

SHORT COMMUNICATIONS

**ENTWICKLUNGSZYKLEN UND MORPHOMETRISCHE
DIFFERENZIERUNGEN IN EINER LARVENPOPULATION
VON *PLATYCNEMIS PENNIPES* (PALLAS)
(ZYGOPTERA: PLATYCNEMIDIDAE)**

T. BROCKHAUS

An der Morgensonne 5, D-09287 Jahnsdorf/Erzgebirge, Deutschland
e-mail: t-brockhaus@t-online.de

Received October 7, 2003 / Revised and Accepted November 30, 2003

DEVELOPMENT CYCLES AND MORPHOMETRIC DIFFERENCES IN A *PLATYCNEMIS PENNIPES* (PALLAS) LARVAL POPULATION (ZYGOPTERA: PLATYCNEMIDIDAE). — A larval population was studied (1994-1996) on the Zschopau river, Saxony, Germany. In 325 larvae head widths and wing-sheath lengths were measured, and the abdominal segments that were partly or completely covered by the wing-sheaths were counted. Within the population, there was much size variation throughout the yr. This is interpreted in terms of co-occurrence of the univoltine and semivoltine cohorts. The semivoltine F-0 larvae were larger than the univoltine of the same stage. There are more ♂♂ than ♀♀ in the larval population.

EINLEITUNG

Größenunterschiede spielen eine wesentliche Rolle für Verhaltensaktivitäten und Wachstumsvorgänge in Larvenpopulationen von Libellen (FINCKE, 1996; GRIBBIN & THOMPSON, 1990; HOPPER et al., 1996; McPEEK & CROWLEY, 1987; RICHARDSON & ANHOLT, 1995; WISSINGER, 1988). Untersuchungen belegen, dass die Entwicklung vor allem der Zygopteren als Prädatoren der mittleren trophischen Ebene wesentlich von inter- und intraspezifischer Konkurrenz beeinflusst wird (Zusammenfassung in JOHNSON, 1991). Die Larven entwickeln sich in Abhängigkeit vom Nahrungsangebot unterschiedlich schnell (HARVEY & CORBET, 1985; LAWTON et al., 1980). Sie müssen der Prädation durch Fische (z.B. DIXON & BAKER, 1988; RYAZANOVA & MAZOKHIN-PORSHNYAKOV, 1993; STEINER et al., 2000) und Wirbellose (z.B. JOHANSSON, 1993; STEINER et al., 2000; THOMPSON, 1987)

