

# Froschattacken auf schlüpfende Kleinlibellen

Hansruedi Wildermuth<sup>1</sup> und Beat Schneider<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Haltbergstrasse 43, CH-8630 Rüti, hansruedi@wildermuth.ch

<sup>2</sup> Wolfbühlstrasse 34A, CH-8408 Winterthur, beatsch@bluemail.ch

## Abstract

**Frog attacks on emerging damselflies** – Besides birds and spiders, frogs are among the most important predators of dragonflies. While ovipositing females and tandems may successfully avoid being preyed on by frogs, pharate larvae as well as emerging and freshly emerged imagines seem to be helplessly exposed to their predators. However, this is not principally the case. By means of video films from a gravel pit by the river Rhine at the Swiss/German border we demonstrate by several examples that damselflies during emergence may react on approaching green frogs and avoid predation by different tactics. Pharate larvae and emerging imagines either remained motionless and were no longer noticed by the predator or the larvae suddenly disengaged from the substrate and dropped with flipping movements back into the water. Frog attacks occurred at the water line, from floating platforms or by stalking their prey under the water surface. Prey-catching leap and tongue projection were released by movements of the prey, occasionally occurring with some delay. Frog attacks on emerging damselflies were only sometimes successful. Thus, damselflies are able to actively avoid predation even during emergence.

## Zusammenfassung

Zu den wichtigsten natürlichen Raubfeinden der Libellen gehören neben Vögeln und Spinnen auch Grünfrösche. Während Eier legende Tandems und Weibchen den Froschattacken durch Flucht oder Ausweichmanöver oft erfolgreich entgehen können, scheinen schlupfbereite Larven sowie schlüpfende und frisch geschlüpfte Imagines ihren Prädatoren hilflos ausgesetzt zu sein. Wir zeigen anhand von Filmaufnahmen aus einer Kiesgrube am Hochrhein an mehreren Fallbeispielen, dass dies nicht grundsätzlich zutrifft. Schlupfbereite, aus dem Wasser gekrochene Kleinlibellenlarven reagierten auf sich annähernde Grünfrösche unterschiedlich: Entweder blieben sie reglos sitzen und wurden von den Fröschen nicht weiter beachtet, oder sie lösten sich blitzschnell vom Substrat und ließen sich ins Wasser fallen, wo sie vor Froschangriffen sicher waren. Der Fangsprung wurde durch Bewegungen der Beuteobjekts ausgelöst, der, zusammen mit dem Ausschleudern der Zunge, manchmal mit etwas Verzögerung erfolgte. Nur ein Teil der Attacken war für die Frösche erfolgreich. Damit sind Kleinlibellen selbst während der Emergenz in der Lage, Beuteangriffe aktiv zu vermeiden.

## Einleitung

Frösche zählen unter den Wirbeltieren neben den Vögeln zu den wichtigsten Raubfeinden der Libellen-Imagines (REHFELDT 1995; CORBET 1999: 329). Grünfrösche (*Pelophylax* spp.) fangen Libellen, indem sie diesen am Gewässerrand, an der Wasseroberfläche oder auf einer schwimmenden Plattform auflauern, von wo aus sie die Beute mit plötzlichem Zungenschlag direkt oder nach kurzem Sprung schnappen. Auslöser der Beutefanghandlung sind sich bewegende Objekte bestimmter Größen (EWERT 1976; RÜPPELL 1984). Erbeutet werden meist Eier legende Weibchen oder Tandems (CORBET 1999: 33; STERNBERG & BUCHWALD 1999: 163; WILDERMUTH & MARTENS 2019: 115, 339, 706). Die Libellen sind in diesen Situationen allerdings stets aufmerksam und so mobil, sodass ihnen bei Froschangriffen in vielen Fällen die Flucht gelingt (REHFELDT 1995; RÜPPELL & SCHNEIDER 2019, RÜPPELL et al. 2020). Ganz anders verhält sich dies während des Schlüpfens, d.h. vom Augenblick, in dem die Larven aus dem Wasser kriechen über die Imaginalhäutung bis zum Jungfernflug. In dieser Phase scheinen sie Froschangriffen hilflos ausgesetzt zu sein (z.B. CORBET 1999: 254). Aber selbst in dieser Situation gelingt es ihnen manchmal, sich aktiv der Prädation zu entziehen (SCHNEIDER & WILDERMUTH 2019). Wir berichten hier anhand von Filmaufnahmen über mehrere Fälle, die entweder für die Frösche als Prädatoren erfolgreich waren oder bei denen die Libellen durch angepasstes Verhalten der Prädation entgingen.

