

„Die Letzten werden die Ersten sein“:
 Koexistenz von *Cordulegaster*-Larven und
 Köcherfliegen (Trichoptera: Limnephili-
 dae) in temporären Fließgewässern

- gewidmet Adolf und Stefan Heitz -

Coexistence of *Cordulegaster*-larvae and cad-
 didflies (Trichoptera: Limnephilidae) in
 temporary streams

von Ute Kampwerth

Steubenstr. 202, 63225 Langen
 Ute.Kampwerth@googlemail.com

Zusammenfassung

In den letzten 20 Jahren wurden mit hoher Stetigkeit Libellenlarven von *Cordulegaster boltonii* und *C. bidentata* in temporären Waldbächen gefunden, die bekanntermaßen auch die Köcherfliegen *Stenophylax mitis* bzw. *Glyphotaelius pellucidus* beherbergen. Es stellt sich die Frage, ob eine Beziehung zwischen diesen Libellen und diesen Köcherfliegen besteht, welche die häufige Koexistenz aus evolutionsbiologischer Sicht erklären kann. Am Beispiel von *Glyphotaelius pellucidus* werden einige wichtige ökologische Besonderheiten beschrieben, aus denen sich eine Antwort ableiten lässt.

Abstract

In the past 20 years, larvae of the dragonflies *Cordulegaster boltonii* and *C. bidentata* have been found with high constancy in temporary woodland streams which are also known to be habitats of the caddisflies *Stenophylax mitis* and *Glyphotaelius pellucidus*, respectively. The question arises whether any relationship between these dragonflies and these caddisflies exists which could explain the frequent coexistence in evolutionary terms. Using *Glyphotaelius pellucidus* as an example, some important ecological features are described and an answer is proposed.

Vorgeschichte

Weil der Odenwald innerhalb Baden-Württembergs bezüglich seiner Libellenfauna noch verhältnismäßig wenig erforscht ist, wurde ich anlässlich einer Tagung im Zusammenhang mit Suchstrategien für *Cordulegaster*-Larven um Meldungen entsprechender Vorkommen gebeten. Da nach meiner langjährigen Erfahrung beide Arten sehr häufig in temporären Gewässertypen leben, in denen auch ganz bestimmte Köcherfliegenarten vorkommen, lag es nah, gezielt in einem solchen Lebensraum zu suchen.

Einleitung

Köcherfliegen sind die engsten Verwandten der Schmetterlinge und sehen Kleinschmetterlingen, zu denen auch die in Häusern anzutreffenden Motten gehören, ähnlich. Allerdings besitzen sie keinen Rüssel und auf ihren Flügeln stehen Haare anstelle der Schuppen. In Deutschland haben mit Ausnahme zweier Arten alle Köcherfliegen aquatische Larven und Puppen. Alle Köcherfliegenpuppen haben selbstgebaute Köcher, während es unter den Larven auch solche ohne tragbare Gehäuse gibt. Wie bei der Seidenraupe wird der Köcher aus eigenem Sekret gesponnen, bei fast allen Arten werden jedoch pflanzliche oder mineralische Partikel eingebaut, so dass man das Gespinst kaum sieht. Mit ca. 300 mitteleuropäischen Arten besiedeln Köcherfliegen bei uns alle Binnengewässertypen. Neben vielen Generalisten gibt es auch Arten, die einen ausgeprägten Habitatschwerpunkt, z.B. Quellen oder das Epipotamal großer Flüsse, aufweisen. Wie bei vielen Insektenordnungen mit aquatischen Vertretern gibt es auch bei den Köcherfliegen charakteristische Bewohner temporärer Gewässer (SOMMERHÄUSER et al. 1998). Zu diesen gehören u.a. *Stenophylax mitis* (BOUVET 1971) und *Glyphotaelius pellucidus* (KAMPWERTH 1991), wobei letztere sowohl in Still- als auch in Fließgewässern weit verbreitet ist. In diesem Artikel geht es ausschließlich um kleine sommertrockene Waldbäche des Mittelgebirges samt seiner Ausläufer, die in der Regel mehrere Quellen mit unterschiedlichem Schüttungsverhalten besitzen. Diese Quellen



Abb. 1: Dietenbach bei Freiburg - Ausgetrocknetes Habitat von *Glyphotaelius pellucidus* in einem für diese Art optimal strukturierten *Pruno-Fraxinetum* (Traubenkirschen-Eschen-Wald) - Foto: U. Kampwerth.

treten teils im Bachbett, teils aus geneigten Uferbereichen (Seitenquellen) aus. Während die aus Baden-Württemberg bekannten *Stenophylax mitis*-Habitate mit ihrem starken Gefälle und dem damit verbundenen Geröllreichtum trotz ihrer geringen Meereshöhe stellenweise den Charakter eines Gebirgsbaches aufweisen, besiedelt *Glyphotaelius pellucidus* meist flacher verlaufende Abschnitte von Mittelgebirgs- und Schwemmfächerbächen. Beide Köcherfliegenarten können zur Eiablage schreiten, während das Gewässer vollständig ausgetrocknet ist (Abb. 1), vorausgesetzt, es besteht ein Verdunstungsschutz durch Ufergehölze, die auch im Herbst noch lange Laub tragen (z.B. Hasel, Ulme). Im Folgenden sollen exemplarisch die Verhältnisse bei *Glyphotaelius pellucidus* beschrieben werden, weil diese Art auch für Laien gut erkennbar und verhältnismäßig häufig ist. Die übrigen Köcherfliegenarten mit ähnlichen Gelegen und vergleichbarem Eiablageverhalten sind bei uns extrem selten. Der Schwerpunkt meiner Untersuchungen seit

1990 lag auf Köcherfliegen. Die im Folgenden beschriebenen Zusammenhänge erschlossen sich größtenteils erst im Nachhinein. Über Rückmeldungen von Lesern, die sich nun an „ihren“ Gewässern nach ähnlichen Zusammenhängen umsehen oder gar konkrete Untersuchungen anstellen möchten, würde ich mich sehr freuen.