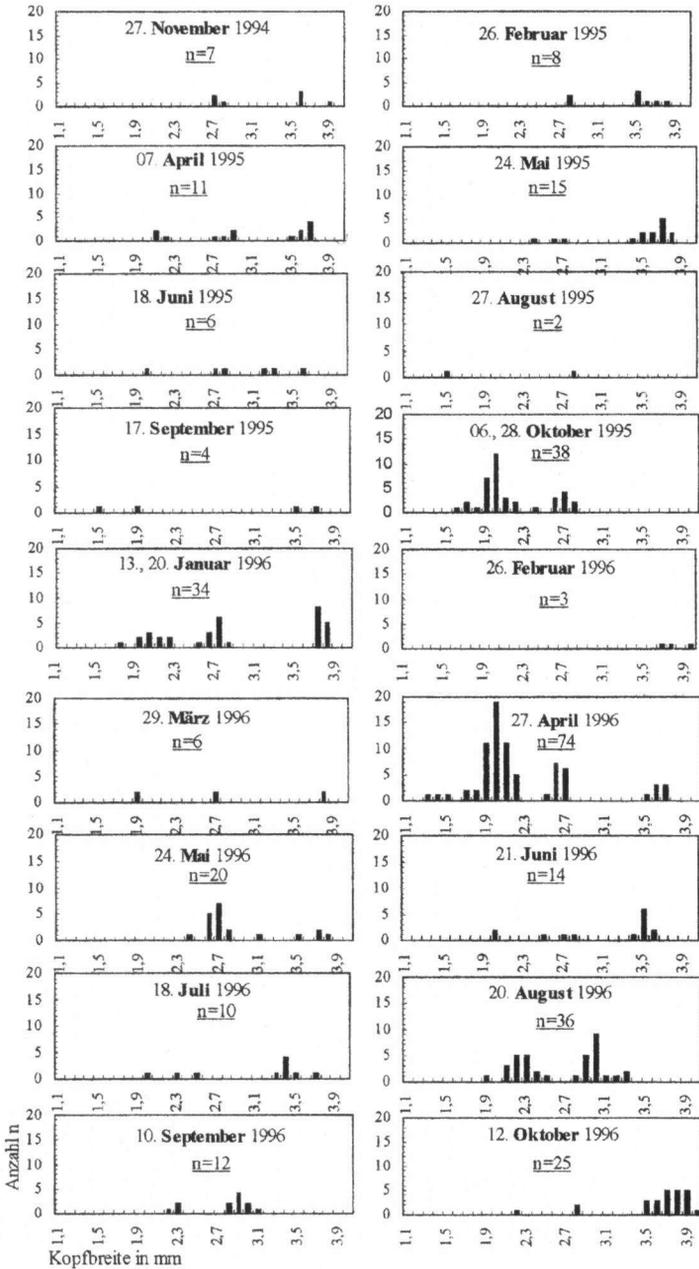


Abb. 1. Kopfbreiten der *P. pennipes*-Larven (Nov. 1994-Okt. 1996); n = 325 — Head widths of *P. pennipes* larvae (Nov. 1994-Oct. 1996); n = 325.

begegnen und reagieren dabei mit reduziertem Fressverhalten (DIXON & BAKER, 1988; STEINER et al., 2000) und – vor allem in den jüngeren Larvenstadien – mit retardiertem Wachstum (DIXON & BAKER, 1988). Intraspezifische Konkurrenz gibt es primär um Nahrungsressourcen (BAKER, 1981, 1983; FINCKE, 1996; HARVEY & CORBET, 1985; Mc PEEK & CROWLEY, 1987), wobei ein umfangreiches Verhaltensrepertoire zur Verfügung steht (BAKER, 1981; RICHARDSON & ANHOLT, 1995; RICHARDSON & BAKER, 1996; ROWE, 1992; SHAFFER & ROBINSON, 1996). Ähnliche Verhaltensmuster wurden auch bei *Platycnemis pennipes* beobachtet (STEINER et al., 2000). Dabei kommt es sowohl bei Zygopteren als auch bei Anisopteren oft zu Kannibalismus (FINCKE, 1994; HOPPER et al., 1996; McPEEK & CROWLEY, 1987; WISSINGER, 1988). Kannibalismus und Reduzierung der Verhaltensaktivitäten sowie die Wachstumsverzögerung der jüngeren Larvenstadien sind bei Größenunterschieden von zwei und mehr Larvenstadien besonders ausgeprägt (GRIBBIN & THOMPSON, 1990; HOPPER et al., 1996; McPEEK & CROWLEY, 1987; RICHARDSON & ANHOLT, 1995; WISSINGER, 1988). Interaktionen sind größen- und dichtereguliert (FINCKE, 1994; HOPPER et al., 1996; McPEEK & CROWLEY, 1987; THOMPSON, 1987).

Für einige Arten wurden bereits Größendifferenzierungen gleicher Larvenstadien nachgewiesen (BEUTLER, 1987; FERRERAS-ROMERO, 1991; FINCKE, 1994), welche auch Auswirkungen auf die Imagines haben können (FINCKE, 1992; HARVEY & CORBET, 1985). Nachfolgend werden die Ergebnisse von Untersuchungen an Larven von *P. pennipes* aus den Jahren 1994 bis 1996 dargestellt. Neben der Aufklärung der Entwicklungszyklen ging es hierbei auch um morphometrische und geschlechtsspezifische Differenzierungen.

UNTERSUCHUNGSGEBIET

Das Untersuchungsgebiet befand sich am Unterlauf des Flusses Zschopau bei Döbeln im Mulde-Lößhügelland (51°08' N, 12°54' E, Deutschland, Sachsen; Höhenlage: 200 m ü. NN). Der Flusslauf der Zschopau war hier 40 bis 50 m breit und wird von Wiesen und auf den Steilhängen stockenden Laubwäldern begleitet. Die Submersvegetation bestand aus größeren Beständen von *Ranunculus penicillatus* (Dum.) und in den Uferbereichen trat *Myriophyllum spicatum* L. hinzu. Längere Uferabschnitte waren durch Dammschüttungen gesichert. Eine ausführliche Beschreibung des Gebietes gibt BROCKHAUS (1999).

