

Dämmerungsaktivität von *Boyeria irene* an der Örtze (Odonata: Aeshnidae)

Frank Suhling und Ida Suhling

Institut für Geoökologie, Technische Universität Braunschweig, Langer Kamp 19c,
D-38106 Braunschweig, f.suhling@tu-bs.de

Abstract

Crepuscular activity of *Boyeria irene* at the Oertze River (Odonata: Aeshnidae) – We report observations on activity and reproductive behaviour of *B. irene* in a highly isolated population in northern Germany. We recorded that crepuscular activity start approximately at sunset and correlated with shifting sunset over the flight season. We also observed mating behaviour during these phases of activity. By comparing our observations with the literature, we conclude that mate finding and mating may be mainly confined to dawn, while oviposition occurs during the day. In addition, we report a case of dispersal, which connects between an older and a more recently established reproduction site.

Zusammenfassung

Wir berichten über einige Beobachtungen zur Aktivität und zum Fortpflanzungsverhalten von *Boyeria irene* in einer isolierten Population an der Örtze in Norddeutschland. Wir beobachteten Dämmerungsaktivität, die immer etwa bei Sonnenuntergang begann und die sich im Verlauf der Flugperiode mit abnehmender Tageslänge veränderte. Während der Dämmerungsflüge fand Paarbildung statt. Nach einem Vergleich mit Literaturquellen folgern wir, dass Paarbildung überwiegend in der Dämmerung stattfindet, Eiablagen dagegen während des Tages. Zusätzlich berichten wir über eine Beobachtung von Dispersion entlang der Aller.

Einleitung

Boyeria irene ist eine westmediterrane Art, die im Wesentlichen in Fließgewässern vorkommt (KOHLE et al. 2014; BOUDOT et al. 2015). Seit etwa zehn Jahren existiert in Deutschland eine einzige reproduzierende Population an zwei benachbarten Fließgewässern, der Örtze und dem Bruchbach, im Einzugsbiet der Aller, Niedersachsen (CLAUSNITZER et al. 2010; CLAUSNITZER & LOHR 2015). Seit 2018 ist ein Fundort an einem weiteren Gewässer hinzugekommen (MÜLLER &

EGGERS 2018). Da es sich bei der Population an der Örtze bisher um die einzige bekannte in Deutschland handelt, die zudem noch recht weit von allen anderen Populationen der Art isoliert ist, dürften alle Informationen zur Ökologie und zum Verhalten dieser Population von Interesse sein.

Die Verhaltensbiologie der Imagines von *B. irene* ist ausführlich in WILDERMUTH & MARTENS (2014) zusammengefasst. Die Suchflüge der Männchen wurden von mehreren Autoren ausführlicher beschrieben (JURZITZA 1967; WILDERMUTH 2000). WILDERMUTH (2000) unterscheidet drei verschiedene Taktiken (= Flugtypen) der Männchen bei der Weibchensuche: Streckenflüge, Inspektionsflüge und Territorialflüge. Paarbildungen wurden bisher nur von MILLER & MILLER (1985a) beschrieben. Die Weibchen suchen Eiablageplätze am dicht baumbestandenen Ufer in Aushöhlungen und unter Wurzeln. Die Eiablage erfolgt endophytisch in weiche Rinde oder Moospolster.

Obwohl es unbestritten ist, dass sich sowohl Weibchen als auch Männchen überwiegend in oft sehr schattigen Bereichen des Flusses aufhalten, gibt es etwas unterschiedliche Angaben dazu, ob und inwieweit Dämmerungsaktivität eine wichtige Rolle im Fortpflanzungsverhalten spielt (WENGER 1955; ROBERT 1959; PETERS 1987). WENGER (1955) stellte generell in Frage, dass *B. irene* ein Dämmerungsflieger sei, da er in Spanien nie dämmerungsaktive Individuen beobachten konnte. Im Gegensatz dazu stehen Beobachtungen aus Südfrankreich, nach denen insbesondere Nahrungsflüge und Paarfindung in der Dämmerung stattfinden, während tagsüber Eiablagen und diverse Typen von Suchflügen der Männchen zu beobachten sind (MILLER & MILLER 1985a; WILDERMUTH 2000).

