

Totstellreflex bei Großlibellenlarven (Odonata)

Hansruedi Wildermuth

eingegangen: 16. November 1999

Summary

Reflex immobilization in dragonfly larvae (Odonata) – Larvae of 18 European Anisoptera species, mainly final instar, were studied with respect to reflex immobilization (RI). In *Brachytron pratense*, *Somatochlora flavomaculata*, *S. meridionalis* and *S. metallica* RI revealed an obligatory reaction to disturbance in the water. An additional 4 species exhibited facultative RI. All the other species reacted by rapid escape or became immobile for some time but only when they were brought on land. RI was released exclusively by tactile stimulation, especially by a firm grip on the thorax or abdomen, but not on the legs or antennae. In 3 *Somatochlora* spp. RI lasted 83, 87 and 154 s (median values) and varied between 5 and 679 s. The posture during RI, depicted in 10 line drawings, differed according to the species. In *Somatochlora* up to 3 postures were recorded: larvae either extended their legs laterally or folded them closely against the body or held them obliquely upwards. In individuals that were successively stimulated, the duration of RI tended to decrease, but not in all cases. Larvae of 2 *Somatochlora* *alpestris*, *S. arctica* and *S. flavomaculata* exhibited RI already in the first free-living larval instar. The adaptive value of RI which is assumed to be an antipredation strategy, is discussed with respect to the species, microhabitats and potential predators.

Zusammenfassung

Von 18 europäischen Libellenarten wurden die Larven, vor allem des letzten Stadiums, experimentell auf den Totstellreflex (TR) geprüft. Bei *Brachytron pratense*, *Somatochlora flavomaculata*, *S. meridionalis* und *S. metallica* erwies sich der TR im Wasser als obligatorisches Verhaltenselement, bei weiteren 4 Arten als fakultatives. Die übrigen reagierten auf Störungen mit Flucht oder blieben höchstens an Land gebracht eine Zeitlang unbeweglich. Ausgelöst wurde der TR ausschließlich durch mechanische Reize, namentlich mittels Pinzettengriffen am Thorax oder Abdomen, nicht aber an Beinen oder Antennen. Bei den 3 *Somatochlora*-Arten dauerte der TR 83, 87 und 154 s (Medianwerte) bei Schwankungen zwischen 5 und 679 s. Die Körperhaltung

während des TR war arttypisch. Sie variierte bei den *Somatochlora*-Arten, die ihre Beine entweder eng an den Körper zogen, seitlich ausstreckten oder dem Körper entlang schräg aufwärts hielten. Nach sukzessiver Mehrfachreizung zeigte sich mit der Zeit eine Tendenz zur Gewöhnung, aber nicht in allen Fällen. Bei *Somatochlora alpestris*, *S. arctica* und *S. flavomaculata* kommt der TR bereits im ersten Larvenstadium vor. Im Hinblick auf den funktionellen Aspekt des Totstellreflexes wird dieses Verhalten im Zusammenhang mit den Libellenarten, ihren Mikrohabitaten und potentiellen Prädatoren diskutiert.

Einleitung

Anisopteren-Larven haben verschiedene Möglichkeiten, ihren Prädatoren zu entgehen. Tarnung, unauffällige Körperhaltung und Aufenthalt in Verstecken, d.h. nicht gesehen werden, gehören wie bei vielen Insekten zur primären Abwehr (vgl. DETTNER 1999). Die sekundäre Abwehr umfaßt Flucht, Verteidigung mit Fangmaskenschlägen, Einsatz spitzer Dornen oder Totstellreflex. Die einzelnen Mechanismen, sich vor dem Zugriff der Freißfeinde zu schützen, kommen in unterschiedlichen Phasen des Angriffs zum Tragen. Am wirksamsten und energetisch am kostengünstigsten ist es für ein Beutetier, nicht entdeckt zu werden. Der Totstellreflex hingegen wird, wenn überhaupt, erst bei Berührungskontakt mit dem Räuber ausgelöst. Dass sich Anisopteren-Larven totstellen können, wird bereits von TILLYARD (1917) erwähnt. Inzwischen ist diese Verhaltensweise aus 11 Familien bekannt geworden, allerdings nur von verhältnismäßig wenigen Arten (vgl. CORBET 1962, 1999). Am besten untersucht ist in dieser Hinsicht die japanische Libellenfauna (ARAI 1987). Über die europäischen Arten gibt es dazu lediglich spärliche Angaben, so über *Brachytron pratense* (MÜNCHBERG 1931), *Boyeria irene* (ROBERT 1959), *Cordulegaster boltonii* (HEYMER 1973, PRODON 1976) sowie *Libellula quadrimaculata* und *Orthetrum coerulescens* (HENRIKSON 1988).

Ziel der vorliegenden Arbeit war, weitere Arten mit Totstellreflex zu finden sowie einige verhaltensphysiologische Aspekte experimentell zu untersuchen. Genauer analysiert wurden diesbezüglich mehrere Corduliiden-Arten. Dabei stellten sich folgende Fragen: (1) Bei welchen Arten ist der Totstellreflex obligatorisches Verhaltenselement? (2) Ist die Körperhaltung, insbesondere die Stellung der Beine, beim Totstellreflex arttypisch? (3) Wodurch wird der Reflex ausgelöst? (4) Wie lange dauert die Totstellhaltung bei verschiedenen Arten? (5) Kommt der Totstellreflex auch bei den jüngsten Larven vor? (6) Tritt bei wiederholten Reizen Gewöhnungseffekt auf? Bei diesen Fragen geht es um deskriptive und kausale Aspekte des Totstellverhaltens. Im Hin-

blick auf dessen funktionelle Bedeutung wird es im Zusammenhang mit den einzelnen Arten, ihren Mikrohabitaten und potentiellen Prädatoren diskutiert.

Definition, Material und Methoden

Definition des Totstellreflexes

Der Totstellreflex (TR), auch als Thanatose, Akinese, Katalepsie oder (engl.) reflex immobilization bzw. death-feigning bezeichnet, ist eine Verhaltensweise, die durch bestimmte Reize ausgelöst wird und infolge Dauerkontraktion bestimmter Muskeln zu vorübergehender Bewegungslosigkeit (Starre) mit bestimmter Körperhaltung führt. Im Rahmen der vorliegenden Arbeit gilt der TR dann als arttypisches und obligatorisches Verhaltensselement, wenn die Körperstarre der Larven (1) ausschließlich im Wasser und nur durch mechanische Reize ausgelöst wird, (2) im Mittel wenigstens 20 s andauert und (3) in mindestens 80% der geprüften Fälle vorkommt. Tritt der TR mit einer Häufigkeit von 10 bis 80% auf, gilt er als fakultativ. Arten, deren Larven nur dann bewegungslos bleiben, wenn sie aus dem Wasser genommen und an der Luft auf einer festen Unterlage belassen werden, zählen hier zur Gruppe ohne TR, weil diese Situation unter natürlichen Verhältnissen, wenn überhaupt, wohl nur ausnahmsweise vorkommt.

Material

Zur Untersuchung gelangten Larven von 18 europäischen Anisopteren-Arten, mehrheitlich im F-0-Stadium. In einigen Fällen kamen jüngere (F-1 bis ca. F-4) hinzu, bei drei Arten auch das erste freilebende Larvenstadium (L1). Die meisten Arten stammten aus Gewässern des Schweizer Mittellandes und der Alpen, *Somatochlora flavomaculata* und *S. meridionalis* aus Slowenien. Zur Hälterung dienten Plastikschaalen, die 2-3 cm hoch mit Leitungswasser gefüllt waren und als Substrat etwas *Sphagnum* enthielten. *Somatochlora metallica* und *S. meridionalis* hatten Laubblattdetritus aus dem Originalhabitat zur Verfügung. «Aggressive» Arten (Aeshnidae, Cordulegasteridae, Libellulidae) wurden einzeln gehalten, «friedliche» (Corduliidae) in Gruppen von 5-10 Tieren. Als Futter dienten Büschelmücken-Larven (*Chaoborus* sp.). Die Wassertemperatur in den Hälterungsbecken schwankte zwischen 10 und 15 °C.

