

Larvale Aktivität und Feindvermeidungsverhalten bei vier *Leucorrhinia*-Arten (Odonata: Libellulidae)

Dirk Johannes Mikolajewski¹, Axel Conrad², Klaus Guido Leipelt³
und Rüdiger Mauersberger⁴

¹ Institut für Biologie, Freie Universität Berlin, Königin-Luise-Straße 1–3, D-14195 Berlin,
d.mikolajewski@gmx.de

² Albert-Einstein-Straße 5, D-38855 Werningerode, axel_conrad@gmx.de

³ Institut für Biologie und Schulgartenentwicklung, Pädagogische Hochschule Karlsruhe,
Bismarckstraße 10, D-76133 Karlsruhe, leipelt@ph-karlsruhe.de

⁴ Förderverein Feldberg-Uckermärkische Seenlandschaft e.V., Martin-Luther-Straße 5a,
D-17268 Templin, Foerderverein_Uckermaerk.Seen@t-online.de

Abstract

Larval activity and predator avoidance behaviour of four *Leucorrhinia* species (Odonata: Libellulidae) – An organisms' activity mediates food intake as well as the likelihood of being detected by predators. Larval odonates can plastically reduce their activity in response to predators as well as avoiding predators by increasing distance from them. Larvae of the European *Leucorrhinia* species express an overall low activity but comparative data are rare. Here we present data for larval activity as well as predator avoidance behaviour in *L. caudalis*, *L. dubia*, *L. pectoralis*, and *L. rubicunda* in the absence and presence of a predatory fish (perch *Perca fluviatilis*). All four species differ in their activity but only *L. dubia* plastically reduced its activity in response to predatory fish. However, larvae of all species tried to avoid predatory fish by increasing their distance from a compartment keeping predatory fish. We discuss our data with regards to developmental differences and predator related habitat preferences in *Leucorrhinia*-species.

Zusammenfassung

Die Aktivität eines Organismus bestimmt sowohl die Menge an Nahrung, die er finden kann, als auch die Wahrscheinlichkeit von Prädatoren entdeckt zu werden bzw. auf diese zu treffen. Um Prädation zu vermeiden, können Libellenlarven z.B. ihre Aktivität verringern oder Prädatoren aktiv aus dem Weg gehen. Die europäischen Arten der Gattung *Leucorrhinia* gelten als Arten mit niedriger Aktivität. Hier präsentieren wir vergleichende Daten zur larvalen Aktivität und Feindvermeidungsverhalten bei *L. caudalis*, *L. dubia*, *L. pectoralis* und *L. rubicunda* in Ab- und Anwesenheit von Fischen. Die vier Arten unterscheiden sich zum Teil in ihrer Aktivität, aber nur *L. dubia* reduzierte ihre Larvalaktivität in der Anwesen-

heit eines Fisches (Flussbarsch *Perca fluviatilis*). Hingegen versuchten alle vier Arten, dem Fisch aus dem Weg zu gehen, indem sie ihre Distanz zu ihm vergrößerten. Wir diskutieren unsere Ergebnisse in Hinblick auf mögliche Entwicklungsunterschiede der vier *Leucorrhinia*-Arten und Unterschiede in der Habitatpräferenzen bezüglich Prädatoren zwischen den Arten.

Einleitung

Die Menge der aufgenommenen Nahrung und somit das Wachstum von Organismen – auch von Libellenlarven – hängt oft maßgeblich von der Aktivität eines Individuums ab. Individuen und Arten mit einer hohen Aktivität haben eine höhere Chance, häufiger auf auch weniger mobile Nahrung zu treffen und neue Nahrungsquellen zu entdecken, als Individuen und Arten mit einer niedrigen Aktivität (GERRITSEN & STRICKLER 1977). Allerdings ist dieser direkte Zusammenhang zwischen Aktivität und Larvalwachstum nicht bei allen Libellenarten ausgeprägt (z.B. SUHLING et al. 2005).

Des Weiteren hat die Aktivität eines Organismus direkte Auswirkungen auf das Zusammentreffen mit Fressfeinden (Prädatoren). Eine hohe Aktivität erhöht die Wahrscheinlichkeit, auf Prädatoren zu treffen bzw. entdeckt zu werden, während eine niedrige Aktivität diese vermindert (WERNER & ANHOLT 1993). Organismen können dabei aufgrund ihrer unterschiedlichen Aktivitätsmuster in zwei Lebenszyklus-Gruppen unterteilt werden (SIH 1987): (1) Organismen mit einer grundsätzlich hohen Aktivität, welche in eine hohe Wachstumsrate und eine kurze Larvalentwicklungsdauer mündet, sowie einem gering ausgeprägten Verhalten, um Kontakte mit Prädatoren zu vermeiden, weisen einen „fast life style“ auf. (2) Organismen mit einer niedrigen Aktivität, einer niedrigen Wachstumsrate, einer langen Entwicklungsdauer sowie einem stärker ausgeprägten Verhalten, Kontakte mit Prädatoren zu vermeiden, zeigen einen „slow life style“. Das Konzept kann erfolgreich auf den Lebenszyklus von Libellen übertragen werden (JOHANSSON 2000).