Wir haben in den letzten Jahren mehrfach einige Tage an der Örtze verbracht, vor allem um nach Exuvien von *B. irene* zu suchen. Dabei gelangen uns auch einige Beobachtungen zum Reproduktionsverhalten und zur Verteilung der Aktivität der Imagines im Tagesverlauf, über die wir hier berichten wollen.

Material und Methoden

In den Jahren 2012–2013 sowie 2016–2018 verbrachten wir jeweils mehrere Tage während der Flugzeit von *B. irene* an der Örtze (11.–12.08.2012, 17.–19.07.2013, 26.–28.06. und 2.–3.09.2016, 4.–6.07.2017, 15.–17.07.2018). Standort war der Campingpark Südheide an der Mündung der Örtze in die Aller (52,6711°N, 9,9355°E). Während wir 2012 und 2013 noch einige Meter abseits des Flusses zelteten, war ab 2016 unser Camp immer direkt am Fluss aufgebaut. Während vormittags meist unter Zuhilfenahme eines Kanus am Fluss nach Exuvien gesucht wurde, hielten wir uns den Rest des Tages meist im Camp auf und konnten von dort direkt einen ca. 30 m langen Abschnitt des Flusses einsehen. Als großer Vorteil erwies sich dabei, dass wir auch die Abendstunden an dieser Stelle verbrachten und bis zur Dunkelheit beobachten konnten. An zwei Tagen (16. und 17.07.2018) haben wir auch in den frühen Morgenstunden am Fluss beobachtet, um eventuell Flüge in der Morgendämmerung zu erfassen.

Während wir tagsüber immer wieder unregelmäßig für längere Perioden den Fluss beobachteten, verfolgten wir nach einer ersten Abendbeobachtung von *B. irene* im September 2016 in den Jahren 2017 und 2018 ein Standardprotokoll für die Abendstunden. Mindestens 30 Minuten vor Sonnenuntergang begannen wir von zwei Standpunkten am Fluss aus eine Dauerbeobachtung. Wir notierten das erste Erscheinen von *B. irene* und beobachteten weiter, bis wir mindestens zehn Minuten lang kein Individuum mehr gesehen hatten. Wir notierten Verhaltensweisen wie Begegnungen zwischen Individuen und Bildung von Paarungsrädern. Im September 2016 und August 2018 hatten wir ein Lichtmessgerät zur Verfügung, um die Lichtstärke zur Flugzeit zu messen.

Um die Frage genauer zu untersuchen, ob es sich bei *B. irene* um einen Dämmerungsflieger handelt, haben wir die Zeitpunkte unsere abendlichen Erst- und Letztbeobachtungen mit dem Zeitpunkt des Einsetzens der Dämmerung korreliert. Dies erfolgte mittels einer linearen Regression, da wir einen direkten linearen Zusammenhang der Aktivität mit dem Einsetzen der Dämmerung annahmen. Die Sonnenuntergangszeiten wurden mit Hilfe der Webseite www.sonnenverlauf.de ermittelt. Wir haben darauf verzichtet, alle Zeiten in Solarzeit umzurechnen, da wir Zeiten nur zueinander in Bezug setzen wollen. Alle Zeitangaben sind deshalb in Mitteleuropäischer Sommerzeit.

Ergebnisse

Verhaltensbeobachtungen

Während unserer ersten Aufenthalte an der Örtze sahen wir tagsüber mehrfach Inspektionsflüge von Männchen im tiefen Schatten. So waren zum Beispiel am 12. August 2012 maximal drei Männchen gleichzeitig auf unserer Beobachtungsstrecke unterwegs. Wir beobachteten drei Eiablagen. Uns fielen zunächst keine Dämmerungsflüge über der Örtze auf, vermutlich weil wir abends nicht direkt auf den Fluss blickten. Allerdings sahen wir am 18. Juli 2013 ein Paarungsrads etwa um 21:00 h direkt über der Zeltwiese, das wir als *B. irene* ansahen, obwohl wir es weder fangen noch aufgrund der geringen Resthelligkeit sicher ansprechen konnten. Im Juni 2016 sahen wir während unseres Aufenthaltes weder tagsüber noch abends Individuen von *B. irene*, obwohl die Emergenz bereits begonnen hatte. Am 02. September 2016 beobachteten wir um 20:00 h bei einer Lichtstärke von 56 Lux und einer Luft-Temperatur über dem Wasser von 17,5°C ein Weibchen, das zur sicheren Bestimmung von uns gefangen und danach wieder freigelassen wurde.