MATERIAL UND METHODE

Zwischen November 1994 und Oktober 1996 wurden an immer den gleichen Uferabschnitten des Flusses Larven mit einem Wasserkescher gefangen und in ca. 80%igem Äthanol konserviert. Larven wurden sowohl in der Submersvegetation, vom Bodengrund als auch in der Dammschüttung der Uferböschung gefangen. Die Larvenfänge erfolgten ein- bis zweimal monatlich. Unter einem Binokular wurden mittels eines Okularmikrometers Kopfbreiten und Flügelscheidenlängen der Tiere gemessen und die von den Flügelscheiden teilweise oder vollkommen bedeckten Abdomensegmente gezählt. Soweit es aufgrund der Ausbildung der Genitalanlagen des 9. Abdomensegmentes möglich war, wurde das Geschlecht bestimmt. Die Zuordnung zu den Larvenstadien erfolgte nach den von THIBAULT (1965, Tab. I) im Labor ermittelten morphometrischen

Daten für die einzelnen Larvenstadien und den von McNEILL & GARDNER (1954) mitgeteilten Maßen für neun Larven (vier Weibchen, fünf Männchen) des F-0 – Stadiums.

Zum Vergleich zweier unabhängiger Stichproben wurde der U-Test nach Mann und Whitney angewandt, bei mehr als zwei Stichproben der H-Test nach Kruskal und Wallis. Häufigkeiten wurden mit dem χ^2 -Test überprüft (Chiquadrat-Einfachanordnung). Bei Prüfung von Werten die unter der Zahl fünf lagen, wurde er durch den exakten Test nach Fisher und Yates für sehr kleine Häufigkeiten ersetzt. Die Beeinflussung zweier ordinalskaliert Variablen (x: unabhängige Variable, y: abhängige Variable) wurden über den Spearman-Rangkorrelationskoeffizienten getestet (MÜHLENBERG, 1993; ZÖFEL, 1992).

ERGEBNISSE

LARVENGRÖSSEN

Von November 1994 bis Oktober 1996 wurden 325 Larven von *Platycnemis pennipes* vermessen. In den Monaten Januar und März 1995 konnten wegen einer Eisschicht auf dem Fluss keine Larven gefangen werden. In den Monaten Dezember 1994, Juli, November und Dezember 1995 wurden keine Larven gefunden. Die Kopfbreiten der gefangenen Tiere lagen zwischen 1,3 und 4,0 mm (Abb. 1).

Die Längen der Flügelscheiden umfassten die Spanne zwischen 0,1 und 6,1 mm. Zwischen den Kopfbreiten bzw. den Flügelscheidenlängen und der Anzahl der ganz oder teilweise überdeckten Flügelscheiden gab es hoch signifikante Zusammenhänge (Abb. 2).

In den gemessenen Larvenserien konnten drei Gruppen von Larvenstadien unterschieden werden:

F-5, F-4 und F-3 (5. bis 7. Larvenstadium)

- Kopfbreite: 1,3 - 2,2 mm
- Flügelscheidenlänge: 0,1 - 2,0 mm
- Zahl der teilweise oder ganz von den Flügelscheiden überdeckten Abdomensegmente: 0 (F-5 und F-4) – 1 (F-3)

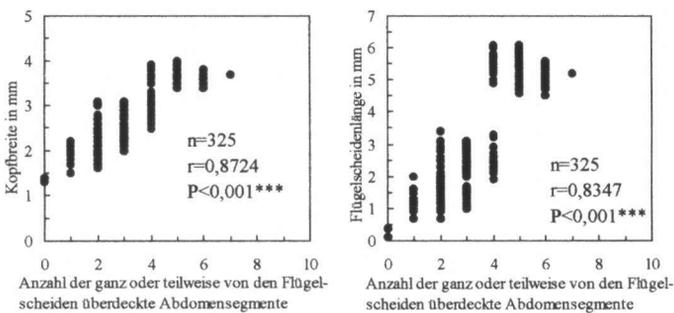


Abb. 2. Zusammenhang zwischen Kopfbreiten (links) bzw. Längen der Flügelscheidenlängen (rechts) und der Anzahl von den Flügelscheiden ganz oder teilweise überdeckten Abdomensegmente – Correlation between head width (left) and wing-sheath length (right) and the number of abdominal segments partly or completely covered by the wing-sheaths.

F-2, F-1 (8. und 9. Larvenstadium)

- Kopfbreite: 1,6 - 3,3 mm
- Flügelscheidenlänge: 0,5 - 3,4 mm
- Zahl der teilweise oder ganz von den Flügelscheiden überdeckten Abdomensegmente: 2 - 4

F-0 (letztes Larvenstadium)

- Kopfbreite: $\geq 3,4$ mm
- Flügelscheidenlänge: 4,5 - 6,1 mm
- Zahl der teilweise oder ganz von den Flügelscheiden überdeckten Abdomensegmente: 4 - 7

Eine weitere Trennung der Larvenstadien war durch die Streuung der Daten nicht möglich (Abb. 3). Kleinere Larven konnten nicht erfasst werden. Eine im Aquarium geschlüpfte Larve (F-9) hatte eine Gesamtlänge von 1,6 mm (einschließlich Procte) und eine Kopfbreite von 0,35 mm. Diese Maße stimmen mit denen von THIBAULT (1965) überein.