Die Gattung *Leucorrhinia* umfasst ca. 14 Arten (HOVMÖLLER & JOHANSSON 2004), von denen fünf in Zentraleuropa vorkommen. Bei den europäischen Arten wird angenommen, dass sie zur Gruppe der Organismen mit einem langsamen Lebenszyklus gehören (JOHANSSON 2000; MIKOLAJEWSKI et al. 2004). Abgeleitet wird dies für *Leucorrhinia albifrons*, *L. caudalis*, *L. dubia*, *L. pectoralis* und *L. rubicunda* von einer angenommenen larvalen Entwicklungsdauer von zwei bis drei Jahren (STERNBERG & BUCHWALD 2000), sowie einer relativ niedrigen Aktivität der Larven (JOHANSSON 2000; MIKOLAJEWSKI & JOHANSSON 2004; MIKOLAJEWSKI et al. 2004). Neuere Daten zeigen jedoch, dass zumindest *L. caudalis* (MIKOLAJEWSKI et al. 2004; SCHIRRMACHER et al. 2007) und *L. pectoralis* (BRAUNER 2006) ihre Entwicklung innerhalb eines Jahres abschließen können, und die Autoren nehmen an, dass dies zumindest bei *L. caudalis* eher die Normalität als die Ausnahme darstellt (pers. Beobachtungen). Darüber hinaus fehlen vergleichende Messungen

zur Aktivität von *Leucorrhinia*-Larven, die Rückschlüsse darüber zulassen, inwieweit sich die Arten unterscheiden und ob die larvale Aktivität unterschiedliche Entwicklungsgeschwindigkeiten der Arten erklären könnte. Es gibt unseres Wissens nach auch keine Daten zur Verhaltensausrprägung von *Leucorrhinia*-Larven, die im Zusammenhang mit einer Prädationsvermeidung stehen.

Arten der Gattung *Leucorrhinia* haben evolutiv sowohl in der Artengruppe in Nordamerika als auch in Europa einen Habitatwechsel von Gewässern, die von Fischprädatoren dominiert sind (= Fischgewässer), hin zu Gewässern, die von invertebraten Prädatoren wie Aeshniden-Larven oder großen Wasserkäferlarven dominiert werden (= Invertebratengewässer), vollzogen (HOVMÖLLER & JOHANSSON 2004; JOHANSSON & MIKOLAJEWSKI 2008). Dabei besitzen Arten aus Fischgewässern zum Schutz gegen Fische lange dorsal und laterale Abdominaldornen (HOVMÖLLER & JOHANSSON 2004; MIKOLAJEWSKI & JOHANSSON 2004; MIKOLAJEWSKI & ROLFF 2004; PETRIN et al. 2010) und können z.B. zusätzlich schnell schwimmen, um vor Fischen zu fliehen (MIKOLAJEWSKI et al. 2010; MIKOLAJEWSKI et al. 2015; MIKOLAJEWSKI et al. 2016). Der Habitatwechsel hin zu Invertebratengewässern hat evolutiv dazu geführt, dass diese Arten aufgrund geänderter Selektionsstärke und -richtung die Länge ihrer lateralen Abdominaldornen reduziert bzw. ihre auf den hinteren Abdominalsegmenten gelegenen Dornen komplett verloren haben (MIKOLAJEWSKI et al. 2006; PETRIN et al. 2010) und obendrein weniger schnell schwimmen (MIKOLAJEWSKI et al. 2010; MIKOLAJEWSKI et al. 2015; MIKOLAJEWSKI et al. 2016). Aufgrund dieser detaillierten Erkenntnisse über die mit der An-/Abwesenheit bestimmter Prädatoren assoziierten Merkmale bezogen auf Morphologie, Physiologie und Verhalten sowie aufgrund der beschriebenen Habitatpräferenzen (MAUERSBERGER & HEINRICH 1993) werden *L. caudalis* und *L. pectoralis* als Fischgewässer-Arten und *L. dubia* und *L. rubicunda* als Invertebratengewässer-Arten klassifiziert. Dies schließt jedoch nicht aus, dass alle Arten auch in dem jeweilig anderen Gewässertyp zu finden sind (PETRIN et al. 2010; MIKOLAJEWSKI et al. 2015). So erreicht z.B. *L. pectoralis* in fischfreien Gewässern höhere Abundanzen (MAUERSBERGER 2010), insbesondere wenn invertebrate Prädatoren wie Aeshniden-Larven fehlen (WILDERMUTH 1994).

In dieser Studie wird die Larvalaktivität und das räumliche Vermeiden von Kontakten mit Prädatoren von *L. caudalis*, *L. dubia*, *L. pectoralis* und *L. rubicunda* miteinander verglichen. Dabei setzen wir die Ergebnisse in Zusammenhang zum slow/fast life style-Konzept und diskutieren, ob die Larvalaktivität einen Einfluss auf die Larvalentwicklungsdauer innerhalb der Gattung *Leucorrhinia* haben kann.