Im Juli 2017 und 2018 waren wir jeweils zur Hauptflugzeit von *B. irene* vor Ort. In beiden Jahren war die Flugaktivität von Männchen tagsüber gering. Im Juli 2017 erklärten wir uns die geringe Aktivität zunächst durch die eher kühlen, teils regnerischen Witterungsverhältnisse. Allerdings konnten wir dann in den Abendstunden sehr wohl *B. irene* beobachten. An beiden Abenden nach Sonnenuntergang flogen jeweils mindestens drei Individuen gleichzeitig in dem 30 m Ab-

schnitt in der Flussmitte patrouillierend (Tab. 1). Sie flogen relativ dicht über dem Wasser auf jeweils etwa gleicher Strecke hin und her und machten scharfe Wendungen an den Umkehrpunkten und bei Begegnungen kam es immer wieder zu aggressiven Interaktionen. Im Juli 2018 beobachteten wir wiederum tagsüber bei sehr warmem, sonnigem Wetter (28–30°C) sehr selten einzelne Individuen, die in der typischen Weise im Schatten von Bäumen ihre Inspektionsflüge vollführten. In den Abendstunden wurde es dann auf unserem Abschnitt wieder lebendiger. Maximal drei Individuen flogen für jeweils eine halbe Stunde in schnellem Flug auf jeweils etwa 10–12 m Flusslänge auf und ab, wie oben beschrieben. Bei Begegnung miteinander kam es zu deutlichen Reaktionen: die Individuen kreisten oft mehrfach umeinander, was sich auf kurzer Flugstrecke auch mehrfach wiederholen konnte. In einzelnen Fällen verfolgten die Tiere einander auch ein Stück über die angrenzende Wiese hinaus, kamen aber immer schnell zum Flussabschnitt zurück und nahmen ihre Flüge wieder auf. An den Grenzen der Flugstrecken kam es regelmäßig zu solchen Begegnungen. Am 16. und 17. Juli 2018 endete die Anwesenheit von *B. irene* jeweils mit Bildung von Paarungsrädern, die nach kurzem Flug in den Uferbäumen verschwanden. In beiden Fällen konnten wir zu dem Zeitpunkt jeweils nur noch zwei Individuen am Fluss fliegend beobachten. Der Radbildung gingen ebenfalls kurze umeinander kreisende Flüge voraus. Wir konnten in keinem Fall sicher bestimmen, ob es sich bei den Individuen am Fluss um Männchen oder Weibchen handelte.

Im August 2018 konnten wir an drei Abenden nach Sonnenuntergang jeweils mindestens ein Individuum beobachten. Das Flugverhalten entsprach dem oben beschriebenen. Allerdings sahen wir keine Paarbildung. Wiederum gelangen tagsüber keine Beobachtungen, weder bei warmem, sonnigem Wetter (21.08.) noch bei Wolkenbedeckung mit leichtem Regen (20.08.). Bei Flugbeginn betrug die Lichtstärke jeweils etwa 110 Lux, zum Ende knapp unter 10 Lux. Am 21. August 2018 flog ein *Anax parthenope* um 20:46 h für wenige Minuten in recht ähnlicher Weise wie *B. irene* im Abschnitt, allerdings meist etwas höher über dem Wasser. Morgendliche Dämmerungsaktivität haben wir nicht wahrgenommen, hatten aber auch nur an zwei Tagen insgesamt in den frühen Morgenstunden am Fluss beobachtet.

Der abendliche Flugbeginn korrelierte sehr deutlich und signifikant ($R^2 = 0,942$, $p < 0,001$) mit den Sonnenuntergangszeiten (Abb. 1). Die ersten Individuen sahen wir maximal wenige Minuten vor Sonnenuntergang. Lediglich am 17. Juli 2018 war ein Tier schon 16 Minuten vor Sonnenuntergang aktiv. In diesem Falle tauchte es aber nur kurz auf und verschwand dann zunächst wieder. Die nächste Beobachtung erfolgte um 21:25 h, 10 Minuten vor Sonnenuntergang, und ab dann waren kontinuierlich immer mindestens zwei Individuen im Abschnitt anwesend. Die abendliche Flugdauer betrug maximal 30 Minuten. Zum Zeitpunkt der letzten Beobachtung war es meist schon sehr dunkel und die Libellen waren gerade noch auszumachen. An den meisten Tagen entsprach der Zeitpunkt der letzten Sichtung recht genau dem Auftauchen der ersten Fledermäuse über dem Gewässer.