Die Größenzusammensetzung in den monatlichen Larvenfängen war meist sehr heterogen. In den ersten Jahreshälften (jeweils Januar bis Juni) waren in sechs der zehn Monate, in denen Larven gefunden wurden, alle drei Larvengruppen vertreten, während nach den Flugperioden (November 1994, September, Oktober 1995, August, September 1996) meist nur zwei Gruppen zu finden waren. Im Oktober 1996 wurden wieder drei Larvengruppen festgestellt (Abb. 1, 4).

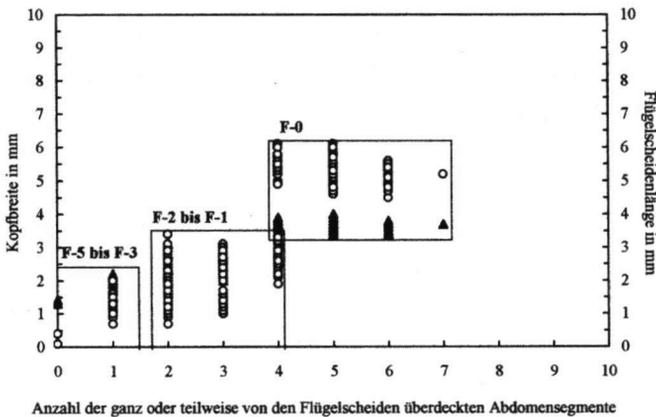


Abb. 3. Larvenstadien nach THIBAULT (1965) und MacNEILL & GARDNER (1954) der gesammelten Larven; n = 325. [Körperbreite: Dreiecke; Flügelscheidenlänge: Kreise; Maße aus Abb. 2]. — Instars of the collected larvae, after THIBAULT (1965) and MacNEILL & GARDNER (1954); n = 325 [Head width: triangles; wing-sheath length: circles].

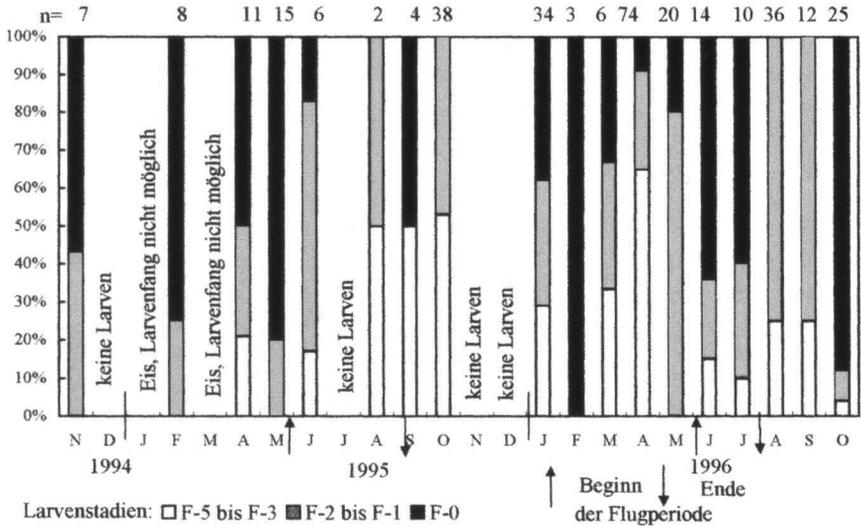


Abb. 4. Prozentualer Anteil der Larvenstadien in den monatlichen Larvenfängen zwischen Nov. 1995 und Okt. 1996; die Pfeile geben jeweils Beginn und Ende der Flugzeiten in den Jahren 1995 und 1996 an. — Percentages of various instars represented in monthly samples, Nov. 1994–Oct. 1996; arrows indicate the beginning and the conclusion of flight season in 1995 and 1996.

GESCHLECHTERVERHÄLTNIS

Mit 186 männlichen Larven wurden diese signifikant häufiger gefangen als die weiblichen Larven mit 120 Tieren ($\chi^2=14,2353$; $P<0,001^{***}$). Jedoch waren in keinem der einzelnen monatlichen Fänge mit mehr als 10 Tieren mehr männliche als weibliche Tiere festzustellen (Tab. I).

