

Intime Interaktionen: ektoparasitische Wassermilben an Libellen (Hydrachnidia; Odonata)

Jens Rolff

eingegangen: 21. Dezember 1999

Summary

Intimate interactions: water mites parasitizing dragonflies (Acari: Hydrachnidia; Odonata) – This review of host-parasite interaction in dragonflies and water mites has three major aims. First, the life cycle of water mites parasitizing dragonflies is briefly reviewed. Second, the impact of water mite parasitism on dragonfly condition and ecology is illuminated. Water mite parasitism lowers dragonfly survivorship and decreases clutch sizes. Third an experimental approach to investigate which water mite species parasitizes which dragonfly species is described.

Zusammenfassung

Dieser Übersichtsaufsatz zu Wirt-Parasit-Interaktionen zwischen Libellen und Wassermilben verfolgt drei Ziele. Zunächst wird der Lebenszyklus der Wassermilben erläutert. Dann wird der Einfluß des Parasitismus auf Ökologie und Kondition der Wirte beschrieben. So verursacht der Wassermilbenbefall eine erhöhte Mortalität der Libellen und verringert die Eiproduktion der Weibchen. Abschließend werden experimentelle Wege aufgezeigt, um zu bestimmen, welche Wassermilbenart an welcher Libellenart parasitiert.

Einleitung

Die komplizierten und interessanten Zusammenhänge zwischen Parasiten und Wirten geraten immer mehr in den Blick von Ökologen und Verhaltensbiologen (POULIN 1998). Hierbei wird häufig der Einfluß von Parasitenbefall auf den Paarungserfolg der Männchen und den Reproduktionserfolg der Weibchen in den Mittelpunkt gestellt (LEHMANN 1993). Auch scheinen Parasiten eine wichtige Rolle bei der Beantwortung der Frage zu spielen, warum die Evolution so etwas Kostspieliges wie die Sexualität überhaupt

zuläßt (WEST et al. 1999): denn um den Fortpflanzungserfolg zu maximieren, wäre es besser, nur ein Geschlecht zu produzieren, nämlich Weibchen. Gründe genug also, sich in einer so gut untersuchten und häufig beobachteten Tiergruppe wie Libellen mit dem Phänomen des Parasitismus zu befassen.

Libellen beherbergen sehr viele verschiedene Parasiten, darunter Saugwürmer und einzellige Gregarinen (aktuelle Übersichten zu Odonatenparasiten geben MARTENS 1996, CORBET 1999 und STERNBERG 1999). Eine Gruppe von Parasiten ist dabei vergleichsweise gut untersucht: die Wassermilben. Schon MÜNCHBERG (1935) unternahm intensive ökologische Studien an diesen. Auch CASSAGNE-MÉJEAN (1966), STECHMANN (1977, 1978) und andere befassten sich mit der Ökologie von Wassermilben. Diese Studien hatten ihre Grenzen allerdings in der Unbestimmbarkeit der Wassermilbenlarven, die das Verständnis der Parasit-Wirt-Beziehungen erschwerte. Durch experimentelles Lösen der Milbenlarven vom Wirt und das Aufziehen zum Adulttier kann aber eine exakte Artbestimmung erfolgen. Für Odonatologen eröffnen sich somit neue und interessante Perspektiven.

Dieser Übersichtsaufsatz beschäftigt sich mit Wassermilben in dreierlei Hinsicht. Zunächst werde ich einen Überblick über den Lebenszyklus der Wassermilben geben. Dann werde ich den Einfluß des Parasitismus auf Libellen als Wirte darstellen. Schließlich werden Wege zur Untersuchung und Bestimmung dieser Interaktionen und der beteiligten Wassermilbenarten aufgezeigt.

Lebenszyklus der Milben

Abgesehen von Eintagsfliegen werden nahezu alle Gruppen von Wasserinsekten von Wassermilben befallen (SMITH & OLIVER 1986). Der Lebenszyklus der Wassermilben gliedert sich in sechs Abschnitte (BÖTTGER 1977, siehe Abb. 1, für Libellen: siehe DAVIDS 1997): Ei, Larve, Protonymph, Deutonymph, Tritonymph und Adultus. Es gibt Ausnahmen von diesem generellen Schema, aber hier beschränke ich mich auf den für Odonaten wichtigen Typus.