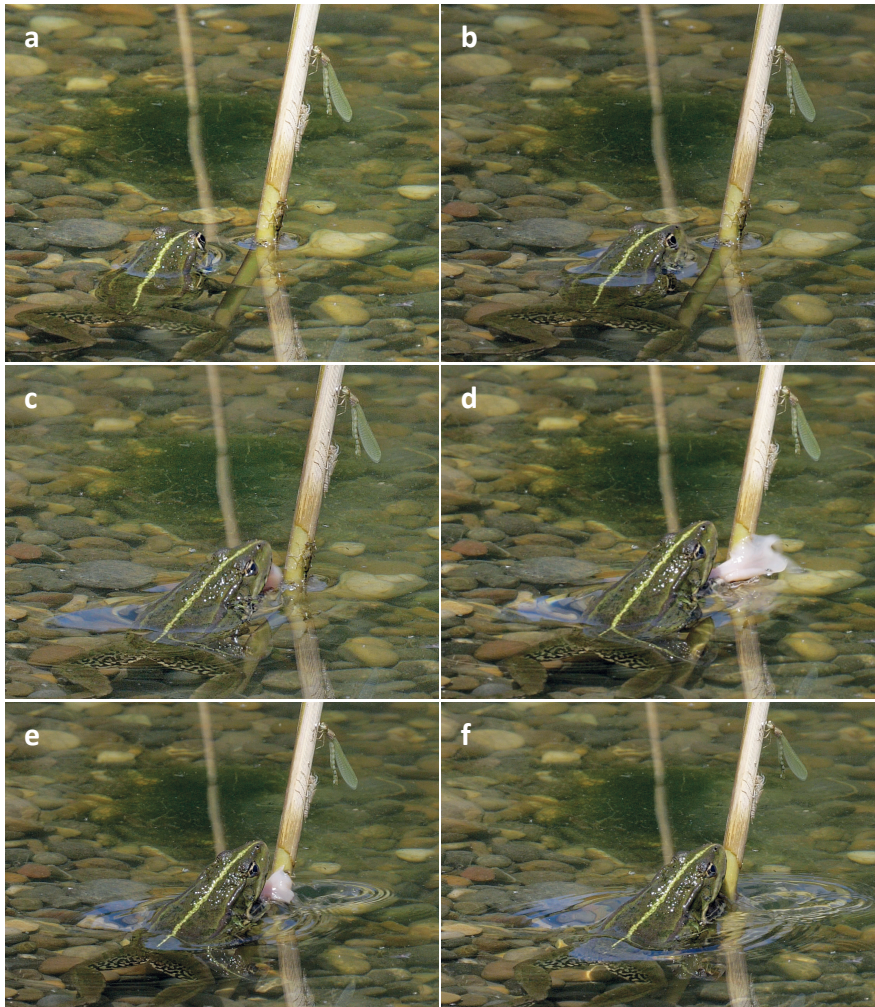
## Untersuchungsort und Methoden

Beobachtungsort war ein ca. 30 × 40 m großer Weiher in einer teilweise noch in Betrieb stehenden Kiesgrube bei Weiach am Hochrhein, Schweiz (47.566944N, 8.443056E, 365 m ü. NHN.). Das Gewässer war nur spärlich bewachsen, die Uferbereiche bestanden hauptsächlich aus grobem Kies. Die Libellenfauna setzte sich aus typischen Arten der größeren Pioniergewässer zusammen, wobei unter den Großlibellen *Crocothemis erythraea*, *Libellula depressa* und *Orthetrum cancellatum* dominierten. Unter den Kleinlibellen war *Enallagma cyathigerum* am häufigsten. Hauptprädatoren der Libellen waren Bachstelze *Motacilla alba* und Seefrosch *Pelophylax ridibundus* (s.a. SCHNEIDER & WILDERMUTH 2019). Froschangriffe auf schlüpfende Kleinlibellen wurden mit einer Fotokamera mit Videofunktion (Panasonic DC-GH5S LUMIX G DSLM mit Zoom-Objektiv 100–400 mm und 200 Bildern/s) gefilmt. Die Belichtungszeit betrug 1/600–1/800 s. Die Analyse der Videofilme erfolgte – teils Bild für Bild – am Bildschirm. Zur Bestimmung der Kleinlibellenlarven, soweit dies überhaupt möglich war, wurden CHAM (2009) und BROCHARD & VAN DER PLOEG (2014) benutzt.

## Beobachtungen

### Fall 1 (Abb. 1a–f)

Eine schlupffreie Libellenlarve – vermutlich *Enallagma cyathigerum* – ist an einem Schilfhalm aus dem Wasser hochgeklettert und macht Pause. Ihr Hinterleibsende



**Abbildung 1:** Erfolgreiche Froschattacke auf Kleinlibellenlarve kurz vor der Imaginalhäutung. (a) Eine Libellenlarve ist neben einem Seefrosch *Pelophylax ridibundus* an einem Schilfhalm aus dem Wasser gekrochen und pausiert. Darüber sitzt eine frisch geschlüpfte, noch flugunfähige Kleinlibelle. Ausgelöst durch eine Beinbewegung der Larve richtet sich der Frosch mit dem Kopf zur Beute aus (b), öffnet das Maul (c), schleudert die Zunge aus (d), zieht die Zunge samt Beute ein (e) und schließt das Maul (f). 30.05.2018. – **Figure 1.** Successful frog attack on damselfly larva shortly before emergence. (a) A damselfly larva has crept out of the water along a reed stem close by a marsh frog and pauses. Above the larva a damselfly has freshly emerged, still unable to fly. Triggered by leg motion of the larva the frog orients to the prey (b), opens its mouth (c), shoots its tongue (d), retracts the tongue with the prey sticking on it (e) and closes the mouth (f). 30-v-2018. Stills from video film by BS

