

**Langzeituntersuchungen
zur Populationsentwicklung und zum Lebenszyklus
von *Gomphus vulgatissimus* (Linnaeus)
an einem nordwestdeutschen Fließgewässer
(Anisoptera: Gomphidae)**

Dietrich Kern

eingegangen: 23. April 1999

Summary

*Longtime investigations on population development and life cycle of *Gomphus vulgatissimus* (Linnaeus) in a northwest German running water (Anisoptera: Gomphidae) – From 1989 to 1999 larvae were collected in a draining ditch in the Kreis Diepholz (Germany) and quantitative investigations of emergence were made. Based on biometric data of more than 8000 larvae, a three to four years development is suggested. The annual collections of exuviae featured an average emergence periode of 21 days and an EM₅₀ of 6-7 days. A mean of 467 exuviae per year was collected in a 800 m section. Generally, the females were predominant with a mean of 52.7 %. The time of emergence seemed to be dependent on the actual lowest and highest daily water temperature. Some aspects of the larval development and the emergence are discussed in comparison to the results on *G. vulgatissimus* from the large river Oder.*

Zusammenfassung

Von 1989 bis 1999 wurden Larven von *G. vulgatissimus* an einem Entwässerungsgraben im Kreis Diepholz in Niedersachsen (Deutschland) vermessen und quantitative Emergenzerfassungen durchgeführt. Auf Basis biometrischer Vermessungen von mehr als 8000 Larven wird eine 3- bis 4-jährige Entwicklungszeit postuliert. Die zur Phänologie der Emergenz gesammelten Daten ergaben eine Schlüpfperiode von im Mittel 21 Tagen und einen EM₅₀ von 6-7 Tagen. Auf der 800 m langen Untersuchungsstrecke wurden pro Jahr im Durchschnitt 467 Exuvien gesammelt. In der Regel ergab sich ein leichter Weibchenüberschuß von durchschnittlich 52,7 % bei den

geschlüpften Tieren. Es zeigte sich eine deutliche Abhängigkeit des Schlupfbeginns und des Schlupfverlaufs zu den aktuellen täglichen Mindest- und Höchsttemperaturen. Einige Aspekte der Larvalentwicklung und der Emergenz werden mit den Ergebnissen zu *G. vulgatissimus* an der Oder verglichen und ihre Unterschiede diskutiert.

Einleitung

1991 führte das Vorkommen von *Gomphus vulgatissimus* an der Allerbeeke, einem Wiesengraben der Dümmer-Geestniederung, aufgrund seines hohen Gefährdungsgrades dazu, daß auf den Ausbau dieses Gewässers verzichtet wurde. Um zu verhindern, daß die in der Planung noch beibehaltenen Rückbaumaßnahmen weitere Beeinträchtigungen für den Lebensraum dieser Libellenpopulation erbringen könnten, wurden Untersuchungen zur Biologie und Ökologie dieser Art durchgeführt (KERN 1992).

In den letzten Jahren sind Arbeiten publiziert worden, die sich gezielt mit der Biologie der Larvenstadien unterschiedlicher Anisopteren befassen (STERNBERG 1990, SUHLING 1991 und 1994, MÜLLER 1995, SCHÜTTE 1992). Über die Gomphiden und insbesondere über *Gomphus vulgatissimus* ist inzwischen eine Vielzahl von Veröffentlichungen erschienen, die sich mit den verschiedenen Aspekten ihrer Biologie und Phänologie beschäftigen (FOIDL et al. 1993, MÜLLER 1993, 1995, WESTERMANN et al. 1995, HEITZ et al. 1996), wobei Langzeituntersuchungen bisher nur in geringer Zahl veröffentlicht wurden. Mit diesem Beitrag wird ein Teil der Ergebnisse vorgelegt, die in einem Zeitraum von 11 Jahren an der Allerbeeke erarbeitet worden sind.

Im Vergleich zur Lebensdauer der Imagines durchlaufen die Larven in ihrer Entwicklung einen wesentlich längeren Zeitraum und sind damit für das Überleben einer Population von besonderer Bedeutung. Deshalb bilden Untersuchungen der Larven einen besonderen Schwerpunkt des hier vorgelegten Artikels. Ein weiterer Schwerpunkt sind Untersuchungen zur Emergenz, einer sehr prekären Phase im Lebenszyklus einer jeden Libelle (JAKOB & SUHLING 1999).

Besonders interessant erscheint ein Vergleich mit den von MÜLLER (1995) vorgelegten Ergebnissen an der Oder. Sie zeigen die hohe Anpassungsfähigkeit dieser Art an so unterschiedliche Biotope wie den großen Tieflandfluß Oder oder diesen kleinen Entwässerungsgraben.

Untersuchungsgebiet

Zur allgemeinen Charakterisierung des Gewässers wird auf die Arbeit von 1992 verwiesen (KERN 1992, Abb. 1). Im Gegensatz zu dieser ersten Untersuchung wurde neben dem dort beschriebenen 800 m langen Abschnitt I zwischen Sulinger Damm und Wehr auch der ausgebauter südliche Teil bis zur Mündung (ca. 1,3 km, Abschnitt II) und auch ein längerer Bereich im Norden (ca. 2,3 km, Abschnitt III) mit in die Untersuchungen einbezogen (Abb. 1).

Abschnitt I, der etwa 10 km von der Quelle entfernt liegt, blieb bisher von weiteren Eingriffen verschont. Mit Rücksicht auf das Vorkommen verschiedener Libellenarten wurde er erst im Spätherbst durch den zuständigen Unterhaltungsverband geräumt, wobei nach dem Mähen beider Ufer das Mähgut auf den Böschungen verblieb. Eine Räumung des Gewässergrundes fand nicht statt, da dieser Abschnitt in der Regel vegetationsfrei blieb. Die landwirtschaftliche Nutzung auf den angrenzenden Flächen nahm in ihrer Intensität zu.

Die Allerbeeke wurde im Frühjahr 1989 vom Wehr bis zur Mündung (Abschnitt II) ausgebaut und erhielt teilweise ein völlig neues Bachbett, mit einer Verbreiterung von 2 auf 4 m und einer stark abgeflachten Böschung mit Steinpackungen zur Befestigung beider Uferländer. Eine stärkere Besonnung, bedingt durch die Verbreiterung, veränderte im Laufe der Jahre diesen Teil sehr. Die stärkere Erwärmung des Gewässers führte zu einem dichteren Aufwuchs der emersen Vegetation (vorwiegend Ästiger Igelkolben *Sparganium erectum*), und die durch die Verbreiterung des Bachbettes verminderte Fließgeschwindigkeit hatte eine stetige Ablagerung von Feinsedimenten zur Folge. Dieser die ganze Bachbreite einnehmende Igelkolbenbestand führte zu einer weiteren Herabsetzung der Fließgeschwindigkeit und damit zu einer entsprechenden Zunahme noch feinerer Sedimentschichten. Abschnitt III zeigte dagegen, wie Abschnitt I, kaum eine Pflanzenentwicklung im Bachbett, dafür aber ab Juli einen auf den hohen und steilen Böschungen wuchernden und bachwärts überhängenden Uferbewuchs (mit teilweise reinen Brennesselbeständen), der die Bachmitte fast durchgehend stark beschattete. Ein 650 m langer ausgebauter Teil nördlich von Abschnitt III wies einen vollständig mit grober Steinpackung bedeckten Bachgrund auf (Abb. 1). Im Sommer war das Gewässer dort von einem undurchdringlichen Igelkolbendickicht bestanden, das die ganze Bachbreite einnahm.

Tab. 1: Physikalisch-chemische Meßdaten der Allerbeeke für die Jahre 1989, 1991 und 1996, erhoben durch das Staatliche Amt für Wasser und Abfall Sulingen (A und B = verschiedene Meßstellen).

Allerbeeke	Einheit	1989			1991			1996 A			1996 B		
		Min.	MW	Max	Min.	MW	Max	Min.	MW	Max	Min.	MW	Max
Wassertemperatur	Grad C	1,6	9,9	17	1	11	20	4,4	11	17	2,9	10	23
pH-Wert		6	6,4	7,5	5,8	6,9	7,4	6,1	6,6	7,1	6	6,6	7,1
Leitfähigkeit 25°C	µS/cm ²	340	403	450	360	462	530	317	407	444	357	463	570
Sauerstoff	mg/l	8,3	11	13	7	11	14	8,7	10	12	6,7	10	12
Sauerstoffsättigung	%	71	95	116	67	95	122	83	92	103	68	89	110
BSB5	mg/l O ₂	1,2	1,5	1,9	1,7	3	4,3	6,4	7,2	7,9	0,7	1,9	3,8
CSB	mg/l O ₂	<15	30	89	< 15	25	102	-	-	-	-	-	-
o-Phosphat	mg/l P	<0,01	0,1	0,5	<0,01	0,1	0,3	<0,02	<0,02	<0,02	<0,02	0	17
Ammoniumstickstoff	mg/l N	0	0,2	0,6	<0,05	0,2	0,5	0,1	0,1	0,1	<0,05	0,2	0,4
Nitrit	mg/l N	0	0	0	<0,01	0	0	0	0	0	0	0	0,1
Nitrat	mg/l N	7,5	8,5	11	4,7	7,3	8,9	9,7	9,9	10	5,2	8,1	11
Chlorid	mg/l	53	63	69	50	71	91	50	50	50	39	54	77

Außer den stark erhöhten Nitratwerten zeigen die anderen Parameter des Gewässers kaum veränderte Werte und weisen daraufhin, daß der Zustand der Allerbeeke recht stabil ist (Tab. 1).