Methode

Sampling und Unterbringung

In dieser Studie wurden nur Larven im letzten Entwicklungsstadium (F-0) verwendet. Larven von *L. caudalis* und *L. pectoralis* wurden am 15.09.2003 sowie am 04.09.2004 in der Anstauffläche westlich der Suckowseen bei Boitzenburg/ Bran-

denburg (MTB 2747, MAUERSBERGER et al. 2003) gekeschert. Das Gewässer beinhaltete zu dem Zeitpunkt eine typische Flachsee-Fischzönose, unter anderem mit Flussbarsch *Perca fluviatilis*, Hecht *Esox lucius*, Schleie *Tinca tinca* und Plötze *Rutilus rutilus*. Die Larven von *L. dubia* und *L. rubicunda* wurden am 06.09.2004 im Gilder Meerbergsmoor, Niedersachsen (MTB 3528) gefangen. Das Moorgewässer war gemäß eigenen Beobachtungen frei von Fischen. Alle Larven wurden noch am selben Tag in die Labore der TU Braunschweig gebracht. Die Individuenanzahlen können den Abbildungen 1 und 2 entnommen werden. Die Larven wurden bei 20°C und einem Tag-Nacht-Zyklus von 12/12 Stunden einzeln in undurchsichtigen Plastikbehältern (LBH 8 × 5 × 10 cm) gefüllt mit 200 ml abgestandenem Leitungswasser (H 5 cm) gehalten. Als Sitzwarte beinhaltete jeder Behälter ein 2 × 2 cm großes Stück Plastikgaze. Jeden zweiten Tag wurden die Larven *ad libitum* mit *Daphnia spec.* gefüttert.

Versuchsaufbau

Der Versuchsaufbau zum Messen der larvalen Aktivität und zum räumlichen Vermeiden von Kontakten mit Prädatoren folgte im Detail dem erfolgreich angewendeten Aufbau aus JOHANSSON (2000), MIKOLAJEWSKI et al. (2004) und WOHLFAHRT et al. (2006). Da die Körpergröße aller vier *Leucorhina*-Arten unterschiedlich ist, wurde vor den Verhaltensbeobachtungen die Kopfbreite der Larven mithilfe eines Zeiss Stereomikroskops vermessen. Die Kopfbreite stellt dabei ein gutes Maß für die Körpergröße bei Libellenlarven dar (BENKE 1970). Alle Messungen fanden in einer Klimakammer bei 20°C zwischen 9:00 und 17:00 Uhr statt.

Larvale Aktivität

Die Aktivität der Larven wurde gemessen, um Unterschiede zwischen den vier Arten in Ab- und Anwesenheit von Fischprädatoren (Flussbarsch *Perca fluviatilis*) zu evaluieren. Die Messungen wurden in Plasticaquarien (LBH 20 × 20 × 20 cm) durchgeführt, die mit zehn Litern abgestandenem Leitungswasser aufgefüllt wurden. Als künstliche Vegetation waren flottierende Plastikschnüre (Länge 20 cm, Ø 2,5 cm) im Abstand von jeweils 3 cm an einer 30 × 20 cm großen Plastikplatte auf dem Boden des Aquarium befestigt. Als Bodensubstrat diente eine 0,5 cm dicke Schicht aus feinem, gewaschenem Aquarienkies. Jedes Aquarium wurde mit Hilfe einer Plexiglasscheibe in zwei unterschiedlich große Kompartimente unterteilt (Fläche: 11 × 20 cm bzw. 19 × 20 cm). Für die Messungen wurde jeweils eine Larve in das größere der beiden Kompartimente gesetzt, während das kleinere Kompartiment entweder mit einem Fisch (Körperlänge: 10–13 cm) besetzt wurde oder leer blieb. Der Wasseraustausch zwischen beiden Kompartimenten wurde durch ein 10 cm großes Loch in der Plexiglasscheibe ermöglicht, das mit Gaze (Maschenweite 500 µm) verschlossen war. Durch die transparente Scheibe und das Loch hatten die Larven die Möglichkeit, den Fisch nicht nur visuell sondern auch über Kairomone wahrzunehmen. Die Position der Larve wurde über die Anordnung der Plastikschnüre und über ein auf die Vorderseite der Aquarien

gezeichnetes Raster (3 × 3 cm) bestimmt. Die Positionsbestimmungen fanden jeweils nach einer einstündigen Eingewöhnungszeit in zehnminütigem Abstand für 2,5 h statt. Maximal waren somit 15 dokumentierte Positionswechsel möglich. Die Aktivität stellte die Anzahl der Ortswechsel der Larve innerhalb der zweieinhalbständigen Untersuchungsdauer dar.

Distanz zum Fischkompartiment

Die Distanz zum Fischkompartiment wurde als Verhaltensmaß für ein räumliches Vermeiden von Kontakten mit Prädatoren aufgenommen (WOHLFAHRT et al. 2006). Hierfür wurde bei der letzten Positionsbestimmung der Aktivitätsmessungen die Anzahl an Feldern zwischen dem Kopf der Larve und dem Fischkompartiment bzw. dem leeren Kompartiment aufgenommen. Maximal waren dies fünf Felder. Dieser Parameter wurde nur bei den im Jahr 2004 gefangenen Larven erhoben.

Auswertung

Alle Analysen der vier *Leucorrhinia*-Arten wurde mit dem Programms R 3.2.1 (R CORE TEAM 2015) durchgeführt. Getestet wurde, ob sich die Arten (unabhängige Variable) in ihrer Aktivität und Distanz zum Fischkompartiment (abhängige Variablen) unterschieden, und ob Unterschiede innerhalb jeder Art in Ab- und Anwesenheit von Fischen (unabhängige Variable) vorhanden waren. In einer zweiten Analyse wurde getestet, ob sich Fischgewässer-Arten und Invertebratengewässer-Arten (unabhängige Variable) in ihrer Aktivität und Distanz zum Fischkompartiment (abhängige Variablen) unterschieden.