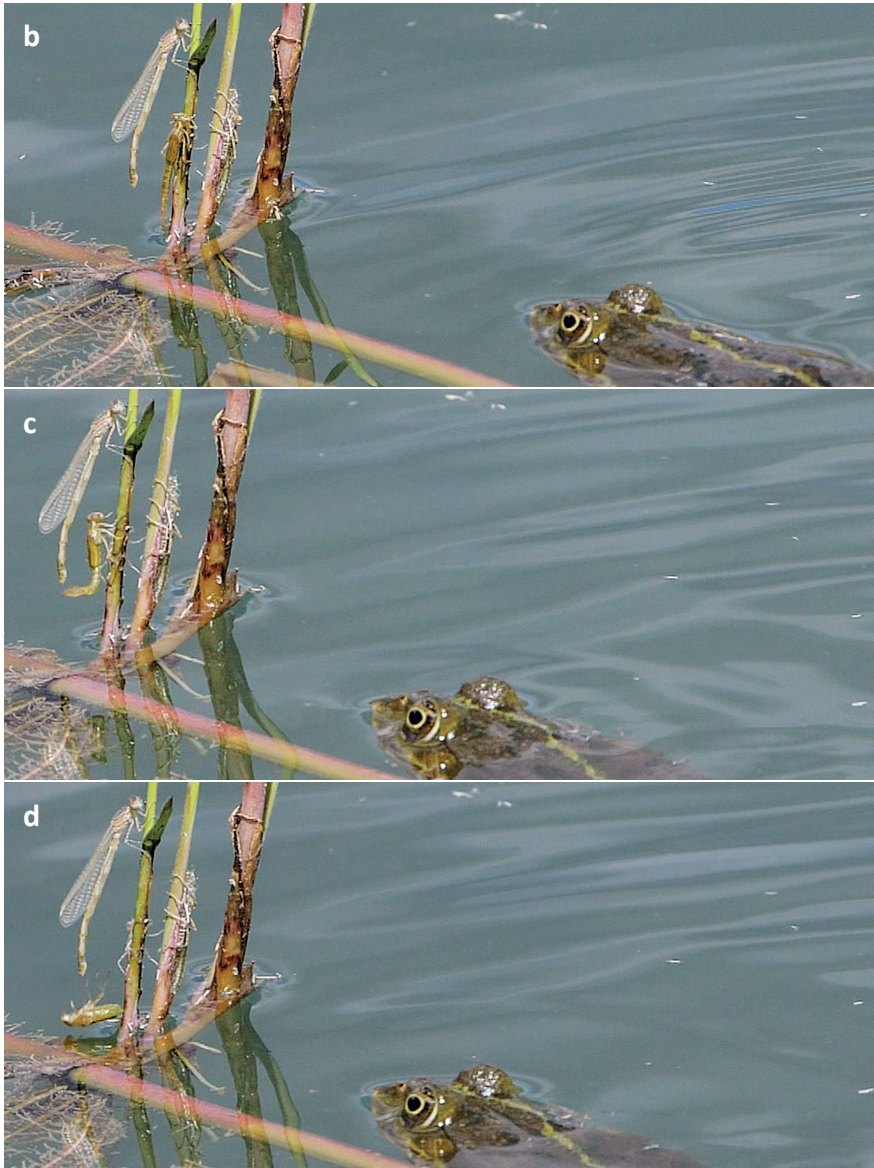
samt Kiemenblättchen ist noch im Wasser eingetaucht. Darüber hat sich am selben Halm eine andere Libelle bereits aus der Larvenhülle befreit. Nur 3,5 cm neben der schlupfbereiten Larve liegt ein Seefrosch reglos im Wasser. Der Kopf und der Vorderteil des Rumpfes ragen aus dem Wasser, das rechte Auge liegt auf der Höhe der Libellenlarve. Diese macht sich nun daran, vollständig aus dem Wasser zu steigen. Dabei zieht sie zuerst das linke und dann das rechte Vorderbein nach vorn, etwas später folgt das rechte Mittelbein. Erst als sie das linke Hinterbein, zwar langsam aber dennoch augenfällig, nach vorn bewegt, reagiert der Frosch, indem er seinen Kopf zuerst zur Libelle ausrichtet, dann blitzschnell das Maul öffnet, die Zunge ausschleudert, die Beute mit der Zungenspitze ergreift und durch Einziehen der Augäpfel in den Schlund befördert. Nach kurzer Zeit wendet sich der Frosch ab und schwimmt zum nahen Ufer. Der Vorgang von der Ausrichtbewegung des Frosches bis zum Ende der Schnappbewegung dauerte ca. 0,4 s.

### Fall 2 (Abb. 2a–g)

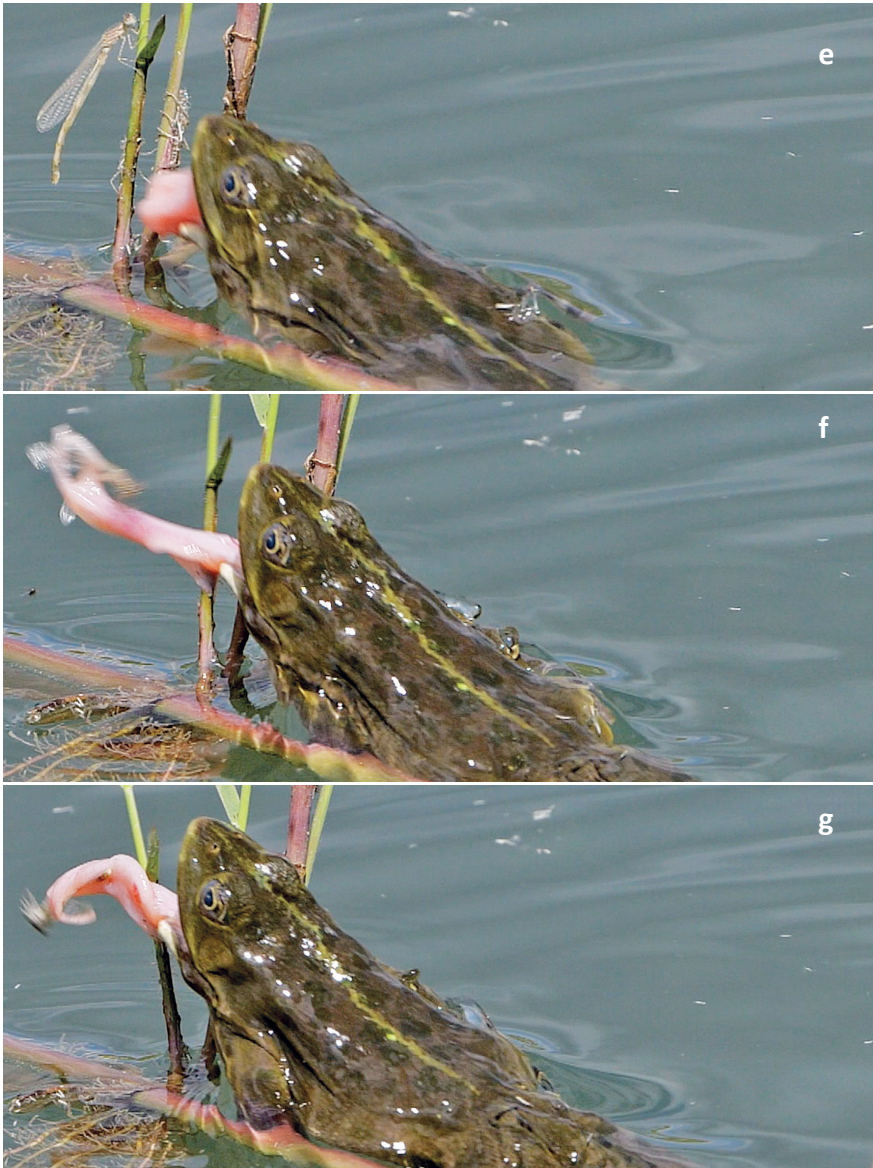
Eine schlupffreie Larve einer Kleinlibelle – wahrscheinlich *Enallagma cyathigerum* – steigt aus dem Wasser an einem Schilfspross so weit empor, bis der ganze Körper am Trockenen ist. Unmittelbar darüber, oberhalb einer Exuvie, sitzt reglos eine frisch geschlüpfte Kleinlibelle vermutlich derselben Art; sie ist noch nicht



