

# 100 Jahre *Aeshna subarctica* in Europa (Odonata: Aeshnidae)

Reinhard Jödicke<sup>1</sup> und Angelika Borkenstein<sup>2</sup>

<sup>1</sup>) Am Liebfrauenbusch 3, D-26655 Westerstede, reinhard.joedicke@magenta.de

<sup>2</sup>) Lebensborner Weg 5, D-26419 Schortens, angelikaborkenstein@t-online.de

## Abstract

**100 years of *Aeshna subarctica* in Europe (Odonata: Aeshnidae)** – In Europe, *Aeshna subarctica* became known only one hundred years ago. Its history of discovery of the Palaearctic population is traced on the basis of literature. We critically scrutinise its taxonomy, especially that of the European subspecies *elisabethae* and *interlineata*. The phenomenon of a light coloration variety in north-western Central Europe is discussed but not finally explained. The identification in the field is difficult. With comments on a reliable determination we will support a better differentiation between *subarctica* and *juncea*. The most important surveys on the biology of *A. subarctica* are reported on; the species can be regarded as well researched.

## Zusammenfassung

In Europa wurde *Aeshna subarctica* erst vor hundert Jahren bekannt. Die Entdeckungsgeschichte der paläarktischen Population wird anhand des Schrifttums nachgezeichnet. Wir hinterfragen kritisch ihre taxonomische Stellung, was insbesondere die beiden in Europa beschriebenen Unterarten *elisabethae* und *interlineata* betrifft. Das Phänomen der hellen Färbungsvariante im nordwestlichen Mitteleuropa wird erörtert, kann aber nicht abschließend gedeutet werden. Die Bestimmung der Art im Feld gilt zu Recht als problematisch. Mit Hinweisen zur sicheren Identifizierung wollen wir helfen, sie besser von *A. juncea* zu trennen. Schließlich werden die wichtigsten Etappen der biologischen Erforschung von *A. subarctica* beschrieben. Der Wissensstand kann als gut eingeschätzt werden.

## Einleitung

Im Rahmen eines Bestimmungsschlüssels für nordamerikanische *Aeshna*-Arten wurde der Name *Aeshna subarctica* in die Wissenschaft eingeführt (WALKER 1908). Eine genaue Beschreibung und die Typusfestlegung erfolgten in einer Monografie dieses Genus (WALKER 1912: 93–100). *Aeshna subarctica* Walker, 1908

wurde von der holarktischen *A. juncea* (Linnaeus, 1758) abgetrennt, mit der sie wegen ihrer Ähnlichkeit und mutmaßlich nahen Verwandtschaft gemeinsam die sogenannte *juncea*-Gruppe innerhalb des Genus *Aeshna* bildet (WALKER 1912: 69; BARTENEV<sup>1</sup> 1929, 1930a). Erst vor 100 Jahren wurde auch in Europa erkannt, dass sich bis dahin hinter dem Namen *A. juncea* eine weitere Art verbarg, die zunächst als *A. elisabethae* beschrieben (DJAKONOV 1922), aber schnell als konzeptspezifisch mit *A. subarctica* eingeschätzt wurde. Diese Entdeckung hatte damals, zwischen den zwei Weltkriegen, zu einer höchst konstruktiven Zusammenarbeit zwischen den damals führenden Namen aus Russland, Finnland, der Schweiz, den Niederlanden, Deutschland, England und Kanada geführt. Das Schrifttum dazu ist erstaunlich detailliert, aber teilweise schwer zugänglich; insgesamt spürt man beim Lesen die damalige Begeisterung über die für Europa neue Art. Bis heute gilt *A. subarctica* als „schwierige Art“. Das liegt an der insgesamt unbefriedigenden taxonomischen Einschätzung durch Einführung zweier umstrittener europäischer Unterarten (VALLE 1927; ANDER 1944), aber auch an der Ähnlichkeit mit *A. juncea*, was die Sichtbestimmung im Feld zum Problem macht. Wir möchten in diesem Aufsatz einen Rückblick auf die bisherige Forschung an der Art machen, auf bisher ungelöste taxonomische Fragen aufmerksam machen und dies mit ganz pragmatischen Hinweisen zu einer verbesserten Artdiagnose verknüpfen.

### Entdeckung einer neuen *Aeshna* für Europa

Im Zeitraum 18. Juni bis 12. August 1921 sammelte der russische Zoologe Alexander Michailowitsch Djakonov an den Ufern der russisch-karelischen Seen Segose-  
ro und Vygozero je zehn Männchen und Weibchen einer *Aeshna*, die er gemeinsam mit zwölf weiteren Tieren – alle im nordeuropäischen Russland gesammelt und in Sammlungen und Museen hinterlegt – als neue Art mit dem Namen *Aeschna elisabethae* beschrieb (DJAKONOV 1922). Ein Separatum der russischen Publikation gelangte mit einer Widmung vom 13. Juni 1923 an den finnischen Kollegen Kaarlo Johannes Valle (M. Hämäläinen pers. Mitt.). Dieser fand in den Sammlungen der Universitäten von Helsinki und Turku unter Exemplaren von *A. juncea* auch solche mit den Merkmalen der neuen Art. Noch im selben Jahr, am 20. November 1923, berichtete er auf einer Sitzung der Societas Entomologica Helsingforsiensis von der nun auch für Finnland neuen Art (VALLE 1923; Abb. 1). Er war damit der Erste, der im nicht-russischen Sprachraum über die Art informiert war. Seine Notiz von 1923 blieb aber zunächst außerhalb Finnlands unbeachtet.

Im mitteleuropäischen Schrifttum wurde erstmalig durch den Niederländer Maurits Anne Lieftinck auf die Existenz von Individuen aufmerksam gemacht, die trotz hoher Ähnlichkeit mit *A. juncea* anders aussehen (LIEFTINCK 1926: 205). Er verwies auf ein im September 1915 im niederländischen Houthem gefangenes

---

<sup>1</sup> Kyrillisch geschriebene Namen werden hier sämtlich in internationaler Transliteration benutzt, um eine konsistente Zitierung zu gewährleisten.