Methoden

Die 1989 bis 1991 durchgeführten Erfassungen des Larvenbestandes von *Gomphus vulgatissimus* sind 1992, 1993, 1996, 1997 und 1999 fortgesetzt worden. Zum Fang der Larven wurde ein Küchensieb benutzt und ein jeweils 1 m langer Bachabschnitt von einem Ufer zum andern systematisch durchgekämmt (10 bis 15 Proben). Das Sieb hatte einen Durchmesser von

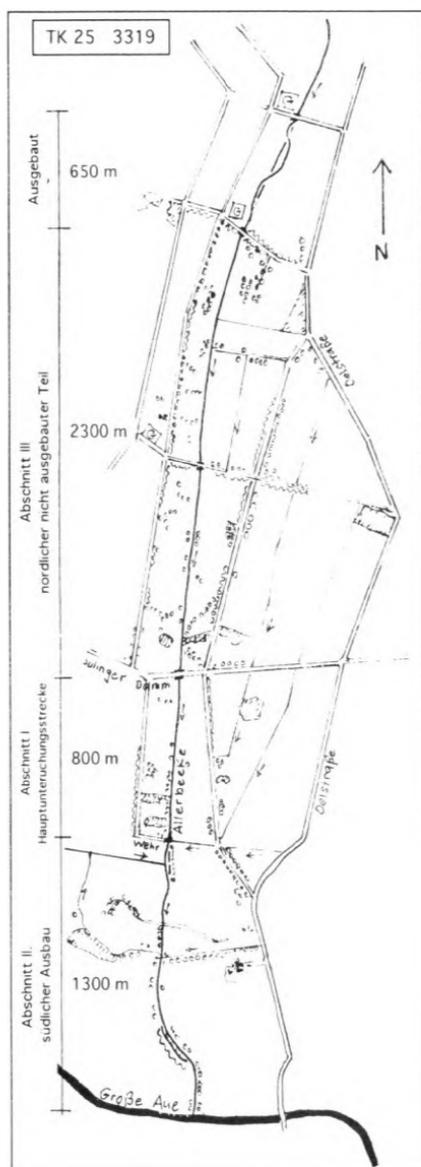


Abb. 1: Die Allerbeeke auf etwa 5 km Länge bis zur Mündung (nähere Beschreibung im Text).

Tab. 2: Die Maße der Larvenstadien (= Mittelwerte sowie Minimal- und Maximalwerte) von *Gomphus vulgatissimus* (eigene Messungen, für F-11 und F-10 ergänzt nach ROBERT (1959) mit dem Versuch, den 3-jährigen und 4-jährigen Entwicklungsprozess an der Allerbeeke wiederzugeben.

Stadien	Kopfbreite mm		hint. Femur mm		Entwicklungsdauer	
	Ø	min. - max.	Ø	min. - max.	3 Jahre	4 Jahre
Ei	-	-	-	-	Mai 1989	Mai 1989
F-13	0,33		0,2	-		
F-12	0,43	-	0,34	-		
F-11	0,5	-	-	-		
F-10	0,65	-	-	-		
F-9	0,75	-		-		
F-8	0,85	0,8 - 0,9	0,9	0,8 - 1,01		
F-7	1,1	0,9 - 1,1	1,2	1,1 - 1,3		
F-6	1,4	1,3 - 1,5	1,6	1,4 - 1,7	Okt. 1989	Okt. 1989
F-5	1,7	1,5- 1,9	2	1,8 - 2,2		
F-4	2	1,85 - 2,3	2,5	2,3 - 2,9		
F-3	2,6	2,4 - 2,8	3,3	2,9 - 2,5		Okt. 1990
F-2	3,4	3,0 - 3,6	4,1	3,6 - 4,5	Okt. 1990	
F-1	4,4	4,1 - 4,6	5,1	5 - 5,24		Okt. 1991
F-0	5,8	5,4 - 6,6	6,2	6,1 - 6,4	Okt. 1991	Okt. 1992
Schlüpfen					Mai 1992	Mai 1993

19 cm und eine Maschenweite von etwa 1 mm. Die pro Monat angegebene Anzahl wurde innerhalb eines Zeitraumes von 5 bis 10 Tagen erfasst. Die vermessenen Tiere wurden unversehrt am Fundort wieder ausgesetzt. Es wurden Gesamtlänge, Kopfbreite, die Breite von Abdominalsegment 6 und die Länge vom rechten hinteren Femur mittels Okularmikrometer bei 10-facher Vergrößerung vermessen. Gleichzeitig wurde die Anzahl der Larven in den jeweiligen Stadien pro Fangort festgehalten. Insgesamt wurden über 8000 Larven biometrisch erfasst. 1998 ließ ein Weibchen bei der Eiballenbildung einen Teil der Eier an einem Blatt hängen. Mit diesen ca. 50 Eiern gelang mir die Aufzucht von Larven bis zu den zwei ersten Stadien. Die

Tab. 3: Die Gesamtschlupfzeit und der EM₅₀ von *Gomphus vulgatissimus* für die Jahre 1989 - 1999 (nach der täglichen Exuvienaufsammlung).

Jahr	Schlupfperiode	Tage	EM50	EM50 erreicht	Exuvien
1989	14.05. - 28.05.	15	3 Tage	18.05.	n = 128
1990	01.05. - 31.05.	31	6 Tage	06.05.	n = 635
1991	09.05. - 07.06.	30	9 Tage	17.05.	n = 663
1992	13.05. - 26.05.	14	4 Tage	16.05.	n = 461
1993	01.05. - 18.05.	18	2 Tage	02.05.	n = 638
1994	07.05. - 01.06.	26	7 Tage	13.05.	n = 569
1995	05.05. - 31.05.	27	12 Tage	16.05.	n = 221
1996	15.05. - 31.05.	17	6 Tage	20.05.	n = 339
1997	11.05. - 03.06.	24	7 Tage	17.05.	n = 515
1998	02.05. - 13.05.	12	10 Tage	11.05.	n = 488
1999	30.05. - 10.05.	11	8 Tage	07.05.	n = 456
Mittelwerte:		20.5	6.7 Tage		n = 467

Larven wurden in Plastikgefäßen mit den Ausmaßen 14 x 7 x 5,5 cm gehalten und mit Naupliuslarven von Salinenkrebse gefüttert. In die Gefäße wurde eine Sandschicht von 1-1,5 cm Mächtigkeit eingebracht. Das Wasser hatte eine Höhe von 1-2 cm und wurde alle zwei Tage gewechselt.

Das Aufsammeln der Exuvien auf dem 800 m langen Teilabschnitt (KERN 1992) wurde ebenfalls weitergeführt und die Anzahl der pro Tag geschlüpften Männchen und Weibchen festgehalten. Das Einsammeln begann erst am späten Nachmittag auf beiden Böschungseiten. 1991 wurde der Abschnitt I mehrmals am Tag abgegangen, um so detaillierter das Emergenzverhalten, z.B. die Schlupfphasen, zu studieren. Von der Gesamtzahl der gefundenen Exuvien wurde für jedes Jahr das Geschlechterverhältnis errechnet. Um möglichst genau die Emergenzdauer festhalten zu können, fanden tägliche Begehungen des Gewässers vor dem vermuteten Schlupfbeginn statt. In der weiteren Untersuchung wurde aus verschiedenen Gründen das tägliche Einsammeln nicht fortgeführt, doch konnte in den meisten Fällen eine lückenlose Überprüfung zumindest in der Anfangsphase

erreicht werden. 1998 mußte die Exuviensuche am 13.05. und 1999 am 10.05. abgebrochen werden (Tab. 3)

Um einen Vergleich des ausgebauten Teils (Abschnitt II) mit den nicht ausgebauten Teilen, den Abschnitten I und III, vornehmen zu können, wurden in Abschnitt II und III stichprobenartige Untersuchungen des Larvenvorkommens durchgeführt und an drei Tagen Exuvien in dem gesamten Abschnitt III gesammelt.

Für die Jahre 1989 bis 1991 habe ich Daten der Temperaturmessung durch das STAWA SULINGEN (1990, 1991, 1992) übernommen. Da die Wassertemperaturen nur einmal im Monat und nur einmal am Tag (gegen 11:00 Uhr) erfaßt worden sind, habe ich für 1992 eigene Meßreihen vorgenommen. Mindestens dreimal im Monat wurden die Minimal- und die Maximaltemperaturen über das ganze Jahr gemessen. Außerdem sind jedes Jahr ab 1991 die täglichen Minimal- und Maximaltemperaturen ab etwa 20. April wenigstens bis zum Schlupfbeginn festgehalten worden.

Ergebnisse

Larvalentwicklung

Die Vermessungen der Larven ergaben die biometrisch klar von einander zu trennenden Stadien F-8 (F-9?) bis F-0. Die ersten Stadien konnte ich nie fangen. Durch die Aufzucht einiger Eier habe ich lediglich die Maße der ersten beiden Stadien (F-13 und F-12) erhalten können (Tab. 2).