Die Wassermilbenweibchen legen ihre Eigelege in Flachwasserzonen und an potentiellen Schlupfsubstraten von Libellen ab. Libellenlarven im letzten Stadium müssen also auf ihrem Weg zum Schlupf zwangsläufig diese Bereiche queren. Dabei nutzen die Milben die Abhängigkeit der Libellen von Schlupfsubstraten aus. Mücken können beispielsweise an der Wasseroberfläche schlüpfen und damit diesem Effekt entgegenwirken. Die Wassermilbenlarven

schwimmen ungerichtet umher (STECHMANN 1978). Bis zu acht Tage können sich die Milbenlarven, ohne Nahrung aufzunehmen, auf Wirtssuche begeben. Simulationstudien von C. VOGEL (pers. Mitt.) zeigen, daß bei hohen Wirtsdichten bis zu 90 % der Milben einen Wirt finden. Stoßen sie gegen ein Objekt, prüfen sie dessen Qualität, vermutlich nach Beschaffenheit der Oberfläche. Handelt es sich um eine Libellenlarve der Wirtsart, heften sie sich fest. In diesem Stadium sind die Wassermilbenlarven phoretisch: sie sind lediglich an den Wirt geheftet und nutzen diesen nicht als Nahrungsquelle sondern zum Transport.

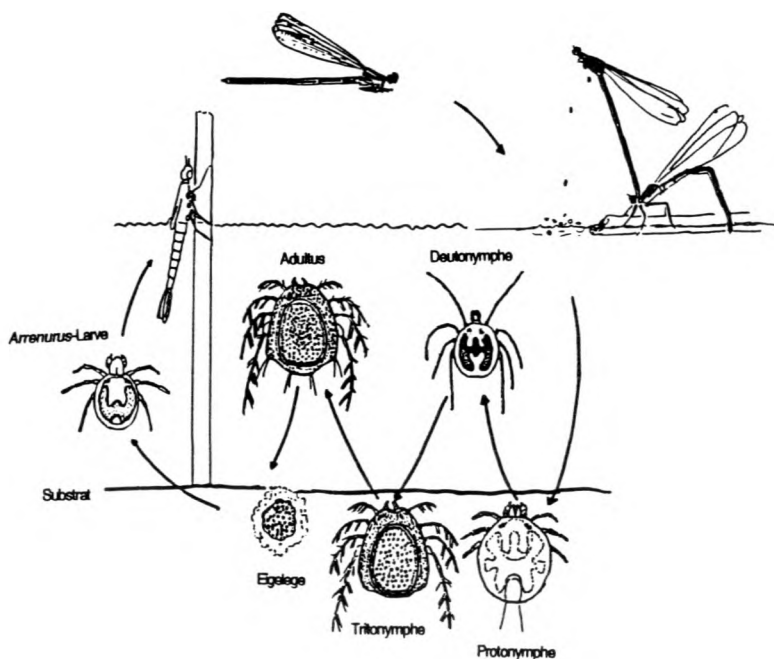


Abb. 1: Der einjährige Lebenszyklus der Wassermilbe *Arrenurus cuspidator*, die u.a. *Coenagrion puella* befällt (Zeichnung: C. KRÖGER, Hamburg). – Fig. 1: The univoltine life-cycle of the water mite *Arrenurus cuspidator*, a parasite of *Coenagrion puella* and other damselfly species (drawing: C. KRÖGER, Hamburg).

Eine Libellenlarve, die das Wasser zum Schlupf verläßt, trägt also schon ihre zukünftigen Parasiten als blinde Passagiere mit sich. Wenn während des Schlupfes die Rückennaht aufplatzt, beginnen die Milbenlarven, von der Exuvie auf die schlüpfende Libelle zu klettern. Dort durchstoßen sie mit ihren Mundorganen die noch unausgehärtete Kutikula (SMITH 1988). Dabei saugen sich viele Wassermilbenarten am Thorax zwischen den Beinen der Libelle fest, einige Arten jedoch bevorzugen die Intersegmentalhäute des Abdomens oder aber die Flügeladern als Anheftungsort. Bereits 48 h später sind die Milbenlarven stark angeschwollen und können ihr Gewicht ver Hundertfacht haben (ÅBRO 1992). Die reifende Libelle trägt diese Blutsauger bis zur ersten Eiablage mit sich herum. Während der Eiablage lösen sich die Milben von Männchen und Weibchen gleichermaßen. Bei der Unterwassereiablage lösen sich so 90 %, bei der Überwassereiablage 60 - 70 % der Wassermilben. Die verbleibenden lösen sich auch nach weiteren Eiablagen kaum noch. Experimentell untersucht ist dieses Ablöseverhalten allerdings bisher nur bei *Coenagrion puella* (ROLFF & MARTENS 1997) und *C. hastulatum* (ROLFF 1997), die in Norddeutschland v.a. von *Arrenurus cuspidator* befallen werden.