Methoden

Beobachtungen und Experimente zum TR erfolgten am Tag, bei Tageslicht und bei Temperaturen von 19-21 °C. Zur Prüfung möglicher visueller und taktile Auslöser des TR beschattete ich die Larven kurz mit der Hand, bewegte in ihrer Nähe außerhalb des Wassers Gegenstände verschiedener Größe, berührte die Antennen mit der Spitze einer Präpariernadel oder klemmte sie an der Tibia eines Mittelbeines mit einer weichen handelsüblichen Federstahlpinzette. Um in Versuchsserien den TR auszulösen, wurden die Larven im Wasser mit der Pinzette am Thorax lateral oder an der Abdomenbasis dorsal-ventral ergriffen und auf den Rücken gelegt. *Cordulia*- und *Somatochlora*-Larven fasste ich an einem Bein, drehte sie um und gab etwa eine halbe Sekunde lang Druck auf die Ventralseite von Thorax oder Abdomen. In weiteren Experimenten wurden die Larven mit dem Wasserstrahl einer Pipette (Mündungsdurchmesser 4 mm) aus ca. 2 cm Entfernung gereizt. Dadurch sollten Fischangriffe simuliert werden (vgl. HENRIKSON 1988). Anschließend blieben die Larven sich selbst überlassen. Falls der TR eintrat, wurde die Haltung des Körpers registriert, insbesondere die Stellung der Beine. In Versuchsserien mit ausgewählten Arten maß ich die Zeit, bis die ersten eindeutigen Beinbewegungen eintraten oder sich das Tier plötzlich in die Normallage umdrehte. Dabei benutzte ich dieselben Larven (Anzahl Tiere = N) für verschiedene Serien (totale Anzahl Versuche = n). Zwischen zwei Versuchsserien mit denselben Larven zur gleichen Frage lag eine Pause von wenigstens einer Viertelstunde. Lediglich im Experiment zur Frage, ob nach sukzessiver Reizung Gewöhnung eintritt, wurde jeweils das gleiche Individuum sofort wieder gereizt, nachdem der TR aufgehört hatte. Arten, von denen nur sehr wenige Larven zur Verfügung standen, wurden in 15-20 einzelnen, auf verschiedene Tage verteilte Versuche geprüft und dabei lediglich darauf geachtet, ob der TR, falls eingetreten, mindestens 20 s andauerte.

Ergebnisse

Vorkommen des Totstellreflexes

Bei den 18 auf den TR geprüften Arten konnten drei Gruppen unterschieden werden (Tab. 1 und 2): solche mit fehlender (TR ~ 0-5%), solche mit fakultativer (TR ~ 10-25%) und solche mit obligatorischer Thanatose (TR ~ 90-100%). Neun Arten reagierten im Wasser auf Pinzettengriffe meist mit Flucht oder Verteidigung. Dabei schwammen sie mit kräftigen Atemwasser-

Tab. 1: Vorkommen resp. Fehlen des Totstellreflexes (TR) bei 18 europäischen Libellenarten mit Angaben zu Habitaten und potentiellen Prädatoren. + obligatorischer TR, (+) fakultativer TR, - ohne TR; (N) Anzahl geprüfte Individuen. – Tab. 1: Occurrence of reflex immobilization (RI) in 18 European Anisoptera species including notes on habitats and potential predators. + obligate RI, (+) facultative RI, - no RI; (N) number of individuals examined.

Libellenart, Totstellreflex und (N) (Larventyp nach CORBET 1999)	Untersuchtes Larvenhabitat; Substrat (allgemeines Larvenhabitat; Substrat)	mögliche Prädatoren im untersuchten Habitat (allgemein mögliche Prädatoren)
species, reflex immobilization and (N) (larval type sensu CORBET 1999)	study habitat; substrate (general larval habitat; substrate)	potential predators in study habitat (general potential predators)
<i>Brachytron pratense</i> + (1) (clasper)	Weiler in Kalkflachmoor; tote Blätter von <i>Cladium mariscus</i> (Seen, Altwässer, Weiher; tote Halme und Langblätter)	<i>Aeshna cyanea</i> , <i>Anax imperator</i> (Fische, <i>Aeshna</i> , <i>Anax</i> , <i>Dytiscus</i>)
<i>Aeshna juncea</i> - (3) (clasper)	Hochmoorkolk; Torfschlamm, Grobdetritus, emerse Pflanzen (moorartige Gewässer; organischer Schlamm, Grobdetritus, emerse Pflanzen)	<i>Aeshna juncea</i> , <i>A. caerulea</i> (<i>Aeshna</i> , <i>Dytiscus</i>)
<i>Aeshna cyanea</i> - (4) (clasper)	Weiler in Kalkflachmoor; Wasserpflanzen, Grobdetritus (div. Weihertypen mit Wasserpflanzen)	<i>Anax</i> , <i>Aeshna</i> , <i>Dytiscus</i> (Fische, <i>Anax</i> , <i>Aeshna</i> , <i>Dytiscus</i>)
<i>Anax imperator</i> - (3) (clasper)	Weiler in Kalkflachmoor; Wasserpflanzen, Grobdetritus (Stehgewässer; Pflanzenstrukturen)	Molche, <i>Anax imperator</i> , <i>Aeshna</i> sp., <i>Dytiscus</i> (Fische, <i>Anax</i> , <i>Aeshna</i> , <i>Dytiscus</i>)
<i>Cordulegaster boltonii</i> (+) (5) (shallow burrower)	Bächlein in Hangmoor; Sand, Grob- und Feindetritus (Rinnale, Bäche; Detritus, Schlamm, Sand, Feinkies)	<i>Cordulegaster boltonii</i> (<i>Cordulegaster</i> , selten Fische, Flusskrebse)
<i>Cordulia aenea</i> - (25) (sprawler)	flacher Weiher; Grobdetritus, submerse Algenwatten (Stehgewässer div. Größe; ufernahe Wasserpflanzen, Detritus)	Fische, Flusskrebse, <i>Anax</i> , <i>Aeshna</i> (Fische, Flusskrebse, <i>Anax</i> , <i>Aeshna</i>)
<i>Somatochlora meridionalis</i> + (32) (hider/sprawler)	Bach; Laubdetritus, Schlamm, Sand, Kies (beschattete Bäche; Sand und Grobdetritus)	Fische, <i>Cordulegaster heros</i> (Fische, Flusskrebse, <i>Cordulegaster</i>)
<i>Somatochlora metallica</i> + (16) (hider/sprawler)	flacher Weiher; Grobdetritus aus Fallaub, Wasserpflanzen (Seen, Weiher, trög fließende Bäche; Detritus, Schlamm)	Fische, Flusskrebse, <i>Anax</i> , <i>Aeshna</i> (do., Molche)