**Abbildung 2a:** Am vegetationsarmen Beobachtungsgewässer sind auftauchende Pflanzenteile Schwerpunkte der Emergenz und damit auch von Froschangriffen. Links: frisch geschlüpfte Libelle, schlupffreie Larve und dahinter versteckt die Exuvie dieser Libelle. Bildmitte: Exuvie und schlupffreie Larve. 22.06.2018. – **Figure 2a.** At the sparsely vegetated study site rising plants above the water are hotspots of damselfly emergence and therefore also of frog attacks. Left: freshly emerged damselfly, pharate larva and behind it the exuvia of this damselfly. Middle of the picture: exuvia and pharate damselfly larva. 22-vi-2018. Still from video film by BS



**Abbildung 2b–d:** Froschattacke auf schlupffreie Libellenlarve. **(b)** Ausgelöst durch Bewegungen der Larve schleicht sich ein Frosch an. **(c)** Die Larve stößt sich vom Substrat ab und **(d)** lässt sich ins Wasser fallen. 22.06.2018. – **Figure 2b–d.** Frog attack on pharate damselfly larva. **(b)** Triggered by motion of the larva a frog is sneaking up. **(c)** The larva disengages from the support and **(d)** drops into the water. 22-vi-2018. Stills from video film by BS

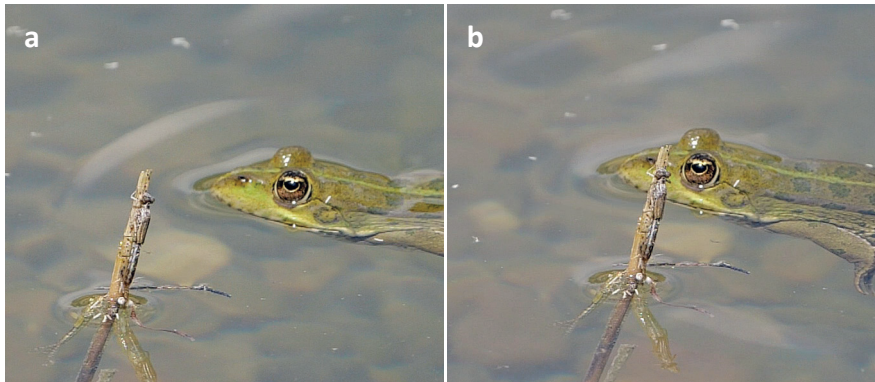


**Abbildung 2e–g:** Der Frosch hat zum Beutesprung angesetzt, öffnet das Maul (e), schleudert die Zunge heraus und ergreift damit die frisch geschlüpfte Libelle statt der inzwischen abgetauchten Larve (f, g). 22.06.2018. – **Figure 2e–g.** The frog has started the pounce and opens its mouth (e), shoots its tongue and grasps the freshly emerged damselfly instead of the larva that had dropped by now (f, g). 22-vi-2018. Stills from video film by BS

ausgehärtet. Nun schlägt die Larve mit dem Hinterleib einmal kräftig seitlich aus und verlagert dabei kurz die Beine. Offenbar durch diese Bewegungen ausgelöst, nähert sich aus einer Entfernung von ca. 25 cm behutsam schleichend ein Frosch dicht unter der Wasseroberfläche der Larve. Rund 10 cm davor tauchen Augen und Nasenöffnungen des Frosches aus dem Wasser auf, die Nickhaut wird zurückgezogen. Nachdem sich die Distanz auf 6 cm verkürzt hat, löst sich die Larve plötzlich vom Substrat, lässt sich rücklings, wie ein Fisch zappelnd, ins Wasser fallen und taucht ab. Erst jetzt – und damit 0,25 s zu spät – setzt der Frosch zum Beutesprung an, indem er seine Hinterbeine anzieht, sich kräftig mit seinen Schwimmflossen am Wasser abstößt, das Maul öffnet und die Zunge ausschleudert. Mit ihrer klebrigen Spitze erreicht diese statt der zuvor angepeilten Larve die darüber sitzende frisch geschlüpfte Libelle, die gleich verschluckt wird. Die Larve hingegen entkommt.