Sterben die Wirte, ohne an einer Eiablage beteiligt zu sein, bedeutet dies auch den Tod ihrer Ektoparasiten (ROLFF & MARTENS 1997). Die Wassermilbenlarven, die es schaffen, ins Wasser zurückzukehren, entwickeln sich zur Protonymphen. Allerdings können schon bis zu 90 % der Wassermilbenlarven aufgrund der Mortalität ihrer Wirte gar nicht zum Gewässer zurückkommen (ROLFF & SCHRÖDER 1999). Während die Protonymphen und die Tritonymphen bei vielen Arten vermutlich im Sediment ruhen (SMITH & COOK 1991), sind die Deutonymphen, ähnlich wie die adulten Wassermilben, Prädatoren (PROCTOR & PRITCHARD 1989). Geschützt durch einen harten Panzer mit Drüsen, die übel schmeckende Substanzen absondern (KERFOOT 1982), gehen sie, selbst kaum prädationsgefährdet, auf die Jagd nach kleinen Krebsen, Wasserinsekteneiern u.ä.. Die Paarung der adulten Milben findet meist vor dem Winter statt, und bei vielen Arten überwintern nur die begatteten Weibchen. Damit schließt sich der Lebenszyklus wieder. Vermutlich haben die Wassermilben immer die gleiche Lebenszykluslänge wie ihre Wirte.

Neben dem Befall beim Schlupf gibt es vermutlich auch noch eine andere Technik. Für Wassermilben, die an Dipteren parasitieren, ist dies auch eindeutig nachgewiesen. Manche Milbenlarven sitzen auf dem potentiellen Eiablagesubstrat und springen von dort aus Eierlegende Weibchen an. CORBET (1999) gibt eine Übersicht zu derartigen Verhaltensweisen bei Odonatenparasiten. Eine direkte Beobachtung oder erst recht ein experimenteller Nach-

weis stehen allerdings noch aus. Allerdings konnten SMITH & COOK (1991) an individuell markierten Männchen von *Leucorrhinia frigida* feststellen, daß der Befall durch die Wassermilbe *Limnochares americana* im Verlauf des Imagnalstadiums zunahm. Hier besteht also noch ein weites Feld für neugierige Odonatologen.

Für Studien zur Populationsökologie von Wassermilben an Libellen empfiehlt sich die Untersuchung von zwei Parametern. Zum einen gibt es die Prävalenz, d.h. es wird bestimmt, wie groß der Anteil der parasitierten Libellen an der gesamten Population ist. Zum zweiten bietet sich die Bestimmung des Parasitierungsgrades an: der mittlere Befall pro Libelle. Dabei kann – der Terminologie von MARGOLIS et al. (1982) folgend – einmal der Mittelwert über alle Libellen (Abundanz) oder aber ausschließlich über die befallenen Wirte berechnet werden (Intensität). Bei beiden Maßen ist allerdings zu beachten, daß sie, untersucht man geschlechtsreife Libellen, zwangsläufig zu gering eingeschätzt werden. Dies liegt ganz einfach am Verhalten der Milbenlarven, die ja größtenteils wieder ins Wasser zurückkehren. Daher sollte man die Libellen auf Narben untersuchen, die auf vorherigen Milbenbefall hinweisen. Zur Schätzung des Parasitierungsgrades ist dieses Verfahren allerdings auch zu fehlerbehaftet.

Einfluß des Parasitismus auf die Libellen

Wassermilben parasitieren also nur die Libellenimagines, vom Schlupf bis zum Ablösen der Milben. Während der Reifungsphase sind die Libellen darauf angewiesen, Reserven anzulegen, und insbesondere die Weibchen legen stark an Gewicht zu (ANHOLT et al. 1991). Es ist also naheliegend, in dieser Zeitspanne, wenn noch keine Milben abgefallen sind, einen starken Einfluß der Parasiten zu vermuten. So haben LEUNG & FORBES (1997) eine starke negative Korrelation zwischen dem Parasitierungsgrad und Überleben in einer Laborstudie an immaturen *Enallagma ebrium* gefunden. Bei geschlechtsreifen Tieren konnten sie hingegen keinen solchen Zusammenhang zeigen. Bei *Coenagrion puella* zeigt sich bei geschlechtsreifen Individuen ein negativer Zusammenhang zwischen Fettgehalt und Parasitenbefall (ROLFF et al. 2000).