Fortsetzung Tab. 1

<i>Somatochlora flavomaculata</i> + (18) (sprawler/shallow burrower)	Moorgraben; Wasserpflanzen, Detritus (Torfweiher, Gräben, Schlenken; Detritus)	Fische, Aeshnidae, Dytiscidae (Fische, Aeshnidae, Dytiscidae)
<i>Somatochlora alpestris</i> - (42) (shallow burrower)	Rinnsal in Hangquellmoor; Torfschlamm (moorartige Kleingewässer; Seggen, Torfschlamm)	keine (Bergmolch, <i>Aeshna juncea</i>)
<i>Epitheca bimaculata</i> - (5) (sprawler)	kleiner Moorsees; Wurzelfitz schwimmender Seggenstöcke, Schlammboden (Klein- und Baggerseen, große Weiher, Grobdetritus)	Fische, Flusskrebse (Molche, Aeshnidae, Dytiscidae)
<i>Libellula quadrimaculata</i> + (10) (shallow burrower)	Torfweiher; Grobdetritus, Torfschlamm, Wasserpflanzen (Stehgewässer div. Größe; Detritus, Schlamm, Pflanzen)	<i>Aeshna cyanea</i> , <i>Dytiscus marginatus</i> (Fische, Aeshnidae, <i>Dytiscus</i>)
<i>Libellula fulva</i> - (9) (shallow burrower)	untiefer Weiher, Grobdetritus, Wasserpflanzen (Stehgewässer und Kanäle; Pflanzen und Detritus)	Fische, Flusskrebse, Aeshnidae (Fische, Flusskrebse, Aeshnidae, Dytiscidae)
<i>Orthetrum cancellatum</i> (+) (6) (shallow burrower)	Lehmgrubenweiher; Schlamm (vegetationsarme, größere Stehgewässer, Schlamm, Sand)	Fische, Aeshnidae, <i>Gomphus pulchellus</i> , <i>Cordulia aenea</i> (Fische, Libellenlarven)
<i>Orthetrum coerulescens</i> + (2) (shallow burrower)	Gräben in Hangquellmoor; Schlamm, <i>Chara</i> sp. (Quellmoorabflüsse, Gräben; Schlamm, Pflanzen am Boden)	<i>Cordulegaster boltonii</i> (<i>Cordulegaster</i> , Fische)
<i>Sympetrum striolatum</i> - (2) (sprawler)	Lehmgrubenweiher; Algen, Tausendblatt, Schlamm (Stehgewässer; wenig Pflanzen, Schlamm)	Fische, Aeshnidae (Fische, Aeshnidae)
<i>Leucorrhinia dubia</i> - (2) (clasper)	Hochmoorkolk; <i>Sphagnum</i> , <i>Scheuchzeria</i> , <i>Carex</i> (meist in kleinen Moorgewässern; <i>Sphagnum</i>)	<i>Aeshna juncea</i> , <i>A. caerulea</i> , Bergmolch (Aeshnidae, Molche)
<i>Leucorrhinia pectoralis</i> - (3) (clasper)	verlandende Torfstiche; Grobdetritus, Wasserpflanzen (wie oben)	<i>Aeshna cyanea</i> , <i>Dytiscus</i> , Molche (wie oben)

rückstoßen weg, einige Arten benutzten zusätzlich die Beine zum Rudern. *Anax*- und *Aeshna*-Larven wehrten sich mit heftigen Ausschlägen des Abdomens und unter Einsatz der gespreizten Kaudalstacheln. Wurden sie an einem Bein festgehalten, schleuderten sie die Fangmaske gegen die Pinzette aus und ergriffen diese manchmal mit den Kiefern. Ähnlich reagierte *L. pectoralis*, in vielen Fällen auch *C. boltonii*, *O. cancellatum*, *O. coerulescens*

Tab. 2: Reaktionen der Larven von 10 Anisopteren-Arten im Wasser auf Pinzettengriff und anschließendes Umdrehen in Rückenlage. – Tab. 2: Reactions of the larvae of 10 Anisoptera species to a grip with tweezers on body or middle legs with subsequent turn on the back (upside down) in water.

Art	Anzahl Reaktionen mit Totstellreflex (%)	Anzahl Reaktionen mit Beinbewegungen	Anzahl Versuche	Anzahl geprüfte Individuen
species	number of reactions with IR (%)	number of reactions with leg movements	number of tests	number of individuals examined
<i>Somatochlora flavomaculata</i>	108 (99,1)	1	109	12
<i>Somatochlora metallica</i>	95 (95,0)	5	100	10
<i>Somatochlora meridionalis</i>	112 (93,3)	8	120	10
<i>Libellula quadrimaculata</i>	30 (32,4)	98	128	10
<i>Orthetrum cancellatum</i>	8 (10,2)	70	78	6
<i>Cordulia aenea</i>	9 (5,0)	171	180	10
<i>Epitheca bimaculata</i>	1 (5,0)	24	25	5
<i>Somatochlora alpestris</i>	6 (4,6)	124	130	10
<i>Anax imperator</i>	0 (0,0)	25	25	3
<i>Leucorrhinia pectoralis</i>	0 (0,0)	54	54	3

sowie *C. aenea* und weitere Corduliiden, insbesondere frisch gefangene Individuen. Losgelassen ergriffen sie sofort die Flucht. Aus dem Wasser genommen und auf eine saugfähige Unterlage gebracht, blieben viele Larven bewegungslos liegen, die sonst im Wasser bei jeder Berührung flohen. Andererseits versuchten *Aeshna* und *Anax* selbst an Land in den meisten Fällen zu fliehen.

Bei 4 Arten war die Reaktion auf Pinzettengriffe nicht eindeutig. In den Versuchsserien trat bei einem Teil der Larven der TR ein, bei einem anderen nicht (Tab. 2). Selbst das gleiche Individuum stellte sich manchmal tot, oft aber auch nicht. So konnte eine F-1-Larve von *Cordulegaster boltonii* das

eine Mal mit TR reagieren und sich ein nächstes Mal mit heftigen Abdominalbewegungen und Fangmaskenschlägen zur Wehr setzen, dies ohne erkennbare Unterschiede in der Behandlung.

Weitere 4 Arten, nämlich *Brachytron pratense*, *Somatochlora flavomaculata*, *S. meridionalis* und *S. metallica* zeigten obligatorischen TR. Von *B. pratense* stand zwar nur eine einzige Larve zur Verfügung, der TR trat aber bei jedem Versuch auf und hielt jedesmal mindestens einige Minuten an, wenn sie ergriffen wurde (n = 15). Die übrigen 3 Arten reagierten in 93,3 bis 99,1 % der geprüften Fälle mit TR auf entsprechende Störungen.

Körper- und Beinhaltung

Nach Eintritt des TR blieben Beine und Tagmata in jedem Fall starr, die Analpyramide war geschlossen und die Kiemendarmatmung eingestellt. In der Körper- und Beinhaltung gab es je nach Art Unterschiede. *Brachytron pratense* schwebte mit leicht nach unten gekrümmtem Abdomen frei im Wasser nahe der Oberfläche und hielt die Beine im Extremfall, d.h. nach starker oder wiederholter Reizung, eng an den Körper gezogen. In anderen Fällen waren die Beine seitlich und etwas lockerer an den Thorax gelegt (Abb. 1). Die Totstellung glich der Ruhehaltung, bei der sich die Larve längs an abgestorbene Rohrkolbenblätter, Schilf- oder Binsenhalmsstücke schmiegt und in dieser Stellung infolge Vermeidung von Schattenwurf vorzüglich getarnt ist. *Cordulegaster boltonii* zog die Beine höchstens bei starker Reizung eng an den Körper, zum Beispiel wenn die F-1-Larve mit der Hand ergriffen wurde, aber auch dann nur für kurze Zeit. Sonst waren Femur und Tibia angewinkelt, die Tarsen hingegen abgespreizt (Abb. 1). Kleinere Larven (F-3) krümmten in der Totstellhaltung ihre Abdomenspitze nach dorsal. Die Larven von *Somatochlora metallica* und *S. meridionalis* verhielten sich in Bezug auf den TR ähnlich. Entweder streckten sie die Schenkel zur Seite, die Schienen etwas angewinkelt, oder sie legten die Mittel- und Hinterbeine mit ihren auffällig abgeplatteten Schenkeln gebeugt an die Abdominaltergite (Abb. 2-4). Diese Körperhaltung hatte Ähnlichkeit mit der Ruhelage auf Fallaubdetritus, bei der sich die Larven mit den Tarsalklauen an den Rändern der Blattstücke festhalten und sich mit der flachen Ventralseite an die Unterlage drücken (Abb. 5). In Lauerstellung oder auf Schlammgrund wurden die Beine spinnenartig abgespreizt (Abb. 3). *S. flavomaculata* zeigte beim TR unterschiedliche Beinhaltenungen: Die Extremitäten wurden entweder seitlich ausgestreckt oder eng und gebeugt an den Körper gezogen oder auch leicht angewinkelt dorsalwärts gehalten (Abb. 6).