Bei den überwinterten Larven, den Larvenbeständen der Monate Oktober und April oder Mai, gab es in den einzelnen Jahren deutliche Unterschiede in der Verteilung des Größenspektrums. So wick die Stadienzahl der 1991/1992 überwinterten Larven mit 6 Stadien deutlich von denen mit 8 gut belegten Stadien in den Jahren 1989/1990, 1990/1991 und 1992/1993 ab (Abb. 2a). Allgemein sind die Stadien F-1, F-2, F-3 gut belegt und in den Jahren mit mehr als 6 Stadien auch das Stadium F-6. Die F-4- und F-5-Stadien weisen nur sehr niedrige bis höchstens mittlere Anteile auf.

Die prozentuale Belegung der einzelnen Stadien in den verschiedenen Monaten eines Jahres läßt sehr deutlich die Verschiebung von den jüngeren auf die älteren Larvenstadien erkennen (Abb. 2b). So nahmen 1990 und 1991 die älteren Stadien bis August deutlich zu, und es gab einen hohen Anteil der F-3- bis F-1-Stadien. 1990 traten noch weitere Larvenstadien von

F-5 bis F-8 (F-9?) hinzu. Ein Vergleich der prozentualen Anteile der Larvenstadien jeweils im August und im Oktober zeigt deutliche Unterschiede in den Jahren 1990 und 1991 (Abb. 2b). 1991 waren die prozentualen Anteile im August und Oktober fast identisch. 1990 zeigte eine deutliche prozentuale Zunahme der Stadien F-1 und F-2 und eine Abnahme der F-4-Larven von August bis Oktober.

Emergenz

Das Schlüpfen begann zwischen dem 30. April und 15. Mai und war mit Ausnahme von einzelnen spät schlüpfenden Exemplaren bis Ende Mai abgeschlossen (Tab. 3). Die jährliche Emergenzperiode lag bei 21 Tagen mit Extrema von 14 Tagen (1992) und 31 Tagen (1990). Der EM_{50} lag bei 6-7 Tagen. Eine erhebliche Abweichung des EM_{50} gab es 1995 mit 12 Tagen und 1993 mit 2 Tagen (Abb. 3). Der Schlupfverlauf der Männchen und Weibchen ist in Tab. 4 dargestellt. Der Schlupfbeginn war bei Männchen und Weibchen gleichzeitig oder die Weibchen schlüpften etwas früher (Tab. 4). Der EM_{50} war fast immer am gleichen Tag erreicht, die Abweichung betrug bis zu drei Tagen. Der prozentuale Anteil der Weibchen an der Gesamtzahl der geschlüpften Tiere, d.h. der gesammelten Exuvien, lag durchschnittlich bei 52,7 %. Nur 1995 blieben die Weibchen mit 47,1 % erheblich unter diesem Wert.

Der Schlupfzeitpunkt zeigte eine gewisse Abhängigkeit von der aktuellen Wassertemperatur. Die Larven verließen das Gewässer vorwiegend nach Eintreten einer Mindesttemperatur zwischen 9,5 und 11,5 °C. Die Maximaltemperaturen konnten stark auseinanderklaffen: 13,5 - 21 °C (Abb. 4).

Tab. 4: Die Verschiebung des Schlupfes der Weibchen von *Gomphus vulgatissimus* in Bezug auf Schlupfbeginn und EM_{50} der Männchen, sowie der prozentuale Anteil der Weibchen an der Gesamtzahl der gesammelten Exuvien (M = Männchen, W = Weibchen).

Jahr	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	Ø
Schlupfbeginn M.	-4	+1	0	0	-4	+1	+1	0	0	0	-0,5
EM50 M.	-1	0	0	0	-3	-2	+2	-1	-1	0	-0,6
Anteil W. in %	56,2	53,8	51,2	52,8	51,7	47,1	54,3	52	53,7	57,5	53
Gesamtzahl	635	663	461	638	569	221	339	515	488	456	499

Für die Allerbeeke ergab sich allgemein ein Schlupfbeginn um den 07. Mai bei einer Minimaltemperatur zwischen 10 und 11 °C und Mittelwerten um 14 °C. Bei dem sehr frühen Schlüpfen 1993 (01. Mai) wiesen die beiden Temperaturen deutlich höhere Werte auf: Minimalwert = 13 °C, Mittelwert = 17 °C (Tab. 5).

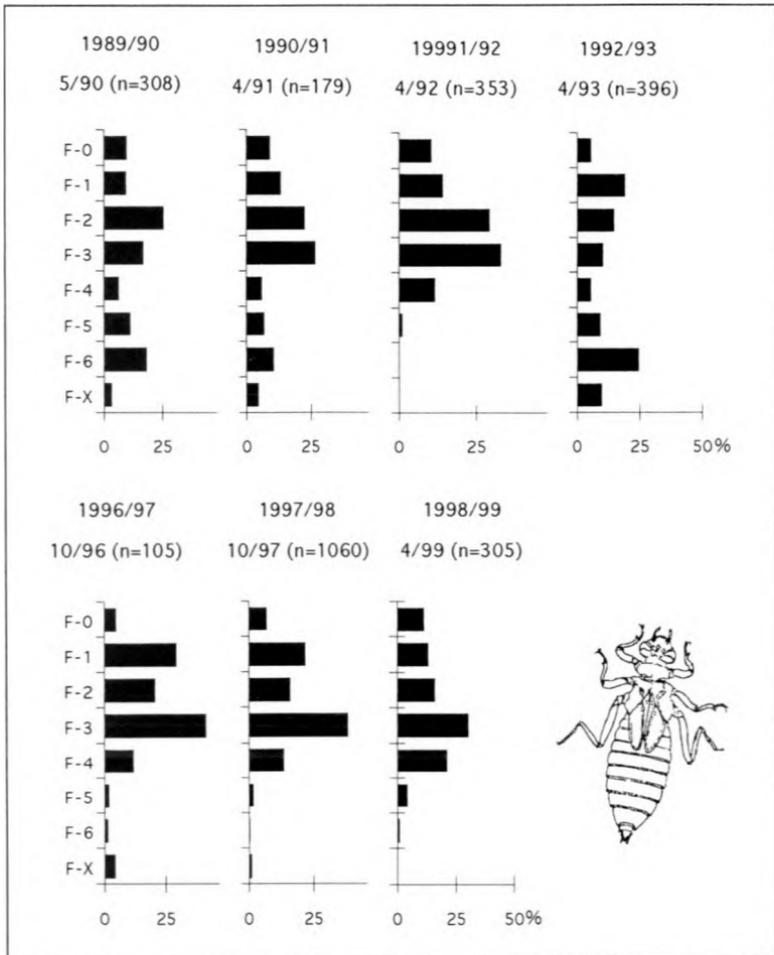


Abb. 2a: Die prozentuale Belegung der überwinternden Stadien von *Gomphus vulgatissimus* an der Allerbeeke (F-X steht für die Larvenstadien < F-6).

Die Hauptschlupfzeit war der Vormittag, doch dauerte das Schlüpfen einzelner Tiere bis in die Abendstunden. 1991 schlüpfen 30,6 % und 1995 sogar 39,3 % der Imagines nach 12:00 Uhr. In den übrigen Jahren waren es zwischen 5 und 10 %. 1994 kamen noch 2 Larven gegen 17:05 Uhr aus dem Wasser.

Das Schlüpfen verlief in der Regel ohne große Verluste. Prädation durch Vögel konnte nicht beobachtet werden, obwohl in manchen Jahren in der

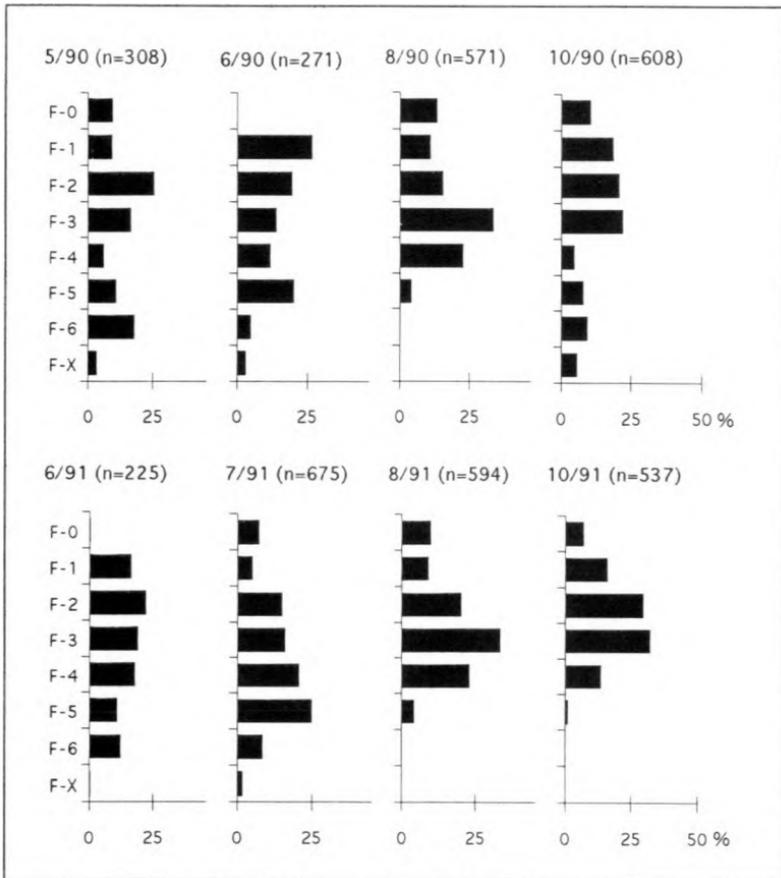


Abb. 2b: Die prozentuale Belegung der Stadien von *Gomphus vulgatissimus* an der Allerbeeke in verschiedenen Monaten der Jahre 1990 und 1991.