Da die Daten für Aktivität und Distanz zum Fischkompartiment Proportionen angeben (z.B. Anzahl Positionswechsel von maximal 15 insgesamt), wurden generalisierte lineare Modelle (GLMs) mit quasi-binominaler Fehlerverteilung (CRAWLEY 2007) angewendet. Mit diesen Modellen kann man auch für Fehlerterme kontrollieren, die nicht normalverteilt sind wie bei herkömmlichen linearen Modellen, sondern exponentiellen Familien angehören wie es bei Prozentdaten der Fall ist (CRAWLEY 2007). Für alle Modelle wurden Typ-III-Quadratsummen und F-Tests genutzt (package car version 2.0-21; Fox & WEISBERG 2011). In allen Analysen wurde die Kopfbreite der Larven als additive, kontinuierliche Kovariate integriert, um für Körpergrößenunterschiede zwischen den Arten zu kontrollieren. Nicht signifikante Interaktionen wurden aus allen Modellen entfernt (CRAWLEY 2007). Als statistische Werte in den Ergebnissen werden die Prüfgrößen (F) mit den jeweiligen Freiheitsgraden als auch die Signifikanzniveaus (p) angegeben. In einigen Fällen war es nötig, die jeweiligen Artunterschiede innerhalb des jeweiligen GLMs mit posthoc-Tests weiter zu verifizieren. Aufgrund der teilweise niedrigen Stichprobenzahl haben wir das Signifikanzniveau für die posthoc-Tests auf 0,100 erhöht.

Da 2003 nur Larven von *L. caudalis* und *L. pectoralis* vorhanden waren, 2004 aber Larven von allen vier untersuchten Arten, wurden die Daten aus 2003 und 2004 getrennt ausgewertet. Des Weiteren liegen nur für 2004 Daten zur Distanz zum Fischkompartiment vor.

Ergebnisse

Larvale Aktivität

Die Larven von *Leucorrhinia caudalis* wiesen 2003 eine signifikant niedrigere Aktivität als die Larven von *L. pectoralis* auf ($F_{1,61} = 4,86$, $p = 0,031$) (Abb. 1). Beide Arten unterschieden sich in ihrer larvalen Aktivität nicht in Ab- und Anwesenheit von Fischen ($F_{1,61} = 0,18$, $p = 0,818$) (Abb. 1).

Die larvalen Aktivitäten der vier *Leucorrhinia*-Arten unterschieden sich 2004 zum Teil ($F_{3,143} = 3,92$, $p = 0,010$). Hierbei wiesen die Larven von *L. caudalis* eine niedrigere Aktivität als die Larven von *L. pectoralis* ($p = 0,071$) und *L. rubicunda* ($p = 0,066$) auf. Keine weiteren Unterschiede in der larvalen Aktivität zwischen Arten waren signifikant (alle $p > 0,633$) (Abb. 1).

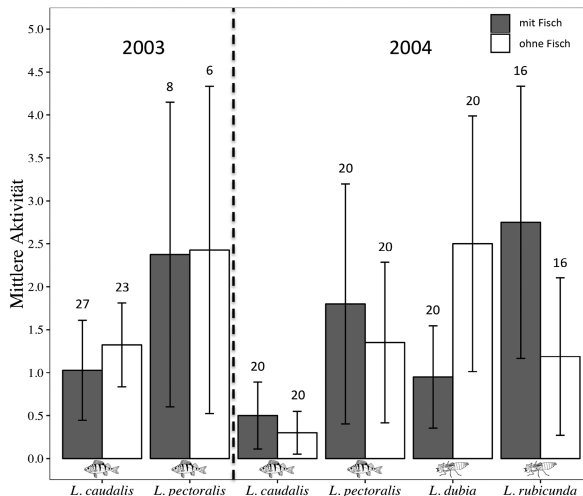


Abbildung 1: Mittlere Aktivität, gemessen als Anzahl der Positionswechsel von Arten der Gattung *Leucorrhinia*, in Abwesenheit (weiß) und Anwesenheit (grau) eines Fisches (*Perca fluviatilis*) 2003 und 2004. Die Positionswechsel wurden alle 10 Minuten innerhalb von 2,5 Stunden aufgenommen (siehe Methode). Zahlen oberhalb der Fehlerbalken geben die Anzahl an verwendeten Larven pro Art an. Die Fehlerbalken zeigen das 95 %-Konfidenzintervall. Fisch- und Aeshna-Symbole geben an, ob die jeweilige *Leucorrhinia*-Art bevorzugt in Gewässern mit Fischprädatoren oder invertebraten Prädatoren vorkommt. – Figure 1. Mean activity in the absence (white bars) and presence (black bars) of a predatory fish (perch, *Perca fluviatilis*) measured as position changes of larval *Leucorrhinia*-species in 2003 and 2004. Position changes were measured every 10 min. within a period of 2.5 hours (see method). Numbers in graphs indicate samples sizes and error bars give 95 % confidence intervals. Fish and aeshnid symbols indicate species preference for predatory fish- or invertebrate predator-dominated habitats.

Die vier *Leucorrhinia*-Arten unterschieden sich in ihren Aktivitäten bezüglich der Ab- und Anwesenheit von Fischen ($F_{3,143} = 2,80$, $p = 0,042$). Während *L. dubia* ihre Aktivität in Anwesenheit von Fischen reduzierte ($p = 0,040$), unterschieden sich die Aktivitäten der Larven von *L. caudalis* ($p = 0,602$), *L. pectoralis* ($p = 0,531$) und *L. rubicunda* ($p = 0,093$) nicht in Ab- und Anwesenheit von Fischen (Abb. 1). Darüber hinaus wiesen Fischgewässer-Arten eine niedrigere Aktivität als Invertebratengewässer-Arten auf ($F_{1,149} = 5,78$, $p = 0,018$) (Abb. 1).