Tabelle 1: Zeiträume, in denen abendliche Aktivität von *Boyeria irene* auf dem einsehba-
ren Abschnitt der Örtze beobachtet wurde. Angegeben ist außerdem die maximale Anzahl
(**N**) jeweils gleichzeitig am Fluss beobachteter Individuen. – **Table 1.** Periods during which
crepuscular flights of *Boyeria irene* were observed. Additionally, maximum numbers of
individuals (**N**) present at one time, sunset times, and some additional notes are given.

Datum	Flugaktivität (Anfang–Ende)	N	Sonnenuntergang	Bemerkung
03.09.2016	20:00	1	20:03	♀ gefangen
04.07.2017	22:00-22:10	3	21:46	-
05.07.2017	21:46-22:10	3	21:45	-
15.07.2018	21:35-22:05	3	21:37	-
16.07.2018	21:39-22:03	3	21:36	Paarung 22:03
17.07.2018	21:19-21:50	2	21:35	Paarung 21:47
19.08.2018	20:45-21:04	1	20:38	-
20.08.2018	20:36-20:55	1	20:36	-
21.08.2018	20:50-20:54	1	20:34	-

Beobachtung an der Aller

Am 17 Juli 2018 paddelten wir auf einem ca. 2,5 km langen Abschnitt der Aller unterhalb der Örtzemündung Richtung der Allerbrücke Winsen. Um 12:32 h beobachteten wir am linken Ufer eine Aeshnide, die entlang des offenen Ufers im hellen Sonnenlicht flussabwärts flog. Das Individuum setzte sich etwa auf Höhe unseres Bootes in die Ufervegetation. Bei Erreichen des Ufers kam das Tier zum Boot geflogen und drehte zwei Runden zwischen uns. Dadurch konnten wir es eindeutig als *B. irene* identifizieren. Anschließend flog das Tier flussabwärts weiter. Der Ort der Beobachtung lag ca. 1.000 m unterhalb der Mündung der Örtze. Die Aller war an dieser Stelle 40 m breit, langsam fließend und hatte außer einigen spärlichen Weiden keinen Uferbewuchs, der Schatten spenden könnte.

Diskussion

Unsere Beobachtungen aus den letzten Jahren betreffen Aspekte des Fortpflanzungsverhaltens, der Dämmerungsaktivität sowie der Dispersion/Ausbreitung der Art. Unsere Beobachtungen sind nicht im Rahmen systematischer und geplanter Verhaltensbeobachtungen entstanden, sondern beruhen eher auf Zufallsbeobachtungen. Die Interpretation sollte deshalb entsprechend vorsichtig sein. Trotzdem glauben wir, dass wir hier einige interessante Details zur Verhaltensbiologie der Art beitragen können, die vielleicht zu systematischeren Untersuchungen Anlass geben.

Dämmerungsaktivität

Nach Beobachtungen in Spanien stellte WENGER (1955) in Frage, dass *B. irene* ein Dämmerungsflieger sei, da er nie dämmerungsaktive Individuen beobachten konnte. Die Beobachtungen von WILDERMUTH (2000) in der Provence können über Dämmerungsaktivität keine Auskunft geben, da nur bis 16:30 h (Solarzeit) beobachtet wurde. Interessant ist, dass er während seiner sieben Beobachtungstage tagsüber nie Paarbildungen gesehen hat. An der Cèze in Südfrankreich war *B. irene* dagegen sehr wohl dämmerungsaktiv. MILLER & MILLER (1985a) beobachteten Beutefangflüge, die dann offenbar zu Treffen der Geschlechter und Paarbildung führten. Die Autoren berichten von mindestens drei Paarbildungen auf ihrer Beobachtungstrecke während der Dämmerung. Dagegen beschränkte sich die Tagesaktivität an der Cèze auf Inspektionsflüge und Eiablage (MILLER & MILLER 1985a). Unsere Beobachtungen der Örtze-Population entsprechen weitgehend denen von der Cèze. Auch wir konnten einen abendlichen Aktivitätspeak