Tab. 5: Die Minimal- und Maximaltemperaturen der Allerbeeke, abgelesen am Abend des Schlupfbeginns von *Gomphus vulgatissimus* von 1989 - 1999.

Jahr	1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	Ø
Schlupfbeginn	09.05	13.05.	01.05.	07.05.	05.05.	15.05.	11.05.	02.05.	30.04	07.05.
Tw min. °C	10,5	10	13	10	10	9,5	11,5	11	11	10,7
Tw max. °C	15,5	16	21	16,5	18,5	13,5	18	18,5	16,5	17,1

Uferböschung ein Paar der Schafstelze *Motacilla flava* und der Goldammer *Emberiza citrinella* brüteten. Die Verlustrate betrug 0,4 (n=569) bis 1,6 % (n=515 bzw. 635). Nur 1991 stieg sie auf 7,1 % bei insgesamt 663 Exuvien. Anteilmäßig am höchsten waren Verkrüppelungen von Abdomen und Flügeln mit 61,3 %, danach folgte der Fraß durch Spinnen mit 20,5 %. Mißglückter Schlupf, bei dem die Imagines sich nicht aus der Exuvie befreien konnten, lag bei 15,9 %. Bei kalter Witterung und lang anhaltenden Regenschauern wurden die Tiere am Substrat durch Spinnen ausgesaugt. 1995 erstreckte sich die Schlupfzeit aufgrund niedriger Temperaturen und regnerischen Wetters über fast einen Monat ($EM_{50} = 12$ Tage). Zwar blieb die Verlustrate bei 1,8 %, doch lag die Gesamtzahl der geschlüpften Individuen mit 221 unter 50 % der sonst pro Jahr im Schnitt aufgesammelten Exuvien (Mittelwert = 467, Tab. 3).

Vergleich der Grabenabschnitte

In dem gesamten Abschnitt III wurden 1997 am 15.05. und am 16.05. 112 Exuvien und am 20.05. weitere 101 Exuvien gefunden. Der Fang von Larven im August 1997 ergab eine durchschnittliche Abundanz von 7,1 Larven pro Fundstelle (= 1 m Uferlinie und 2 m Bachbreite), maximal 15 Larven an einer Fundstelle. Im 800 m-Abschnitt wurden im Oktober des gleichen Jahres 21,6 Larven pro Fundstellen festgestellt mit maximal 40 Larven an einer Fundstelle. Die Suche nach Exuvien in einem 650 m langen, weiter nördlich gelegenen Abschnitt blieb erfolglos. Wegen der dichten Steinpackung wurde auf die Suche nach Larven verzichtet.

Der 1989 ausgebaute Teil im Süden (Abschnitt II) wurde von den Imagines auf einer etwa 600 m langen, ab Wehr gemessenen Strecke frequentiert (Abb. 1). Am 08.06.1996 wurden bis zu 28 Männchen gezählt. Oberhalb des

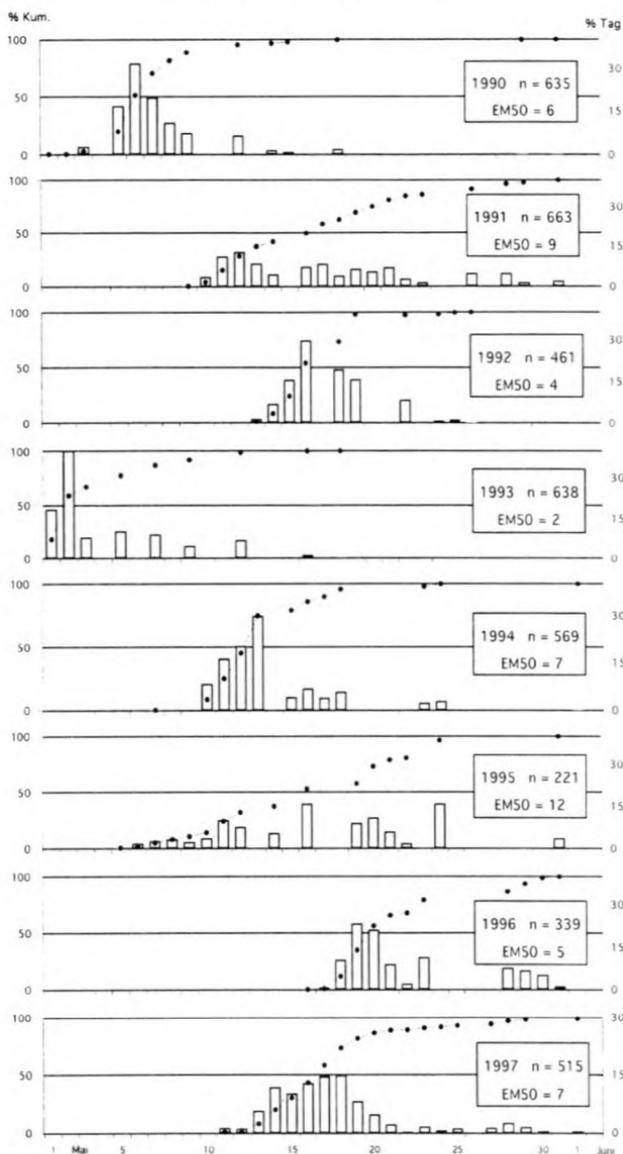
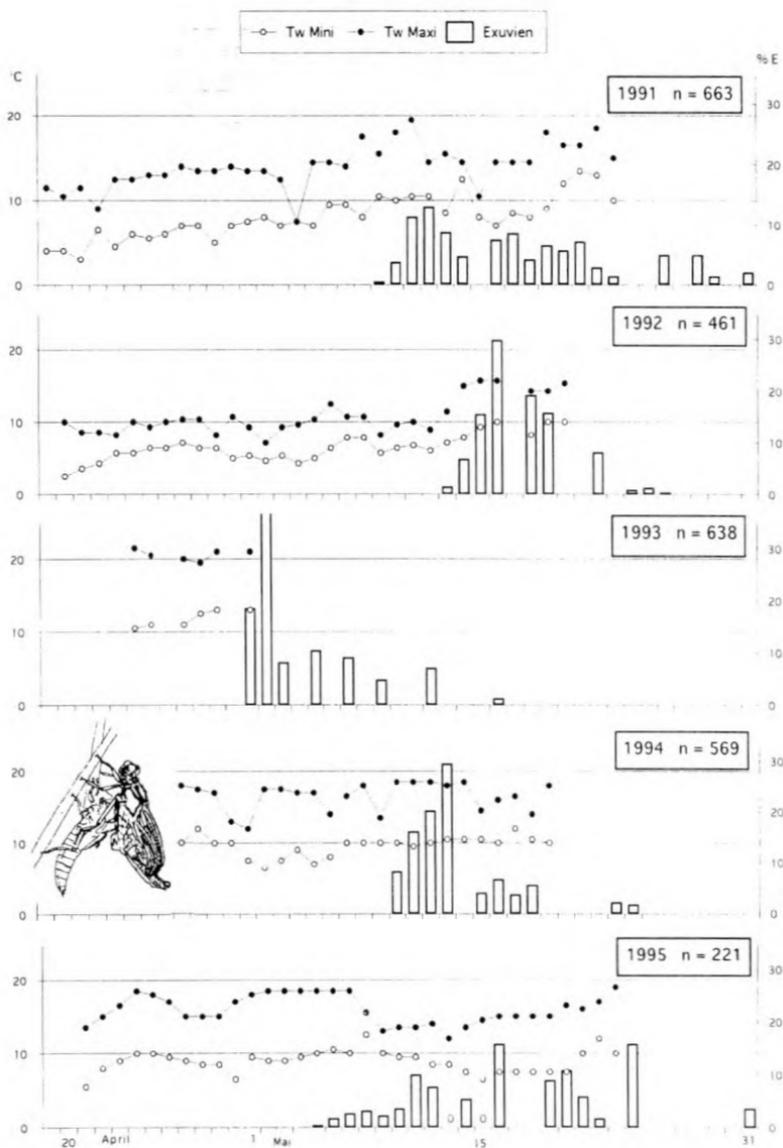


Abb. 3: Der jährliche Schlupfverlauf von *Gomphus vulgatissimus* mit kumulativer Emergenzkurve von 1990 bis 1997 (% Kum. = kumulative Emergenzkurve, % Tag = tägliche Schlupfrate, jeweils in Prozent).