Weibchen, das zunächst irrtümlich als *A. affinis* bestimmt wurde (MAC GILLAVRY 1916). Dieses Tier schickte er an den Schweizer Friedrich Ris, der sie mit zwei Männchen aus dem Hamburger Museum gleichstellte und kommentierte: »Dieser Form wäre weiter nachzugehen.« Aus der Perspektive von RIS (1927) ist zu erfahren, dass er die beiden Exemplare, die Ende des 19. Jahrhunderts bei Hamburg gesammelt wurden, im September 1911 zur Bestimmung erhielt. Ihr Hauptmerkmal war eine ausgeprägte dritte Thoraxseitenbinde, die sie von *A. juncea* klar unterschied. Ris fertigte eine Beschreibung mit Skizzen an, kümmerte sich dann aber nicht weiter um dieses Problem, bis er im Februar 1924 das dazu passende Weibchen aus Holland erhielt. Als er im August 1926 Besuch von Axel Rosenbohm aus Hamburg bekam, zeigte er seinem Gast seine Notizen zu der deutlich von *juncea* abweichenden Form und bat diesen, bei den nächsten Exkursionen auf solche Tiere zu achten. Tatsächlich gelang es Rosenbohm bereits am 12. September 1926, in der niedersächsischen Lüneburger Heide an einem »Torfstich bei Schneverdingen« ein Pärchen in copula zu fangen; der genaue Fundort findet sich bei ROSENBOHM (1966): Bockheber-Moor östlich Schneverdingen. In Kenntnis der



**Abbildung 1:** *Aeshna subarctica* aus Finnland. Die nordische Population im europäischen Russland und in Finnland wurde ursprünglich als ssp. *elisabethae* von der nearktischen Nominatform und der mitteleuropäischen Tieflandform abgetrennt. Obwohl diese Untertart umstritten ist, wird der Name *A. s. elisabethae* heute überwiegend für alle paläarktischen *subarctica* angewandt. – **Figure 1.** Finnish *A. subarctica*. The nordic population in European Russia and Finland was originally separated from the forms of the Nearctic and the Central European lowland form as ssp. *elisabethae*. Although this subspecies is doubtful, its name *A. s. elisabethae* nowadays is broadly used for all Palaearctic *subarctica*. Photo: Jukka Toivanen

morphologischen Ähnlichkeit mit der nearktischen *A. subarctica* legte Ris dieses Paar auch dem kanadischen *Aeshna*-Kenner Edmund Walker vor, der es in einer brieflichen Mitteilung als konspezifisch mit dieser Art – wenn auch farblich anders – bezeichnete. Walkers abschließendes Urteil lautete: »Your specimens and mine are in my opinion no more different than European and American specimens of *A. juncea*« (RIS 1927).

Der Schotte Kenneth J. Morton erhielt früh im Jahr 1927 einen Brief von Ris, in dem dieser den Inhalt seiner in Druck befindlichen Publikation vorab mitteilte (MORTON 1927a), und kurz darauf ein Separatum als Vorabdruck, datiert vom 20. Januar 1927 (MORTON 1927b). Morton hat als Erster Djakonovs Beschreibung der *A. elisabethae*, die nordwesteuropäischen Funde und deren Identifizierung mit der nordamerikanischen *A. subarctica* zusammenfügt. In nur zwei Monaten schaffte er es, nicht nur das Weibchen von Houthem, sondern noch vier weitere Exemplare aus der Provinz Limburg, das Pärchen von Schneverdingen sowie ein Pärchen der Syntypen von Djakonov auszuleihen und bereits im April 1927 über seine Befunde zu berichten (MORTON 1927b). Demnach gab es auch für ihn aufgrund der weitgehenden morphologischen Übereinstimmung keinen Zweifel an der Konspezifität der karelischen *A. elisabethae* Djakonov und der bis dahin als nearktisch aufgefassten *A. subarctica* Walker. Er betonte, dass die nordosteuropäischen Exemplare hinsichtlich ihrer Bänderung und Fleckung denen aus Nordamerika viel ähnlicher sind als die Tiere aus Hamburg, Niedersachsen und Limburg. Trotzdem betrachtete er alle aus der alten Welt bekannt gewordenen Exemplare als Artgenossen von *A. subarctica*. Bei diesem Sachstand war der Name *A. elisabethae* als jüngeres Synonym von *A. subarctica* definiert. In diesem Sinne nannten in den ausgehenden 1920er Jahren nicht nur RIS (1927) und MORTON (1927a, b) die für Europa neu entdeckte Art *A. subarctica*, sondern auch ANDER (1928), ROSENBOHM (1928a, b), LIEFTINCK (1929) und SCHMIDT (1929). Diese Arbeiten demonstrieren zugleich eindrücklich die intensive und auch erfolgreiche Suche nach weiteren Vorkommen von *A. subarctica* in Europa; die Liste neuer Fundorte explodierte förmlich (z.B. LIEFTINCK 1929; BARTENEV 1930b; JURITZA 1964). Auch die Beschreibung der Exuvie ließ nicht lange auf sich warten (TIENSUU 1933; WALKER 1934; SCHMIDT 1936). Walkers Aufsatz ist geradezu spannend zu lesen: Er erhielt während einer Reise in die damalige Tschechoslowakei ein Päckchen von Ris mit zwei Larven aus dem Schwarzwald, von denen eine noch lebte. Dieses Tier versorgte er während der langen Rücktour nach Toronto mit kleinen Regenwürmern und beobachtete im Folgejahr die Verwandlung.

### Einführung zweier Unterarten: *elisabethae* und *interlineata*

Einen anderen Weg bei der taxonomischen und nomenklatorischen Behandlung von *A. subarctica* ging K.J. Valle. Bis 1926 blieb er in seinen faunistischen Arbeiten beim Namen *A. elisabethae* Djakonov, dann betrachtete er (VALLE 1927) das Taxon als »geographische Varietät der nordamerikanischen *Ae. subarctica* Walker«

unter dem Namen *A. subarctica elisabethae* Djakonov (Abb. 1, 2a). Dabei verwies er auch auf eine Bemerkung bei MORTON (1927b) »and *elisabethae* is available as a name for an old world form of the species.« Das ist zunächst eine grundsätzliche Aussage, die für jedes Synonym gilt; Morton hatte damit sicherlich keine taxonomische Entscheidung zum Ausdruck bringen wollen.

