere Faktoren (z.B. interspezifische Konkurrenz) die Habitatwahl beeinflussen können (z.B. SUHLING 1996). Im Falle von *M. splendens* stellt sicher die im Untersuchungsgebiet sehr häufige *Oxygastra curtisii* einen potentiellen Konkurrenten dar.

Anhand der Fundorte von lediglich fünf Larven Rückschlüsse auf die Habitatpräferenz von *M. splendens* zu ziehen, ist nur bedingt möglich. Da wir an dem Felsufer, vor dem vier der fünf *M. splendens*-Larven gefangen wurden, wie bereits im vorangegangenen Jahr (JÖKEL & SCHRIMPF, unpubl.) auch mehrere Exuvien fanden, kann dieses Habitat als durchaus geeignet für die Larvalentwicklung gelten. Es mag sein, daß die Art in anderen Flüssen,

je nach deren Ausstattung, andere Habitats nutzt. In dem von uns untersuchten Abschnitt fanden sich z.B. nur wenige sandige und/oder mit Laub bedeckte Bereiche, die zudem den größten Teil des Tages unbeschattet blieben und somit eventuell den Anforderungen der Larven nicht genügen.

Wir waren erstaunt, daß wir im Untersuchungsabschnitt nur Larven des vorletzten Stadiums und Exuvien fanden. Fraglich bleibt nach wie vor, wo sich die jüngeren Larven aufhalten. Es wäre vorstellbar, daß sie ganz andere Flußabschnitte besiedeln. Zwar haben wir im Untersuchungsgebiet mehrfach eierlegende Weibchen beobachten können (z.B. SCHÜTTE & SUHLING 1996), aber auch an den Eiablageorten – flachen, schwach strömenden Randbereichen – fanden wir trotz intensiver Suche keine Larven.

Danksagung

Wir danken Annegret Wiermann für unschätzbare Hilfe beim Wiederfinden der Larven in den Substratwahlversuchen und Reinhard Huwe, der den *Macromia*-Kescher konstruierte. Andreas Martens und Hansruedi Wildermuth danken wir für Kommentare zum Manuskript. Ole Müller (wer sonst?) zeichnete die *Macromia*-Larve für uns.

Literatur

- AGUESSE, P. (1968): *Les odonates de l'Europe occidentale, du nord de l'Afrique et des îles Atlantiques*. Masson, Paris
- BILEK, A. (1969): Ergänzende Beobachtungen zur Lebensweise von *Macromia splendens* (Pictet 1843) und einigen anderen in der Guyenne vorkommenden Odonata-Arten. *Entomol. Z.* 79: 117-124
- CLAUS-WALKER, D.B., P. CROWLEY & F. JOHANSSON (1997): Fish predation, cannibalism, and larval development in the dragonfly *Epitheca cynosura*. *Can. J. Zool.* 75: 687-696
- CORBET, P.S. (1962): *A biology of dragonflies*. Witherby, London
- D'AGUILAR, J., J.-L. DOMMANGET & R. PRÉCHAC (1986): *A field guide to the dragonflies of Britain, Europe and North Africa*. Collins, London
- DOMMANGET, J.-L. (1987): *Etude Faunistique et Bibliographique des Odonates de France*. Secretariat de Faune et de Flore, Paris
- DOMMANGET, J.-L. (1995): Recherches étho-écologiques sur *Macromia splendens* dans les départements de l'Aveyron et du Tarn. *Bull. Soc. ent. Fr.* 100: 535-537
- GRAND, D. & J.-L. DOMMANGET (1996): *Macromia splendens*. In: HELSDINGEN, P.J. van, L. WILEMSE & M.C.D. SPEIGHT: *Background information on invertebrates of the Habitat Directive and the Bern Convention. Part II - Mantodea, Odonata, Orthoptera and Arachnida*. Council of Europe, Strasbourg
- GRASSÉ, P. (1930): La nymphe de *Macromia splendens* Pictet. *Annl. Soc. ent. Fr.* 99: 9-14.

- JOHANSSON, F. & L. SAMUELSON (1994): Fish-induced variation in abdominal spine length of *Leucorrhinia dubia* (Odonata) larvae? *Oecologia* 100: 74-79
- JOHNSON, D.M. (1991): Behavioral ecology of larval dragonflies and damselflies. *Trends Ecol. Evol.* 6: 8-13
- KENNEDY, C.H. (1916): Notes on the life history and ecology of the dragonflies (Odonata) of Washington and Oregon. *Proc. U.S. nat. Mus.* 49: 259-345
- LIEFTINCK, M.A. (1950): Further studies on southeast Asiatic species of *Macromia* Rambur, with notes on their ecology, habits and life history, and with descriptions of larvae and two new species (Odon., Epophthalmiinae). *Treubia* 20: 657-716.
- LIEFTINCK, M.A. (1965): *Macromia splendens* (Pictet, 1843) in Europe with notes on its habits, larva, and distribution (Odonata). *Tijdschr. Entomol.* 108: 41-59
- MALKMUS, R. (1996): Neue Funde von *Macromia splendens* (Pictet) in Portugal (Anisoptera: Corduliidae). *Libellula* 15: 191-195
- MORIN, P.J. (1984): The impact of fish exclusion on the abundance and species composition of larval odonates: results of short-term experiments in a North Carolina farm pond. *Ecology* 65: 53-60
- MORTON, K.J. (1925): *Macromia splendens* at least. *Ent. mon.Mag.* 61: 1-5
- PRODON, R. (1976): *Le Substrat, facteur écologique et éthologique de la vie aquatique: Observations et expériences sur les larves de Micropterna testacea et Cordulegaster boltonii*. Dissertation, Universität Lyon
- SCHÜTTE, C., P. SCHRIDDE & F. SUHLING (1998): Life-cycle patterns of *Onychogomphus uncatus* (Charpentier) (Anisoptera: Gomphidae). *Odonatologica* 27: 71-86
- SCHÜTTE, C. & SUHLING (1997): Beobachtungen zum Verhalten von *Macromia splendens* (Pictet) (Anisoptera: Corduliidae). *Libellula* 16: 81-84
- SUHLING, F. (1996): Interspecific competition and habitat selection of the riverine dragonfly *Onychogomphus uncatus*. *Freshwat. Biol.* 35: 209-217
- SUHLING, F. & O. MÜLLER (1996): *Die Flußjungfern Europas*. Die Neue Brehm-Bücherei 628, Westarp & Magdeburg
- TIBERGHEN, G. (1985): *Macromia splendens* (Pictet, 1843): Additions faunistiques, biologiques, et récapitulation des principales données connues (Odon., Anisoptera Corduliidae). *Bull. Soc. ent. Fr.* 90: 8-13
- VAN TOL, J. & M.J. VERDONK (1988): *The protection of dragonflies (Odonata) and their biotopes*. Council of Europe, Bruxelles
- WILDERMUTH, H. (1998): Ethologische und ökologische Beobachtungen an Larven von *Cordulia aenea* (Linnaeus) (Anisoptera: Corduliidae). *Libellula* 17: 1-24
- WILSON, K.P.D. & G. THEISCHINGER (1996): Further notes on *Macromia Rambur* from Hong Kong, with descriptions of the larvae (Anisoptera: Corduliidae). *Odonatologica* 25: 275-282
- ZAHNER, R. (1959): Über die Bindung der mitteleuropäischen Calopteryx-Arten (Odonata, Zygoptera) an den Lebensraum des strömenden Wassers. I. Der Anteil der Larven an der Biotopbindung. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.* 44: 51-129