Da die Milbenlarven während des Aufpumpens und Aushärtens der Flügel bereits Hämolymphe saugen, läßt sich eine Asymmetrie in der Flügelgröße der Wirte finden (BONN et al. 1996). REINHARDT (1996) führt die verminderte Flugfähigkeit parasitierter *Nehalennia speciosa* auf eine Verletzung der Flugmuskulatur durch die Parasiten zurück. Auch Milbenlarven, die direkt an den Flügeladern von *Sympetrum*-Arten saugen, beschädigen die Flügel (PFLUG-

FELDER 1970). Die ehemaligen Anheftungsstellen der Wassermilben sind durch Narben an der Kutikula und den Segmentalhäuten der Libellen gekennzeichnet (ÅBRO 1981).

In der Reifephase der Libellen üben die Parasiten also auf verschiedenen Wegen einen fitness- und/oder konditionsmindernden Einfluß aus. Wie sieht es nun bei maturen Libellen aus? Nach einer oft zitierten Studie von FORBES (1991) haben Männchen von *E. ebrium* einen geringeren Paarungserfolg, wenn sie stark parasitiert sind. Ähnliche Ergebnisse fand REHFELDT (1995) an *Coenagrion mercuriale*. Neuere Untersuchungen an *C. puella*, die den Lebenszyklus der Wassermilben in Betracht ziehen, zeigen jedoch ein anderes Ergebnis. Nimmt man alle Männchen, die Narben von Wassermilben am Thorax aufweisen, aus der Analyse heraus, zeigt sich kein Unterschied mehr (ROLFF et al. 2000). Männchen, die im Tandem gefangen werden, haben im Mittel genauso viele Parasiten wie Männchen, die alleine gefangen werden. Die Ursache für diese Diskrepanz liegt vermutlich im Verhalten der Milbenlarven begründet. Da sie sich bei der ersten Eiablage ablösen, läßt sich nachher der Parasitierungsgrad nicht mehr feststellen; dieses Problem liegt z.B. der Arbeit von FORBES (1991) zugrunde, der ja geschlechtsreife Tiere markierte, deren Parasitierungsgrad nur noch unzureichend bestimmbar war.

Unterstützt werden die Befunde an *C. puella* durch die Arbeit von ANDRÉS UND CORDERO (1998). Diese fanden im ersten Jahr ihrer Untersuchung einen negative Zusammenhang zwischen Paarungserfolg und Befall durch Wassermilben bei *Ceragrion tenellum*. Die Männchen waren bei Beginn der Untersuchung bereits matur. Im zweiten Untersuchungsjahr ergab sich im Einklang mit den Ergebnissen an *C. puella* kein Einfluß der Parasiten auf den Paarungserfolg. Dabei wurden die beobachteten Individuen direkt nach dem Schlupf auf ihren Milbenbefall hin untersucht und dann markiert.

Während die Wassermilben auf die maturen Männchen also kaum noch Einfluß ausüben – auch die Spermamenge wird nicht beeinflusst (P. BRAUNE & J. ROLFF, unpubl.) – stellt es sich bei den Weibchen etwas anders dar: je höher die Zahl der Parasiten, desto geringer die Anzahl der Eier im ersten Gelege (Abb. 2, ROLFF 1999). Hier hängt also die Fitness der Weibchen sehr stark vom Parasitenbefall ab. Allerdings könnte ein Mechanismus bestehen, der diesen Fitneßverlust zumindest teilweise kompensiert. Wie ich in einer experimentellen Studie zeigen konnte, sind die Larven von stark parasitierten Weibchen im ersten Stadium größer als solche von unparasitierten (ROLFF 1999). Vermutlich sind größere Libellenlarven auch innerhalb ihres Stadiums konkurrenzstärker (z.B. FINCKE 1994, JOHANSSON 1996) und daher von

besserer "Qualität". Über den zugrundeliegenden Mechanismus kann bisher nur gemutmaßt werden. Von Schmetterlingen ist bekannt, daß sie die Proviantierung ihrer Eier qualitativ ändern können, um auf Änderungen der Umwelt zu reagieren. Vielleicht liegt ein ähnlicher Mechanismus bei Libellen vor.