### Fall 3 (Abb. 3a, b)

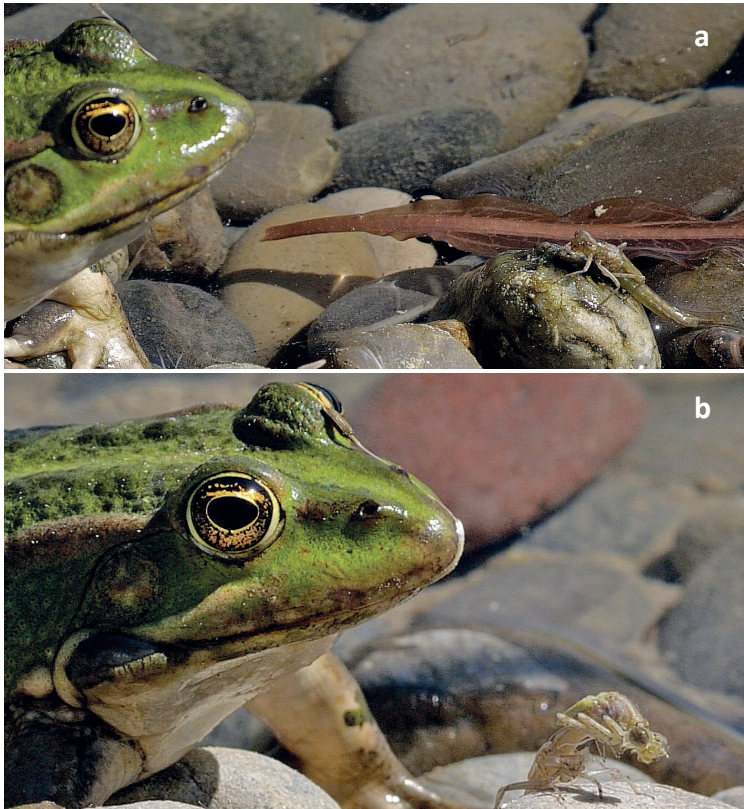
Eine Kleinlibellenlarve – vermutlich *Sympetma fusca* – ist an einem kurzen emersen Pflanzenstängel aus dem Wasser geklettert und macht sich eng ans Substrat geklammert zur Imaginalhäutung bereit. Einige Zentimeter dahinter gleitet ein Frosch gleichmäßig langsam, mit behutsam rudern den Beinbewegungen und einer Geschwindigkeit von 5,4 cm/s vorbei. Die Larve dreht sich im Kopf- und Brustbereich fast unmerklich ein kleines Stück um das Substrat vom Frosch weg und bewegt dabei kurz auch die beiden Vorderbeine. Wie der Frosch weitergleitet, dreht sich die Larve wieder zurück. Der Frosch zeigt keinerlei Reaktionen. Die kleine Verschiebung ist im Zeitlupenfilm als Bewegung deutlich erkennbar, ebenso beim Vergleich der beiden Standbildfotos in Abbildung 3.



**Abbildung 3:** Ein Frosch schwimmt langsam an einer schlupfbereiten Kleinlibelle vorbei (a). Diese dreht sich fast unmerklich vom Frosch weg (b). 22.06.2018. – **Figure 3.** A frog slowly passes a pharate damselfly larva (a) whereby the latter turns away almost inconspicuously (b). 22-vi-2018. Stills from video film by BS

**Fall 4** (Abb. 4a, b)

**(a):** Eine Kleinlibellenlarve ist zum Schlupf aus dem Wasser auf einen Kieselstein geklettert. Daneben sitzt ein Frosch auf dem Trockenen. Seine Schnauzenspitze ist nur vier Zentimeter vom Kopf der Libellenlarve entfernt. Beide verhalten sich eine halbe Minute lang reglos. Dann wendet sich der Frosch auf der Stelle um ca. 100° landeinwärts, schnappt nach einer Beute außerhalb des Bildrandes und bleibt sitzen. Die Libellenlarve verharrt unverändert auf dem Stein; der Frosch hat sie offenbar nicht bemerkt. **(b):** In einem sehr ähnlichen Fall hat sich eine Kleinlibelle beim Schlupf bis auf den Hinterleib bereits teilweise aus der Exuvie befreit. Sie verhält sich völlig reglos und bleibt vom Frosch unbemerkt, bis dieser sich abwendet.

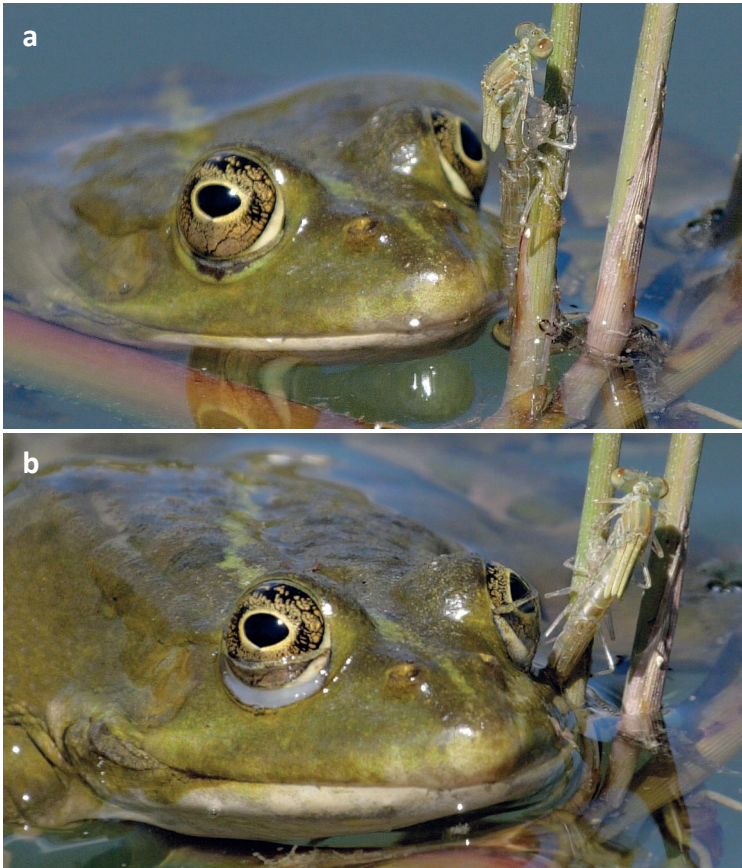


**Abbildung 4:** Ein Frosch übersieht aus nächster Nähe eine schlupffreie Libellenlarve (a) und eine schlüpfende Libelle (b). In beiden Fällen wandte sich der Frosch von einer möglichen Beute ab, ohne sie bemerkt zu haben. 29.04.2018. – **Figure 4.** A frog fails to see a pharate damselfly larva (a) and an emerging larva (b). In both cases the frog turned away from the potential prey without having recognized the potential prey. 29-iv-2018. Stills from video film by BS