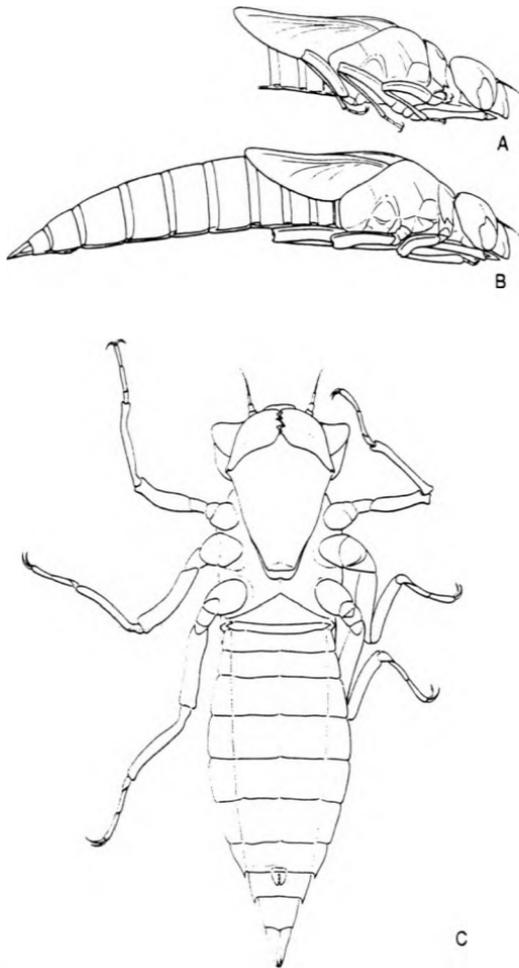


Abb. 1: Körperhaltung von *Brachytron pratense* (A, B) und *Cordulegaster boltonii* (C) beim Totstellreflex. A, B: weibliche F-0-Larve, frei im Wasser schwebend, A Beine seitlich an Thorax gelegt, B Beine eng und ventral an den Körper gezogen. C: weibliche F-1-Larve, Beine in Lauerstellung (links) und während des Totstellreflexes (rechts). – Fig. 1: Posture of *Brachytron pratense* (A, B) and *Cordulegaster boltonii* (C) during reflex immobilization. A, B: female larva (F-0) floating in water, A legs drawn back against side of thorax, B legs tightly folded ventrally. C: female larva (F-1), legs in alert position (left) and during reflex immobilization (right).

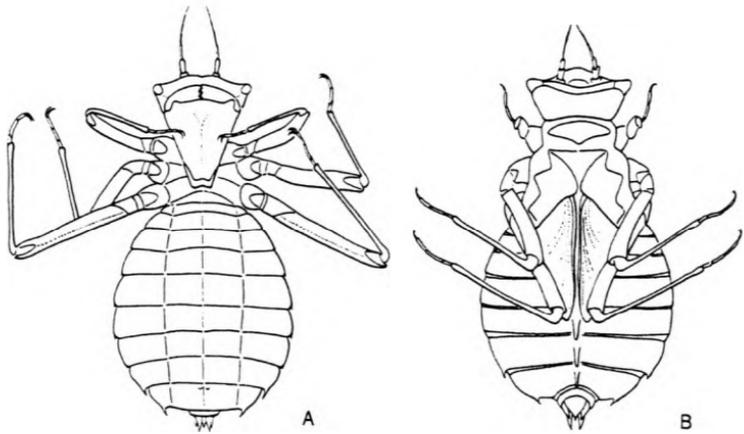


Abb. 2: Zwei verschiedene Arten von Beinhaltung während des Totstellreflexes von *Somatochlora metallica*. A von ventral, B von dorsal, beides weibliche F-0-Larven. – Fig 2: Two different leg postures of *Somatochlora metallica* during reflex immobilization. A ventral view, B dorsal view, both female larvae (F-0).

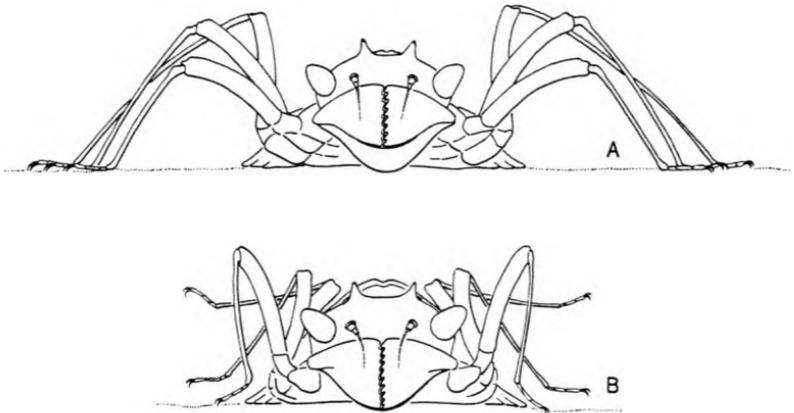


Abb. 3: Körperhaltung einer Junglarve (Länge 7.4 mm) von *Somatochlora meridionalis* in Lauerstellung (A) und beim Totstellreflex (B). – Fig. 3: Posture of *Somatochlora meridionalis* during alert position (A) and reflex immobilization. Young larva (body length 7.4 mm).

Das Ende der TR-Starre kündete sich meist mit der Wiederaufnahme der Kiemendarmatmung an. Dann folgten Beinbewegungen: sehr langsame, mit einem einzigen oder mehreren Beinen gleichzeitig, oft aber auch plötzliche und schnelle mit allen Extremitäten. Lagen die Larven auf dem Rücken, versuchten sie langsam, manchmal auch rasch und heftig, in Bauchlage zu kommen, oft unter Zuhilfenahme von Atemwasser-Schwimmstößen.

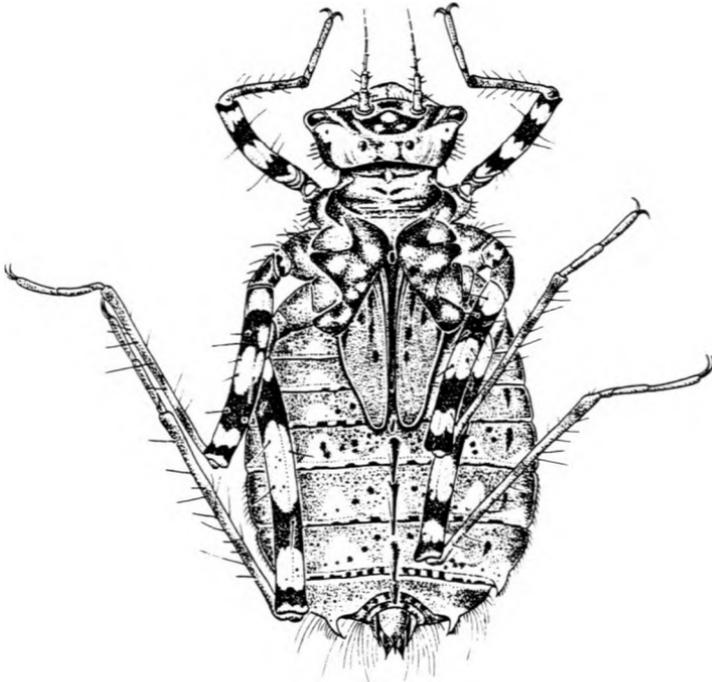


Abb. 4: Larve von *Somatochlora meridionalis* (Körperlänge 12.5 mm) während des Totstellreflexes. Mittel- und Hinterbeine sind gebeugt, die Schenkel locker an die Dorsalseite des Abdomens gezogen. Das Fleckenmuster wirkt somatolytisch. – Fig. 4: Larva of *Somatochlora meridionalis* (body length 12.5 mm) during reflex immobilization. The middle and hind legs are flexed, the femora drawn dorsally onto the abdomen. Note the disruptive colour pattern.

Tab. 3: Reaktion von 7 Anisopteren-Arten auf Pinzettengriff an einem Mittelbein. –
 Tab. 3: Reactions of 7 Anisoptera species on grip with tweezers on middle leg.