Distanz zum Fischkompartiment

Die vier Arten unterschieden sich in ihrer Distanz zum Fischkompartiment ($F_{3,146} = 3,82$, $p = 0,020$), wobei *L. caudalis* ($p = 0,010$) und *L. pectoralis* ($p = 0,073$) einen größeren Abstand hatten als *L. rubicunda* (Abb. 2). Die anderen Arten unterschieden sich nicht voneinander (alle $p > 0,115$). Alle vier Arten waren in Anwesenheit von Fischen weiter vom Fischkompartiment entfernt als in Abwesenheit von Fischen ($F_{1,146} = 4,44$, $p = 0,037$) (Abb. 2).

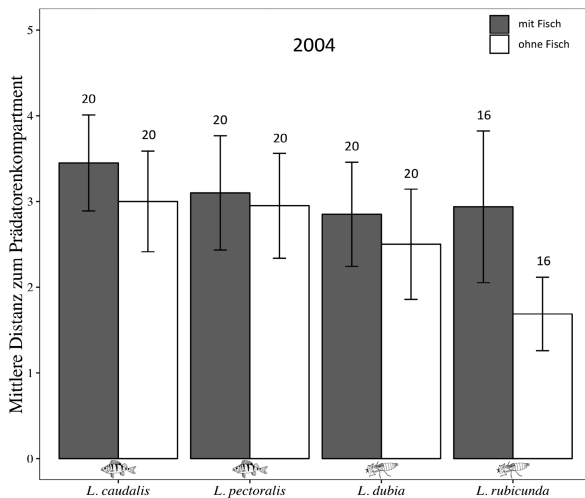


Abbildung 2: Mittlere Distanz zum Prädatorenkompartiment, gemessen als Anzahl an Feldern (siehe Methode), bei Arten der Gattung *Leucorrhinia*, in Abwesenheit (weiß) und Anwesenheit (grau) eines Fisches (*Perca fluviatilis*). Zahlen oberhalb der Fehlerbalken geben die Anzahl an verwendeten Larven pro Art an. Die Fehlerbalken zeigen das 95 %-Konfidenzintervall. Fisch- und Aeshna-Symbole geben an, ob die jeweilige *Leucorrhinia*-Art bevorzugt in Gewässern mit Fischprädatoren oder invertebraten Prädatoren vorkommt. – Figure 2. Mean distance from predator compartment of larval *Leucorrhinia*-species in the absence (white bars) and presence (black bars) of predatory perch *Perca fluviatilis* in 2004. Numbers in graphs indicate samples sizes and error bars give 95 % confidence intervals. Fish and aeshnid symbols indicate species preference for predatory fish or invertebrate predator dominated habitats.

Diskussion

Die Aktivität von Organismen unterliegt seit langem großem wissenschaftlichem Interesse (BOURDEAU & JOHANSSON 2012), da sie sowohl die Nahrungsmenge beeinflussen kann, die ein Organismus in der Lage ist zu finden, als auch die Wahrscheinlichkeit mit Prädatoren zusammenzutreffen (MCPEEK 2004). Allerdings können Beutetiere ihren Prädatoren auch durch Verhaltensanpassungen ausweichen, indem z.B. eine möglichst große räumliche Distanz zu Prädatoren eingenommen wird. Die Ergebnisse zeigen, dass die Larven von *Leucorrhinia*-Arten sich in ihrer Aktivität und räumlichen Distanz zu Fischprädatoren unterscheiden. Während alle vier Arten eine möglichst große Distanz zu Fischen einnehmen, reduzieren nur die Larven von *L. dubia* ihre Aktivität in Anwesenheit von Fischen.