**Fall 5** (Abb. 5 a, b)

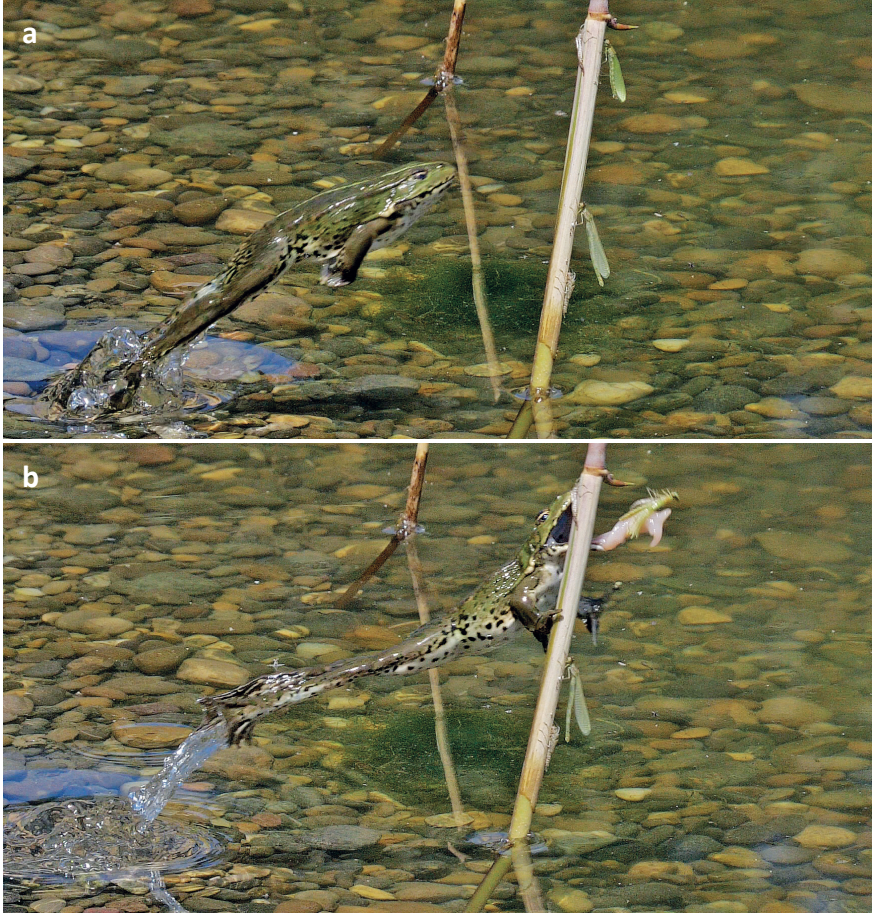
Eine Libellenlarve ist an einem Schilfspross vollständig aus dem Wasser geklettert und hat sich bereits halbwegs aus der Exuvie befreit. Die Beine hält sie an den Körper gezogen und bewegt sie fast unmerklich. Ein Frosch befindet sich in unmittelbarer Nähe und gleitet gegen den Schilfhalm. Nun drückt er den Halm mit seiner Schnauze leicht weg, verschiebt die Libellenlarve und bringt sie in eine schräge Position. Offenbar durch die Berührung ausgelöst, zieht der Frosch kurz die Augen ein und schiebt die Nickhaut von unten über die Hornhaut. Gleich darauf entfernt er sich von der Stelle, ohne die schlüpfende Libelle als potenzielle Beute bemerkt zu haben.



**Abbildung 5:** Ein Frosch übersieht eine schlüpfende Libelle aus nächster Nähe (a) und drückt diese bei halb geschlossener Nickhaut weg (b). 23.06.2018. – **Figure 5.** A frog overlooks an emerging damselfly at a close range (a) and pushes it away, the nictitating membrane closed halfway (b). 23-vi-2018. Stills from video film by BS

**Fall 6** (Abb. 6a, b)

Ein Frosch lauert am kiesigen Ufer auf Beute, den Körper halb im Wasser. An einem Schilfhalm, 22 cm vom Frosch entfernt und 12 cm über dem Wasser, sitzt eine frisch geschlüpfte Kleinlibelle, deren Hinterleib und Flügel noch nicht vollständig ausgestreckt sind. Sie bewegt ihren Körper langsam und rhythmisch auf und ab. Plötzlich setzt der Frosch zu einem mächtigen Sprung an, schnappt die Libelle mit ausgeschleuderter Zunge und fällt zurück ins Wasser. Der Beutesprung dauerte 0,5 s.



**Abbildung 6:** Ein Frosch fängt mit mächtigem Sprung (a) und ausgeschleuderter Zunge (b) eine frisch geschlüpfte Kleinlibelle. 30.05.2018. – **Figure 6.** A frog leaps to a freshly emerged damselfly (a) and grasps it with its extended tongue (b). 30-v-2018. Stills from video film by BS

**Fall 7 (Abb. 7a, b)**

Eine frisch geschlüpfte Kleinlibelle mit vollständig entfaltenen Flügeln sitzt am Gewässerufer dicht über dem Wasser am Schlupfsubstrat. Einige Zentimeter daneben, in seichtem Wasser, hält sich ein Frosch auf, den Kopf von der Libelle abgewandt gegen das Ufer gerichtet. Die Libelle verhält sich völlig regungslos. Nun bewegt sich der Frosch landeinwärts, dreht sich am Ufer um 180° und hält mit Blick aufs Wasser nach Beute Ausschau. Kaum hat sich der Frosch bewegt, fliegt die Libelle senkrecht nach oben weg.