Art	Anzahl Fälle ohne Reaktionen	Anzahl Fälle mit Reaktionen (Beinbewegungen und/oder Flucht)	Anzahl Versuche	Anzahl geprüfte Individuen
species	number of cases without reactions	number of cases with reactions (leg movements and/or escape)	number of tests	number of individuals examined
<i>Somatochlora meridionalis</i>	96 (96,0 %)	4	100	10
<i>Somatochlora metallica</i>	104 (94,5 %)	6	110	10
<i>Somatochlora alpestris</i>	91 (91,0 %)	9	100	10
<i>Somatochlora flavomaculata</i>	72 (72,0 %)	28	100	10
<i>Cordulia aenea</i>	16 (20,0 %)	64	80	10
<i>Anax imperator</i>	0 (0,0 %)	20	20	3
<i>Leucorrhinia pectoralis</i>	0 (0,0 %)	39	39	3

Auslöser des Totstellreflexes

Mit visuellen Reizen konnte bei einigen Arten, z. B. bei *Aeshna* und *Leucorrhinia*, Flucht ausgelöst werden, bei keiner aber Thanatose. Erschütterung des Zuchtgefäßes hatte bei *Aeshna* und *Leucorrhinia* ebenfalls Flucht zur Folge, die *Somatochlora*-Larven außer *S. alpestris* hingegen zogen die Beine an den Körper und verhielten sich reglos. Als starker Auslöser der TR erwies sich das Ergreifen der Larven an Thorax und Abdomen mit Federstahlpinzette (Tab. 2) oder Fingern. Noch deutlicher war die Reaktion, wenn die Tiere aus dem Wasser genommen und auf dem Rücken auf eine saugfähige Unterlage gebracht wurden. In diesem Fall reagierten manchmal selbst *Aeshna*, *Leucorrhinia* und *Sympetrum* mit Bewegungslosigkeit. Pinzettengriffe an einem Mittelbein zogen unterschiedliche Reaktionen nach sich (Tab. 3). *Anax imperator*, *Aeshna cyanea* und *Leucorrhinia pectoralis* flohen regelmäßig mit Schwimmstößen, während die Larven von *Cordulia aenea* nur in 80% der

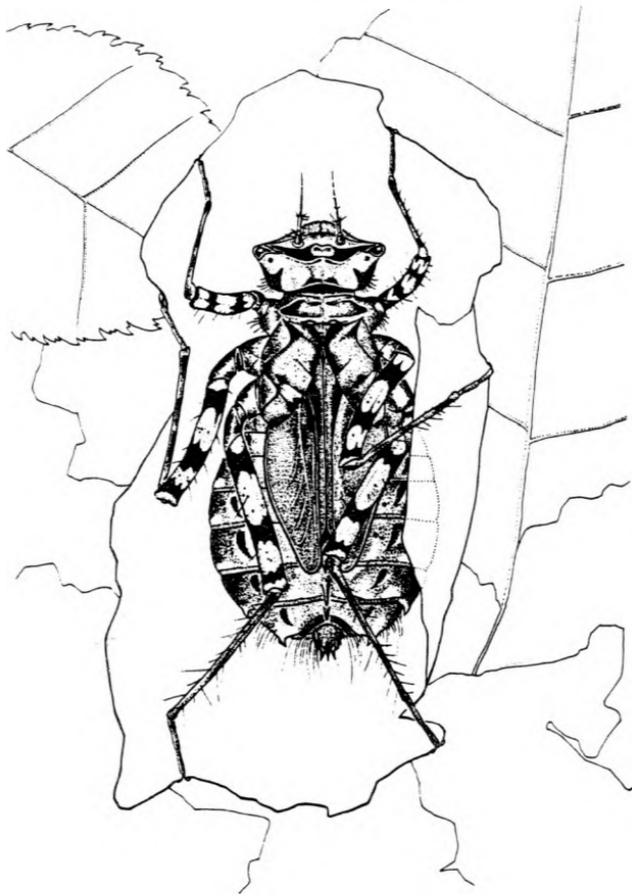


Abb. 5: Larve von *Somatochlora meridionalis* (F-0) in Ruhestellung. Die Larve drückt sich an die Unterseite eines Laubblattfragmentes, legt die abgeplatteten Schenkel dem abgeflachten Abdomen auf und klammert sich mit den Klauen am Blattrand fest. In dieser Haltung kann sie sich auch auf der Oberseite von Blattfragmenten aufhalten. Zum Untergrund passende Färbung und somatolytische Musterung ergeben bei Bewegungslosigkeit perfekte Tarnung. – Fig. 5: Larva of *Somatochlora meridionalis* (F-0) in resting position. The larva presses close to the underside of a leaf fragment clinging on the edge with the claws, and the flattened femora lie against the abdomen. The larva may rest in this position also on the upper side of leaf fragments. The colours match the background, thus, together with disruptive pattern, resulting in perfect camouflage as long as the larva remains immobile.

Fälle, meist mit einigen Sekunden Verzögerung und eher träg reagierten. Die Larven der 4 *Somatochlora*-Arten blieben zu 72 bis 96% regungslos. Durch feines Berühren der Antennen mit der Spitze einer Nadel konnte der TR bei den *Somatochlora*-Larven in keinem Fall hervorgerufen werden; sie blieben fast immer regungslos, selten einmal zogen sie sich einen Schritt zurück oder schnappten mit der Fangmaske nach der Nadel. Letzteres kam bei *S. alpestris* häufig vor. *C. aenea* reagierte in diesem Versuch in 9 von 10 Fällen mit Flucht. Auf die Reizung mit dem Wasserstrahl aus einer Pipette reagierte keine der 6 in Tab. 1 aufgeführten Corduliiden-Arten mit Totstellhaltung (je Art 100 Versuche).

Dauer des Totstellreflexes

Die Dauer des TR variierte stark (Tab. 4). Unterschiede gab es sowohl zwischen den Arten als auch zwischen den Individuen der gleichen Art. Sogar dasselbe Individuum reagierte in verschiedenen Versuchen unterschiedlich lang mit Thanatose. Bei den 3 geprüften *Somatochlora*-Arten dauerte der TR im Wasser 5 bis 679 s (Medianwerte 83, 87 und 154 s), außerhalb des Wassers 25 bis 4 800 s (Medianwerte 365, 388 und 808 s). *S. meridionalis* blieb am längsten, *S. flavomaculata* am wenigsten lang bewegungslos. Dies zeigte sich auch in den Experimenten, bei denen die Larven aus dem Wasser genommen wurden. Die Larve von *Brachytron pratense* hielt die Totstellhaltung im Wasser bis über 30 Minuten und an Land mehr als 60 Minuten aufrecht. Drei Corduliiden-Arten, die im Wasser keinen TR zeigten, blieben außerhalb des Wassers regelmäßig eine Zeitlang ruhig (Medianwerte 34, 104 und 158 s).

Totstellreflex bei L1-Larven

Von *Somatochlora alpestris*, *S. arctica* und *S. flavomaculata* wurden auch die jüngsten Larven (L 1) auf TR geprüft. Dieser ließ sich bei allen Arten am ehesten hervorrufen, wenn die Tiere mit einer feinen Pinzette an einem Bein kurz aus dem Wasser gehoben und wieder eingetaucht wurden. Die meisten blieben eine Zeitlang bewegungslos, *S. alpestris* 6 - 71 s (Median 19,0 s, n = 20) und *S. arctica* 6 - 125 s (Median 22,5 s, n = 20). Bei *S. flavomaculata* trat der TR in einigen Fällen schon nach leichter Berührung auf und konnte bei starker Reizung bis 2,5 Minuten anhalten. Die Kiemendarmatmung blieb bis kurz vor den ersten Beinbewegungen eingestellt. Spezielle Beinhaltung wurde bei allen 3 Arten eher selten beobachtet. Dabei spreizten die Larven ihre Schenkel sternförmig vom Körper ab und zogen die Schienen, zusammen mit den Tarsen, parallel dazu an die Ventralseite des Körpers (Abb. 7).