In einer folgenden Studie (VALLE 1929) wurden die Merkmale einer finnischen Serie (22 ♂, 10 ♀) analysiert und mit den Beschreibungen von DJAKONOV (1922), WALKER (1912) und RIS (1927) verglichen, wobei auch Hinweise von MORTON (1927b) und ANDER (1928) einfließen und noch *A. juncea* einbezogen war. Valle kam zu dem Ergebnis, dass alle aus der Paläarktis beschriebenen Individuen aufgrund weitgehender Übereinstimmung, vor allem strukturell, konspezifisch mit



**Abbildung 2:** Zwei Farbformen der europäischen *Aeshna subarctica*: (a) Dunkles Männchen aus den Schweizer Alpen, im Aussehen wie die boreale ssp. *elisabethae* (vgl. Abb. 1). (b) Helles Männchen aus dem Norddeutschen Tiefland mit deutlicher Ausdehnung heller Zeichnungselemente auf Thorax und Abdomen. Für Tiere dieses Aussehens wurde die ssp. *interlineata* eingeführt, die aber verworfen wurde. – **Figure 2.** Two colour morphs of European *A. subarctica*: (a) Dark male from the Swiss Alps, resembling in coloration the nordic ssp. *elisabethae* (cf. Fig. 1). (b) Light male from the North German Plain, with striking extension of the light elements on thorax and abdomen. For such insects the subspecies *interlineata* was introduced but not accepted. Photos: Beat Schneider (a), AB (b)

der nearktischen *subarctica* sind. Die Serien aus Russland und Finnland betrachtete er als Einheit, die sich von der norddeutsch-niederländischen Serie deutlicher trennen lässt als von den kanadischen. Trotz der marginalen Unterschiede zwischen den russisch-finnischen und den nordamerikanischen Tieren neigte Valle zu einer subspezifischen Trennung und betrachtete die ersteren als »eine getrennte altweltliche Rasse von *Ae. subarctica*.« Nach seiner Auffassung sollten also Tiere aus Russland und Finnland *A. subarctica elisabethae* Djakonov und solche aus Nordamerika entsprechend *A. subarctica subarctica* Walker heißen. Aus seinem Konzept blieben die westeuropäischen Tiere wegen ihres anderen Aussehens explizit ausgeklammert; er wollte sich da wegen noch unzureichender Kenntnis nicht festlegen.

Der eigene Phänotyp der in den norddeutschen, niederländischen und belgischen Hochmooren gefangenen Individuen wurde anfangs sehr unterschiedlich beurteilt. MORTON (1927b) meinte: »A name for the German-Dutch examples seems scarcely necessary.« WALKER (1934) empfahl, den Namen *elisabethae* auf alle europäischen Tiere anzuwenden. Ganz anderer Auffassung war da VALLE (1936) mit seiner Sicht: »übrigens ist das europäische Kontingent der Art als eine gesonderte Subspecies („Race“) anzusehen ... und verdient einen besonderen Namen.« ANDER (1944) beschrieb schließlich die Unterart *A. subarctica interlineata*, weil er deren Abtrennung von *elisabethae* wegen ihres unterschiedlichen Aussehens für nötig erachtete. Der Holotypus und alle Syntypen stammen aus Schonen (Skåne), der historischen Provinz im äußersten Südzipfel Schwedens. Die damals aus Nordeutschland, den Niederlanden und Belgien bekannten Tiere waren ausdrücklich eingeschlossen. Als wichtigste Merkmale der neuen Unterart wurden breitere Thoraxseitenbinden, ein dazwischengelagertes drittes Band sowie ein deutlich ausgebildeter Antehumeralstreifen (in der Literatur auch als „juxtahumeral“ bezeichnet), außerdem eine größere Fleckung auf dem Abdomen angegeben (Abb. 2b). Auf südschwedische Individuen mit fließenden Merkmalsübergängen zur ssp. *elisabethae* wurde hingewiesen.

Dieses Konzept mit einer nearktischen und zwei verschiedenen paläarktischen Unterarten wurde in der Folge kritisch diskutiert. Für LIEFTINCK (1952) war vor allem die ssp. *interlineata* ein Schnellschuss, weil er eine Analyse der Merkmalsvariabilität bei größerer Serie vermisste. In dem südholländischen Hochmoor bei Blijenbeek trug er eine Serie von zehn Männchen zusammen, die das gesamte Spektrum von den dunkelsten (*elisabethae*) zu den hellsten (*interlineata*) Phänotypen und ihren Zwischenformen umfasste. Er interpretierte diese bunte Mischung als Ausdruck einer hohen Variabilität, deren hellster Variante kein eigener taxonomischer Status zukomme. Auch JURZITZA (1964) lehnte die ssp. *interlineata* ab. Er verwies auf eine Notiz in VALLE (1936), wonach Erich Schmidt beide europäischen Unterarten gemeinsam an einem Gewässer gefangen hatte. Im Zusammenhang mit den Verhältnissen bei Blijenbeek folgerte Jurzitza, dass überall dort, wo *interlineata* fliegt, auch *elisabethae* vorhanden sei. Weil Unterarten geographisch definiert sind, sich also an ein- und demselben Ort ausschließen, könne *interlineata* keine Unterart darstellen, sondern sei als Färbungsvariante zu verstehen.

Wir benutzen in der Folge die Namen *elisabethae* und *interlineata* ausschließlich zur Bezeichnung der eingeführten Unterarten. Wenn es um die Bezeichnung der Färbungstypen geht, ziehen wir die Begriffe „dunkel“ und „hell“ vor. Helle Individuen entsprechen der Beschreibung der ssp. *interlineata* und haben ausgedehntere helle Streifen auf dem Thorax, bei den dunklen ist es entsprechend anders. In der Literatur findet sich oft das Begriffspaar „kleinfleckig/großfleckig“, das wir vermeiden, weil hier nicht nur der Anfänger vor allem die Abdomenfleckung assoziiert. Diese weist zwischen den beiden Farbformen jedoch nur tendenzielle, keine signifikanten Größenunterschiede auf. Es gibt abgestufte Übergangsformen zwischen den Färbungsextremen und auch ungewöhnliche Merkmalskombinationen. Interessant ist z.B. ein von JURZITZA (1964: Tafel III, Abb. e) gezeigtes dunkles Männchen aus dem Allgäu mit ausgeprägtem Antehumeralstreifen. Zu beachten sind auch die Unterschiede bei der persönlichen Interpretation von dunkel vs. hell: Ein tendenziell helleres Individuum aus dem Süden Fennoskandiens kann erst dann als hell bezeichnet werden, wenn das Zwischenband und der Antehumeralstreifen flächig angelegt sind; das gilt vice versa auch für dunkle Individuen aus Niedersachsen. Es gibt aber keine Definition, ab welchem Zeichnungsmuster ein Tier hell oder dunkel ist bzw. eine Zwischenform darstellt.