Ergebnisse langjähriger Untersuchungen

Während die Eipakete von *Stenophylax mitis* im Bachbett zu finden sind, legt *Glyphotaelius pellucidus* (Abb. 2) auf die das Gewässer überragende Ufervegetation. Das Maximum der Eiablagen fiel 1990 in die zweite Septemberhälfte (Abb. 3). Die Höhe der Gelege (gemessen vom Bachbett aus) kann zwischen weniger als 0,5 m und über 2,9 m variieren. Bei optimalen Bedingungen bezüglich der Gehölzstruktur und der Beschaffenheit der einzelnen Blätter ergibt die vertikale Verteilung aller Gelege einer Population eine Gauß-Kurve (Abb. 4), so dass viele Eipakete beim



Abb. 2: Imago von *Glyptotaelius pellucidus* - Foto: Ute Kampwerth/Frank Lepper.

Gang durch das Gewässer leicht zu finden sind. Hierzu trägt auch bei, dass die meisten Gelege von den Weibchen nicht einzeln, sondern in direkter Nachbarschaft zu bereits vorhandenen Gelegen platziert werden (Abb. 5). Darüber hinaus erfolgt die Eiablage bevorzugt auf nahe benachbarte Blätter, die nicht demselben Baum oder derselben Gehölzart angehören müssen. Sie können aber in der Regel „zu Fuß“ vom Weibchen erreicht werden, das auf der Suche nach einem geeigneten Eiablageplatz auf den Zweigen hin und her läuft, um die Qualität der einzelnen Blätter zu prüfen. So bildet sich während der Eiablageperiode, die meist von Anfang September bis Mitte Oktober dauert, um das Pioniergelege herum ein „Eiablagezentrum“. Sofern Struktur und Gehölzartenzusammensetzung der Ufervegetation weitgehend intakt bleiben, verschieben sich die Eiablagezentren selbst über mehrere Jahre kaum. Ein Gelege besteht aus durchschnittlich etwa 250 Eiern, die von quellbarer Gallerte umgeben sind. Sobald Larven aus ihrer Eihülle geschlüpft

sind und sich von der Gallerte ernähren, wird diese durch Enzyme nach und nach immer flüssiger, was manchmal – aber längst nicht immer – auf einen Schlag zum Abtropfen der Gallerte mitsamt den Eilarven führt, unabhängig davon, welchen Reifegrad und welche Größe letztere erreicht haben. Die Entwicklungsgeschwindigkeit der Eier, Embryonen und Eilarven innerhalb der Gallerte sowie die Länge der Phase, in der die Tiere die Gallerte aktiv oder passiv verlassen, richtet sich nicht nur nach der Witterung, sondern u.a. auch nach der Licht-, Wind- und Regen-Exposition des einzelnen Geleges sowie nach dem Zustand des ausgewählten Trägerblattes. Sogar innerhalb ein und desselben Geleges kann die Entwicklungsgeschwindigkeit der einzelnen Individuen erheblich variieren: Nach ein paar Wochen können im Extremfall die reifsten Larven schon aktiv die Gallerte verlassen, während manche ihrer gleichaltrigen Geschwister noch nicht einmal aus dem Ei geschlüpft sind. Die Zeit von der Eiablage bis zu einem Reifegrad, bei dem Larven normalerweise

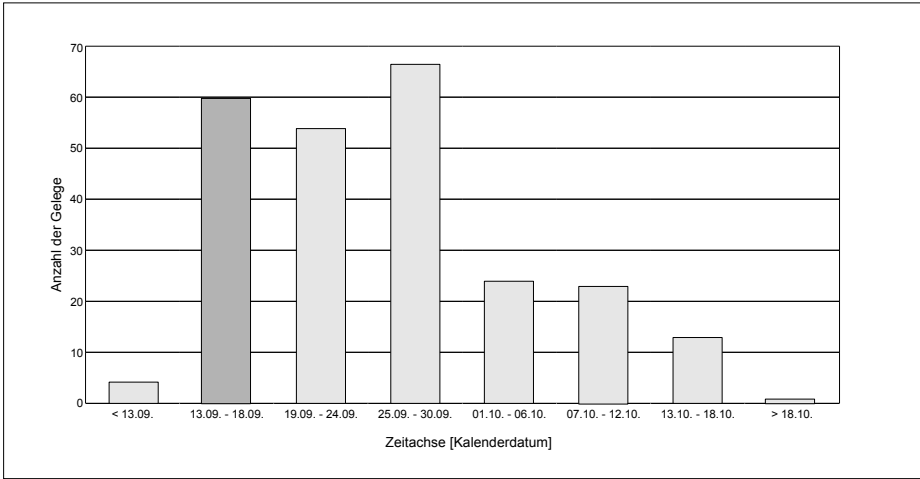


Abb. 3: Eiablagezentren von *Glyphotaelius pellucidus* – Zeitliche Verteilung der Gelege-Funde am Dietenbach 1990. Der dunkle Balken repräsentiert diejenigen Gelege, die während der Austrocknungsphase gelegt wurden.

se die Gallerte verlassen, liegt meist zwischen drei und sechs Wochen. Im vorliegenden Beispiel (Abb. 6 und Abb. 7) gelangten aus einem einzigen Eiablagezentrum zwischen Mitte September und Mitte November ca. 7.000 Larven ins Gewässer.

Im Bachbett beginnen *Glyphotaelius*-Larven mit dem Bau eines Gehäuses, indem sie mit ihren Mundwerkzeugen Plättchen aus Falllaub ausschneiden und mit Sekret zu einem Köcher zusammenfügen. Auch wenn der erste Köcher nur mit feinen Partikeln, insbesondere Detritus, hergestellt wird, ist der Gehäusebau in der Regel nach spätestens einer Stunde so weit fortgeschritten, dass die Larve sich vollständig darin zurückziehen kann und sehr gut getarnt ist. Wer das Pech hat, auf dem Trockenen zu landen, beispielsweise weil das Gewässer noch nicht wieder vollständig wasserführend ist, muss allerdings erst einmal ins Wasser gelangen. Da zudem für Ernährung und Gehäusebau von *Glyphotaelius* andere Gehölzarten bevorzugt werden als für die Eiablage (KAMPWERTH 1991), sind junge Larven oft gezwungen, sich geeignete Plätze auf der Gewässersohle zu suchen. Dies gilt z.B. für Jungtiere, die in Bereiche mit Hybridpappelaub gelangen, dessen

Giftigkeit für Gewässerorganismen seit langem dokumentiert ist (TRÉMOLIÈRES & CARBIENER 1982). Menge und artliche Zusammensetzung des Falllaubes können selbst an eng benachbarten Stellen erheblich variieren.