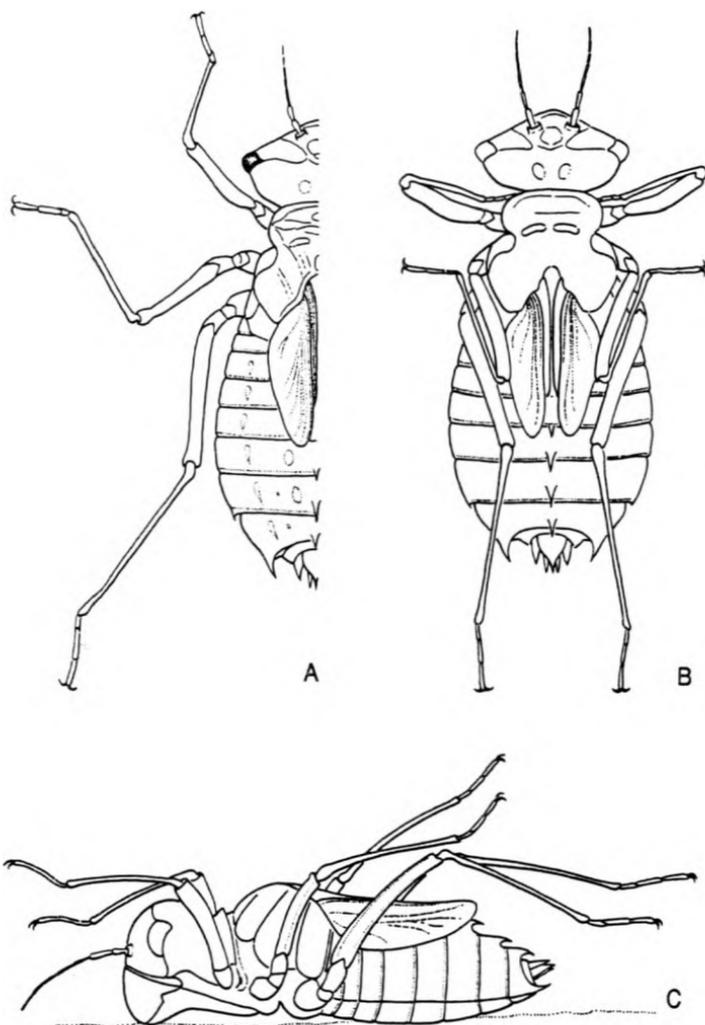


Abb. 6: Beinhaltung von *Somatochlora flavomaculata*-Larven (F-0) in Lauerstellung (A) und während des Totstellreflexes (B, C). – Fig. 6: Leg posture of larvae of *Somatochlora flavomaculata* (F-0) during alert position (A) and reflex immobilization (B, C)

Tab. 4: Dauer des Totstellreflexes (TR) bei 6 Corduliiden-Arten innerhalb und außerhalb des Wassers. M (s) Median (Sekunden), r Spannweite (Sekunden), N Anzahl geprüfte Individuen, n Anzahl Versuche. – Tab. 4: Duration of reflex immobilization (TR) in 6 corduliid species in water and on land. M (s) median (seconds), r (s) range (seconds), N number of individuals examined, n number of tests.

Art	TR-Dauer im Wasser M (s)	Spannweite r (s)	N/n	TR-Dauer an Land M (s)	Spannweite r (s)	N/n
<i>Somatochlora meridionalis</i>	154.0	10 - >600	10/83	808.5	112 - >4800	9/68
<i>Somatochlora metallica</i>	87.0	5 - 679	10/83	388.0	90 - >3600	5/15
<i>Somatochlora flavomaculata</i>	83.0	5 - 309	12/107	365.0	25 - >1500	10/70
<i>Epitheca bimaculata</i>	-	-	-	158.0	56 - 540	5/17
<i>Somatochlora alpestris</i>	-	-	-	104.5	3 - 1045	10/110
<i>Cordulia aenea</i>	-	-	-	34.0	2 - 330	6/30

Totstellreflex bei sukzessiver Reizung

Die Versuche zur Frage, ob nach wiederholter Reizung Gewöhnung auftritt, verliefen bei den 8 untersuchten Individuen von *Somatochlora meridionalis* unterschiedlich (Abb. 8). In der Regel zeigte die TR-Dauer eine Tendenz zur Abnahme, nach 10 bis 15 sukzessiven Reizungen jeweils deutlich, konnte zwischenhinein aber auch wieder ansteigen.

Diskussion

Deskriptive Aspekte

Unter den 18 geprüften Anisopteren-Arten stellen sich 8 bei Störungen im Wasser obligatorisch oder fakultativ tot, die übrigen reagieren mit Flucht. Dabei zeigen sich erhebliche inter- und intraspezifische sowie intraindividuelle Unterschiede, d.h. der TR tritt bei verschiedenen Arten und Individuen, aber

auch beim selben Individuum und bei gleicher Reizung nicht nach dem Entwerder-oder-Prinzip auf, sondern mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit. Diese ist sehr hoch bei *Somatochlora metallica*, *S. meridionalis* und *S. flavomaculata* und vermutlich auch bei *Brachytron pratense*. *Boyeria irene* (vgl. ROBERT 1959) gehört möglicherweise ebenfalls in die Gruppe mit obligatorischem TR. Eine weitere Artengruppe zeichnet sich dadurch aus, dass sie nur sporadisch (fakultativ) mit TR reagiert. Bei vielen Arten fehlt er völlig oder tritt nur ausnahmsweise auf oder höchstens dann, wenn die Larven aus dem Wasser genommen werden. *Anax*- und *Aeshna*-Larven reagieren im Wasser auf Störungen nie mit TR, an Land auch eher selten. Die Befunde zum TR an *A. junius* und *Aeshna* sp. von ABBOTT (1926) beruhen alle auf Beobachtungen an Larven außerhalb des Wassers. Inter- und intraspezifische Unterschiede gibt es ebenfalls in der mittleren TR-Dauer. Die Variabilität ist aber auch in Bezug auf diese Eigenschaft erheblich.

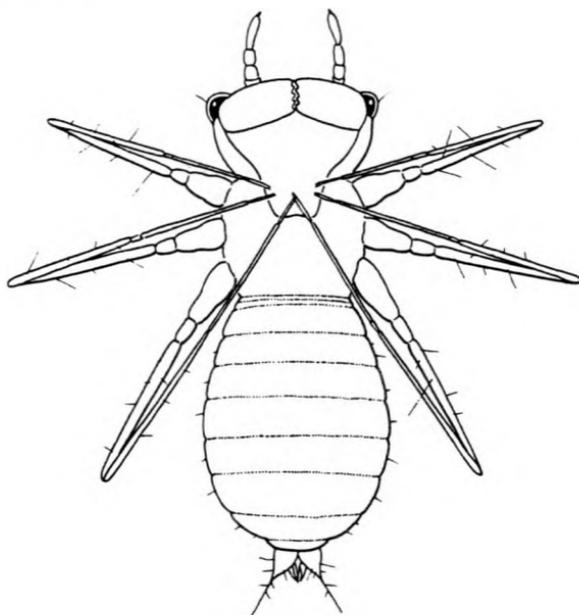


Abb. 7: Totstellhaltung einer L1-Larve (Körperlänge 1.2 mm) von *Somatochlora alpestris*. Die Beine werden symmetrisch gebeugt unter dem Körper gehalten. – Fig. 7: Posture of young larva (first free-living instar, body length 1.2 mm) of *Somatochlora alpestris*. The legs are symmetrically flexed and held beneath the body.

Totstellverhalten ist bislang bei 4 von 5 europäischen Anisopteren-Familien nachgewiesen worden. Unter den Aeshniden- und Libelluliden dürfte es nur wenige Arten geben, die bei Störungen obligatorisch mit dem TR reagieren. Untersuchungen zu den Gomphiden fehlen noch weitgehend. In einem Vorversuch stellte F. SUHLING (in litt.) fest, dass eine von 5 *Onychogomphus uncatus*-Larven sich im Wasser 5 s lang totstellte. Wurden die Larven aus dem Wasser genommen, krümmten sie sich nach dorsal ein und blieben eine Zeitlang bewegungslos, ähnlich wie *Nihonogomphus viridis* (ARAI 1987). Von den 6 geprüften europäischen Corduliiden-Arten zeigen 3 den TR. Zu den letzteren kommt nach Befunden von K. G. LEIPELT (in litt.) höchstwahrscheinlich auch *Oxygastra curtisii* hinzu, nicht aber *Macromia splendens*.