Der Zusammenhang von Aktivität und deren Auswirkung auf Prädatoren-induzierte Mortalität und Wachstums- und Entwicklungsgeschwindigkeit gilt als etabliert (BENARD 2004; DMITRIEW 2011). Während eine geringe Aktivität vor dem Zusammentreffen und der Entdeckung durch Prädatoren schützt (WERNER & ANHOLT 1993), mündet sie gleichzeitig in eine reduzierte Nahrungsaufnahme und dadurch in ein reduziertes Wachstum und eine langsamere Entwicklung (ABRAMS & ROWE 1996). Dieser Zusammenhang konnte auch bei Libellenlarven gezeigt werden (BRODIN & JOHANSSON 2004; BRODIN et al. 2006). Da ein reduziertes Wachstum eine geringere Körpergröße zur Folge hat, stellt dies einen hohen Kostenfaktor für Libellen dar, denn die Körpergröße beider Geschlechter korreliert positiv mit der biologischen Fitness (SOKOLOVSKA et al. 2000). Die vier untersuchten *Leucorrhinia*-Arten haben im Vergleich zu anderen Libellen-Arten eine relativ geringe Aktivität (vgl. JOHANSSON 2000; BRODIN & JOHANSSON 2004; MIKOLAJEWSKI et al. 2005; BRODIN et al. 2006; WOHLFAHRT et al. 2006; MIKOLAJEWSKI et al. 2007). Demgemäß werden sie auch als Arten mit einem slow life style beschrieben (JOHANSSON 2000; MIKOLAJEWSKI et al. 2004), der mit einer langen Entwicklungsdauer sowie einem ausgeprägten Verhalten zum Vermeiden von Kontakten mit Prädatoren einhergeht. Jedoch kann die schnellere Entwicklungszeit von *L. caudalis* (MIKOLAJEWSKI et al. 2004) nicht mit Aktivitätsunterschieden zu den anderen drei Arten erklärt werden, da *L. caudalis* die geringste Aktivität aller vier untersuchten *Leucorrhinia*-Arten aufweist. In der Tat konnten nicht alle Studien einen direkten Zusammenhang zwischen Aktivität und Wachstum bei Libellenlarven zeigen (SUHLING et al. 2005) bzw. der Zusammenhang kann über den Zeitraum der Ontogenie variabel sein (WOHLFAHRT et al. 2007). Grund hierfür ist möglicherweise, dass sich neben der Aktivität in Ab- und Anwesenheit von Prädatoren auch der Anteil an Energie, der aus der Nahrung aufgenommen werden kann, ändert (STOKS & MCPEEK 2003; STOKS et al. 2012). Leider liegen uns keine Daten vor, ob sich *Leucorrhinia*-Arten in Letzterem unterscheiden. Auch ob Larven von *L. caudalis* energiereichere Nahrung als *L. dubia* und *L. rubicunda* aufnehmen, ist uns nicht bekannt. Eine weitere Erklärung wäre, dass sich jüngere, hier nicht untersuchte, Larvenstadien anders verhalten und erst die großen Larven von *L. caudalis* in den slow life style wechseln.

Die von uns gemessenen larvalen Aktivitätsdaten von *L. caudalis*, *L. dubia* und *L. rubicunda* unterscheiden sich nicht von Daten aus vorhergehenden Studien (JOHANSSON 2000; MIKOLAJEWSKI & JOHANSSON 2004; MIKOLAJEWSKI et al. 2004): dies zeigt die Replizierbarkeit der Messungen. Allerdings fehlten bisher vergleichende Daten zu mehreren *Leucorrhinia*-Arten innerhalb einer Studie. Die Larven von *L. caudalis* und *L. pectoralis*, die als Fischgewässer-Arten klassifiziert werden, zeigten eine geringere Aktivität als die Larven von *L. dubia* und *L. rubicunda*, die als Invertebratengewässer-Arten beschrieben sind. Aufgrund unterschiedlicher Jagdstrategien von Fischen und invertebraten Prädatoren liegt die Mortalitätswahrscheinlichkeit für *Leucorrhinia*-Larven in Fischgewässern ungefähr 20 % höher als in Invertebratengewässern (MIKOLAJEWSKI et al. 2006). Während Fische aktiv ihre Beute suchen und verfolgen und eine hohe Aktivität der Beuteorganismen Fische auf diese aufmerksam werden lässt, warten invertebrate Prädatoren häufig auf ihre Beute und verfolgen dies nicht (WELLBORN et al. 1996). *Leucorrhinia*-Arten haben Invertebratengewässer sekundär, von Fischgewässern aus, besiedelt (HOVMÖLLER & JOHANSSON 2004). Der reduzierte Selektionsdruck in Invertebratengewässern hat demnach dazu geführt, dass Arten in Invertebratengewässern eine höhere larvale Aktivität evolviert haben. Dies passt sehr gut in eine ganze Reihe von Merkmalen, die bei *Leucorrhinia*-Arten in Invertebratengewässern aufgrund des reduzierten Selektionsdrucks abgeändert wurden. So schwimmen *Leucorrhinia*-Larven aus Invertebratengewässern langsamer vor Prädatoren weg, da sie die kostenintensive Morphologie und Physiologie, die dazu nötig ist, evolutiv einspart haben (MIKOLAJEWSKI et al. 2010, 2015, 2016).

Plastizität im Verhalten von Libellenlarven in Bezug auf die Ab- und Anwesenheit von Prädatoren ist seit langem bekannt (JOHNSON 1991). Plastizität wird immer dann evolviert, wenn sich Umweltparameter relativ kurzfristig ändern (PIGLUCCI 2001), also z.B. innerhalb einer oder nur weniger Generationen. Von allen fünf in Deutschland vorkommenden *Leucorrhinia*-Arten ist bekannt, dass deren Larven in Gewässern sowohl mit als auch ohne Fischprädatoren vorkommen können, wenn auch unterschiedlich oft und in unterschiedlichen Abundanzen (MIKOLAJEWSKI & JOHANSSON 2004; SCHIRRMACHER et al. 2007; MAUERSBERGER 2010; PETRIN et al. 2010; MIKOLAJEWSKI et al. 2016). MIKOLAJEWSKI & JOHANSSON (2004) und MIKOLAJEWSKI et al. (2004) haben gezeigt, dass sowohl die Fischgewässer-Art *L. albifrons* als auch die Invertebratengewässer-Art *L. dubia* ihre Aktivität in der Anwesenheit von Fischen reduzieren, nicht jedoch *L. caudalis*, und *L. rubicunda*. Dies deckt sich mit den hier dargestellten Daten. *Leucorrhinia caudalis* hat bereits eine schon so geringe Aktivität, dass eine weitere Verringerung kaum vorstellbar scheint. Außerdem sollte die Grundaktivität bei dieser Art bereits an die Anwesenheit von Fischen angepasst sein, da sie stets in Gewässern mit Fischen reproduziert, was eine plastische Anpassung an Fische unnötig macht. Die Larven von *L. rubicunda* stehen wahrscheinlich nicht unter Selektion durch Fischprädation, da sie lediglich in sehr wenigen Ausnahmen in Fischgewässern gefunden werden können und dann in nur geringen Dichten (MIKOLA-