Da dasselbe Blatt zum Bau und Fraß verwendet wird, suchen die Jungtiere bevorzugt Bereiche auf, in denen das Falllaub möglichst lange verbleibt. Unter diesem Falllaub findet sich häufig Feinsubstrat – und in diesem Feinsubstrat sitzen oftmals *Cordulegaster*-Larven, nicht selten verschiedener Jahrgänge. Obwohl ich ursprünglich gar nicht auf der Suche nach letzteren war, fand ich sie spontan in über der Hälfte der Fließgewässer, in denen ich erfolgreich nach *Glyphotaelius* Ausschau gehalten hatte – und zwar fast immer in unmittelbarer Nähe zum Köcherfliegennachwuchs.

Bei meinen Beobachtungen in temporären Fließgewässern wählten fast alle *Cordulegaster boltonii*-Weibchen zur Eiablage Gewässerbereiche, die später zum selben Zweck auch von *Glyphotaelius*-Weibchen aufgesucht wurden. An den meisten Untersuchungsstrecken gelang keine direkte Beobachtung der Eiablage; sehr selten fanden sich trotzdem „Eintupfrater“ (s.u.). Insgesamt konnten jedoch in sechs Fließ-

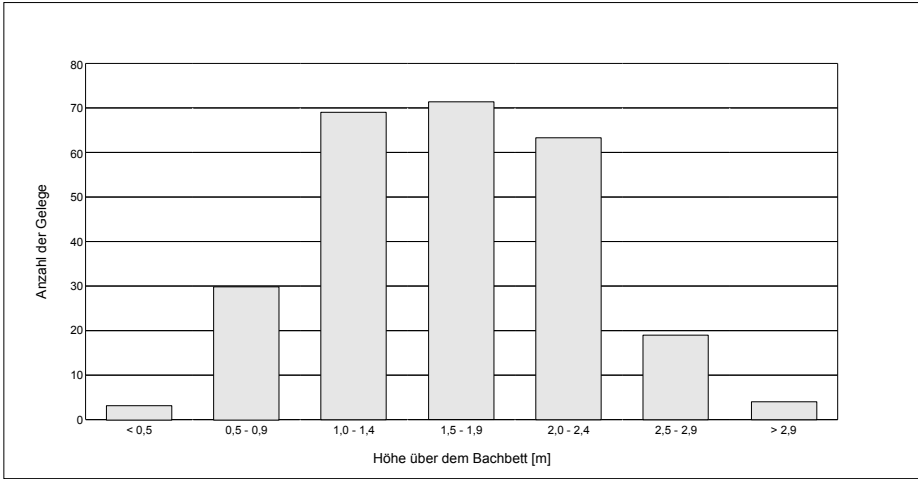


Abb. 4: Eiablagezentren von *Glyphotaelius pellucidus* – Vertikale Verteilung der Gelege am Dietenbach 1990.

gewässerabschnitten ca. 40 Eiablagen beobachtet werden, davon über die Hälfte an zwei Abschnitten des Dietenbaches bei Freiburg (MTB 7912). Die meisten Libellenweibchen flogen an der Uferlinie entlang und legten ihre Eier portionsweise in geeignetes Substrat ab. Da eine Verfolgung der Weibchen das Beobachtungsergebnis hätte verfälschen können, blieb ich bei jedem Libellenanflug im Gewässer stehen, so dass jedes Weibchen früher oder später aus dem Sichtfeld verschwand und möglicherweise später noch einmal zurückkehrte, um weitere Eier hinzuzulegen. Eine Aussage darüber, wie viele weibliche Individuen letztlich beobachtet wurden und wie viele Eier jedes Weibchen insgesamt gelegt hat, ist daher nicht möglich. *Cordulegaster*-Weibchen zeigen ein charakteristisches Eiablageverhalten, dabei werden die Eier in senkrechter Körperhaltung mit dem Legeapparat in das Substrat regelrecht eingestoßen. In weichem Substrat entstehen dabei typische Krater. Diese Krater konnte man mit bloßem Auge sehen und so gezielt Eier für die Aufzucht entnehmen. Beim Auszählen der aus zwei Kratern gesammelten Eier ergab sich eine gute Übereinstimmung mit der Zahl der „Eintupfer“. Daher wird im Folgenden nicht mehr von der Zahl der „Eintupfer“, sondern von der

Zahl der Eier gesprochen. Die Menge der an einem Ort abgelegten Eier war nicht nur je nach Weibchen sehr unterschiedlich, sondern ein und dasselbe Individuum legte an verschiedenen Orten auch unterschiedlich viele Eier ab. Je höher die Anzahl der abgelegten Libelleneier war, desto üppiger war später in der Regel auch das entsprechende Köcherfliegen-Eiablagezentrum entwickelt. Die Zahl der Eier pro Ablage variierte – mit einer Ausnahme – zwischen vier und ca. 100 Eiern, wobei die meisten Eier in Portionen von ca. 20 bis 40 abgelegt wurden.