DISKUSSION

DIFFERENZIERTE ENTWICKLUNGSZYKLEN IN EINER LARVENPOPULATION

Die Flugzeit der Imagines von *P. pennipes* dauert in Mitteleuropa von Anfang Mai (Ungarn) bis Ende September (Frankreich) (MARTENS, 1996). Die Larvalentwicklung wird mit einem (z.B. GÖCKING, 1999; ROBERT, 1959; SCHIEMENZ, 1953; SCHMIDT, 1929) oder zwei Jahren angegeben (CORBET et al., 1960; LICHTENBERG, 1973; MERRITT et al., 1996). Nur die Angaben von GÖCKING (1999) und LICHTENBERG (1969) beruhen auf Freilanduntersuchungen. Die Larvengrößen waren in diesen beiden Untersuchungen ebenfalls sehr heterogen verteilt. Während LICHTENBERG (1969) daraus einen zwei- bis dreijährigen Entwicklungszyklus schlussfolgert, schließt GÖCKING (1999) auf eine univoltine Entwicklung der Larven. Auch die Lar-

Tabelle I

Geschlechteranteil in den Monatsserien der Larvenfänge (nur Fänge mit $n > 10$ Tieren). — Sex ratio of the monthly series of larval catches (only catches with $n \geq 10$ specimens)

Serie	♀	♂	χ^2 (bei angenommenem Verhältnis 1 : 1)	P
April 1995	4	9	1,9231	>0,05 ns
Mai 1995	7	8	0,0667	>0,05 ns
Oktober 1995	16	17	0,0303	>0,05 ns
Januar 1996	14	20	1,0588	>0,05 ns
April 1996	30	40	1,4286	>0,05 ns
Mai 1996	9	11	0,2000	>0,05 ns
Juni 1996	4	10	2,5714	>0,05 ns
August 1996	13	23	2,7777	>0,05 ns
September 1996	2	10	Fisher's Exact Test	>0,05 ns
Oktober 1996	9	16	1,9600	>0,05 ns

venstadien in den eigenen Untersuchungen waren weder einer uni- noch einer semivoltinen Entwicklung eindeutig zuzuordnen. Auf Grundlage der ermittelten Kopfbreiten als gewähltes Maß für die Larvengröße (HARVEY & CORBET, 1985; WARINGER, 1983) wird deshalb das gleichzeitige Ablaufen uni- und semivoltiner Entwicklungszyklen angenommen. Die gemessenen Kopfbreiten lassen sich so den einzelnen Larvenstadien zuordnen. Erst für die im Jahr 1996 gemessenen Serien kann ein relativ geschlossenes Bild der Entwicklungszyklen dargestellt werden, da hier genügend Larven ausgewertet werden konnten (Abb. 5). Dieses Modell zeigt ein zeitliches und räumliches Nebeneinander verschiedener Larvenkohorten in einer Larvenpopulation, deren Entwicklungszyklen nachfolgend kurz beschrieben werden.

UNIVOLTINER ENTWICKLUNGSZYKLUS, 12-14 MONATE. — Die aus zeitig im Frühsommer abgelegten Eiern geschlüpften Larven erreichen bis zum Winter das F-2 bis F-1 Stadium (z.B. E_{95/96} in Abb. 5). Im folgenden Jahr wird die Schlupffreife, individuell sehr verschieden, im Juni bis August erreicht.

SEMIVOLTINER ENTWICKLUNGSZYKLUS, CA 22 MONATE. — Die aus im Juli/August

Tabelle II

Vergleich der Kopfbreiten univoltiner und semivoltiner weiblicher und männlicher F-0 Larven. — Comparison of the head widths of female and male univoltine and semivoltine F-0 larvae

Geschlecht/ Entwicklungszyklus	Kopfbreite in mm m ± sd (n)	Statistik			
		♂/univolt.	♂/semivolt.	♀/univolt.	♀/semivolt.
♂/univoltin	3,5 ± 0,1 (10)	-	U = 7,0 P < 0,001***	U = 20,0 P > 0,05 n.s.	U = 4,0 P < 0,001***
♂/semivoltin	3,7 ± 0,1 (45)	-	-	U = 8,0 P < 0,01**	U = 95,0 P > 0,05 n.s.
♀/univoltin	3,5 ± 0,1 (5)	-	-	-	U = 7,0 P < 0,01**
♀/semivoltin	3,7 ± 0,1 (33)	-	-	-	-