### Bemerkungen zum taxonomischen Konzept

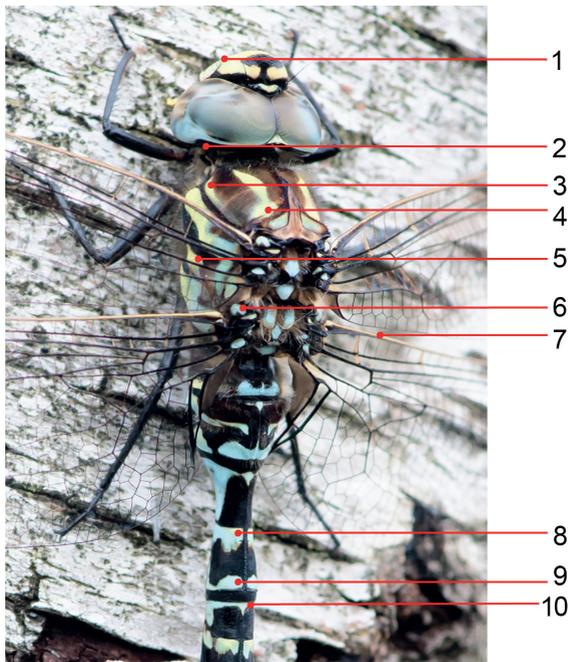
*Aeshna subarctica* gilt als holarktische Art (z.B. KALKMAN et al. 2015: 165–166). Die Annahme der Konspezifität nearktischer und paläarktischer Populationen stützt sich bis heute auf das Agreement zwischen den Herren Ris, Walker und Morton, die bei ihren vergleichenden Untersuchungen keine arttrennenden Merkmale feststellen konnten. Eine Untersuchung, diese Annahme durch weitergehende Untersuchungen, vorrangig auch mit molekulargenetischen Methoden, zu verifizieren, steht noch aus. Das gilt übrigens ebenso für *A. juncea*. Es gibt derzeit zwar keinen Zweifel am Konzept der Art *A. subarctica* mit holarktischer Verbreitung, doch hatte eine entsprechende Untersuchung bei dem früher ebenfalls als holarktisch eingeschätzten *Enallagma cyathigerum* (Charpentier) überraschend gezeigt, dass sich hinter der vermeintlich nearktischen Population eine kryptische eigene Art verbarg, die jetzt *E. annexum* (Hagen, 1861) heißt (STOKS et al. 2005; TURGEON et al. 2005). Dieses Beispiel lehrt, wie wichtig es ist, die bisherige klassisch-taxonomische Herangehensweise durch einen molekulargenetischen Ansatz zu ergänzen.

Die Unterart *elisabethae* wurde von Valle aufgrund marginaler individueller, vor allem farblicher Unterschiede innerhalb kleiner Serien von der nearktischen *subarctica* abgetrennt und auf Populationen in Ostfinnland und Nordwestrussland bezogen. Betrachtet man diesen nomenklatorischen Akt unter dem Aspekt der enormen Variabilität in Färbung und Zeichnung innerhalb einer großen Serie, wie sie uns beispielsweise mit einer umfangreichen Fotosammlung von *A. subarctica* aus niedersächsischen Hochmooren zur Verfügung steht, dann muss man Valle

schon einen recht forschen Umgang mit einem neuen Taxon zubilligen. Nun sind Unterarten keine natürlichen Einheiten, insofern gibt es kein Richtig und auch kein Falsch, sondern nur subjektive Entscheidungen. Entsprechend regte sich unter den damals in Europa und Kanada beteiligten Fachleuten auch kein substanzieller Widerstand gegen Valles Unterart. Heute sieht man indes den Wert von Unterarten allgemein kritischer; in vielen näher untersuchten Fällen erwiesen sich Unterarten als gute Arten oder aber als nichtig. Unter diesem Aspekt ist stetes Hinterfragen des Namens *elisabethae* nicht nur legitim, sondern auch sinnvoll.

Bei LIEFTINCK (1952) und JURZITZA (1964) war die ssp. *elisabethae* noch klar als „europäisch“ definiert. Ab dieser Zeit wurde bekannt, dass sich das Areal von *A. subarctica* über das gesamte Sibirien erstreckt und somit auch in Asien die boreale Zone besiedelt ist (BELYSHEV 1968, 1973; HARITONOV & MALIKOVA 1998; MALIKOVA & KOSTERIN 2019). Taxonomisch wird *A. subarctica* seither, zumindest von den meisten europäischen Autoren (Ausnahme: Eb. Schmidt), in der gesamten Paläarktis der Unterart *elisabethae* zugeordnet (z.B. KALKMAN et al. 2015: 165–166). Diese Sichtweise übertrifft die ursprüngliche Intention Valles deutlich; das gegenwärtige Konzept impliziert, dass z.B. die auf Kamtschatka lebenden *A. subarctica* subspezifisch identisch mit der europäischen *elisabethae* sind und sich taxonomisch von der amerikanischen ssp. *subarctica* unterscheiden. Dafür gibt es aber bisher keine Hinweise. Umso wichtiger ist eine molekulare Untersuchung mit Proben aus allen wichtigen Teilarealen. Nur dann kann *A. subarctica* taxonomisch besser eingeschätzt werden; wir müssen genauer wissen, ob eine monotypische oder polytypische Art vorliegt oder ob wir es mit unterschiedlichen Arten zu tun haben. Unser derzeitiges Dilemma beim taxonomischen Umgang mit der Art wird übrigens durch einen Kommentar russischer Autoren (MALIKOVA & KOSTERIN 2019) auf den Punkt gebracht: »However, existence of this subspecies remains doubtful and an extensive revision of Eurasian vs American material is needed.«

Jurzitzas Vorschlag, *interlineata* als Färbungsvariante ohne eigenen Unterartstatus aufzufassen, findet bis heute große Akzeptanz, denn er hat gegenüber dem Unterartkonzept die biologisch plausibleren Argumente. Methodisch haben wir allerdings anzumerken, dass Jurzitzas Schlussfolgerung auf nur zwei Beobachtungen basiert, wo *elisabethae* und *interlineata* syntop flogen: der von Liefertinck in Blijenbeek und der von Er. Schmidt an unbekanntem Ort. Wir haben in den Hochmooren auf der Ostfriesisch-Oldenburger Geest erst nach Jahren ein Männchen der dunklen Färbungsvariante dokumentiert. Die absolute Dominanz heller Individuen in dieser Region über Jahre hinweg macht den Gedanken an eine helle Unterart gar nicht so abwegig, zumal das Vorkommen mit Schwerpunkt im mitteleuropäischen Tiefland gut geografisch definiert ist, aus den Randzonen phänotypische Übergangsformen bekannt sind und sich bei keiner Unterart die kennzeichnende Merkmalskombination zu 100% zeigen muss. Nun haben aber auch andere Untersuchungen in entsprechenden Tieflandbiotopen ein offenbar regelmäßiges Nebeneinander heller und dunkler Färbungstypen ergeben (z.B. PETERS 1987: 41–42; DINGEMANSE & KALKMAN 1997; A. Bönsel in STERNBERG 2000: 93;