Nur ein beobachtetes *Cordulegaster boltonii*-Weibchen verzichtete auf jegliche Risikostreuung: An einem stark bewölkten Augustnachmittag des Jahres 1990 legte es binnen etwa fünf Minuten im stärker beschatteten Abschnitt des Dietenbaches ca. 630 Eier ab. Es liegt auf der Hand, dass bei trockenem, verhärtetem Substrat eine Eiablage auf die oben beschriebene Weise nicht möglich wäre. Beim ersten Eintupfen entstand jeweils ein kleiner Krater, in den das Weibchen stets mehrere Eier legte, bevor es kurz aufflog, um einige Zentimeter weiter mit der Eiablage fortzufahren. Direkt über dem von *Cordulegaster* gewählten Areal entstand später ein Eiablagezentrum mit 16 Köcherfliegenge-



Abb. 5: Anhäufung von *Glyptotaelius pellucidus*-Gelegen auf Esche. – Das bereits in die Tropfenform übergehende Pioniergelege befindet sich an der Spitze des linken Blättchens, das zweite Gelege mit aufgequollener Gallerte unten auf dem mittleren Blättchen, die übrigen Gelege sind höchstens ein paar Tage alt und kaum aufgequollen - Foto U. Kampwerth/Anette Burgi.

legen, nur wenige Meter entfernt am anderen Ufer ein weiteres mit 19 Gelegen. An dieser zweiten Stelle war das Wasser zum Zeitpunkt der *Cordulegaster*-Eiablage offenbar zu tief für das Libellenweibchen. Da sich fast alle Köcherfliegengelege dieser beiden Zentren gut entwickelten, standen dem Libellennachwuchs später ca. 8.000 Köcherfliegenlarven als potentielle Nahrung zur Verfügung.

Obwohl die oben beschriebene Eiablage an einer der wenigen Stellen erfolgte, die auch auf dem Höhepunkt der Austrocknungsphase noch mit stehendem Wasser bedeckt war, während das Bachbett ringsum völlig trocken fiel, zeigten die *Cordulegaster*-Eier später eine hohe Widerstandsfähigkeit gegenüber Trockenheit: Die gesammelten Eier lagen mindestens sechs Stunden auf völlig trockenem Steinboden und wiesen bei Ansicht unter dem Binokular deutliche Eindellungen auf. Trotzdem schlüpfen ein paar Tage später aus fast allen der anschließend wieder ins Wasser verbrachten Eier Larven. Ein

Schlupf aus trocken belassenen *Cordulegaster*-Eiern konnte meines Wissens bisher nicht beobachtet werden. Auch bei *Cordulegaster bidentata* gibt es Hinweise auf eine ähnliche Widerstandsfähigkeit der Eier. So wurden in einem über mehrere Tage trockengefallenen Quellbach des Sahlenbaches bei Staufen (MTB 8112) nach erneuter Wasserführung Erstarven in unmittelbarer Nähe eines „Eintupfkraters“ gefunden, die später als *C. bidentata* identifizierbar waren (KAMPWERTH unveröffentlicht). Am letzten Tag vor der Austrocknung des Mikrohabitats waren hier nur Eier gefunden worden, wobei angesichts der Kleinheit der Tiere ein Übersehen von Erstarven nicht mit Sicherheit ausgeschlossen werden kann, zumal der schützenswerte Eiablageplatz natürlich nicht vollständig umgegraben wurde. In diesem Falle hätten allerdings die Erstarven die Trockenheit überdauern müssen, beispielsweise durch Eingraben.

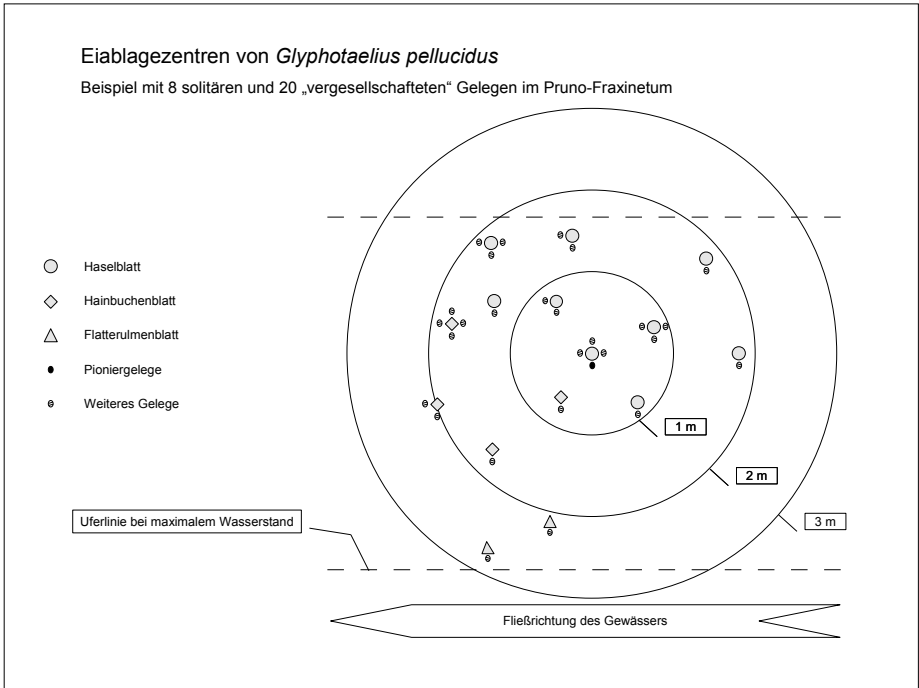


Abb. 6: Eiablagezentren von *Glyptotaelius pellucidus* – Beispiel mit 8 solitären und 20 „vergesellschafteten“ Gelegen.