Ein anderer, da zunächst nicht parasitischer, Zusammenhang zwischen Wassermilbenlarven und Libellen besteht während der Phase der Wirtsfindung. Interessant ist die Frage, ob die Libellenlarven Verhaltensweisen besitzen, die einen Befall verhindern oder einschränken können. STECHMANN (1978) schließt dies aus. Auch BAKER & SMITH (1997) dokumentieren nur einen einzigen Fall, in dem eine Libellenlarve erfolgreich eine einzelne Wassermilbenlarve abstreifen konnte. Wahrscheinlich sind es also eher zwei

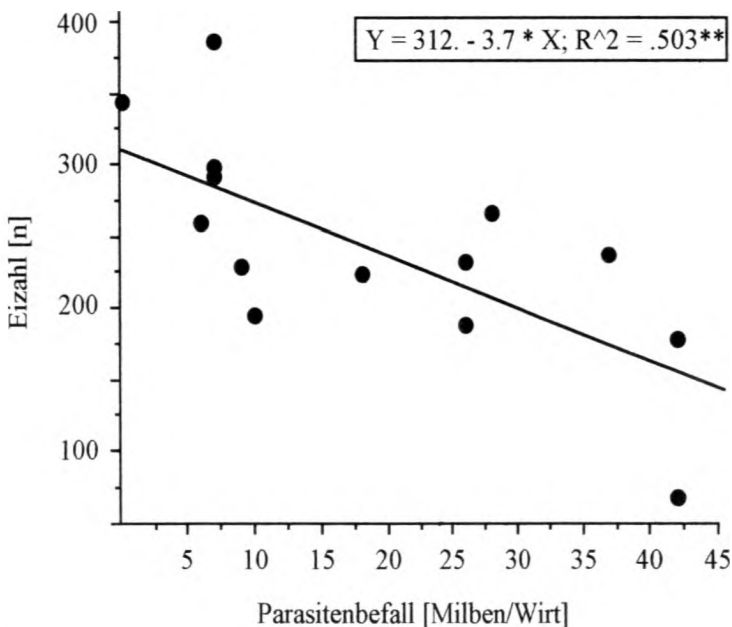


Abb. 2: Der Zusammenhang zwischen Parasitenbefall und Größe des ersten Geleges bei *Coenagrion puella* (N=14, $R^2=0.503$, $p>0.001$). – Fig. 2: The relation between parasite load and size of the first clutch in *Coenagrion puella* (N=14, $R^2=0.503$, $p>0.001$).

andere Strategien, die von Libellenlarven angewendet werden: Verdünnungseffekt und zeitliches Ausweichen (ROLFF 2000). Der Verdünnungseffekt kann z.B. durch synchronisiertes Schlüpfen der Libellen erzielt werden, wie es v.a. Frühjahrsarten (sensu CORBET 1999) zeigen, bei welchen die Mehrzahl der Individuen einer Population innerhalb weniger Tage schlüpft (ROLFF 2000). Bei *C. puella* haben Individuen, die am Beginn oder am Ende der Schlupfperiode schlüpfen, einen deutlich geringeren Befall, da sie so weitgehend außerhalb des Auftretens der Milbenlarven schlüpfen (ROLFF 2000).

Es gibt inzwischen einige quantitative und qualitative Arbeiten, die das Arten- und Wirtsspektrum in Wassermilben-Libellen-Interaktionen beschreiben. In Tab. 1 findet sich eine Aufstellung, in welchen Libellengruppen und in welcher Häufigkeit Wassermilbenparasitismus bisher beobachtet wurde. Auffällig ist v.a., daß viele Fließgewässerarten kaum befallen werden.

Bei solch einer Aufzählung ist natürlich zu beachten, daß unterschiedliche Gruppen unterschiedlich häufig untersucht und beobachtet worden sind. Die Abundanz vieler Milbenarten ist nur direkt nach dem Schlupf eindeutig bestimmbar. Um Milbenbefall festzustellen, ist es häufig notwendig, die Tiere zu fangen und den Thoraxbereich oder das Abdomen näher zu betrachten. Wenn Libellenbeobachter dies in Zukunft häufiger täten, werden sich die oben getroffenen vagen Einschätzungen entweder erhärten lassen oder aber sie müssen korrigiert werden. Ein weiterer Schritt kann wäre die Bestimmung der vorgefundenen Wassermilben bis zur Art.