Nach ARAI (1987) ist die Körperhaltung beim TR artspezifisch. Die vorliegende Untersuchung ergab ähnliche Befunde. Für einzelne Arten sind zwei oder drei verschiedene Stellungen der Extremitäten und Tagmata möglich. Ein nach ventral gekrümmter Körper mit ventral angezogenen Beinen, wie von *Neurocordulia xanthosoma* beschrieben (WILLIAMS 1979), wurde bei keiner der untersuchten Arten beobachtet. Die meisten zogen ihre Beine eng an den Körper. Bei denjenigen mit obligatorischem TR glich die Totstellhaltung mit angelegten Beinen auffällig der Ruhehaltung, bei der sich die Larven platt an die Unterlage drücken und optisch mit der Umgebung verschmelzen. Bei *Somatochlora* und *Brachytron* kommt die kryptisch-somatolytische Tarnung unterschiedlich zustande, hat aber dieselbe Wirkung. Obwohl sich der Tarn-effekt verringert, wenn sich die Larven vom Substrat lösen, sind sie im natürlichen Mikrohabitat während des TR dennoch schwer erkennbar. Unter den Gomphiden gibt es ähnliche Larventypen, *Hagenius brevistylus* oder *Sieboldius albardae* zum Beispiel. Es wäre zu erwarten, dass bei diesen «wandelnden Blättern» (SUHLING & MÜLLER 1996) Thanatose ebenfalls vorkommt.

Wie die Befunde an L1-Larven von 3 *Somatochlora*-Arten ergeben haben, ist der TR nicht auf ältere Larvenstadien beschränkt. Auch *Neurocordulia virginensis* (Corduliidae) kann sich in allen freilebenden Entwicklungsstadien totstellen (DUNKLE 1980). Bei den mit *Brachytron* nah verwandten Aeschniden *Planaeschna milnei* und *Aeschnophlebia anisoptera* tritt der TR nach ARAI (1987) ab dem 6. oder 7. Larvenstadium auf.

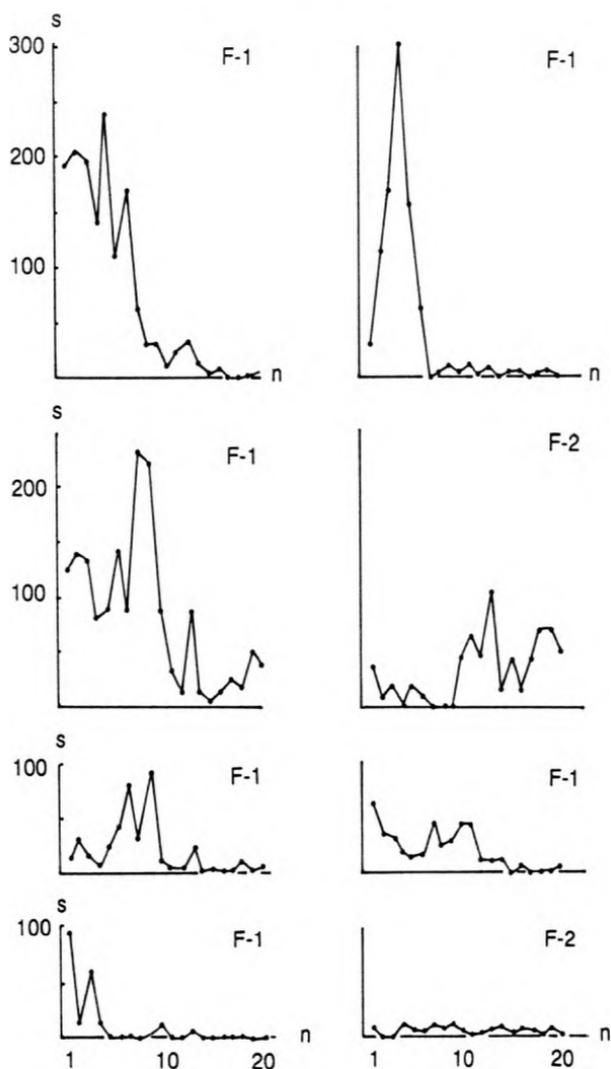


Abb. 8: Veränderung der Totstellreflex-Dauer (in s) im Verlauf von 20 sukzessiven Reizungen bei 8 Individuen von *Somatochlora meridionalis*. n = Versuchsnummer. –
 Fig. 8: Change in duration (in sec) of reflex immobilization in the course of 20 successive stimulations in 8 individuals of *Somatochlora meridionalis*. n = number of experiment.

Kausale Aspekte

In allen Versuchen konnte der TR nur durch mechanische Reize ausgelöst werden. Schwache Reize hatten eine geringere Reaktion zur Folge als starke. Am wirksamsten erwies sich der Zangengriff am Thorax oder Abdomen. Bei wiederholten Zugriffen oder erhöhtem Druck konnte sich die Reaktion verstärken, indem z.B. die Beine noch enger an den Körper gezogen wurden. Möglicherweise hängt bei gewissen Arten auch der Eintritt der Starre von der Reizstärke ab, wie K.G. LEIPELT (in litt.) an *Macromia clio* beobachtete. Punktuelle Druckreize an den Antennen oder Beinen allein führten nicht zum TR. Visuelle Stimulation und Reizung mit einem Wasserstrahl verursachten ebenfalls keine veränderte Körperhaltung im Sinn eines TR. Nach diesen Befunden zu schließen, dürfte im natürlichen Habitat der TR als Reaktion auf Fischangriffe eintreten, allerdings erst dann, wenn die Larve ergriffen wird. Auffällig ist, dass der TR bei Arten mit obligatorischer Thanatose an Land viel länger dauert als im Wasser und bei gewissen Arten überhaupt nur auf dem Trockenen eintritt. Möglicherweise handelt es sich um eine Reaktion auf einen supernormalen Reiz – eine Situation, die natürlicherweise höchstens dann vorkommt, wenn ein Eisvogel oder Zwergtaucher eine *Anax*- oder *Aeshma*-Larve nach dem Auftauchen im Schnabel festhält.

Funktionelle Aspekte

Der Totstellreflex ist bei Insekten weit verbreitet und wird allgemein als Verhaltensweise zur Feindvermeidung betrachtet (DETTNER 1999). Demnach müsste ein Zusammenhang mit Habitat und Prädation bestehen. Nach CORBET (1999) sind Libellenlarven, die sich totstellen können, auf zwei Typen von Mikrohabitaten beschränkt, indem sie entweder lockeres Bodensubstrat besiedeln oder sich eng an eine feste Unterlage schmiegen. 7 der 8 in dieser Arbeit untersuchten Arten mit TR leben meist auf oder in lockeren Sedimenten aus Grobdetritus oder Schlamm, eine (*Brachytron*) an langgestreckten Pflanzenteilen nahe der Wasseroberfläche. Mindestens diejenigen mit obligatorischem TR gehören zur verhaltensökologischen Gruppe mit 'langsamem Lebensstil' ('slow life style' sensu SIH 1987 resp. JOHNSON 1991): Sie halten sich tagsüber versteckt, sind Lauerjäger, erkennen die Beute auch taktil, fressen selten und wachsen langsam. Außerdem kommen sie gewöhnlich zusammen mit Fischen vor. All dies gilt wahrscheinlich nicht nur für *Somatochlora metallica*, *S. meridionalis* und *S. flavomaculata*, sondern auch für *Brachytron pratense*. Die ausgeprägt thigmotaktische Larve schmiegt sich in Ruhelage eng an die Unterseite von toten *Typha*-Blättern und ähnlichen Pflanzenteilen (BATTY

1998), hat für eine Aeschnide kleine Augen und braucht für die Entwicklung mehrere Jahre (ROBERT 1959). Ähnliches trifft für *Boyeria irene* zu, die auf entsprechende Reize ebenfalls mit TR reagiert (ROBERT 1959). Im Gegensatz dazu gehören *Aeshna*- und *Anax*-Larven zur Gruppe mit 'raschem Lebensstil' ('fast life style' sensu SIH 1987 resp. JOHNSON 1991); der TR fehlt bei ihnen.