Diskussion

Eine Austrocknung des Larvalgewässers während der Ei- oder der Larvalentwicklung stellt für unsere heimischen *Cordulegaster*-Arten entgegen weit verbreiteter Ansicht kein Besiedlungshindernis dar. Im Gegenteil ist aufgrund der hervorragenden Anpassungen davon auszugehen, dass sich beide Arten regelmäßig in nicht ganzjährig Wasser führenden Gewässern entwickeln, wobei die Verfasserin die These vertritt, dass sie hier sogar ihren Verbreitungsschwerpunkt haben (KAMPWERTH 1998). Ältere *Cordulegaster boltonii*-Larven können sich nicht nur eine Zeitlang problemlos außerhalb des Gewässers aufhalten, sondern sich dort per pedes fortbewegen (STEPHAN & KAMPWERTH unveröffentlicht): Von acht Larven, die aus einem Schwarzwaldbach entnommen und in ca. 1,50 m Abstand von der Wasserlinie abgesetzt wurden,

liefen vier sofort bzw. nach wenigen Sekunden in Richtung des Baches, den sie auch bei kleinen Umwegen binnen fünf Minuten erreichten. Die übrigen Exemplare verharrten unterschiedlich lange bewegungslos, bevor sie sich ebenfalls zu Fuß fortbewegten. Ähnliche Fähigkeiten besitzen nach eigenen Beobachtungen auch viele andere Libellenarten, die in temporären Stillgewässern leben und teilweise sogar in eine vorübergehende Trockenstarre fallen können, die mehrere Tage andauern kann. STEPHAN (1998) fand im Herbst 1997 in einem 300 m langen ausgetrockneten Abschnitt des Vogelbaches (MTB 7613, Mittlerer Schwarzwald) eine 10 mm große *Cordulegaster boltonii*-Larve, die starr verharrte, sich aber wieder bewegte, nachdem sie in eine Wasserpfütze gesetzt worden war. Darüber hinaus wurde von ihr mit einem Absperrversuch im Vogelbach nachgewiesen, dass viele *C. boltonii*-Larven dort einen Zeitraum von mindestens



Abb. 7: Eiablagezentrum von *Glyptotaelius pellucidus* – das in Abb. 6 schematisch dargestellte Zentrum in der Natur. Die Gelege-tragenden Blätter sind mit hellen Karteikärtchen markiert - Foto: U. Kampwerth.

24 Tagen ohne Wasser überdauerten. Für eine direkte *Cordulegaster*-Besiedlung mittels Eiablage darf ein Gewässer jedoch allenfalls kurzzeitig während der Eiablagephase austrocknen; bisher konnte diese nur in Gewässerabschnitten mit fließendem Wasser beobachtet werden (STEPHAN 1998 und mündlich). Trotzdem können *Cordulegaster*-Larven in einem „nicht

belegbaren“ Bachabschnitt vorkommen, weil sie nach der Eiablage von einem benachbarten Bereich einwandern konnten (STEPHAN 1998). Nach meinen Beobachtungen an temporären Fließ- und Stillgewässern können erstaunlich viele Libellenarten als Larven das Wasser verlassen und auf der Suche nach einem schützenden Versteck oder einem anderen Wasserkörper

über Land laufen (KAMPWERTH 1993, 1995, 1996). Aus evolutionsbiologischer Sicht ist es unwahrscheinlich, dass Arten über lange Zeit Eigenschaften entwickeln und erhalten, die ihren Trägern nicht zum Vorteil gereichen. Wird ein Merkmal – oder eine Merkmalskombination – keinem Selektionsdruck (mehr) ausgesetzt, wirken sich genetische Veränderungen in diesem Bereich nicht negativ aus (neutraler genetischer Polymorphismus). Das bedeutet, dass innerhalb einer Population Träger solcher genetischer Veränderungen genauso viele Nachkommen haben können wie die Träger des ursprünglichen Merkmals, wodurch das ursprüngliche Merkmal mangels Selektion in der Regel mit der Zeit seltener, d.h. von einem geringeren Anteil der Population getragen wird. Zur erfolgreichen Anpassung, also zum Aufbau stabiler Populationen in temporären Gewässern, bedarf es einer ganzen Kombination von Merkmalen, die bei *Cordulegaster* neben speziellen Verhaltensweisen und einer gewissen Unempfindlichkeit der Eier gegenüber Trockenheit offenbar auch physiologische Besonderheiten zum Überdauern einer Trockenstarre oder Hungerphase der Larve umfasst. Obwohl viele temporäre Fließgewässerabschnitte nur wenige 100 Meter lang sind und die meisten Austrocknungsereignisse selbst von langjährigen Kennern unbemerkt bleiben, ist der Nachweis von *Cordulegaster*-Larven in temporären Gewässerabschnitten längst auch anderen Forschern gelungen. Einige aufschlussreiche Arbeiten zur Austrocknungstoleranz der Larven sind in STEPHAN (1998) zitiert. Beispielsweise entdeckte CLAUSNITZER (1977) in sommertrockenen Gräben im Folgejahr schlüpfende *Cordulegaster boltonii*. DONATH (1984 bzw. 1988) fand als Habitate dieser Art bis auf Restpools austrocknende Gewässer und beschrieb Aquarienversuche mit mehrfach ertragener zweiwöchiger Austrocknung für dreijährige Larven. Bereits ROBERT (1959) erwähnte für eine aus einem Gefäß entwichene *Cordulegaster boltonii*-Larve eine vollständige Erholung im Wasser nach mindestens 30 Stunden auf dem Trockenen. Auch er dokumentierte das Auftreten der Art in temporären Gewässern und beobachtete, dass ihre Larven bei Austrocknung unter Erdschol-

len liegende Wasserlöcher aufsuchen, wo sie bis zum Wiederanstiegen des Wasserspiegels ausharren. Für *Cordulegaster bidentata* ist ein wochenlanges Austrocknen von Habitaten und Überdauern der Larven durch FRÄNZEL (1985) belegt. Auch SALOWSKY (1989) wies Austrocknungen ihrer Larvallebensräume nach. Eine mehrtägige, vollständig reversible Trockenstarre ist auch bei Larven der Gattung *Cordulegaster* bereits beobachtet worden: Siegfried Ziebell hälterte *Cordulegaster*-Larven aus Spanien, eine Larve entkam und wurde erst nach Wochen als „Staubmaus“ von der Hauskatze unter einem Schrank hervor gerollt. Nach Benetzung mit Wasser öffnete das Tier seine Analpyramide und erholte sich vollständig (BENKEN pers. Mitt.).