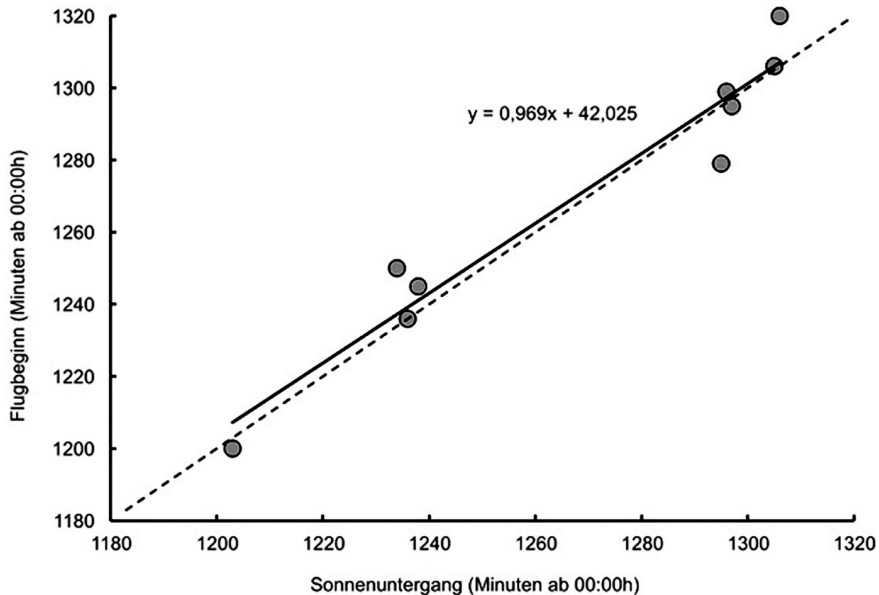


Abbildung 1: Abendlicher Flugbeginn von *Boyeria irene*, aufgetragen gegen die Sonnenuntergangszeiten (in Minuten nach 00:00 h MESZ). Die durchgezogene Linie ist die Ausgleichsgerade einer linearen Regression zwischen Sonnenuntergang und Flugbeginn. Die gestrichelte Linie beschreibt die hypothetische Situation, dass der Flugbeginn immer bei Sonnenuntergang wäre ($y = x$). – **Figure 1.** Beginning of crepuscular flights of *Boyeria irene* related to times of sunset (in minutes after 00:00 h CEST). The bold line describes the linear regression between sunset and first observation of an individual; the dashed line describes the hypothetical situation that first observations were always exactly at sunset ($y = x$).

feststellen, der in seinen Anfangszeiten sehr gut mit den sich verschiebenden Sonnenuntergangszeiten im Verlauf der Flugperiode korrelierte. Unsere früheste Beobachtung an der Örtze lag 16 Minuten vor Sonnenuntergang, an der Cèze waren es 20 Minuten. Auch die Dauer der Dämmerungsaktivität an beiden Flüssen war ähnlich (30 Minuten an der Örtze, 40 Minuten an der Cèze). Dämmerungsaktivität vor allem bei der Nahrungssuche ist insbesondere bei Aeshniden weit verbreitet (PETERS 1987; CORBET 1999). Bei tropischen Arten, wie z.B. *Tholymis tillarga*, ist aber auch exklusive Dämmerungsaktivität bekannt (MILLER & MILLER 1985b; CORBET 1999). Bei *B. irene* dürfte Dämmerungsaktivität ein wichtiger Bestandteil der Paarfindung bzw. -bildung sein (s.u.). Die tagsüber stattfindenden Eiablagen waren zumindest bei unseren Beobachtungen seit 2016 praktisch ungestört, da kaum Männchen auftauchten.