JEWSKI & JOHANSSON 2004). Obwohl *L. pectoralis* (MAUERSBERGER 2010; MIKOLAJEWSKI et al. 2015) wie auch *L. dubia* (PETRIN et al. 2010) sowohl in Fisch- als auch Invertebratengewässern vorkommt, reduzieren die Larven, im Gegensatz zu *L. dubia*, nicht ihre Aktivität nicht in Anwesenheit von Fischen. Möglicherweise weist *L. pectoralis* weitere Strategien auf, wie z.B. in andere Mikrohabitate ausweichen, um Fischenprädation zu vermeiden. Jedoch ist hierzu noch nichts bekannt.

Neben der Aktivität nutzen *Leucorrhinia*-Larven auch die Möglichkeit, Prädatoren räumlich aus dem Weg zu gehen (SIH 1987). Unsere Messungen stimmen mit denen von WOHLFAHRT et al. (2006) an Larven von *Coenagrion puella*, *Lesites sponso*, *Platycnemis pennipes* und *Sympetrum striolatum* überein. Allerdings ist unseres Wissens nach nichts über die Ausprägung dieser Verhaltensweise im natürlichen Habitat bekannt. Interessant wäre es z.B. zu untersuchen, inwieweit *Leucorrhinia*-Arten möglicherweise in andere Bereiche ausweichen, um Fischen aus dem Weg zu gehen und welche Kosten dies nach sich zieht.

Libellenlarven weisen eine Reihe von Anpassungen auf, um sich vor Prädatoren zu schützen (CORBET 1999). Organismen können mit Verhaltensanpassungen wie in dieser Studie dabei teilweise sehr schnell und direkt auf mögliche Bedrohungen durch Prädatoren reagieren. Allerdings gibt es, neben den bereits im Text erwähnten unbeantworteten Fragen, eine ganze Reihe weiterer Aspekte, die beachtet werden sollten. Zum Beispiel wurde bisher grob in Fische und Invertebraten als Prädatoren unterteilt, um die Verbreitung und Verhaltens- sowie morphologischen und physiologischen Anpassungen bei *Leucorrhinia*-Arten zu erklären. Interessant wäre es sicherlich, hier eine weitere Differenzierung der einzelnen Jagdstrategien sowohl von unterschiedlichen Fisch- als auch invertebraten Prädatoren vorzunehmen. Ein weiterer Aspekt wäre, wie weitere Habitatparameter mit der An- bzw. Abwesenheit verschiedener Prädatoren interagieren und sich auf Anpassungen von *Leucorrhinia*-Arten auswirken.

Danksagung

Vielen Dank an Bianca Wohlfahrt für die großartige Unterstützung bei der Datenerhebung und Friederike Kastner für die kritische Durchsicht des Manuskripts.

Literatur

- ABRAMS P.A. & L. ROWE (1996) The effects of predation on the age and size of maturity of prey. *Evolution* 50: 1051–1061
- BOURDEAU P.E. & F. JOHANSSON (2012) Predator-induced morphological defences as by-product of prey behaviour: a review and prospectus. *Oikos* 121: 1175–1190
- BENARD M.F. (2004) Predator-induced phenotypic plasticity in organisms with complex life histories. *Annual Review of*

Ecology, Evolution and Systematics 35: 651–673

BENKE A.C. (1970) A method for comparing individual growth rates of aquatic insects with special references to the Odonata. *Ecology* 51: 328–332

BRAUNER O. (2006) Einjährige Entwicklung von *Leucorrhinia pectoralis* und *Brachytron pratense* in einem Kleingewässer Nordost-brandenburgs. *Libellula* 25: 61–75

BRODIN T. & F. JOHANSSON (2004) Conflicting selection pressures on the growth/predation-risk trade-off in a damselfly. *Ecology* 85: 2927–2932

BRODIN T., D.J. MIKOLAJEWSKI & F. JOHANSSON (2006) Behavioural and life history effects of predator diet cues during ontogeny in damselfly larvae. *Oecologia* 148: 162–169

CORBET P.S. (1999) Dragonflies behavior and ecology of Odonata. Cornell University Press, New York

CRAWLEY M.J. (2007) The R book. Wiley, Chichester

DMITRIEW C. (2011) The evolution of growth trajectories: what limits growth rate? *Biological Reviews* 86: 97–116

FOX J. & S. WEISBERG (2011) An {R} Companion to Applied Regression, Second Edition. Thousand Oaks CA: Sage. <http://socserv.socsci.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion>, letzter Zugriff 15.10.2016

GERRITSEN J. & J.R. STRICKLER (1977) Encounter probabilities and community structure in zooplankton: a mathematical model. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 34: 73–82

HÖVMÖLLER R. & F. JOHANSSON (2004) A phylogenetic perspective on larval spine morphology in *Leucorrhinia* (Odonata: Libellulidae) based on ITS1, 5.8S, and ITS2 rDNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 30: 653–662

JOHANSSON F. (2000) The slow-fast life style characteristics in a suite of six species of odonate larvae. *Freshwater Biology* 43: 149–159