**Abbildung 3:** Wichtige Merkmale der *Aeshna subarctica* am Beispiel eines hellen Männchens: (1) Schwarze Linie auf der Gesichtsnaht an der Basis breit bleibend, bei *juncea* verjüngt; (2) Hinterauge ganz schwarz (von hinten sichtbar), bei *juncea* mit gelbem Fleck; (3) Antehumeralstreifen nur bei hellen *subarctica*; (4) dorsaler Thoraxstreifen fast immer hammerförmig, selten bei *juncea*; (5) mittlerer Seitenstreifen nur bei hellen *subarctica*; (6) bei Männchen Flügelzwischenraum-Flecken direkt vor den Costaansätzen blau, bei *juncea* gelb, ausnahmsweise blau; (7) Costa dunkelgelb, bei dunklen *subarctica* braun, bei *juncea* gelb; (8) mediodorsale Flecken beim Männchen auf S3 flächig, bei *juncea* klein dreieckig; (9) posterodorsale Flecken kleiner als bei *juncea*, oft noch kleiner bei dunklen *subarctica*; (10) anterodorsale Flecken bei hellen *subarctica* auf S4–(5)6(7) zu Basalring verschmolzen, bei dunklen nicht, bei *juncea*-Männchen sehr selten und bei etwa jedem zweiten *juncea*-Weibchen. – **Figure 3.** Important characters of *A. subarctica* by the example of a light male: (1) Black line on facial suture, wide at base, narrowed in *juncea*; (2) all black behind the eye (visible in dorsal view), in Central European *juncea* with a yellow dot; (3) antehumeral stripe only in light *subarctica*; (4) dorsal stripe almost always hammer-shaped, in *juncea* rarely; (5) middle side stripe only in light *subarctica*; (6) spots in the interalar field next to the costa insertions in males blue, in *juncea* yellow, exceptionally blue; (7) costa dark yellow, in dark *subarctica* brown, in *juncea* yellow; (8) mediodorsal spots on S3 extended (males only), in *juncea* small and triangular; (9) posterodorsal spots smaller than in *juncea*, in dark *subarctica* mostly smaller than in light ones; (10) anterodorsal marks in light *subarctica* merged to a basal ring on S4–(5)6(7), not merged in dark ones, merged very rarely in *juncea* males but in ca every second *juncea* female. Photo: AB

KALKMAN & DINGEMANSE 2001; MANGER et al. 2014), wobei sich zumindest östlich der Elbe jahrweise und ortsbezogene Häufigkeitsunterschiede ergaben. Weil in einem Gebiet nicht zwei Unterarten fliegen können, müssen wir also von zwei Färbungstypen mit Übergangsformen zwischen den Extremen ausgehen.

Bereits JURZITZA (1964) diskutierte eine genetische oder klimatische Ursache für das Färbungsphänomen. Wir wissen z.B., dass ein simpler dominant-rezessiver Erbgang bei Weibchen von *Ischnura graellsii* darüber entscheidet, ob ein Antehumeralstreifen ausgebildet wird oder nicht (CORDERO 1990), was ja durchaus vergleichbar mit den Färbungstypen von *A. subarctica* ist. Der hier vorliegende Genmechanismus steuert aber zwei klare Phänotypen ohne Übergangsformen – was bei unserer Art nicht der Fall ist. Das lässt auf eine komplexere Gensteuerung schließen. Auch ein möglicher Einfluss des Klimas ist denkbar. Das Vorkommen der hellen Form kann man nämlich gut mit den wärmeren Bedingungen im Tiefland korrelieren; das verführt natürlich zu einer vorschnellen kausalen Verknüpfung. Es gibt aber auch Ausnahmen: So scheint in den Harzmooren die helle Variante zu überwiegen (K. Baumann pers. Mitt.). Und im Experiment mit Larven aus dem Schwarzwald (dort sind alle Imagines dunkel) gelang es nicht, hellere Tiere durch mehr Wärme bei der Aufzucht zu erzeugen (STERNBERG 1995c). Hier gibt es also noch viel zu forschen.

### Feldbestimmung von *Aeshna subarctica*

Bis heute macht die Bestimmung von *A. subarctica* ganz offensichtlich Probleme, die nicht nur den Anfänger im Regen stehen lassen. Dabei geht es meistens um die Abgrenzung gegenüber der ähnlichen *A. juncea*. Gute Bestimmungsbücher, allen voran das von DIJKSTRA et al. (2020), geben zwar zuverlässig Auskunft über die spezifischen Merkmale, verlangen dabei aber die Bestimmung in der Hand. Nun fängt aber kaum jemand mehr mit dem Netz, vielmehr kommt das blanke Auge, das Nahglas oder die Kamera zum Einsatz. Natürlich sind auch das gute Möglichkeiten für eine sichere Identifikation, aber es gibt doch Einschränkungen. Zum einen berücksichtigen die meisten Bestimmungsschlüssel nicht die innerartliche Variation hinsichtlich des Färbungstyps, was nicht nur den Anfänger verwirrt. Zum anderen fliegt die Libelle oft nur vorbei und das in einem Gebiet, wo *A. subarctica* und *A. juncea* gemeinsam vorkommen.

Die Schwierigkeit, *A. subarctica* im Flug sicher zu erkennen, beschäftigt die Odonatologen seit jeher. Ein paar ausgesuchte Zitate können das beispielhaft be-

**Rechte Seite – Abbildung 4:** *Aeshna juncea* und *A. subarctica* im Flug: (a) *A. juncea*; (b) *A. subarctica*, dunkles Individuum; (c) *A. subarctica*, helles Individuum. Beide Farbformen von *A. subarctica* wurden syntop im Norddeutschen Tiefland aufgenommen. – **Right page – Figure 4.** *A. juncea* und *A. subarctica* in flight: (a) *A. juncea*; (b) *A. subarctica*, dark individual; (c) *A. subarctica*, light individual. Both *subarctica* colour morphs were syntopically photographed in the North German Plain. Photos: AB



legen: »These two species fly together ... and I was unable to distinguish them in flight, nor could I detect any differences in habits« (WALKER 1912). »Im Fluge gleicht sie sehr *Ae. juncea*, sieht aber nicht so blau aus ...« (VALLE 1929). »... doch volgens Geyskes [D.J. Geijskes] kostte het de grootste moeite om de twee soorten in de vlucht van elkaar te onderscheiden« (LIEFTINCK 1929). »I have never succeeded in separating these species on the wing« (CLAUSEN 1986). JURZITZA (1960) hingegen sah das völlig anders. Er erkannte bei seiner ersten Begegnung mit *A. subarctica* sofort, dass da etwas anderes als *A. juncea* flog. Sein Fazit: Bei Beachtung der typischen Färbungsunterschiede könne man die beiden Arten »bereits im Fluge mit ziemlicher Sicherheit ansprechen«. Ist das wirklich so?