Zu den o.g. Merkmalen gehören auch solche, die nicht das Überdauern ohne Wasser, sondern bereits seine Vorstufe, das Überdauern der Poolphase, ermöglichen. Zwar können die Larven im Laufe des Austrocknungsprozesses zu Fuß das Gewässer verlassen. Oft sind sie aber während der Poolphase, die jeder vollständigen Austrocknung vorangeht, noch tagelang im Wasser anzutreffen. In dieser Phase, in der das Wasser, z.B. in Gumpen, im Bach steht, sterben nach und nach alle strömungsliebenden Organismen ab, die nicht an ein Leben in temporären Gewässern angepasst sind. Dies bewirkt nicht nur eine Anreicherung mit organischen Zersetzungsprodukten, sondern auch eine starke Sauerstoffzehrung. Zum Anpassungskomplex gehört daher auch, dass *Cordulegaster*-Larven – trotz gegenteiliger Angaben in der Literatur – zumindest vorübergehend einen niedrigen Sauerstoffgehalt tolerieren können, sofern keine toxische Belastung vorliegt. Nach WEBER & CAILLIÈRE (1978) können sie bei Bedarf atmosphärischen Sauerstoff über ihre Analpyramide aufnehmen, die sie bei Sauerstoffmangel über die Wasseroberfläche strecken. Vor diesem Hintergrund wird auch verständlich, warum beide *Cordulegaster*-Arten zuweilen sogar in Wildschweinsuhlen zu finden sind (eigene Beobachtung). In niederschlagsarmen Sommern bieten sich gebietsweise nur noch die Pools austrocknender Gewässer zum Suhlen an. Durch die Fäkalien der Wildschweine wird zusätzlich organisches Material eingetragen,

das ebenfalls unter Sauerstoffzehrung zersetzt wird.

Infolge des austrocknungsbedingten Absterbens ganzer Artengruppen profitieren fakultative Bewohner temporärer Gewässer davon, dass sich zumindest zeitweise das Artenspektrum verschiebt und damit auch die Konkurrenzverhältnisse. Dies gilt auch für *Cordulegaster*, da andere strömungsliebende Prädatoren, die keine Anpassungen an temporäre Gewässer besitzen und oft bereits die Stillwasserphase nicht überleben, in günstigen Fällen für Wochen als Konkurrenten ausfallen. Bis nachrückende Individuen aktiv oder durch Verdriftung aus ihren Refugien oder angrenzenden Bachabschnitten die Wiederbesiedlung vollzogen haben, stellen die *Cordulegaster*-Larven in typischen *Glyphotaelius*-Fließgewässerabschnitten guter Wasserqualität, die im späten Sommer oder frühen Herbst austrocknen, die letzten Top-Prädatoren dar. Meist sind dann auch konkurrierende Libellenarten, die in diesen Bächen vorkommen können, insbesondere *Calopteryx*-Larven, längst buchstäblich „ausgestiegen“, indem sie die sauerstoffarmen Pools zu Fuß verlassen haben.

Daher sind die *Cordulegaster*-Larven die ersten, welche die jungen *Glyphotaelius*-Larven, die über Wochen „täglich frisch“ in das Gewässer gelangen, verzehren können. Die geringsten Anstrengungen sind natürlich unter einem Eiablagezentrum nötig; hier braucht man praktisch nur die Fangmaske aufzuklappen, optimale Voraussetzungen für das „sit and wait“-Verhalten der passiven Lauerjäger. Außerdem kommt man kaum seinen hungrigen Geschwistern ins Gehege, wodurch die Kannibalismus-Rate deutlich gesenkt werden dürfte. Ein Weibchen kann hier also ohne Nachkommenseinbußen mehr Eier auf einmal ablegen als an Stellen, an denen später keine oder nur einzelne Köcherfliegengelege platziert werden. Bei regelmäßiger auskömmlicher Fütterung ging STEPHAN (1998) selbst in fünf Monaten Aquarienaufzucht keine *Cordulegaster boltonii*-Larve durch Kannibalismus verloren.

Natürlich kann es auch in *Glyphotaelius pellucidus*-Gewässern zu Hungerphasen kommen, wenn die Austrocknung sehr lange anhält und die 1,3 mm langen Erstlarven der Köcherfliege in noch trockenen Bereichen des Bachbetts

in eine Entwicklungsruhe fallen. Da mangels fließender Welle auch keinerlei Nachschub anderer aquatischer Beutetiere via Drift eintrifft, sollten *Cordulegaster*-Larven auch eine längere Hungerzeit aushalten. Für beide Libellenarten hat bereits KIAUTA (1964) in Aquarierversuchen nachgewiesen, dass ihre Larven 90 Tage ohne Schaden hungern können, wobei sich allerdings die Häutung um sechs Monate verzögerte. Und wie lange hält es die Köcherfliege aus? Der „Freilandrekord“ von *Glyphotaelius pellucidus*-Erstlarven, die direkt nach dem Verlassen der Gallerte auf trockenem Boden landeten, liegt nach FOLTYN (1996) bei acht Monaten, also ca. 240 Tagen. Auch nach langer Trockenzeit ist also bei erneuter Wasserführung frische Nahrung in der für junge Libellenlarven passenden Größe gewährleistet.

Ein *Cordulegaster*-Weibchen handelt bezüglich der Überlebensrate junger Larven optimal, wenn es möglichst viele Eier unter einem großen Köcherfliegen-Eiablagezentrum ablegt – und zwar an einer Stelle, die möglichst kurz trockenfällt, so dass sich die Eier ohne lange Verzögerung entwickeln können. Wie aber könnte ein *Cordulegaster*-Weibchen erkennen, wo die meisten Köcherfliegengelege „zu erwarten“ sind? Die Eiablage in Nachbarschaft von *Glyphotaelius* ließe sich beispielsweise dadurch erklären, dass ein unter günstigen Ernährungsbedingungen aufgewachsenes Libellenweibchen zur Eiablage an seine Entwicklungsstätte zurückkehrt. Auch könnte es sich beim Anflug an ähnlichen Vegetationsstrukturen orientieren wie das später anfliegende Köcherfliegenweibchen. Hierzu passt, dass sich auf Freiburger Gemarkung nach einem extremen Dürrejahr, in dem mehrere normalerweise permanente Fließgewässer stellenweise trockenfielen, *Glyphotaelius* in diese Fließgewässer ausbreitete – und auch dort wieder häufig zusammen mit *Cordulegaster* zu finden war.