MAUERSBERGER R., F.-J. SCHIEL & K. BURBACH (2003) Zur Verbreitung und aktuellen Bestandssituation von *Leucorrhinia caudalis* in Deutschland (Odonata: Libellulidae). *Libellula* 22: 143–182

MAUERSBERGER R. (2010) *Leucorrhinia pectoralis* can coexist with fish (Odonata: Libellulidae). *International Journal of Odonatology* 13: 193–204

MCPECK M.A. (2004) The growth/predation risk trade-off: so what is the mechanism? *The American Naturalist* 163: E88–E111

MIKOLAJEWSKI D.J. & F. JOHANSSON (2004) Morphological and behavioral defenses in dragonfly larvae: trait compensation and cospecialization. *Behavioral Ecology* 15: 614–620

MIKOLAJEWSKI D.J., K.G. LEIPALT, A. CONRAD, S. GIERE & J. WEYER (2004) Schneller als gedacht: einjährige Larvalentwicklung und 'slow life style' bei *Leucorrhinia caudalis* (Odonata: Libellulidae). *Libellula* 23: 161–171

MIKOLAJEWSKI D.J. & J. ROLFF (2004) Benefits of morphological defence demonstrated by direct manipulation in larval dragonflies. *Evolutionary Ecology Research* 6: 619–626

MIKOLAJEWSKI D.J., F. JOHANSSON, B. WOHLFAHRT & R. STOKS (2006) Invertebrate predation selects for the loss of a morphological antipredator trait. *Evolution* 60: 1306–1310

MIKOLAJEWSKI D.J., M. DE BLOCK, J. ROLFF, F. JOHANSSON, A. P. BECKERMAN & R. STOKS (2010) Predator-driven trait diversification in a dragonfly genus: covariation in behavioral and morphological antipredator defense. *Evolution* 64: 3327–3335

- MIKOLAJEWSKI D.J., K. SCHARNWEBER, B. JIANG, S. LEICHT, R. MAUERSBERGER, & F. JOHANSSON (2016) Changing the habitat: the evolution of intercorrelated traits to escape from predators. *Journal of Evolutionary Biology* 29: 1394–1405.
- MIKOLAJEWSKI D.J., L. RÜSEN, R. MAUERSBERGER, F. JOHANSSON & J. ROLFF (2015) Relaxed predation results in reduced phenotypic integration in a suite of dragonflies. *Journal of Evolutionary Biology* 28: 1354–1363
- PETRIN Z., E.G. SCHILLING, C.S. LOFTIN, & F. JOHANSSON (2010) Predators shape distribution and promote diversification of morphological defenses in Leucorrhinia, Odonata. *Evolutionary Ecology* 24: 1003–1016
- PIGLIUCCI M. (2001) Phenotypic plasticity beyond nature and nurture. The Johns Hopkins University Press, Baltimore
- R CORE TEAM (2015) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>, letzter Zugriff: 15.10.2015
- SCHIRRMACHER K., F.-J. SCHIEL & A. MARTENS (2007) Einjährige Entwicklung von Gomphus pulchellus und Leucorrhinia caudalis in einem neu angelegten Gewässer (Odonata: Gomphidae, Libellulidae). *Libellula* 26: 189–192
- SIH A. (1987) Predators and prey life style. In: KERFOOT W.C. & A. SIH (Eds) Predation: direct and indirect impacts on aquatic communities: 203–224. University Press of New England, Hanover and London
- SOKOLOVSKA N., L. ROWE & F. JOHANSSON (2000) Fitness and body size in mature odonates. *Ecological Entomology* 25: 239–248
- STERNBERG K. & R. BUCHWALD (2000) Die Libellen Baden-Württembergs Band 2: Großlibellen (Anisoptera). Ulmer, Stuttgart
- STOKS R. & M.A. MCPEEK (2003) Antipredator behavior and physiology determine Lestes species turnover along the pond-permanence gradient. *Ecology* 84: 3327–3338
- STOKS R., I. SWILLEN & M. DE BLOCK (2012) Behaviour and physiology shape the growth accelerations associated with predation risk, high temperature and southern latitudes in Ischnura damselfly larvae. *Journal of Animal Ecology* 81: 1034–1040
- SUHLING F., G. SAHLEN, J. KAPERSKI & D. GAEDKE (2005) Behavioural and life history traits in temporary and perennial waters: comparison among three pairs of sibling dragonfly species. *Oikos* 108: 609–617
- WELLBORN G.A., D.K. SKELLY & E.E. WERNER (1996) Mechanisms creating community structure across a freshwater habitat gradient. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 337–363
- WERNER E.E. & B.R. ANHOLT (1993) Ecological consequences of the trade-off between growth and mortality rates mediated by foraging activity. *The American Naturalist* 142: 242–272
- WILDERMUTH H. (1994) Populationsdynamik der Grossen Moosjungfer, Leucorrhinia pectoralis Chapentier, 1825 (Odonata, Libellulidae). *Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz* 3: 25–39
- WOHLFAHRT B., D.J. MIKOLAJEWSKI, G. JOOP & F. SUHLING (2006) Are behavioural traits in prey sensitive to the risk imposed by predatory fish? *Freshwater Biology* 51: 76–84
- WOHLFAHRT B., D.J. MIKOLAJEWSKI, G. JOOP & S.M. VAMOSI (2007) Ontogenetic changes in the association between antipredator responses and growth variables. *Ecological Entomology* 32: 567–574

Manuskripteingang: 26. Oktober 2016