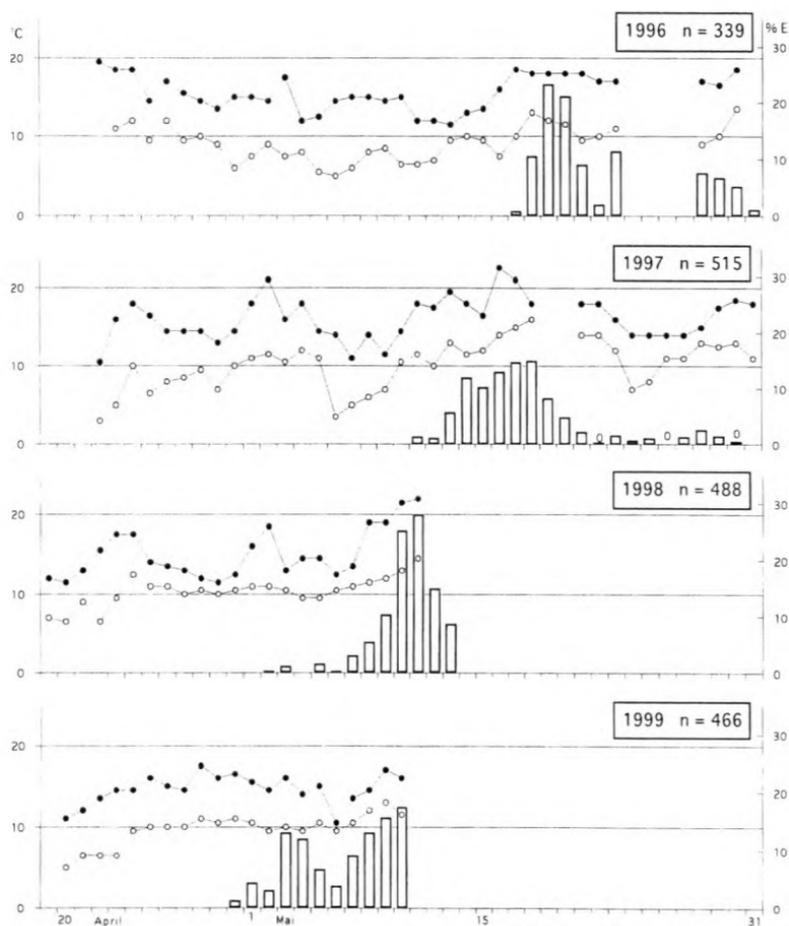


Abb. 4 (links und oben): Die minimalen und maximalen Wassertemperaturen (°C) an der Allerbeeke und die tägliche Emergenz (% E) von *Gomphus vulgatissimus* an der Allerbeeke für die Jahre 1991 - 1999.

Wehrs wurden auch Eiablagen beobachtet. Die Suche nach Larven im Abschnitt II bis 400 m ab Wehr im gleichen Jahr erwies sich an nur zwei Fundstellen mit je 5 und 9 Tieren wenig erfolgreich. Im August 1997 konnten dort keine Larven gefunden werden. Im Oktober 1997 wurden dicht beim Wehr in etwa 20 m Entfernung 4 Larven des letzten Stadiums, eine Larve des F-1- und eine Larve des F-2-Stadiums gefunden. Die im Jahr 1996 gefundenen Larven umfaßten die Stadien F-0 bis F-6.

Diskussion

Larvalentwicklung

Für die Beurteilung des Entwicklungsprozesses und der Struktur der überwinterten Larvenpopulation habe ich wahlweise die Ergebnisse aus Oktober oder April und Mai herangezogen, in der Annahme, daß in der Allerbeeke kaum mit einer Weiterentwicklung der Larven im Winter zu rechnen ist. Ich stütze mich dabei auf die fast identischen prozentualen Stadienbelegungen von Oktober 1990 und April 1991 sowie Oktober 1991 und April 1992 (Abb. 2a, Abb. 2b).

Die Ergebnisse der Arbeit an *Gomphus vulgatissimus* von MÜLLER (1995) an der Oder und die eigenen Vermessungen der Larven in den Jahren nach 1991 ermöglichen eine genauere Analyse meiner Daten und lassen die einzelnen Stadien klar von einander unterscheiden, wobei zusätzlich auch das F-5-Stadium im Gegensatz zu den Messungen von 1992 erkennbar ist (Tab. 2). Für die Stadien kleiner als F-8 wurden die Ergebnisse von ROBERT (1959) herangezogen, sowie die eigenen Aufzuchtergebnisse aus dem Jahre 1998. Für die F-8- und die F-9-Larven sind die angegebenen Werte nicht abgesichert, da nur wenige Tiere vermessen werden konnten. Wegen der insgesamt ähnlichen eigenen Messergebnisse mit denen an der Oder (MÜLLER 1995) für die einzelnen Stadien gehe ich davon aus, daß auch an der Allerbeeke die Larvalentwicklung normalerweise 14 Stadien umfaßt.

In meiner ersten Untersuchung (KERN 1992) ging ich von 4 Jahrgangsklassen aus (s. dort Tab. 2) und zwar von insgesamt 7 überwinterten Stadien und schloß daraus auf einen 4-jährigen Entwicklungszyklus. Die prozentuale Belegung der verschiedenen Stadien im Oktober zeigt ein deutliches Übergewicht der Stadien F-1, F-2, F-3 und F-6, mit allerdings nicht eindeutigen Peaks in den einzelnen Stadien, und ergibt damit eine für die Allerbeeke 3-jährige Entwicklung in der Abfolge Ei bis F-6, F-6 bis F-3, F-3 bis F-0. Doch wird ein Teil der Larven auch eine Entwicklungsdauer von 4

Jahren durchlaufen mit einer möglichen Abfolge Ei bis F-6, F-6 bis F-3, F-3 bis F-1, F-1 bis F-0. Bei letzterem Entwicklungsgang wird davon ausgegangen, daß unter bestimmten Bedingungen eine relativ lange Entwicklungszeit angenommen werden kann (Abb. 5, Tab. 2). Dazu kommt vor allem die Überwinterung eines Teils der Larven im F-1-Stadium. Denn diese Larven häuten sich im kommenden Jahr nur einmal, um dann im darauffolgenden zu schlüpfen (MÜLLER 1995, Abb. 2.10).

Ein Vergleich der Belegung der Larvenstadien jeweils im August und im Oktober 1991 weist auf einen verzögerten Entwicklungsverlauf hin (Abb. 2b). Die fast identischen prozentualen Anteile im August und Oktober 1991 zeigen, daß die Larven also ab August in dem dort schon erreichten Stadium stehengeblieben sind. Damit war die für die Entwicklung zur Verfügung stehende Zeit sehr verkürzt. Das spricht für nur eine Häutung in manchen Jahren vor allem des letzten Stadiums. Im Vergleich mit den überwinterten Larven an der Oder fällt auf, daß dort das F-1-Stadium fehlt. Außerdem ist an der Oder das F-4-Stadium stärker vertreten als an der Allerbeeke, die Stadien F-6 und jünger jedoch in nur sehr geringer Anzahl. Deshalb nehme ich eine in der Regel längere Entwicklungsdauer für die Larven in der Allerbeeke an.

1990 zeigt mit einer prozentualen Zunahme der Stadien F-1 und F-2 sowie mit der Abnahme von F-4-Larven eine Weiterentwicklung eines Teils der Larven dieser Stadien noch nach dem Monat August, d.h., es haben also mehr Häutungen im Jahr auch für diese älteren Stadien stattgefunden. Außerdem treten neben den Stadien F-4 bis F-0 auch Stadien von F-5 bis F-8 auf. Somit weisen diese wechselnden überwinterten Stadienzahlen von 1990 und 1991 auf eine unterschiedliche Entwicklungsgeschwindigkeit hin. 1991 müssen sich die jüngeren Larvenstadien noch bis zum F-4-Stadium oder noch weiter entwickelt haben. Ein ähnliches Bild wie Oktober 1991 zeigen die Jahre 1996, 1997, 1998 (= April 1999) mit nur sehr geringen Anteilen jüngerer Larven (Abb. 2a).