Am 26. August 1990 suchten die Teilnehmer der letzten Tagung des Arbeitskreises Odonata in der Deutschen Demokratischen Republik das Kranichmoor auf, ein Regenmoor direkt an der sächsisch-tschechischen Grenze. Wie bestellt patrouillierte ein verdächtiges *Aeshna*-Männchen über einer Schlenke. Die allgemeine Frage nach der Artzugehörigkeit richtete sich natürlich an Eberhard Schmidt. Kaum hatte dieser »*subarctica*« gesagt, zischte ein Netz durch die Luft, und das Tier erwies sich als *juncea*. Diese Situation war ein Lehrbeispiel für die Unsicherheit einer Flugbestimmung, selbst wenn sie von dem unbestritten besten Kenner der Art geäußert wurde. Wir, die Autoren, haben erst durch jahrelange Erfahrung einen Blick für die Artunterschiede im Flug entwickelt. Früher wurden im Feld getroffene Artdiagnosen durch Kontrollfänge überprüft, was bei hohem Aufwand zu guten Ergebnissen führte, aber angesichts der heutigen Rechtslage kaum mehr zu realisieren ist. Da bei vorbeifliegenden Männchen die Diagnose selbst mit dem Nahfokus-Fernglas nicht verifizierbar ist, haben wir uns auf die Flugfotografie konzentriert, die vor allem durch die Perfektionierung des „Verfolgungs-Autofokus“ moderner SR-Kameras zu erstaunlichen Bilddokumenten führen kann. Im Lauf der Jahre entwickelten wir eine gewisse Treffsicherheit bei der Ansprache im Flug, stoßen aber immer wieder an deutliche Grenzen und müssen dann mangels ausreichender Sicherheit auf eine Bestimmung verzichten.

Artspezifische Erkennungsmerkmale können sich aus einem Gesamtpaket ergeben, das sich aus (1) der Struktur des Biotops, der für die Patrouille selektiert wird, (2) dem Flugverhalten bei der Patrouille und (3) der Färbung (Abb. 3) zusammensetzt.

(Zu 1) Aufgrund der unterschiedlichen Einnischung beider Arten hängt die Chance, die eine oder die andere Art vor sich zu haben, natürlich entscheidend vom Biotoptyp ab. Während *A. juncea* ein breites Habitatspektrum hat und häufig über offenes Wasser fliegt, selektiert *A. subarctica* vor allem flutende Torfmoosrasen und kleine Schlenken. Das darf aber keinesfalls zur Bestimmung aus Gründen der ökologischen „Plausibilität“ führen. Unsichere Beobachter neigen anscheinend dazu, fragliche Individuen über einer *Sphagnum*-Schlenke eher *A. subarctica* zuzuordnen, oder sich aber lieber auf *A. juncea* festzulegen, weil diese vermeintlich häufiger sei. Beides ist unseriös.

(Zu 2) Die Flugstile von *A. juncea* und *A. subarctica* sind sehr ähnlich. Vermutlich gibt es kleine Unterschiede, doch fehlen vergleichende Analysen. Die meisten

Kriterien wurden von VALLE (1938) aufgezählt, doch konnten wir sie bei unseren Beobachtungen nicht bestätigen. Die Patrouille von *A. subarctica* ist ein komplexes, facettenreiches Verhalten, das durch Wetter, Biotopstruktur, Tageszeit, Weibchendichte, intra- und interspezifische Konkurrenz und mögliche weitere Faktoren beeinflusst wird. Alle bei dieser Art beobachteten Flugelemente, wie Schwirranteil, Absuchen über weite Flugstrecken oder Verbleib an einer Schlenke, finden sich auch bei *A. juncea*. Unterschiede kann man „spüren“, aber nur schwer vermitteln. Vielleicht kann man generalisieren, dass bei *A. subarctica* die Flughöhe meist niedrig ( $\leq 1$  m) ist, bei besonders intensiver Weibchensuche beträgt sie nur 0,3 m (vgl. SCHMIDT 1961). Männchen von *A. juncea* fliegen meist höher ( $\sim 2$  m) und wirken „majestätisch“. Dieser Eindruck mag mit einem Größenvorsprung zu tun



**Abbildung 5:** Beim Sonnenbad, Ruhen oder bei der Eiablage kann *Aeshna subarctica* sicher dokumentiert und identifiziert werden. (a) Helles Männchen; (b) helles Weibchen. – **Figure 5.** Sunbathing, roosting or ovipositing *A. subarctica* can be best documented and identified. (a) Light male; (b) light female. Photos: AB

haben; wir haben dazu aber keine Messungen vorgenommen. Jedenfalls scheint *A. subarctica* bei zwischenartigen Scharmützeln mit der Konkurrenzart meistens den Kürzeren zu ziehen (vgl. BENKEN 1981). Auch das Durchkämmen von Wollgrasrasen auf der Suche nach eierlegenden Weibchen kennen wir nur von *A. juncea*. Das liegt zweifellos an der Eiablage von *A. subarctica* auf offenem oder nur locker von *Eriophorum angustifolium* bewachsenem *Sphagnum*-Rasen.

(Zu 3) Färbungskriterien sind hilfreich und bei maturen Männchen in der Regel auch zuverlässig. Bei *A. juncea* dominiert der Kontrast zwischen satten Gelb und Dunkelbraun in Verbindung mit einem satten Blau (Abb. 4a). Bei *A. subarctica* ist das Blau blasser. Das Gelb ist zwar beim Weibchen in der gleichen Intensität wie bei *A. juncea* zu sehen, beim Männchen zeigt es sich aber fast weißlich-angewaschen. Es ist bei Männchen auch auf die Stirn, das hammerförmige Thoraxdorsalband und die unteren Abschnitte der Thoraxseitenbänder beschränkt; ansonsten sind letztere blassblau. Im Gegensatz zu *A. juncea* wirkt *A. subarctica* eher düster, was in der geringeren Größe der hinteren Dorsalflecken auf dem Abdomen, aber auch im fehlenden Farbkontrasten begründet sein mag und auch für die hellen Individuen gilt. Interessanterweise vermittelt *A. subarctica* im Flug oft einen grünlichen Eindruck, obwohl bei Handbetrachtung keine klaren Grüntöne sichtbar sind. Dieser Effekt kommt vermutlich dadurch zustande, dass die Blautöne des Abdomens oft ins Grünliche changieren und dass vor allem die Kombination hellgelber und blassblauer Farben auf dem Thorax in der Bewegung zu Grün verläuft. *A. juncea* wirkt nie grünlich. Zeichnungsunterschiede – also die Ausdehnung der hellen Bänder und Flecken – können wir im Flug nicht erkennen; nur das Flugfoto ermöglicht da eine gute Interpretation. Entsprechend haben wir noch nie die bei uns in Niedersachsen sehr seltene dunkle Farbform im Flug durch Sichtbeobachtung identifiziert. Das ist erst durch Fotos gelungen (Abb. 4b, c). Insofern macht aus unserer Sicht die innerartliche Variabilität der *A. subarctica* bei der Feldansprache kein zusätzliches Problem, was alle Anfänger beruhigen dürfte.