**Fall 8 (Abb. 8a–c)**

In unmittelbarer Nähe von rege benutztem pflanzlichem Schlupfsubstrat kriecht eine schlupffreie Libellenlarve auf einen Frosch, dessen Kopf aus dem Wasser ragt. Die Larve läuft weiter über das rechte Auge des Frosches, der dieses unter Schließung der Nickhaut einzieht. Gleich darauf wischt der Frosch mit dem rechten Vorderfuß die Larve weg und beachtet sie nicht weiter.

**Diskussion**

Froschangriffe auf schlüpfende Libellen werden selten dokumentiert. So macht CORBET (1962) dazu keine Angaben. Auch in seinem Nachfolgewerk gibt es nur



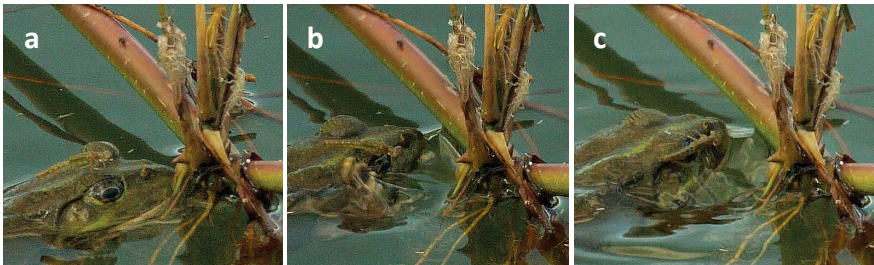
**Abbildung 7:** Ein Frosch kriecht neben einer frisch geschlüpfen Kleinlibelle aus dem Wasser (a). Ausgelöst durch seine Bewegungen fliegt die Libelle ab (b). 22.05.2018. – **Figure 7.** A frog creeps out of the water close to a freshly emerged damselfly (a). Triggered by the frog's motion the damselfly takes off (b). 22-v-2018. Stills from video film by BS

einen kurzen Hinweis darauf, dass Frösche der Gattung *Rana* Libellenlarven auf dem Weg zum Schlupfsubstrat attackieren (CORBET 1999: Tab. A.7.9. S. 634). PAJUNEN (1962) erwähnt aus Finnland den Grasfrosch *R. temporaria* als gelegentlichen Prädator von schlüpfenden *Leucorrhinia dubia*, und GELEN et al. (1970) fanden in den Niederlanden in den Mägen von neun ‚Wasserfröschen‘ *R. esculenta* u.a. schlupffreie Kleinlibellenlarven: 42 von *E. cyathigerum* und elf von *Lestes sponsa*. Ähnliche Beobachtungen machte MILLER (1964) in Uganda an zwei großen *Rana*-Arten, in deren Mägen er zahlreiche schlupffreie Larven von Großlibellen vorfand.

Unsere Filme sind weitere Dokumente von Froschattacken, hier vom Seeforscher *Pelophylax ridibundus*, auf schlüpfende Libellen. Ausgelöst wurden die Angriffe in jedem Fall durch Bewegungen der Beute, so wie es in dieser Hinsicht von der besonders gut untersuchten Erdkröte *Bufo bufo* bekannt ist (EIBL-EIBESFELDT 1952; EWERT 1976, 1999, 2004). Lag die Beute nicht in der Verlängerung der Körperachse des Frosches wie in unserem Fall 1, richtete sich dieser mit der Schnauzenspitze zunächst nach der Beute aus und schnappte erst danach zu, entsprechend der Taxis und Erbkoordination *sensu* TINBERGEN (1964: 81).

In zwei dokumentierten Fällen verfehlte der Frosch die schlupfbereiten Libellenlarven, weil diese sich rechtzeitig fallen ließen (s.a. SCHNEIDER & WILDERMUTH 2019). Der Frosch sprang dennoch und schnappte eine frische, reglos sitzende Libelle, die sich zufällig in der Sprunglinie über bzw. hinter dem angepeilten Beuteziel befand. Auch in diesen Fällen war die Bewegung der Larve Auslöser von Beutesprung und Schnappbewegung, die im Sinne der Erbkoordination automatisch – und nicht auf die reglose Libelle gezielt – vollständig abliefen.

Verhielt sich die schlupffreie Libellenlarve regungslos, wurde sie als Beute vom Frosch übersehen. Es könnte sein, dass sie den herannahenden Prädator als solchen erkennt und entsprechend reagiert. Dass schlupffreie Libellenlarven durch die Larvenhülle hindurch über ein gewisses – wenn auch reduziertes – Maß an Sehvermögen verfügen, zeigen Beobachtungen zum Schlupf von *Leucorrhinia*



**Abbildung 8:** Eine schlupffreie Libellenlarve steigt auf den Kopf eines Frosches (a) und kriecht diesem über das rechte Auge (b). Der Frosch wischt die Libelle mit dem Vorderfuß weg (c). 22.06.2018. – **Figure 8.** A damselfly larva ready to emerge climbs on the head of a frog (a) and creeps over its right eye (b). The frog wipes the larva off with the fore leg (c). 22-vi-2018. Stills from video film by BS

*pectoralis*: Die sonst überall braun pigmentierte, opake Exuvie ist im Bereich der Augen farblos und damit weitgehend lichtdurchlässig (WILDERMUTH 2017).