Untersuchung der Interaktion

Während über die Einflüsse der Wassermilben auf ihre Wirte in den letzten Jahren einiges erforscht wurde (s.o.), ist demgegenüber allerdings kaum bekannt, welche Libellenarten von welchen Wassermilbenarten befallen werden. Dies liegt vor allem daran, daß es bisher nicht möglich ist, die Larven der Wassermilben auf Artniveau zu bestimmen. Da die adulten Wassermilben hingegen eindeutig bestimmbar sind (VIETS 1936, für "Gattungen": GERECKE 1994), wurde bisher immer der Weg beschritten, adulte Milben ins Labor zu bringen, um sie dort zu züchten. Dann wurde getestet, welche Wirtsarten sie im Labor befallen. Dieser Weg ist zum einen sehr aufwendig, zum anderen führt er nicht unbedingt zum Ziel. Wenn eine parasitische Larve im Labor eine ihr angebotene Wirtsart akzeptiert, bedeutet das noch lange nicht, daß sie dies auch im Freiland tut. Daher möchte ich hier einen wesentlich einfacheren und eindeutigen Weg vorstellen, die Artzugehörigkeit parasitierender Wassermilbenlarven zu bestimmen.

Tab. 1: Die Häufigkeit von Wassermilbenparasitismus innerhalb verschiedener "Familien" von Libellen. Die Quellen für diese Einschätzung sind CASSAGNE-MÉJEAN 1966, CORBET 1999, DAVIDS 1997, PAVLYUK 1998, SMITH & OLIVER 1986, STECHMANN 1978 und eigene Beobachtungen. – Tab. 1: The occurrence of water mite parasitism within different "families" of dragonflies. The frequencies of observations are estimated from the following sources: CASSAGNE-MÉJEAN 1966, CORBET 1999, DAVIDS 1997, PAVLYUK 1998, SMITH & OLIVER 1986, STECHMANN 1978 and personal observations.

"Libellenfamilie"	Häufigkeit der Beobachtungen
Calopterygidae	selten
Lestidae	verbreitet
Platycnemididae	verbreitet
Coenagrionidae	sehr häufig
Aeshnidae	selten
Gomphidae	Einzelbeobachtungen
Cordulegastridae	Einzelbeobachtungen
Corduliidae	selten
Libellulidae	bei <i>Sympetrum</i> sehr häufig, bei den anderen Taxa eher selten

Zumindestens bei Kleinlibellen scheinen sich die Milben nur bei der Eiablage zu lösen (ROLFF & MARTENS 1997). Dies kann man experimentell ausnutzen, indem man verpaarte Libellen in ca. 1 cm Höhe und für mindestens 30 Minuten über einem Wasserbehälter fixiert. Praktischerweise kann dies geschehen, indem man um die Flügelenden gelegte Pappstreifen mit einer handelsüblichen Wäscheklammer befestigt (siehe ROLFF & MARTENS 1997). Die Milbenlarven lösen sich dann und werden in dem Wasserbehälter aufgefangen. Um die Milbenlarven bis zum bestimmaren Adultus aufzuziehen, gibt es zwei Wege. Erstens kann man ein Gazegefäß verwenden, das man im Flachwasserbereich des Ursprungsgewässers befestigt. Ende des Sommers können dann die adulten Milben ausgelesen und bestimmt werden. Allerdings muß bei diesem Verfahren sichergestellt sein, daß das verwendete Gefäß absolut milbendicht ist. Die zweite Möglichkeit besteht darin, die Milbenlarven in einem Aquarium zu halten. Nach meiner Erfahrung sind 20 °C günstig. Das Substrat sollte aus Mittel- bis Feinsanden bestehen. Gefüttert wird alle 1-2 Tage mit handelsüblichen Salinenkrebchen. Da die Artemien in Salzwasser

gezogen werden, empfiehlt sich alle zwei Wochen ein Wasserwechsel. Um adulte Wassermilben zu bestimmen bzw. an einen Taxonomen zu schicken, empfiehlt es sich, diese in Koenikes Gemisch einzulegen (Glycerin, Eisessig und Wasser im Verhältnis 10:3:6).