Neben der 3- bis 4-jährigen Entwicklung wäre die Möglichkeit einer 5-jährigen Entwicklung zu erwägen. Da von einem sehr langsamen Wachstum eines Teils der Larvenpopulation auszugehen ist, könnte es manchmal auch zu einer Gesamtlarvalzeit von 5 Jahren kommen: Ei bis F-6 (F-7 bis F-8), F-6 bis F-4, F-4 bis F-2, F-2 bis F-1, F-1 bis F-0. Diese verlängerte Entwicklungszeit ließe sich begründen durch eine späte Eiablage (z.B. am 28.06.1986, am 12.06.1991, am 14.06.1993, am 15.06.1995, eigene unveröff. Daten) und einen gegenüber der Oder verkürzten entwicklungsgünstigen

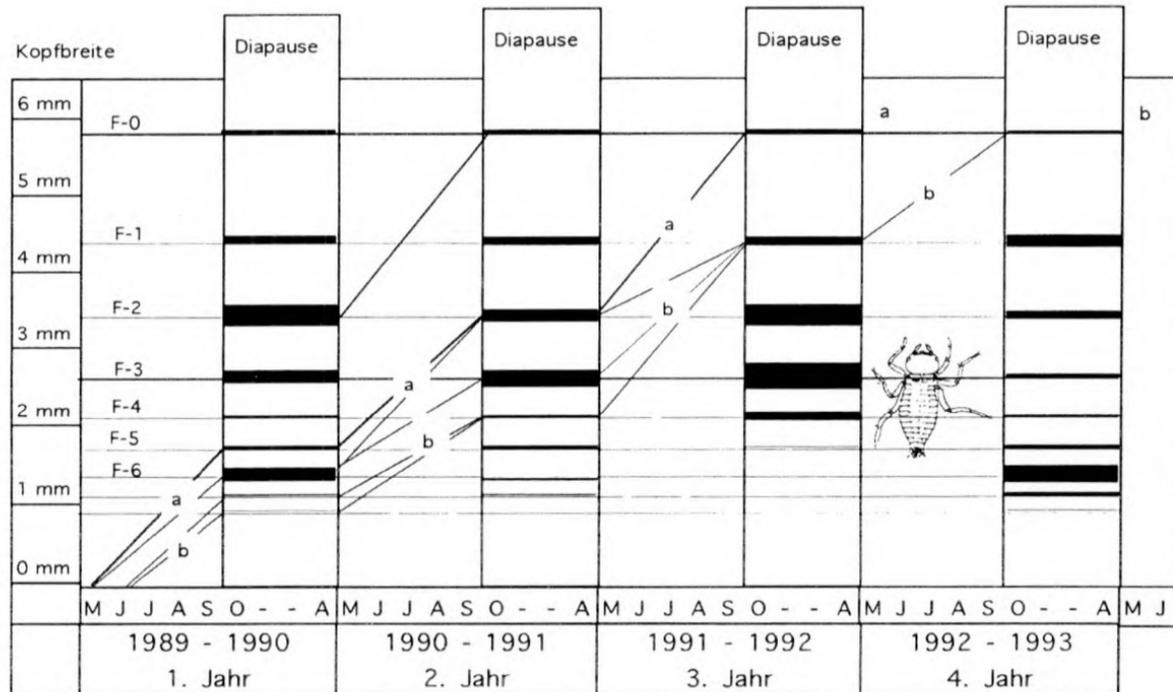


Abb. 5: Die Entwicklungsdauer von *Gomphus vulgatissimus* an der Allerbeeke (in Anlehnung an MÜLLER 1995). Dargestellt sind die prozentualen Anteile der jeweiligen Stadien und die möglichen Wege bei (a) 3- und (b) 4-jähriger Entwicklung in der Allerbeeke.

Zeitraum von etwa Mitte Mai bis Mitte September, in 1991 und 1992 sogar erst ab Ende Mai angesichts der durchschnittlichen Wassertemperaturen von etwa 12 °C am 23.05. und 26.05. (eigene Messungen 1991 und 1992, s. Abb. 4, Abb. 6 mitte und unten). Diese Angaben werden gestützt durch die vom STAWA SULINGEN vorliegenden Daten aus den Jahren 1989 bis 1991 (je eine Mesung pro Monat, Abb. 6 oben). Die höchsten Temperaturen im Sommer betragen nach eigenen Messungen 26,2 °C in 1991, 26 °C in 1992. Daß die Entwicklung der letzten Stadien sehr langsam abläuft, zeigen 49 schon am 23.07.1991 existierende F-0-Larven und 3 F-0-Larven am 07.07.1999, die nur aus den vorjährigen F-1-Larven stammen können, sowie die für August und Oktober 1991 identischen Stadienbelegungen von F-2 bis F-4 (Abb. 2b). Ob es tatsächlich zu einer 5-jährigen Entwicklung an der Allerbeeke kommen kann, wäre nur mit entsprechenden Untersuchungen im Freiland und mit zusätzlich begleitenden Laborversuchen nachzuweisen, wie sie MÜLLER (1995) an der Oder durchgeführt hat.

Die in Abweichung zur Oderpopulation (MÜLLER 1995) niedrige prozentuale Belegung der Stadien F-5 und F-4 und der abweichende hohe Prozentsatz der F-1-Larven im Oktober an der Allerbeeke lassen zumindest für die Population an der Allerbeeke das F-4-Stadium als winter critical size nicht erkennen.

Nach MÜLLER (1995) bedeutet das Erreichen des F-4-Stadiums (= winter critical size) bei *G. vulgatissimus* ein beschleunigtes Durchlaufen der weiteren Stadien im darauffolgenden Jahr und führt so zu einer zweijährigen Entwicklung. Für die Allerbeeke müßten aber eine frühe Eiablage und günstige thermische Bedingungen in den Wachstumsmonaten vorliegen, um den Prozeß entsprechend zu beschleunigen (s. SCHÜTTE in SUHLING & MÜLLER 1996). Einige durchgeführte Messungen an der Allerbeeke (Abb. 6 mitte und unten) zeigen jedoch, daß derartige Entwicklungsmöglichkeiten nicht vorliegen. Eine zweijährige Entwicklung ist vor allem dann auszuschließen, wenn man davon ausgeht, daß die für das Larvenwachstum günstigen Bedingungen erst bei Temperaturen zwischen 8 - 12 °C (PRITCHARD 1982, zitiert in SUHLING & MÜLLER 1996) eintreten und wenn die Diapause schon bei Temperaturen von 15 °C eintritt (POPOVA 1923 nimmt 16,8 °C für *G. flavipes* an, zitiert in SUHLING & MÜLLER 1996). FOIDL et al. (1993) beobachteten, daß die Larven von *G. vulgatissimus* bei weniger als 15 °C in völlige Lethargie übergehen, sich also dann kaum weiterentwickeln können. Diese insgesamt eher vagen Angaben bedürfen gezielter unter Laborbedingungen vorgenommener Untersuchungen.

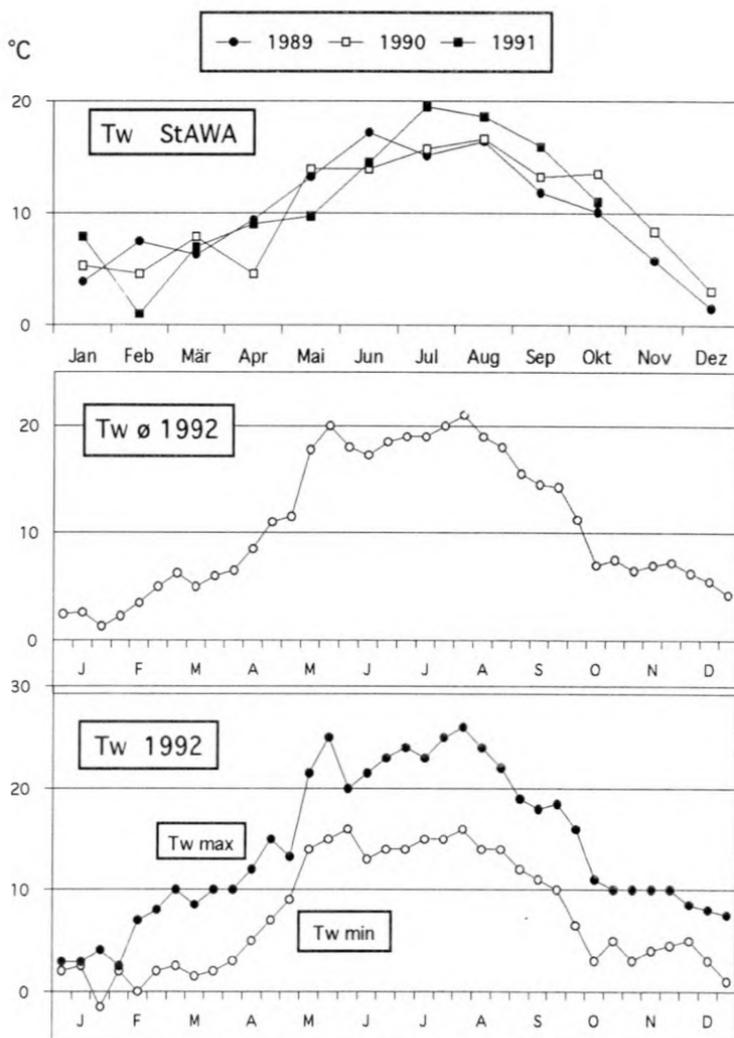


Abb. 6: Der Jahrestemperaturverlauf der Allerbecke. Oben: Messungen des Staatlichen Amtes für Wasser und Abfall Sulingen (Je eine Messung pro Monat gegen 11:00 morgens); Mitte: Mittelwerte 1992 nach eigenen Messungen (drei bis vier Messungen pro Monat); Unten: Minimal- und Maximaltemperaturen 1992 nach eigenen Messungen (Tw = Wassertemperatur).

Offensichtlich sind die prozentualen Stadienbelegungen je nach Gewässerart unterschiedlich. Ein der Oder ähnliches Ergebnis kann ARTMEYER (1999) für die Ems vorlegen, besonders das Fehlen von F-1 und das Auftreten von F-4 als winter critical size-Stadium. Die bei FOIDL et al. (1993) genannten Larvengrößen für 1989 aus dem Münstergraben, einem anthropogen entstandenen Fließgewässer, entsprechen eher den Funden aus der Allerbeeke, einem ähnlichen Gewässer. Leider ist die Zahl der vermessenen Larven zu gering für eine weitergehende Analyse. Immerhin scheinen die Entwicklungsvorgänge in den großen Tieflandflüssen und in kleinen Gräben und Bächen unterschiedlich zu verlaufen, wohl in Abhängigkeit von den für diese Gewässertypen charakteristischen Temperaturverhältnissen. Weitere datenreichere Untersuchungen zur Larvenstruktur in unterschiedlichen Gewässern aus verschiedenen Regionen und Naturräumen dürften die hier noch offenen Fragen sicherlich beantworten können.