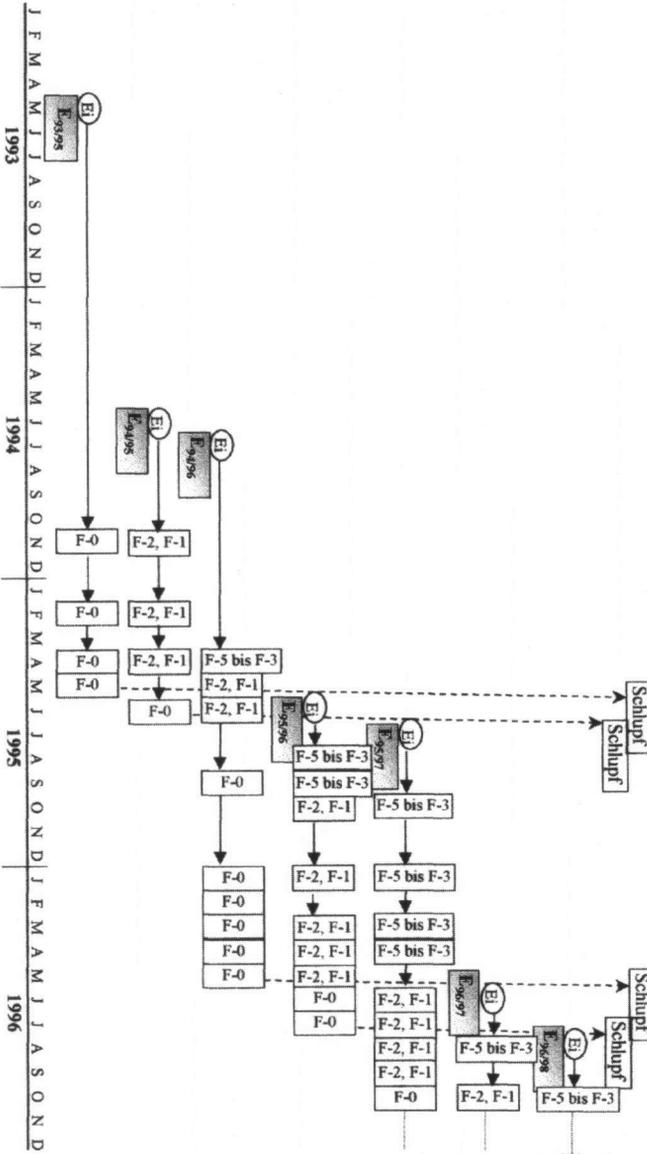


Abb. 5. Modell der zeitlich und räumlich koexistierenden Larvenkohorten verschiedener Entwicklungszyklen; die gemessenen Kopfbreiten der Larven sind zu Larvenstadien zusammengefasst und innerhalb der jeweiligen Monate den Entwicklungszyklen zugeordnet [E .../... = Entwicklungszyklus; F5-F0 = Larvenstadien].
 – Scheme of the co-occurring larval cohorts, pertaining to different cycles of development; the instars are identified by means of head width, and are month-wise associated with the respective cycles [E .../... = cycle of development; F5-F0 = instars].

Tabelle III

Vergleich der Flügelscheidenlängen univoltiner und semivoltiner weiblicher und männlicher F-0 Larven. –
Comparison of the wing sheath-lengths of female and male univoltine and semivoltine larval cohorts

Geschlecht/ Entwicklungszyklus	Flügelscheidenlänge in mm m ± sd (n).	Statistik			
		♂/univolt.	♂/semivolt.	♀/univolt.	♀/semivolt.
♂/univoltin	5,2 ± 0,2 (10)	-	U = 59,0 P>0,05 n.s.	U = 4,5 P<0,01**	U = 20,0 P<0,01**
♂/semivoltin	5,3 ± 0,4 (45)	-	-	U = 23,5 P>0,05 n.s.	U = 62,5 P>0,05 n.s.
♀/univoltin	5,5 ± 0,2 (5)	-	-	-	U = 29,0 P<0,05 n.s.
♀/semivoltin	5,5 ± 0,4 (33)	-	-	-	-

abgelegten Eiern schlüpfenden Larven überwintern in den Larvenstadien F-5 bis F-3, evtl. auch in kleineren, mit der gewählten Fangmethode nicht nachweisbaren Larvenstadien. Im kommenden Jahr erreichen sie im Spätsommer/Herbst (im Untersuchungsgebiet frühestens ab September festgestellt, Abb. 4) das F-0 Stadium. Sie überwintern und kommen zum Beginn der kommenden Flugperiode zum Schlupf.