Auf diesem Wege läßt sich eindeutig bestimmen, welche Wassermilbenart an welcher Libellenart parasitiert. Damit ließen sich, vorausgesetzt Libellenbeobachter achten zukünftig verstärkt auf die "Blutsauger zwischen den Beinen" (MARTENS 1996), die Wirtsspektren und die geographischen Verbreitungen der an Libellen parasitierenden Wassermilbenarten bestimmen. Ähnliche Pläne gibt es interessanterweise für Köcherfliegen (GERECKE 2001).

Danksagung

Andreas Martens danke ich für die Anregung zu diesem Review. Klaus Reinhardt und Reinhard Jödicke ist für viele interessante und hilfreiche Anmerkungen zum Manuskript zu danken.

Literatur

- ÄBRO, A. (1981): The effects of water mite larvae (Arrenurus spp.) on zygopteran imagoes (Odonata). *J. Invert. Pathol.* 79: 373-381
- ÄBRO, A. (1992): On the feeding and stylostome composition of parasitic water mite larvae (Arrenurus spp.) on damselflies (Zygoptera, Odonata). *Zool. Beitr. N. F.* 34: 241-248
- ANDRÉS, J.A. & A. CORDERO (1998): Effects of water mites on the damselfly *Ceragrion tenellum*. *Ecol. Entomol.* 23: 103-109
- ANHOLT, B., MARDEN, J. & D. JENKINS (1991): Patterns of mass gain and sexual dimorphism in adult dragonflies. *Can. J. Zool.* 69: 1156-1163
- BAKER, R. & B. SMITH (1997): Conflict between antipredator and antiparasite behaviour in larval damselflies. *Oecologia* 109: 622-628
- BONN, A., M. GASSE, J. ROLFF & A. MARTENS (1996): Increased fluctuating asymmetry in the damselfly *Coenagrion puella* correlated with ectoparasitic water mites: implications for FA theory. *Oecologia* 108: 596-598
- BÖTTGER, K. (1977): The general life cycle of fresh water mites (Hydrachnellae, Acari). *Acarologia* 18: 496-502
- CASSAGNE-MÉJEAN, F. (1966): Contribution a l'étude des Arrenuridae (Acari, Hydrachnellae) de France. *Acarologia* 8 (Suppl.): 1-186
- CORBET, P.S. (1999): *Dragonflies: behavior and ecology of Odonata*. Cornell University Press, Ithaca
- DAVIDS, C. (1997): Watermijten als parasieten van libellen. *Brachytron* 1: 51-55
- FINCKE, O. (1994): Population regulation of a tropical damselfly in the larval stage by food limitation, cannibalism, intraguild predation and habitat drying. *Oecologia* 100: 118-127

- FORBES, M. (1991): Ectoparasites and mating success of male *Enallagma ebrium* damselflies (Odonata: Coenagrionidae). *Oikos* 60: 336-342
- GERECKE, R. (1994): Süßwassermilben (Hydrachnellae). *Lauterbornia* 18: 1-84
- GERECKE, R. (2001): Water mites as parasites of trichoptera: invitation for cooperation. *Braueria*, im Druck
- JOHANSSON, F. (1996): The influence of cannibalism and prey density on growth in the damselfly *Coenagrion hastulatum*. *Arch. Hydrobiol.* 137: 523-535
- KERFOOT, W. (1982): A question of taste: crypsis and warning coloration in freshwater zooplankton communities. *Ecology* 63: 538-554
- LEHMANN, T. (1993): Ectoparasites: direct impact on host fitness. *Parasitol. Today* 9: 8-13
- LEUNG, B. & M. FORBES (1997): Fluctuating asymmetry in relation to indices of quality and fitness in the damselfly, *Enallagma ebrium* (Hagen). *Oecologia* 110: 472-477
- MARGOLIS, L., G. ESCH, J. HOLMES, A. KURIS & G. SCHAD (1982): The use of ecological terms in parasitology (report of an adhoc committee of the American society of parasitologists). *J. Parasitol.* 68: 131-133
- MARTENS, A. (1996): *Die Federlibellen Europas - Platycnemididae*. Westarp Wissenschaften, Magdeburg & Spektrum, Heidelberg
- MÜNCHBERG, P. (1935): Zur Kenntnis der Odonatenparasiten, mit ganz besonderer Berücksichtigung der Ökologie der in Mitteleuropa an Libellen schmarotzenden Wassermilbenlarven. *Arch. Hydrobiol.* 29: 1-120
- PAVLYUK, R. (1998): Eine Bestandsaufnahme der Parasitenfauna der Odonaten in der Ukraine (Odonata; Sporozoa, Trematoda, Cestoda, Nematoda, Acari). *Opusc. zool. flumin.* 164: 1-23
- PFLUGFELDER, O. (1970): Schadwirkungen der Arrenurus-Larven (Acari: Hydrachnellae) am Flügel der Libelle *Sympetrum meridionale* Selys. *Z. Parasitenkd.* 34: 171-176
- POULIN, R. (1998): *Evolutionary Ecology of Parasites*. Chapman & Hall, London, 212
- PROCTOR, H. & G. PRITCHARD (1989): Neglected predators: water mites (Acari: Parasitengona: Hydrachnellae) in freshwater communities. *J. North Am. Benth. Soc.* 8: 100-111
- REHFELDT, G. (1995): *Natürliche Feinde, Parasiten und Fortpflanzung von Libellen*. Aqua & Terra- Medien für Landschaftsökologie und Naturschutz, Braunschweig
- REINHARDT, K. (1996): Negative effects of Arrenurus water mites on the flight distances of the damselfly *Nehalennia speciosa* (Odonata: Coenagrionidae). *Aquat. Ins.* 18: 233-240
- ROLFF, J. (1997): Better hosts dive: detachment of ectoparasitic water mites from damselflies (Hydrachnellae, Arrenuridae; Odonata, Coenagrionidae). *J. Ins. Behav.* 10: 819-827
- ROLFF, J. (1999): Parasitism increases offspring size in a damselfly: experimental evidence for parasite-mediated maternal effects. *Anim. Behav.* 58: 1105-1108
- ROLFF, J. (2000): Water mite parasitism in damselflies during emergence: two hosts, one pattern. *Ecography* 23: 273-282