Leichter und zuverlässiger ist die Beurteilung sitzender Tiere, vor allem auf Fotos. Beim Sonnenbad oder bei der Eiablage lassen sich gut die entscheidenden Merkmale dokumentieren (Abb. 5a, b). Für die sichere Bestimmung empfehlen wir den aktuellen Europaführer (DIJKSTRA et al. 2020). Manche spezielle Arbeiten zur Bestimmung von *A. subarctica* betonen die Verlässlichkeit bestimmter Merkmale (BILEK 1960; CLAUSEN 1982, 1986; DUNN & VICK 1985), führen aber möglicherweise in die Irre, weil sie an nur kleinen Serien geprüft wurden und nicht immer zutreffen. Hilfreich ist da eine Analyse von 17 Männchen und sieben Weibchen aus Drenthe (DINGEMANSE & KALKMAN 1997), die zeigt, dass nur drei *subarctica*-Merkmale bei allen Tieren ausgeprägt waren und bei der Vergleichsserie von *A. juncea* grundsätzlich fehlten: die durchgängig breite Vorderkopfnah (zwischen Stirn und Postclypeus, bei *A. juncea* an den Ansätzen verjüngt), die völlig schwarzen Hinteraugen (bei mitteleuropäischen *A. juncea* mit gelbem Fleck) und die waagrecht ausgerichteten Analanhänge der Weibchen (bei *A. juncea* schräg zueinander gestellt). Bei allen anderen Merkmalen gibt es also Ausnahmen, die eine Gesamtbeurteilung unter Einbezug weiterer Kriterien erforderlich machen.



**Abbildung 6:** Paarungsrund der hellen Farbform von *Aeshna subarctica*, dokumentiert in einem niedersächsischen Hochmoor. Das Weibchen zeigt die seltenere blaue Färbung. – **Figure 6.** Pairing wheel of the light colour morph of *A. subarctica*, documented in a peat bog of Lower Saxony, NW Germany. The female shows the rarer blue coloration. Photo: AB

*Aeshna subarctica* zeigt nach unseren Beobachtungen in niedersächsischen Mooren bereits unmittelbar nach dem Schlupf ihr Zeichnungsmuster, kann also sofort hinsichtlich des Färbungstyps beurteilt werden. Die hellen Bereiche sind dann bei beiden Geschlechtern farblos-weißlich. Typisch für die ersten Tage ist eine homogene weiß-silbrig-porzellanfarbige Grundfarbe mit leichtem Blauschimmer, die Männchen und Weibchen gleichermaßen zeigen, wie übrigens auch entsprechend junge *A. juncea*. Diese Färbung hielt sich im Experiment 13 Tage (BILEK 1974) und im Freiland in einem kühlen Jahr 20 Tage (SCHMIDT 1964a). Danach entwickeln sich bei Weibchen gelbe, z.T. gelbgrüne Farben, bei Männchen und Weibchen der blauen Färbungsvariante (Abb. 6) blassblaue und hellgelbe. Im Alter werden Weibchen matt bräunlich-gelb, während beim Männchen die gelblichen Farbgebiete auf dem Thorax zunehmend blau werden.

### Biologische Studien

Die ökologische Einnischung von *A. subarctica* als Art der Moore wurde bereits von VALLE (1927, 1929, 1938) angedeutet und in der dann einsetzenden Flut faunistischer Meldungen aus Europa immer wieder bestätigt. Für PEUS (1928) war die Art klar „tyrrophil“, aber er deutete auch – vorbehaltlich weiterer Erkenntnisse – einen möglichen „tyrphobionten“ Charakter an, was durch SCHMIDT (1961, 1964a, b) und JURJITZA (1962) bestätigt wurde. Tatsächlich beschrieb Eberhard Schmidt die Eiablage in *Sphagnum cuspidatum* und vermutete eine Bindung an Torfmoose als Eiablagesubstrat und Brutstätte (SCHMIDT 1961, 1964b). In einer dreijährigen Feldstudie (1960–1962) im Schleswig-Holsteiner Kaltenhofer Moor für seine 1963 vorgelegte Dissertation untersuchte er dann die Substratbindung bei der Eiablage und sah diese ausschließlich (n = 200) in »die oft unbetretbaren *Sphagnum*-Polster oder die flutenden Mooswatten (*Sphagnum*, *Drepanocladus*)« (SCHMIDT 1964a). Seitdem wissen wir, dass bei der hohen Affinität von *A. subarctica* zum Hochmoor die Bindung an flutende Hochmoor-Torfmoose, seltener auch an flutendes *D. fluitans*, ein wichtige Rolle spielt. STERNBERG (1982), der noch genauer hinguckte, sah dann auch Eiablage in abgestorbene Reste von *Carex rostrata* oder sehr nassen Torfschlamm, bestätigte aber die überwiegende Auswahl von Torfmoos »und zwar in die Stämmchen der Pflanze selbst oder zwischen ihre Ästchen und Blättchen« und auch von *D. fluitans*. *Aeshna juncea* ist breiter aufgestellt und nutzt neben Torfmoos auch abgestorbene Teile von Wollgras und Seggen sowie – extraphytisch – auch Torfwände (SCHMIDT 1964).

*Aeshna subarctica* war eindeutig Schmidts bestuntersuchte Art im Kaltenhofer Moor; er schilderte seine Befunde zu vielen ihrer biologischen, ethologischen und ökologischen Aspekte vom Schlupf der Imago bis zu ihrem Tod und schuf damit Fakten, die bis heute unverändert zum Basiswissen über diese Art gehören. Ergänzende Angaben zur Standorttreue, Lebensdauer und Populationsgröße, die aufgrund umfangreicher individueller Markierungen (n = 520) kalkuliert werden konnten, wurden separat publiziert (SCHMIDT 1964c).