ENTWICKLUNGSZYKLEN UND GRÖSSEN DER F-0 LARVEN

Zur Frage nach möglichen morphologischen Unterschieden zwischen Individuen beider Entwicklungszyklen wurden die F-0 - Larven des Jahres 1996 vom Januar bis Mai gegen solche des Juni/Juli getestet. Erstere waren mit einer mittleren Kopfbreite von 3,7 mm ($\pm 0,1$ mm, n=78) hoch signifikant größer als die des Juni/Juli: mittlere Kopfbreite 3,5 mm ($\pm 0,1$ mm, n=15) (U=26,0, P<0,001***). Bezüglich der Flügelscheidenlängen unterschieden sie sich nicht. (U=645, P>0,05 n.s.). Innerhalb der Entwicklungszyklen gab es keine Unterschiede zwischen den Kopfbreiten männlicher und weiblicher Larven. Die univoltinen Weibchen und Männchen waren jedoch signifikant kleiner als die semivoltinen (Tab. II).

Die univoltinen Männchen unterschieden sich durch signifikant kleinere Flügelscheiden deutlich von den weiblichen Tieren beider Entwicklungszyklen. Innerhalb der Geschlechter gab es keine signifikanten Unterschiede bezüglich dieses Maßes (Tab. III).

Für die aus unterschiedlichen Entwicklungszyklen resultierenden morphometrischen Differenzierungen der F-0 Larven sind prinzipiell drei Ursachen vorstellbar:

- Größenabhängige Interaktionen (Konkurrenz) begünstigen die Selektion größerer Larven. Larven mit mehr erfolgreichen Interaktionen (längeres Larvenleben) sind größer als solche mit weniger.
- Die langsamere aber längere Entwicklung der semivoltinen Larvenkohorte führt zu größeren Larven.
- Längere Entwicklungszyklen beinhalten zusätzliche Häutungen = mehr Larvenstadien.

DANK

Der Beitrag ist Bestandteil eines Promotionsverfahrens, welches im Februar 1999 an der Universität Leipzig abgeschlossen wurde. Ich danke Dr. KLAUS REINHARDT für die konstruktiven Kritiken zum Manuskript. Dr. ANDREAS MARTENS danke ich für die Korrektur einer früheren Fassung des Manuskriptes.

LITERATUR

- BAKER, R.L., 1981. Behavioural interactions and use of feeding areas by nymphs of *Coenagrion resolutum* (Coenagrionidae: Odonata). *Oecologia* 49: 353-358.
- BEUTLER, H., 1987. *Untersuchungen zur Populationsstruktur und -dynamik mitteleuropäischer Libellen*. Diss. Humboldt-Univ., Berlin.
- BROCKHAUS, T., 1999. Beobachtungen zur Tier- und Pflanzenwelt des unteren Zschopautales. *Veröff. NaturkMus. Leipzig* 18: 81-103.
- CORBET, P.S., C. LONGFIELD & N.W. MOORE, 1960. *Dragonflies*. Collins, London.
- DIXON, S.M. & R.L. BAKER, 1988. Effects of size on predation risk, behavioural response to fish, and cost of reduced feeding in larval *Ischnura verticalis* (Coenagrionidae: Odonata). *Oecologia* 76: 200-205.
- FERRERAS-ROMERO, M., 1991. Preliminary data on the life history of *Cercion lindeni* (Selys) in southern Spain (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica* 20: 53-63.
- FINCKE, O.M., 1992. Consequences of larval ecology for territoriality and reproductive success of a neotropical damselfly. *Ecology* 73: 449-462.
- FINCKE, O.M., 1994. Population regulation of a tropical damselfly in the larval stage by food limitation, cannibalism, intraguild predation and habitat drying. *Oecologia* 100: 118-127.
- FINCKE, O.M., 1996. Larval behaviour of giant damselfly: territoriality or size-dependent dominance? *Anim. Behav.* 51: 77-87.
- GÖCKING, C., 1999. Lebenszyklus von *Platycnemis pennipes* (Pallas) und *Calopteryx splendens* (Harris) in zwei Fließgewässern Brandenburger (Zygoptera: Platycnemididae, Calopterygidae). *Libellula* 18: 147-162.
- GRIBBIN, S.D. & D.J. THOMPSON, 1990. Asymmetric intraspecific competition among larvae of the damselfly *Ischnura elegans* (Zygoptera: Coenagrionidae). *Ecol. Ent.* 15: 37-42.
- HARVEY, I.F. & P.S. CORBET, 1985. Territorial behaviour of larvae enhances mating success of male dragonflies. *Anim. Behav.* 33: 561-565.
- HOPPER, K.R., P.H. CROWLEY & D. KIELMANN, 1996. Density dependence, hatching synchrony, and within cohort cannibalism in young dragonfly larvae. *Ecology* 77: 191-200.
- JOHANSSON, F., 1993. Effects of prey type, prey density and predator presence on behaviour and predation risk in a larval damselfly. *Oikos* 68: 481-489.
- JOHNSON, D.M., 1991. Behavioural ecology of larval dragonflies and damselflies. *TREE* 6: 8-13.
- LAWTON, J.H., B.A. THOMPSON & D.J. THOMPSON, 1980. The effects of prey density on survival and growth of damselfly larvae. *Ecol. Ent.* 5: 39-51.
- LICHTENBERG, R., 1969: *Zoo-Benthosuntersuchungen an einem Ziegeleiteich südlich von Wien (Hallateich)*. Diss. Univ. Wien.
- LICHTENBERG, R., 1973. Die Entwicklung einiger charakteristischen Benthosorganismen des „Hallateichs“ südlich von Wien. *Annl n naturh. Mus. Wien* 77: 305-311.
- McNEILL, N. & A.E. GARDNER, 1954. The nymph of *Platycnemis pennipes* (Pallas) (Odonata: Platycnemididae). *Entomologist* 87: 153-162.
- MARTENS, A., 1996. *Die Federlibellen Europas*. Westarp, Magdeburg & Spektrum, Heidelberg [Neue Brehm-Bücherei 626]
- McPEEK, M.A. & P.H. CROWLEY, 1987. The effects of density and relative size on the aggressive behaviour, movement and feeding of damselfly larvae (Odonata: Coenagrionidae). *Anim. Behav.* 35: 1051-1061.