Die guten Lebensbedingungen in temporären Fließgewässern, welche auch die genannten Lebensraumgefährten aufweisen, bedeuten natürlich nicht, dass *Cordulegaster* in permanenten Bächen keine großen, langfristig bodenständigen Populationen bilden könnte. Auch lässt sich der Vorteil, den einzelne *Cordule-*

gaster-Larven und die jeweilige Population in temporären Gewässern besitzen, naturgemäß ohne aufwändige Langzeitstudien kaum beweisen und schon gar nicht quantifizieren. Schon weil sich die einzelnen Individuen mit der Zeit über das gesamte Gewässer ausbreiten können, reicht es beispielsweise nicht, einfach die Besiedlungsdichte in Abschnitten mit temporärer und permanenter Wasserführung zu vergleichen. Um den Fortpflanzungserfolg zu messen, müssten wegen der mehrjährigen Entwicklung u.a. auch die Altersstruktur der Larvenpopulation, die Entwicklungsdauer der einzelnen Larven und die Überlebensrate beim jeweiligen Übergang von einem in das nächste Larvalstadium ermittelt werden.

Allgemein gilt bei Insekten mit wasserlebenden Jugendformen, dass die jüngsten Larvenstadien sowie – bei Insekten mit vollständiger Verwandlung – das Puppenstadium die empfindlichsten Phasen darstellen, in denen die Populationen die größten Einbußen erleiden. Eine Verringerung der Verluste in diesen Phasen bedeutet daher einen erheblichen Vorteil für die Population, die sich rascher verdichten und in andere Lebensräume ausbreiten kann. Den größten Vorteil aus evolutionsbiologischer Sicht sollten die *Cordulegaster*-Larven also dadurch erlangen, dass gerade ihre jüngsten Larvenstadien ein reichhaltiges, mit geringem energetischen Aufwand zu erschließendes Nahrungsangebot in den *Glyphotaelius*-Gewässern vorfinden. Dieser Effekt wird noch dadurch verstärkt, dass in der Phase erneuter Wasserführung auch die Konkurrenz innerhalb der Art verringert ist: Bei mehrtägiger Austrocknung ziehen sich ältere *Cordulegaster*-Larven anscheinend nicht in den Bachuntergrund zurück, sondern überdauern in Restwasserpools bzw. anderen Rückzugsbereichen oder benachbarten Gewässerabschnitten und wandern erst allmählich von dort wieder ein. Hierdurch wird gleichzeitig die Prädation innerhalb der Art deutlich reduziert, die zumindest zwischen verschiedenen Altersklassen gut belegt ist (FRÄNZEL 1985, DONATH, 1988, SALOWSKY 1989).

Wenn der Bach erneut fließt, gelangen zwar auch wieder typische Räuber permanenter Fließgewässer in den temporär trockengefallenen Abschnitt, sie bevorzugen jedoch andere

Kleinlebensräume als die *Cordulegaster*-Larven. Außerdem kommen sie zu spät, um sich an größeren Mengen der über die Gewässersohle wandernden *Glyphotaelius*-Larven zu laben, da diese besonders zu Beginn erneuter Wasserführung im Uferbereich und im Gewässerbett unterwegs sind, um Mikrohabitate mit geeigneten Falllaubansammlungen aufzusuchen. Die meisten *Glyphotaelius*-Larven sind daher bereits an den Eiablage- und Aufwuchsorten der Libellen angekommen, wenn das Räuberartenspektrum wieder vollständig ist. In permanenten Gewässern dagegen werden viele Organismen, die als Beutetiere für *Cordulegaster* in Frage kommen, bei ihren meist nächtlichen Wanderungen über den Bachgrund von anderen Räufern abgefangen. Da *Glyphotaelius*-Larven bereits im folgenden Frühjahr ausgewachsen sind und dann über 2 cm Länge und etwa 4 mm Breite erreichen können, ist in ihren Lebensräumen auch für die älteren *Cordulegaster*-Jahrgänge „der Tisch gedeckt“, bis *Glyphotaelius* nach der Puppenruhe den Bach verlässt.

Fazit

Innerhalb vieler Insektenordnungen gibt es Bewohner temporärer Fließgewässer, bei den Köcherfliegen z.B. *Stenophylax mitis* und *Glyphotaelius pellucidus*, bei den Libellen z.B. *Cordulegaster bidentata* und *C. boltonii*.

Diese Spezialisten sind durch vielfältige Besonderheiten, z.B. hinsichtlich ihres Lebenszyklus, ihres Verhaltens oder der Überlebensfähigkeit ihrer Eier bzw. anderer Jugendstadien bei Trockenfallen ans Dasein in temporären Gewässern angepasst.

Die Eier beider *Cordulegaster*-Arten können ein mindestens sechstündiges Trockenliegen schadlos überstehen. Außerdem können sich ihre Larven bei Bedarf tiefer eingraben, aber auch das Wasser für eine Zeitlang ganz verlassen.

Unabhängigbar für *Cordulegaster*-Larven und die meisten anderen aquatischen Besiedler natürlicher temporärer Fließgewässer sind:

- **Wasserqualität:** Keine toxische Belastung. An ein vorübergehendes Sauerstoffdefizit

sind die aquatischen Stadien jedoch angepasst. Andernfalls könnten sie die Poolphasen, die jeder vollständigen Austrocknung vorangehen, nicht überleben.

- **Wasserführung:** Zeitpunkt und Dauer der Trockenphase müssen zum Lebenszyklus der jeweiligen Art passen. Für *Cordulegaster* bedeutet dies nach bisherigen Beobachtungen, dass während der Eiablage fließendes Wasser vorhanden sein muss, was jedoch nicht heißt, dass das Gewässer von Juni bis August durchgängig Wasser führen muss. Die Haupttrockenzeit der oben beschriebenen Lebensräume beginnt jedoch in der Regel erst im Spätsommer.
- **Ufervegetation:** Optimal ist, wenn die Ufervegetation sowohl die Eiablage als auch die Ernährung typischer Bewohner temporärer Fließgewässer ermöglicht. Bei den Gehölzen ist dabei nicht nur der Aspekt der Strukturgebung, sondern auch das Artenspektrum wichtig. Da sich die Eignung einer Gehölzart bezüglich Eiablage substrat und Larvenfutter meistens unterscheidet, müssen für beide Bedürfnisse jeweils geeignete Gehölze vorhanden sein. Nadelgehölze sind für beide Bedürfnisse ungeeignet; Hybridpappelaub entfaltet im aquatischen Milieu eine giftige Wirkung.