Schlupfphänologie

Die saisonale Verteilung der Schlupfereignisse zeigt in der Regel das für eine Frühjahrsart typische Muster mit einem Emergenzmaximum zu Beginn des Schlüpfens und einem EM_{50} von durchschnittlich 6 Tagen (Abb. 3, Tab. 3). 1995 wich das Schlupfverhalten deutlich von diesem Muster ab, sicherlich in Abhängigkeit von der fallenden Kurve der Wassertemperaturen (Abb. 4). Das stark verzögerte Schlüpfen 1995 mit höheren Peaks gegen Ende der Emergenzperiode läßt vermuten, daß die Tiere trotz aller widrigen Umstände schlüpfen mußten. Die Larven blieben also länger im Wasser, als es ihr Entwicklungsstand erlaubte.

Eine nähere Betrachtung der Emergenzverläufe der Jahre 1995 und 1996 soll die Abhängigkeit des Schlupfbeginns von den aktuellen Wassertemperaturen verdeutlichen. Die ziemlich gleichmäßig verlaufende Temperaturkurve in 1995 ab dem 24. April bei 10 °C Minimum und 15 - 18 °C Maximum führt zu einem relativ frühen Schlüpfen (Abb. 4, Tab. 5). Ab dem 11. Mai 1995 geht die tägliche Schlupfrate mit sinkender Temperatur zurück. An zwei Regentagen wurden keine Exuvien gefunden. Trotz der niedrigen Temperaturen setzte sich das Schlüpfen mit einem erneuten Anstieg fort. Demgegenüber begannen 1996 ab dem 24. April die Temperaturen abzusinken bis auf einen Minimumwert von 5 °C und einem Maximumwert von 12 °C am 05. Mai. Bei so niedrigen Temperaturen verschiebt sich in der Regel der Emergenzbeginn, bis die entsprechenden Temperaturen erreicht werden, wie es auch für 1992 der Fall war. Doch hier wie auch 1996 spielt

sicherlich auch die Photoperiode eine Rolle (AVERILL 1989). Wenn niedrige Temperaturen den Schlupf vor dem 10. Mai nicht zulassen, schlüpfen die Tiere bei deutlich unter dem Durchschnitt liegenden Temperaturen, 1996 sogar erst am 15. Mai, dem bisher spätesten Emergenzbeginn. Hier bewirkt die zunehmende Tageslänge, daß die Larven das Wasser selbst bei so ungünstigen Temperaturen verlassen. Den zumindest modifizierenden Einfluß der Wassertemperaturen auf den Schlupfvorgang nehmen auch WESTERMANN et al. (1995) an. Ein Vergleich mit dieser Untersuchung ist aber aufgrund der fehlenden Angaben der Minimaltemperaturen zum Schlupfbeginn nicht möglich.

Nach Müller (1995) geben die Temperatursummen für den Schlupfbeginn den stärkeren Ausschlag als die aktuellen Schlupftemperaturen. Leider konnte ich nicht auf entsprechende Messungen zurückgreifen, um die Bedeutung dieser beiden Faktoren auch für das Schlupfverhalten an der Allerbeeke zu überprüfen.

An der Allerbeeke ist der Schlupfzeitraum wesentlich kürzer als an der Oder. Mit Ausnahme von einzelnen Exemplaren ist das Schlüpfen bis Ende Mai abgeschlossen. Der späteste Exuvienfund war der 07.06.1991 (Tab. 3).

Die jährlichen Emergenzsummen

Die an der Oder festgestellte fallende Tendenz der Emergenzsummen trifft für die Allerbeeke nicht zu. Die 515 Exuvien 1997 und die 488 Exuvien 1998 bzw. 466 1999 zeigen eher eine langjährige recht stabile Entwicklung, zumal 1998 und 1999 die Exuviensuche vor dem Ende der Emergenzperiode abgebrochen werden mußte (Tab. 3, Abb. 4). Das wird auch gestützt durch die 1998 hohe Zahl von geschlüpfen Tieren im nördlich angrenzenden Abschnitt III. Über Stichproben von Exuvienfunden an drei Tagen errechnet sich für diesen 2,3 km langen Teil eine Emergenzsumme von mindestens 1000 Tieren. Die Suche nach Larven war ebenfalls erfolgreich, konnte allerdings nicht die im 800 m-Stück vorgefundene Dichte erreichen. Somit zeigt die Allerbeeke in diesen nicht mehr weiter ausgebauten Teilen optimale bis suboptimale Bedingungen für die Entwicklung von *Gomphus vulgatissimus*.

Mortalität beim Schlupf

Die Verlustraten beim Schlüpfen sind im Vergleich zu anderen Untersuchungen (CORBET 1962, 1999) eher als gering einzustufen. Die Ergebnisse an der Allerbeeke zeigen ähnliche prozentuale Anteile in Bezug auf die je-

weiligen Ursachen, wie sie JAKOB & SUHLING (1999) u.a. auch an *Onychogomphus uncatatus* feststellen konnten. Der 1991 relativ hohe Anteil von 20,5 % durch Prädation ist sicher zum Teil durch eine verlangsamte Entwicklung der Tiere bis zur Flugfähigkeit bedingt. So konnten einige Tiere wegen der kalten und regnerischen Witterung nicht abfliegen und verharteten mindestens noch bis zum nächsten Tag an dem einmal gewählten Substrat, wodurch sie eine leichte Beute von Spinnen werden konnten. Die 1991 erhöht auftretenden Verkrüppelungen sind darauf zurückzuführen, daß durch den verzögerten Emergenzbeginn die Metamorphose sich in einer schon dichten und relativ hohen Vegetation vollzog. Bei dem zeitweise heftigen Wind verblieben die noch nicht ausgehärteten Imagines in dieser Vegetation und waren so leichter Verletzungen ausgesetzt, vor allem den häufig auftretenden Verkrüppelungen der Flügel.

Berechnung der Populationsgröße

Berechnet man die Populationsgröße nach den Larvenfunden des Jahres 1997 (50 Meßstellen mit 1060 vermessenen Larven), müßte allein an dem 800 m-Abschnitt die Gesamtzahl bei etwa 16000 Tieren liegen. Da allerdings die sehr kleinen Stadien unverhältnismäßig stark unterrepräsentiert sind, dürfte diese Zahl wesentlich höher sein.

Die Bedingungen in den anderen Grabenabschnitten

Die fehlenden Exuvien im ausgebauten Nordteil und die sehr geringen Funde von Larven und Exuvien im ebenfalls ausgebauten Südteil sind deutliche Anzeichen für die negativen Auswirkungen der Ausbaumaßnahmen auf den Larvallebensraum von *Gomphus vulgatissimus*. Vor allem im Südteil war vor dem Ausbau 1989 auf etwa 1 km Länge das Vorkommen fast ebenso hoch wie in der Hauptuntersuchungsstrecke zwischen Wehr und Sulinger Damm. Die zunehmende Verschlammung durch die dichten Igelkolbenbestände, wie oben beschrieben, führte dazu, daß die erforderliche Abflußmenge nicht mehr gewährleistet war. So mußte dieser Abschnitt schon im August vom Unterhaltungsverband geräumt werden, trotz der Absprache mit der Unteren Naturschutzbehörde, daß die Ufer der Allerbecke sonst erst im Spätherbst gemäht werden sollten. Es ist denkbar, daß die Entwicklungsbedingungen für die Larven, besonders für die jüngeren Stadien, hier durch die Ablagerung starker Schichten von Feinsanden beeinträchtigt wurden (TOBIAS 1996). Wenn nur noch größere Stadien angetroffen werden, können diese auch aus dem nicht ausgebauten Teil über das Wehr eingewandert sein. Für die Imagines bleibt dieser Abschnitt trotzdem

attraktiv. Das zeigt sich durch die Anwesenheit der Männchen über einen etwa 600 m langen Abschnitt und durch die dort auch erfolgten Eiablagen.