Fortpflanzungsverhalten

Von den drei Taktiken der Weibchensuche (WILDERMUTH 2000) wurden an der Örtze zunächst nur Inspektionsflüge beobachtet. Die Häufigkeiten dieser Inspektionsflüge waren sehr unterschiedlich. Im August 2010 tauchten nach CLAUSNITZER et al. (2010) Individuen bis 19.00 h in kurzen Abständen auf, während nur einzelne Männchen bei ‚kurzen Inspektionsflügen‘ nach 20.00 h beobachtet wurden. Auch wir sahen in den Jahren 2012 und 2013 noch recht häufig typische Inspektionsflüge tagsüber, ohne dies zu quantifizieren. In 2017 und 2018 waren sie während unserer Aufenthalte dagegen eher selten; 2017 mag das am recht kühlen Wetter gelegen haben. Einen Einbruch der Population hat es aus unserer Sicht nicht gegeben; die Anzahl der Exuvienfunde blieb von 2012–2018 recht ähnlich (I. Suhling & F. Suhling unpubl.). Es ist natürlich nicht auszuschließen, dass an unseren doch recht wenigen Beobachtungstagen einfach zufällig die Tagesaktivität gering war.

Im Gegensatz zu MILLER & MILLER (1985a) hatten wir den Eindruck, dass die Dämmerungsflüge an der Örtze keine Beuteflüge, sondern durchaus echte Territorialflüge waren. Zwar schienen die Tiere auch gelegentlich Beute zu machen, aber die sehr regelmäßigen Suchbewegungen dicht über der Wasseroberfläche glichen im Stil eher den von WILDERMUTH (2000) beschriebenen Territorialflügen.

In der Dämmerung kam es auch zu den einzigen Paarbildungen bzw. Paarungsrädern, die wir an der Örtze beobachten konnten. Da es außer unseren Beobachtungen und denen von MILLER & MILLER (1985a) nach unserer Kenntnis keine weiteren publizierten Beobachtungen zur Paarung gibt, scheint es zunächst, als ob die Paarung von *B. irene* überwiegend oder ausschließlich während der Dämmerungsaktivität stattfindet.

Dagegen finden Eiablagen offenbar eher am Tag statt (MILLER & MILLER 1985a, WILDERMUTH 2000, eigene Beobachtungen). Die Eiablagen an der Örtze entsprachen den bisherigen Beobachtungen in anderen Gebieten (WILDERMUTH & MARTENS 2014). Weibchen fliegen unter Überhänge und in Höhlungen. Bei genauem Hinschauen konnten wir meist die Weibchen dort auffinden und beobachten, dass sie mit dem Legebohrer in feuchtes Holz einstachen.

Nachdem es bisher keine Hinweise auf Aktivität in der Morgendämmerung gibt (MILLER & MILLER 1985a, eigene Beobachtungen), ergibt sich aus den bisherigen Erkenntnissen das Bild einer bimodalen Aktivität von *B. irene* am Gewässer (WILDERMUTH 2000), mit Eiablage und Inspektionsflügen während des Tages und Nahrungsflügen und Paarbildung in der Abenddämmerung. Nach unseren Beobachtungen kommen zumindest an der Örtze auch abendliche Territorialflüge hinzu, während wir Inspektionsflüge am Tage in den letzten Jahren nur noch selten beobachteten. Diese leichten Unterschiede könnten durch Reaktion auf unterschiedliches Habitat (z.B. Beschattung), Wetter oder auch durch regionale Unterschiede im Verhalten bedingt sein. Sollte es sich um letzteres handeln, könnte dies ein Symptom von genetische Drift (MAYR 1963) sein, die sich aus der vermutlichen Besiedelung der Örtze durch eine sehr kleine Population ergäbe. Auf der anderen Seite gibt es aber letztlich bisher auch nur sehr wenige Beobachtungen. Alle Schlussfolgerungen bleiben vorläufig. Der Anteil von Suchflügen und Paarbildungen am Tag und in der Dämmerung sollte quantifiziert werden. Das wären vielleicht eine oder zwei attraktive Bachelorarbeiten an der Örtze und in Frankreich.

Ausbreitung

Weniger vage ist unseres Erachtens die Interpretation der von uns gemachten Beobachtung des Fluges eines Individuums entlang der Aller. Wir denken, dabei handelte es sich um einen recht klaren Fall von Dispersion, auch wenn die Entfernung von der Örtzemündung mit ca. 1 km noch nicht sehr groß war. Das Tier flog sehr zielgerichtet flussabwärts, mit einer kleinen Ruhepause, die uns die Bestimmung ermöglichte. Die Beobachtung von einzelnen Individuen in wenig oder ungeeigneten Umgebungen kann durchaus auf Dispersionsereignisse schließen lassen (SUHLING et al. 2017).