- MERRITT, R., N.W. MOORE & B.C. EVERS HAM, 1996. *Atlas of the dragonflies of Britain and Ireland*. ITE research publ. 9, London.
- MÜHLENBERG, M., 1993. *Freilandökologie*. Quelle & Meyer, Heidelberg-Wiesbaden.
- RICHARDSON, J.M. & B.R. ANHOLT, 1995. Ontogenetic behaviour changes in larvae of the damselfly *Ischnura verticalis* (Odonata: Coenagrionidae). *Ethology* 101: 308-334.
- RICHARDSON, J.M.L. & R.L. BAKER, 1996. Function of abdomen wave behavior in larval *Ischnura verticalis* (Odonata: Coenagrionidae). *Insect Behav.* 9: 183-195.
- ROBERT, P.A., 1959. *Die Libellen (Odonaten)*. Kümmerly & Frey, Bern.
- ROWE, R.J., 1992. Ontogeny of agonistic behaviour in the territorial damselfly larvae, *Xanthocnemis zealandica* (Zygoptera: Coenagrionidae). *J. Zool. Lond.* 226: 81-93.
- RYAZANOVA, G.I. & G.A. MAZOKHIN-PORSHNYAKOV, 1993. Effects of the presence of fish on the spatial distribution of dragonfly larvae *Calopteryx splendens* (Odonata). *Ent.Obozr.* 72: 90-96.
- SCHIEMENZ, H., 1953. *Die Libellen unserer Heimat*. Urania, Jena.
- SCHMIDT, E., 1929. Libellen. In: P. Brohmer, P. Ehrmann & G. Ulmer, *Die Tierwelt Mitteleuropas. Insekten*, 1, Quelle & Meyer, Leipzig.
- SHAFFER, L.R. & J.V. ROBINSON, 1996. Do damselfly larvae recognize and differentially respond to distinct categories of macroinvertebrates? *J. Insect Behav.* 9: 407-419.
- STEINER, C., B. SIEGERT, S. SCHULZ & F. SUHLING, 2000. Habitat selection in the larvae of two damselfly species (Odonata): biotic interactions and abiotic limitations. *Hydrobiologia* 427: 167-176.
- THIBAUT, M., 1965. La morphologie larvaire de *Platycnemis pennipes* Pallas et de *Coenagrion lindeni* Selys (Odonates- Platycnemididae et Coenagrionidae). *Annls Soc. ent. Fr. (N.S.)* 1: 689-703.
- THOMPSON, D.J., 1987. Regulation of damselfly populations: the effects of weed density on larval mortality due to predation. *Freshw. Biol.* 17: 367-371.
- WARINGER, J., 1983. A study on embryonic development and larval growth of *Sympetrum danae* (Sulzer) at two artificial ponds in lower Austria (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica* 12: 331-343.
- WISSINGER, S.A., 1988. Effects of food availability on larval development and interinstar predation among larvae of *Libellula lydia* and *Libellula luctuosa* (Odonata: Anisoptera). *Can. J. Zool.* 66: 543-549.
- ZÖFEL, P., 1992. *Statistik in der Praxis*. Fischer, Stuttgart-Jena.