Schluß

Mit den hier diskutierten unterschiedlichen Ergebnissen an Oder und Allerbeeke erweist sich *G. vulgatissimus* als eine Art mit hoher Anpassungsfähigkeit an so unterschiedliche Lebensräume wie die Oder als mächtigem Tieflandstrom und die Allerbeeke als schmalen Wiesengraben. Wie groß diese ökologische Potenz tatsächlich ist, verdeutlicht der Entwicklungsnachweis dieser Art von WEIHRAUCH (1998) in Kiesgrubengewässern, wobei bisher die limitierenden Faktoren nur im Ansatz erkennbar werden (HEITZ et al. 1996). So zeigt sich bei der Allerbeeke, daß die deutlich bevorzugte Besiedlung der eher naturnahen Bereiche gegenüber den anthropogen stark veränderten Abschnitten auf bestimmte ökologische Grenzfaktoren hinweist, also auf für diese Art notwendige Lebensbedingungen. Bei EGGERS et al. (1996) heißt es: "Viele Autoren betonen, daß sich die Art nur in strukturreichen, naturnahen Bächen und Flüssen fortpflanzen kann" und weiter unten: "Aber auch aus eher strukturarmen und begradigten Gewässern wie der Allerbeeke ... und der Ise ... sind jedoch größere Vorkommen bekannt". Für die Allerbeeke möchte ich diese Aussage dahingehend umformulieren, daß dieses Gewässer immerhin als "bedingt naturnah" bewertet werden kann (STAWA SULINGEN 1997) und in seinem Gewässergrund eher strukturreich genannt werden müßte, wenn man wie FOIDL et al. (1993) davon ausgeht, daß nicht der Grad der Naturbelassenheit, sondern eher eine Strukturvielfalt im Bereich der Larvenhabitate wichtiger zu sein scheint. Denn es kommt wohl eher auf sich kleinräumlich wechselnde Strukturen an, wie HEITZ et al. (1996) es sehen. Die Allerbeeke ist gerade dadurch charakterisiert, daß auf engem Raum in Abhängigkeit vom jeweiligen Wasserstand Umlagerungen und Durchmischungen der verschiedenen Bodensubstrate ablaufen, also stetige Wechsel von Sedimentüberlagerung und -verlagerung. Hier fehlt es allerdings noch an detailgenauen – mehr aus "Larvensicht" wahrgenommenen – Untersuchungen, wobei die einzelnen zur Beschreibung des Habitats verwendeten Begriffe definiert und klar von einander getrennt werden müßten.

Trotz der meist hohen Emergenzraten pro Jahr und des für einige Jahre nachgewiesenen hohen Larvenbestandes an der Allerbeeke sind nur vereinzelt Imagines an benachbarten, tw. ähnlichen Gewässern gesichtet worden. In diesen Fließgewässern konnte bisher keine Exuvie oder Larve nachgewie-

sen werden. Nur in der Großen Aue bei Liebenau (30 km Luftlinie) wurde 1993 eine Exuvie gefunden, dagegen konnte in diesem Gewässer *Gomphus pulchellus* als sich regelmäßig entwickelnde Art festgestellt werden. Die nächsten Vorkommen von *Gomphus vulgatissimus* befinden sich noch weiter entfernt, so daß die Population an der Allerbeeke zur Zeit stark isoliert zu sein scheint. Sollten sich die Pläne zu einem teilweisen Rückbau der Großen Aue verwirklichen, so könnte von der Allerbeeke aus eine Neu-besiedlung stattfinden, vielleicht sogar die Besiedlung weiterer sich zunehmend positiv entwickelnder Fließgewässer wie der Hache, die seit 1996 in einem Teilbereich Naturschutzgebiet ist (AKKERMANN & DRIELING 1996).

Danksagung

An dieser Stelle möchte ich mich bei Dr. R. Jödicke für seine Ratschläge zu einer ersten Sichtung und Sortierung meiner Datenfülle bedanken. Weiterhin bin ich Dr. O. Müller und Dr. F. Suhling zu großem Dank verpflichtet für ihre detaillierte und sehr hilfreiche und mutmachende Kritik. K.G. Leipelt lieferte ergänzende Korrekturen, die zu einem besseren Verständnis des Textes beitragen. Mein besonderer Dank geht an Dr. A. Martens, der bis zur Fertigstellung des Manuskriptes ein geduldiger und aufbauender Berater war.

Literatur

- ARTMEYER, C. (1999): Aktuelle Verbreitung, Habitatsprüche und Entwicklungsdauer von *Gomphus vulgatissimus* (Linnaeus) in der Ems im Kreis Steinfurt, Nordrhein-Westfalen (Anisoptera: Gomphidae). *Libellula* 18: 133-146
- AKKERMANN, R. & J. DRIELING (1996): *Handbuch Naturschutz und Umweltbildung zwischen Weser und Ems*. Wardenburg
- AVERILL, M.T. (1989): Emergence attitudes in *Gomphus vulgatissimus* (L.). *J. British Dragonfly Soc.* 5: 37-40
- CORBET, P.S. (1962): *A Biology of Dragonflies*. Witherby, London
- CORBET, P.S. (1999): *Dragonflies: Behaviour and Ecology of Odonata*. Harley, Essex
- EGGERS, T.O., K. GRABOW, C. SCHÜTTE & F. SUHLING (1996): Die Flußjungfern (Odonata: Gomphidae) der südlichen Allerzuflüsse, Niedersachsen, Germany. *Braunschw. naturkdl. Schr.* 5: 21-34
- FOIDL, J., R. BUCHWALD, A. & S. HEITZ (1993): Untersuchungen zum Larvenbiotop von *Gomphus vulgatissimus* Linné 1758 (Gemeine Keiljungfer, Gomphidae, Odonata). *Mitt. bad. Landesver. Naturk. Natursch.*, N.F. 15: 637-660
- HEITZ, A., S. HEITZ, K. WESTERMANN & S. WESTERMANN (1996): Verbreitung und Bestandsdichte der Gemeinen Keiljungfer (*Gomphus vulgatissimus*) am südlichen Oberrhein - Dokumentation der Larven- und Exuvienfunde. *Natursch. südl. Oberrhein* 1: 187-210

- JAKOB, C. & F. SUHLING (1999): Risky Times? Mortality during emergence in two species of dragonflies (Odonata: Libellulidae). *Aquatic Insects* 21: 1-10
- KERN, D. (1992): Beobachtungen an *Gomphus vulgatissimus* (L.) an einem Wiesengraben der Dümmer-Geestniederung. *Libellula* 11: 47-76
- MÜLLER, O. (1993): Zum Beutefangverhalten der Larven von *Gomphus vulgatissimus* (L.), *Gomphus flavipes* (Charpentier) und *Ophiogomphus cecilia* (Fourcroy). *Libellula* 12: 161-173
- MÜLLER, O. (1995): *Ökologische Untersuchungen an Gomphiden (Odonata: Gomphidae) unter besonderer Berücksichtigung ihrer Larvenstadien*. Dissertation, Humboldt-Universität, Berlin, 1994. Cuvillier Verlag, Göttingen
- POPOVA, A.N. (1923): Zur Biologie von *Gomphus flavipes* (Charp.). - *Rab. Volzskoj Biol. Stancii (Arbeiten der Biologischen Wolga-Station)* 6: 271-280
- PRITCHARD, G. (1982): Life-history strategies in dragonflies and the colonization of North America by the genus *Argia* (Odonata: Coenagrionidae). *Adv. Odonatol.*, 1: 227-241
- ROBERT, P.-A. (1959): *Die Libellen (Odonaten)*. Kümmerly & Frey, Bern
- SCHÜTTE (1992): *Entwicklung und Populationsstruktur von Onychogomphus uncatus (Charpentier, 1840) (Odonata: Gomphidae)*. Diplomarbeit, TU Braunschweig
- STAATLICHES AMT FÜR WASSER UND ABFALL SULINGEN (1990): *Gewässergüte, Jahresbericht 1989*, o. A.
- STAATLICHES AMT FÜR WASSER UND ABFALL SULINGEN (1991): *Gewässergüte, Jahresbericht 1990*, o. A.
- STAATLICHES AMT FÜR WASSER UND ABFALL SULINGEN (1992): *Gewässergüte, Jahresbericht 1991*, o. A.
- STAATLICHES AMT FÜR WASSER UND ABFALL SULINGEN (1997): *Gewässergütebericht 1996*, o. A.
- STERNBERG, K. (1990): *Autökologie von sechs Libellenarten der Moore und Hochmoore des Schwarzwaldes und Ursachen ihrer Moorbindung*. Dissertation, Universität Freiburg
- SUHLING, F. (1991): *Habitatansprüche der Larven von Gomphus pulchellus Sélys, 1840 (Odonata: Gomphidae)*. Diplomarbeit, TU Braunschweig
- SUHLING, F. (1994): *Einnischungsmechanismen der Larven von Onychogomphus uncatus (Charpentier) (Odonata: Gomphidae)*. Cuvillier, Göttingen
- SUHLING, F. & O. MÜLLER (1996): *Die Flußjungfern Europas (Gomphidae)*. Die Neue Brehm-Bücherei 628, Westarp, Magdeburg & Spektrum, Heidelberg
- TOBIAS, A. (1996): Einfluß von Feinsandüberschichtung auf grabende Libellenlarven (Gomphidae). *Deutsche Gesellschaft für Limnologie (DGL) - Tagungsber.* 1995: 435-439
- WEIHRAUCH, F. (1998): Die Entwicklung von *Gomphus vulgatissimus* (L.) in Kiesgrubengewässern: seltene Ausnahme oder lediglich übersehen? (Anisoptera: Gomphidae). *Libellula* 17: 149-161
- WESTERMANN, K., S. WESTERMANN, A., HEITZ, A. & S. HEITZ (1995): Schlüpfperiode, Schlüpfhabitat und Geschlechterverhältnis der Gemeinen Keiljungfer (*Gomphus vulgatissimus*) am südlichen Oberrhein. *Natursch. südl. Oberrhein* 1: 41-54