Sich ins Wasser fallen lassen, wie im hier dokumentierten Fall 2, ist bei schlupfbereiten Kleinlibellen eine Taktik, um der Prädation durch Frösche zu entgehen (s.a. SCHNEIDER & WILDERMUTH 2019). Damit fragt sich aber, weshalb sie dies überhaupt tun und warum Stillhalten als bewährte Taktik nicht einfach genügt. Filmdokumente von nahrungssuchenden Bachstelzen *Motacilla alba* belegen, dass diese auch bewegungslose Libellenlarven erbeuten (SCHNEIDER & WILDERMUTH 2019). Vermutlich machen die Libellenlarven keinen Unterschied zwischen Vogel und Frosch; größere, sich rasch nähernde Objekte gleich welcher Art werden als Gefahr erkannt, entsprechend fällt die Reaktion aus.

Schlupffreie Kleinlibellenlarven werden nur außerhalb des Wassers angegriffen; unter Wasser sind die Larven vor Froschattacken sicher. Kam der Frosch mit dem Kopf zufällig in Berührung mit einer schlupffreien Larve oder kroch diese dem Frosch über den Kopf, löste sie keine Beutefanghandlung aus.

Frisch geschlüpfte, regungslos am Schlupfsubstrat sitzende Kleinlibellen können sich mit plötzlichem Abflug gut vor herannahenden Fröschen retten, vorausgesetzt, die Flügel sind genügend ausgehärtet und die Flugmuskeln funktionieren.

Nach unseren Beobachtungen zeigt sich, dass Kleinlibellenlarven ihren Prädatoren auch während der Emergenz nicht völlig hilflos ausgesetzt sind und zumindest bei Froschattacken durch angepasstes Verhalten – blitzschnell fliehen oder erstarren – durchaus Überlebenschancen haben.

## Dank

Dagmar Hilfert-Rüppell und Georg Rüppel danken wir für wertvolle Kommentare und Ergänzungen zum Manuskript.

## Literatur

- BROCHARD C. & E. VAN DER PLOEG (2014) Fotogids Larven van Libellen. KNNV Publishing, Zeist
- CHAM S. (2009) Field Guide to the larvae and exuviae of British Dragonflies. Vol. 2: Damselflies (Zygoptera). British Dragonfly Society, Peterborough
- CORBET P.S. (1962) A Biology of Dragonflies. Witherby, London
- CORBET P.S. (1999) Dragonflies. Behaviour and Ecology of Odonata. Harley Books, Colchester
- EIBL-EIBESFELDT I. (1952) Nahrungserwerb und Beuteschema der Erdkröte (*Bufo bufo* L.). *Behaviour* 4: 1–35
- EWERT J.-P. (1976) The visual system of the toad: Behavioral and physiological studies on a pattern recognition system. In: FITE K.V. (Ed.): The amphibian visual system. A multidisciplinary approach. Academic Press, London New York: 141–202
- EWERT J.-P. (1999) Tinbergens Konzept der Gestalt-Wahrnehmung für die Auslösung von Verhaltensweisen durch Schlüsselreize – Beweise aus ethologischer und neuro-

- ethologischer Sicht. In: NEUMANN G.H. & K.H. SCHARF (Ed.) Vergleichende Verhaltensbiologie – gegenwärtiger Forschungsstand (2. Aufl.): 197–227. Aulis-Verlag Deubner, Köln
- EWERT J.-P. (2004) Motion perception shapes the visual world of Amphibians. In: PRETE F.R. (ed.) Complex worlds from simpler nervous systems. MIT Press Cambridge, Mass. and London, England: 117–160
- GEELEN J.F.M., J.J. GELDER & H.A.M.M. SAX (1970) Insekten als voedsel van de Groene Kikker (*Rana esculenta* L.). *Entomologische Berichten* 30: 171–177
- MILLER P.L. (1964) Notes on *Ictinogomphus ferox* Rambur (Odonata, Gomphidae). *Entomologist* 97: 52–66
- PAJUNEN V.I. (1962) Studies on the population ecology of *Leucorrhinia dubia* V.D. Lind. (Odon., Libellulidae). *Annales Zoologici Societatis Zoologicae Botanicae Fennicae 'Vanamo'* 24: 1–78
- REHFELDT G.E. (1995) Natürliche Feinde, Parasiten und Fortpflanzung der Libellen. Odonatological Monographs 1, Braunschweig
- RÜPPELL G. (1984) *Rana esculenta* (Ranidae) Beuteerwerb. Institut für den wissenschaftlichen Film. Film E 2819. Publikationen zu den wissenschaftlichen Filmen. Sektion Biologie Serie 16, Nummer 31
- RÜPPELL G. & B. SCHNEIDER (2019) Aus der Schusslinie – Libellenreaktionen bei Froschangriffen. Tagungsband 38. Jahrestagung der Gesellschaft deutschsprachiger Odonatologen (GdO e.V.): 28
- RÜPPELL G., D. HILFERT-RÜPPELL, B. SCHNEIDER & H. DEDENBACH (2020) On the firing line – interactions between hunting frogs and Odonata. *International Journal of Odonatology* 23: 1–19
- SCHNEIDER B. & H. WILDERMUTH (2019) How do emerging damselflies cope with predator attacks? (Odonata: Zygoptera). *Notulae odonatologicae* 9: 152–157
- STERNBERG K. & R. BUCHWALD (Ed.) (1999) Die Libellen Baden-Württembergs Band 1. Ulmer, Stuttgart
- TINBERGEN N. (1965) Instinktlehre – Vergleichende Erforschung angeborenen Verhaltens. 3. Auflage. Parey, Berlin und Hamburg
- WILDERMUTH H. (2017) Zum Verhalten der Großen Moosjungfer *Leucorrhinia pectoralis* vor, während und nach dem Schlupf (Odonata: Libellulidae). *Mercuriale* 17: 17–25
- WILDERMUTH H. & A. MARTENS (2019) Die Libellen Europas. Quelle & Meyer, Wiesbaden

*Manuskripteingang: 21. April 2020*