Findet man in einem temporären Fließgewässer *Stenophylax mitis* oder *Glyphotaelius pellucidus*, sind meist auch *Cordulegaster*-Larven nicht weit.

Auch im Odenwald kommt *Cordulegaster boltonii* in Gewässern mit temporären Abschnitten vor. Sie konnte am 08.04.07 im Gallenbach (MTB 6420) als Larven nachgewiesen werden, in diesem Fall zusammen mit der Köcherfliege *Stenophylax mitis*.

Für *Cordulegaster*-Larven bedeutet das Zusammenleben mit Köcherfliegenpopulationen von *Glyphotaelius pellucidus* oder *Stenophylax mitis* in temporären Gewässern eine Art „Schlaraffenland“: Unter den räuberischen Arten sind Sie mit die Letzten, die sich noch im Wasser befinden, wenn die Köcherfliegenweibchen ihre Eier legen – und damit die Ersten, denen der aus Ei und Gallerte schlüpfende Köcherfliegennach-

wuchs direkt vor die Fangmaske gerät.

Literatur

- BOUVET, Y. (1971): Adaptions physiologiques et comportementales des *Stenophylax* (Limnephilidae) aux eaux temporaires. – In: CRICHTON, M.I. (Ed.): Proceedings of the 2nd International Symposium on Trichoptera: 117-119, Den Haag.
- CLAUSNITZER, H.-J. (1977): Fließwasserlibellen (Odonata) in Heidebächen. – Beiträge zur Naturkunde Niedersachsens 30 (2): 38-45.
- DONATH, H. (1984): Zur Libellenfauna der kleinen Elster/Niederlausitz. – Entomologische Nachrichten und Berichte 8 (1): 5-8.
- DONATH, H. (1988): Untersuchungen in einer Larvenkolonie von *Cordulegaster boltoni* (DONOVAN) in der Niederlausitz. – Libellula 6 (3/4): 105-116.
- FOLTYN, S. (1996): Limnologische Untersuchung an zwei sommerlich austrocknenden Löß-Lehmbächen des Kernmünsterlandes. – Diplomarbeit Universität Hannover, 105 S. + Anhang.
- FRÄNZEL, U. (1985): Öko-ethologische Untersuchungen an *Cordulegaster bidentatus* SELYS, 1843 (Insecta: Odonata) im Bonner Raum. – Diplomarbeit Universität Bonn, 194 S.
- KAMPWERTH, U. (1991): Zur Bedeutung der Ufervegetation für Fließwasserinsekten im Raum Freiburg unter besonderer Berücksichtigung von *Glyphotaelius pellucidus* (Retzius) (Trichoptera, Limnephilidae). – Diplomarbeit Universität Freiburg, 97 S. + Anhang.
- KAMPWERTH, U. (1993, 1995, 1996): Untersuchungen im Rahmen des IRP: Überlebensstrategien limnischer Wirbelloser bei Trockenfallen in der Rheinaue. Teil I, II, III. – Gutachten im Auftrag der LFU Baden-Württemberg, unveröffentlicht.
- KAMPWERTH, U. (1998): Temporäre Gewässer. – VUBD-Rundbrief 22: 6-11. – Eigenverlag der Vereinigung Umweltwissenschaftlicher Berufsverbände Deutschlands.
- KIAUTA, B. (1964): Beobachtungen betreffs der Biologie, Ökologie und der Ethologie der Quelljungfern (Odonata; Cordulegasteridae) im Bergland von Skofja Loka. – Loski razgledi

11: 183-192.

- ROBERT, P.-A. (1959): Die Libellen (Odonaten). Kümmerly & Frey, 404 S., Bern.
- SALOWSKY, A. (1989): Untersuchungen zum Larvenbiotop von *Cordulegaster bidentatus* in Waldbächen um Freiburg i. Br. (Ein Beitrag zur Biologie von *C. bidentatus*). – Diplomarbeit Universität Freiburg, 101 S.
- SOMMERHÄUSER, M., I. ANTUNES, H.W. BOHLE, M. BRUNKE, U. DIEHL, M. DIETERICH, Ä. ERPELDING, A. FIEDLER, S. FOLTYN, M. HECHT, U. KAMPWERTH, A. LORENZ, A. MEYER, E.I. MEYER, E. PLOSS, B. ROBERT, T. SCHELLENBERG, S. SEUTER & R. ZAH (aus dem Arbeitskreis Temporäre Gewässer der Deutschen Gesellschaft für Limnologie e. V.) (1998): Terminologische, typologische und biozönotische Konzepte für temporäre Fließgewässer. – DGL Tagungsbericht 1997: 936-940, (Eigenverlag der DGL) Krefeld.
- STEPHAN, U. (1998): Untersuchungen zur Habitatbindung der Quelljungferarten *Cordulegaster boltoni* (Donovan 1807) und *Cordulegaster bidentata* (Sélys 1843) in Waldbächen des Mittleren Schwarzwaldes unter besonderer Berücksichtigung der Larvalökologie. – Diplomarbeit Universität Freiburg, 110 S. + Anhang.
- TRÉMOLIÈRES, M. & R. CARBIENER (1982): Aspects de l'impact de litière forestière sur des Écosystèmes aquatiques. – Acta Oecologica, Oec. General. 3: 241-257.
- WEBER, T. & L. CAILLIÈRE (1978): Thermistor telemetry of ventilation during prey capture by dragonfly larvae (*C. boltoni*). – Journal of Comparative Physiology 128: 341-345.