Unsere Beobachtung untermauert die Vermutung, dass *B. irene* über Flüge entlang der Aller die vermutlich innerhalb der letzten zwei bis drei Jahre besiedelte Wietze (MÜLLER & EGGERS 2018) erreicht hat. Die Mündung der Wietze in die Aller liegt ca. 12 km flussabwärts der Örtzemündung. Zwar ist der Fundort Luftlinie nur 8 km von der Örtze entfernt, ein Erreichen der Wietze entlang einer Leitlinie wie der Aller erscheint aber wahrscheinlicher als die Überwindung dieser Distanz abseits von Fließgewässern. Auf diesem Wege sollten wir in den nächsten Jahren mit einer zunehmenden Ausbreitung der Population rechnen, zumal der Fundort an der Wietze recht deutlich macht, dass *B. irene* auch mit weniger günstigen Umweltbedingungen zurechtkommt, als denen, die an der Örtze vorherrschen (MÜLLER & EGGERS 2018).

Danksagung

Wir bedanken uns bei Thomas Ols Eggers für die Information zum neuen Fundort an der Wietze und für die Einsicht in das unveröffentlichte Manuskript.

Literatur

- BOUDOT J.P., M. LOCKWOOD & A. CORDERO RIVERA (2015) *Boyeria irene* (Fonscolombe, 1838). In: BOUDOT, J.-P. & V.J. KALKMAN (Eds) Atlas of the European dragonflies and damselflies: 181–182. KNNV Publishing, The Netherlands
- CLAUSNITZER H.J., R. HENGST, C. KRIEGER & A. THOMES (2010) *Boyeria irene* in Niedersachsen (Odonata: Aeshnidae). *Libellula* 29: 155–168
- CLAUSNITZER H.J. & M. LOHR (2015) *Boyeria irene* (Fonscolombe, 1838). *Libellula Supplement* 14: 178–181
- CORBET P.S. (1999) Dragonflies: behaviour and ecology of Odonata. Harley Books, Colchester
- JURZITZA G. (1967) Ein Beitrag zur Kenntnis der *Boyeria irene* (Fonscolombe) (Odonata: Aeshnidae). *Beiträge zur naturkundlichen Forschung Südwestdeutschlands* 26: 149–154
- KOHLI M.K., T. SCHNEIDER, O. MÜLLER & J.L. WARE (2014) Counting the spots: a molecular and morphological phylogeny of the spotted darner *Boyeria* (Odonata: Anisoptera: Aeshnidae) with an emphasis on European taxa. *Systematic Entomology* 39: 190–195
- MAYR E. (1963) Animal species and evolution. Harvard University Press, Cambridge
- MILLER A.K. & P.L. MILLER (1985a) Simultaneous occurrence of crepuscular feeding and sexual activity in *Boyeria irene* (Fonsc.) in southern France (Odonata, Aeshnidae). *Entomologist's Monthly Magazine* 121: 123–124
- MILLER P.L. & A.K. MILLER (1985b) Rates of oviposition and some other aspects of reproductive behaviour in *Tholymis tillarga* (Fabricius) in Kenya (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica* 14: 287–299
- MÜLLER R. & T.O. EGGERS (2018) Weiterer Fundort von *Boyeria irene* (Fonscolombe, 1838) in Niedersachsen (Odonata: Aeshnidae). *Libellula* 37: 187–191
- PETERS G. (1987) Die Edellibellen Europas: Aeshnidae. Die Neue Brehm-Bücherei 585, Wittenberg
- ROBERT P.-A. (1959) Die Libellen (Odonaten). Kümmerly und Frey, Bern
- SUHLING F., A. MARTENS & I. SUHLING (2017) Long-distance dispersal in Odonata: examples from arid Namibia. *Austral Ecology* 42: 544–552
- WENGER O.P. (1955) Ist *Boyeria irene* Fonsc. ein Dämmerungsflieler? (Odonata-Aeshnidae). *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft* 28: 279–280
- WILDERMUTH H. (2000) Alternative Taktiken bei der Weibchensuche von *Boyeria irene* (Odonata: Aeshnidae). *Libellula* 19: 143–155
- WILDERMUTH H. & A. MARTENS (2014) Taschenlexikon der Libellen Europas. Quelle & Meyer, Wiebelsheim

Manuskripteingang: 28. Oktober 2018