Thanatose fehlt auch bei *Somatochlora alpestris*, obwohl die Larven zum Typ mit 'slow lifestyle' gehören. Diese leben im lockeren Torfschlamm von fischfreien moorartigen Kleingewässern (WILDERMUTH 1999). Sie haben weder Dorsal- noch Lateralborne und sind dank der dunkel gefärbten, stark behaarten Kutikula, in der sich Schlammpartikel sammeln, gut getarnt. Ihre potentiellen Prädatoren – *Aeshna*-Larven und Molche – wühlen den Schlamm nicht auf, sondern jagen im freien Wasser. *Epiheca*-Larven, die mindestens in älteren Entwicklungsstadien ebenfalls keine TR zeigen, sind andererseits kräftig bedornt, wenig behaart und kommen immer zusammen mit Fischen vor (TROCKUR & MAUERSBERGER in Vorb.). Als 'sprawlers' (CORBET 1962) sitzen sie am Boden oder im Wurzelgeflecht schwimmender *Carex*-Stöcke (WILDERMUTH 1998). Nach TROCKUR & MAUERSBERGER (in Vorb.) schützen gewisse Fischarten die *Epiheca*-Larven vor ihren vermuteten Hauptprädatoren (Molche, Dytisciden- und Aeschnidenlarven), indem sie diese kurzhalten. Fische, die bei der Nahrungssuche im Boden wühlen, könnten bei fehlender TR wenigstens teilweise durch die sperrigen, seitlich abgespreizten Beine und die langen Dorne vor dem Fraß abgehalten werden. Bei *Leucorrhinia dubia* wiesen JOHANSSON & SAMUELSSON (1994) nach, dass Larven mit längeren Dornen den Barschen beim Verzehr mehr Mühe bereiteten als solche mit kürzeren. Im übrigen ist *E. bimaculata* wie *E. cynosura* eine 'slow lifestyle'-Art, die an das Zusammenleben mit Fischen angepasst ist (vgl. JOHNSON & MOORE 1991) und nur bei Massenvorkommen von Karpfen fehlt (TROCKUR & MAUERSBERGER in Vorb.). Auf ähnliche Art dürften auch *Macromia*-Arten mit ihren sehr langen Beinen und Rückendornen vor Fischen geschützt sein.

Die *Somatochlora*-Arten mit TR entziehen sich ihren Freßfeinden durch die Kombination mehrerer Merkmale: Die Färbung ist kryptisch, die Musterrung somatolytisch, der abgeflachte Körper wird an die Unterlage gepresst und etwaiger Schattenwurf dadurch vermieden (vgl. COTT 1966). Die Larven halten sich tagsüber oft versteckt, sind nachts aktiv, mit Dornen bewehrt und reagieren mit Thanatose, wenn sie aufgestöbert werden. Fische erkennen ihre Beute an der Bewegung (z.B. GOTCEITAS & COLGAN 1988); die somatolytische Musterung verliert ihre Wirkung, sobald sich die Larve bewegt. Hierzu passt auch der Befund, dass der TR meist 2 bis 3 Minuten anhält, und dass

selbst nach mehrfacher sukzessiver Reizung kaum Gewöhnung eintritt (vgl. auch ARAI 1987). Erst nach 10-15 maliger Störung sinkt die TR-Dauer so stark, dass Totstellen unwirksam wird. In dieser Zeit hat aber ein Fisch sein Interesse an der potentiellen Beute verloren. All die erwähnten Indizien stützen die Hypothese, dass die Thanatose adaptiv ist und die Larven so eine Chance haben, sich der Prädation entziehen. Sie ist aber immer in Kombination mit anderen Maßnahmen zur Feindvermeidung zu sehen und gegenüber den einen Prädatoren wirksamer als gegenüber andern. Nach wie vor fehlen aber verhaltensökologische Laborversuche zur funktionellen Bedeutung des Totstellreflexes. Experimente in Aquarien mit verschiedenen Fisch- und Libellenarten sind allerdings aufwendig und erfordern eine größere Anzahl von oft nicht leicht zu beschaffenden Larven.

Dank

Matjaž Bedianic und Alja Pirnat danke ich für die Beschaffung von Larven, Bernd Trockur, Klaus Guido Leipelt und Frank Suhling für die Mitteilung unpublishierter Beobachtungen und für Diskussionsbeiträge. Philip S. Corbet überließ mir Kioshi Inoue's englische Übersetzung von ARAI's japanisch geschriebener Arbeit und übernahm in dankenswerter Weise die kritische Durchsicht des Manuskriptes.

Literatur

- ABBOTT, C. E. (1926): Death feigning in *Anax junius* and *Aeschna* sp.. *Psyche, Camb., Mass.* 33: 8-10
- ARAI, Y. (1987): Dragonfly nymphs feigning death. (japan.). *Insectarium (Tokyo)* 24: 358-361
- BATTY, P. (1998): *Brachytron pratense* (Müller) in Mid-Argyll. *J. Br. Dragonfly Soc.* 14: 21-28
- CORBET, P. S. (1962). *A Biology of Dragonflies*. Witherby, London
- CORBET, P. S. (1999). *Dragonflies, Behaviour and Ecology of Odonata*. Harley Books, Colchester, U. K.
- COTT, H. B. (1966): *Adaptive coloration in animals*. Methuen, London
- DETTNER, K. (1999): Insekten als Nahrungsquelle, Abwehrmechanismen. In: DETTNER, K. & W. PETERS (Hrsg.): *Lehrbuch der Entomologie*. Fischer, Stuttgart
- GOTCEITAS, V. & P. COLGAN (1988): Individual variation in learning by foraging juvenile bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*). *J. Comp. Psychol.* 102: 294-299
- HENRIKSON, B.-I. (1988): The absence of antipredator behaviour in the larvae of *Leucorrhinia dubia* (Odonata) and the consequences of their distribution. *Oikos* 51: 179-183
- HEYMER, A. (1973): Das hochspezialisierte Beutefangverhalten der Larve von *Cordulegaster annulatus* (Latr. 1805), eine ökologische Einnischung. *Rev. comp. Animal* 7: 103-112

- JOHANSSON, F. & L. SAMUELSSON (1994): Fish-induced variation in abdominal spine length of *Leucorrhinia dubia* (Odonata) larvae? *Oecologia* 100: 74-79
- JOHNSON, D. M. (1991): Behavioral ecology of dragonflies and damselflies. *Trends Ecol. Evol.* 6: 8-13
- JOHNSON, D. M. & R. D. MOORE (1991): Fish-mediated life-history strategies in the dragonfly *Epitheca cynosura*. *J. North Am. benthol. Soc.* 10: 271-279
- MÜNCHBERG, P. (1930): Zur Biologie der Odonatengenera *Brachytron* Evans und *Aeschna* Fabr. *Z. Morph. Ökol. Tiere* 20: 172-232
- PRODON, R. (1976): *Le substrat, facteur écologique et éthologique de la vie aquatique: observations et expériences sur les larves de Micropterna testacea et Cordulegaster annulatus*. Diss. Univ. Claude Bernard, Lyon
- ROBERT, P.-A. (1959): *Die Libellen* (Odonaten). Kümmerly & Frey, Bern
- SIH, A. (1987): *Predators and prey lifestyles: an evolutionary and ecological overview*. In: KERFOOT, W. C. & A. SIH, eds.: *Predation: direct and indirect impacts on aquatic communities*. University Press of New England, Hanover: 203-224
- SUHLING, F. & O. MÜLLER (1996): *Die Flußjungfern Europas*. Die Neue Brehm-Bücherei Bd. 628. Westarp Wissenschaften, Magdeburg & Spektrum, Heidelberg
- TILLYARD, R. J. (1917): *The Biology of Dragonflies (Odonata or Paraneuroptera)*. Univ. Press, Cambridge
- TROCKUR, B. & R. MAUERSBERGER (in Vorb.): Vergleichende ökologische Untersuchungen an *Epitheca bimaculata* Charpentier 1825 (Odonata: Corduliidae) im Saarland und in der Uckermark. *Beitr. Entomol. in Eberswalde*
- WILDERMUTH, H. (1998): Ethologische und ökologische Beobachtungen an Larven von *Cordulia aenea* (Linnaeus) (Anisoptera: Corduliidae). *Libellula* 17: 45-58
- WILDERMUTH, H. (1999): *Somatochlora alpestris* (Selys 1840) in den Schweizer Alpen – eine Verbreitungs- und Habitatanalyse (Anisoptera: Corduliidae). *Odonatologica* 28: 399-416
- WILLIAMS, C. E. (1979): Observations on the behavior of the nymph of *Neurocordulia xanthosoma* (Williamson) under laboratory conditions (Anisoptera: Corduliidae). *Notul. odonatol.* 1: 44-45