- ROLFF, J. & A. MARTENS (1997): Completing the life cycle: detachment of an aquatic parasite (*Arrenurus cuspidator*, Hydrachnellae) from an aerial host (*Coenagrion puella*, Odonata). *Can. J. Zool.* 75: 655-658
- ROLFF, J. & B. SCHRÖDER (1999): Regaining the water: a simulation model approach for *Arrenurus* larvae (Hydrachnellae) parasitizing damselflies (*Coenagrion puella* L.: Odonata). In: BRUIN, J., L. VAN DER GEEST & M. SABELIS (Hrsg.) *Evolution and Ecology of Acari*, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, S. 355-366
- ROLFF, J., ANTVOGEL, H. & I. SCHRIMPF (2000) No correlation between ectoparasitism and male mating success in a damselfly: why parasite behavior matters. *J. Ins. Behav.* 13: 563-571
- SMITH, B. (1988): Host-parasite interaction and impact of larval water mites on insects. *Ann. Rev. Entomol.* 33: 487-507
- SMITH, B. & W. COOK (1991): Negative covariance between larval *Arrenurus* sp. and *Limnochares americana* (Acari: Hydrachnidia) on male *Leucorrhinia frigida* (Odonata: Libellulidae) and its relationship to the host's age. *Can. J. Zool.* 69: 226-231
- SMITH, I. & D. COOK (1991): Water mites. In: THORP, J. & A. COVICH (Hrsg.) *Ecology and classification of North American freshwater Invertebrates*, San Diego Academic Press, San Diego, S. 523-592
- SMITH, I. & D. OLIVER (1986): Review of parasitic associations of larval water mites (Acari: Parasitogona: Hydrachnidia) with insect hosts. *Can. Entomol.* 118: 407-472
- STECHMANN, D. (1977): Zur Phänologie und zum Wirtsspektrum einiger an Zygopteren (Odonata) und Nematoceren (Diptera) ektoparasitisch auftretenden *Arrenurus*-Arten (Hydrachnellae, Acari). *Z. angew. Ent.* 82: 349-355
- STECHMANN, D. (1978): Eiablage, Parasitismus und postparasitische Entwicklung von *Arrenurus*-Arten (Hydrachnellae, Acari). *Z. Parasitenkd.* 57: 169-188
- STERNBERG, K. (1999): Feinde, Parasiten und Kommensalen. In: STERNBERG, K. & R. BUCHWALD: *Die Libellen Baden-Württembergs*, Band 1. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart, S. 156-171
- VIETS, K. (1936): *Spinnentiere oder Arachnoidea VII: Wassermilben oder Hydracarina I+II*. Gustav Fischer, Jena
- WEST, S., C. LIVELY & A. READ (1999): A pluralist approach to sex and recombination. *J. evol. Biol.* 12: 1003-1012