Eine weitere Dissertation, die sich mit der Autökologie von Moorlibellen im Schwarzwald beschäftigte (STERNBERG 1990), vertiefte noch einmal erheblich das Wissen um *A. subarctica*. Klaus Sternberg stellte neue Fragen, arbeitete im Feld und experimentell und bezog die Ei- und Larvalbiologie ein. Seine (unveröffentlichte) Dissertation ist eine wahre Fundgrube für Details und Ergebnisse seiner Experimente und Feldstudien. Zum Glück hat er die wichtigsten Befunde zur Biologie von *A. subarctica* publiziert. Eines der Hauptthemen dieser Schriften ist die Bedeutung der Temperatur für die Bindung an den Lebensraum Moor: Schlenken werden als Wärmeinseln im ansonsten kalten Hochmoor beschrieben, die ein rasches Wachstum der Larven ermöglichen (STERNBERG 1993a, b, 1994). Außerdem definierte er das Vorkommen der Art im Schwarzwald als Metapopulation und analysierte, wie diese sich über einen längeren Zeitraum hinweg regulierte und stabilisierte (STERNBERG 1995a, b). Schließlich untersuchte er an ausgewachsenen Larven und während der Metamorphose den Einfluss hoher Temperaturen auf die Farbgebung der Imagines. Im Gegensatz zu anderen *Aeshna* spp. konnte er so weder blaue Weibchen noch die helle Farbmorphe erzeugen (STERNBERG 1995c).

Im deutschsprachigen Schrifttum stehen drei Monografien über *A. subarctica* für jeden zur Verfügung, der sich in ihre Biologie einlesen will: PETERS (1987: 40–46), STERNBERG (2000: 93–109) und WILDERMUTH & MARTENS (2019: 374–379) schildern in eigens der Art gewidmeten Buchkapiteln die eigenen Erfahrungen, ergänzen sie um Literaturwissen und setzen dabei durchaus eigene Akzente. In der Zusammenschau ergibt sich ein breites Angebot an Informationen, aber auch die Anregung, manche der Themen noch zu vertiefen.

## Dank

Asmus Schröter verfolgte mit viel Interesse und ebenso vielen Ratschlägen den Aufsatz vom anfänglichen Entwurf bis zur Submission und redigierte ihn bis zur Druckreife. Matti Hämäläinen gab wertvolle Hinweise zu seiner Verbesserung. Jukka Toivanen überließ uns das Foto einer finnischen *subarctica*, Beat Schneider das einer schweizerischen. Ihnen allen gilt unser herzlicher Dank.

## Literatur

ANDER K. (1928) *Aeshna subarctica* Walk. und *Sympetrum striolatum* Charp. in Schweden. *Entomologisk Tidskrift* 49: 61–65 [Schwedisch, deutscher Titel und Zusammenfassung]

ANDER K. (1944) *Aeshna subarctica* (E.M. Walker) subsp. *interlineata* subsp. nov. (Odon.). *Opuscula Entomologica* 9: 164

BARTENEV A.[N.] (1929) Über die Artengruppen *Aeshna juncea* und *Aeshna clepsydra* in den paläarktischen Gebieten. *Trudy Severo-Kavkazskoi Assotsiatsii Nauchno-Issledovalet'skikh Institutov* 54 (8): 1–65 [Russisch, deutscher Titel und Zusammenfassung]

- BARTENEV A.N. (1930a) Zur Systematik der paläarktischen Aeschna-Arten (Odonata, Aeschninae). *Zoologischer Anzeiger* 89: 39–56
- BARTENEV A.N. (1930b) Noch einmal über die Artengruppe Aeschna juncea in der Paläarktik. *Zoologischer Anzeiger* 89: 229–245
- BENKEN T. (1981) Ein Beitrag zur Libellenfauna des Hahlener Moores. *Libellula* 1: 21–23
- BELYSHEV B.F. (1968) Contributions to the knowledge of the fauna of dragonflies (Odonata) of Siberia. IV. Geography of the dragonflies of Siberia. *Fragmenta Faunistica* 14: 407–536 [Russisch, englischer Titel]
- BELYSHEV B.F. (1973) The dragonflies of Siberia (Odonata). Vol. 1, part 2. Nauka, Novosibirsk [Russisch, englischer Titel]
- BILEK A. (1960) Die Bestimmung „auf Anhieb“ von Aeschna subarctica Walk. (Odonata). *Nachrichtenblatt der Bayerischen Entomologen* 9: 67–68
- BILEK A. (1967) Über die Ausfärbungsdauer bei Aeschna subarctica Walk., sowie vergleichende Größenangaben von Aeschna coerulea Ström. *Nachrichtenblatt der Bayerischen Entomologen* 16: 14
- CLAUSEN W. (1982) Beobachtungen zum Verhalten der Moorlibellen Torf-Mosaikjungfer (Aeschna juncea L.) und Hochmoor-Mosaikjungfer (A. subarctica Wlk.) (Odonata). *Natur und Heimat* 42: 94–96
- CLAUSEN W. (1986) More characters to separate Aeschna subarctica (Walker) from Aeschna juncea (L.) in the field. *Journal of the British Dragonfly Society* 2: 8–10
- CORDERO A. (1990) The inheritance of female polymorphism in the damselfly *Ischnura graellsii* (Rambur) (Odonata: Coenagrionidae). *Heredity* 64: 341–346
- DIJKSTRA, K.-D.B., A. SCHRÖTER & R. LEWINGTON (2020) Field guide to the dragonflies of Britain and Europe. Second edition. Bloomsbury Publishing, London
- DINGEMANSE N.J. & V.J. KALKMAN (1997) Het onderscheid tussen Aeschna subarctica Walker en A. juncea (L.) in Nederland. *Brachytron* 1: 35–39
- DJAKONOV A.M. (1922) Sur une espèce nouvelle du genre Aeschna (Odonata) de Russie septentrionale (Aeschna elisabethae, sp. nov.). *Bulletin de la Station Régionale Protectrice des Plantes à Petrograd* 3: 123–130 [Russisch, französischer Titel, lateinische Zusammenfassung]
- DUNN R.H. & G.S. VICK (1985) Separating adult Aeschna subarctica (Wlk.) from Aeschna juncea (L.). *Journal of the British Dragonfly Society* 1: 106–118
- HARITONOV A.Yu. & E.I. MALIKOVA (1998) Odonata of the Russian Far East: a summary. *Odonatologica* 27: 375–381
- JURZITZA G. (1960) Die Unterscheidung von Aeschna juncea (L.) und Ae. subarctica Walker im Fluge (Odonata). *Nachrichtenblatt der Bayerischen Entomologen* 9: 111–112
- JURZITZA G. (1962) Die Libellen zweier Hochmoore des nördlichen Schwarzwaldes (Odonata). *Beiträge zur Naturkundlichen Forschung in Südwest-Deutschland* 21: 45–47
- JURZITZA G. (1964) Ein Beitrag zur subspezifischen Gliederung der Aeschna subarctica Walker in Europa (Odonata, Aeshnidae). *Beiträge zur Naturkundlichen Forschung in Südwest-Deutschland* 23: 123–135
- KALKMAN V.J. & N.J. DINGEMANSE (2001) Het voorkomen van de kleinvlekkige en grootvlekkige vorm van de Noordse glazenmaker (Aeschna subarctica) in Nederland. *Brachytron* 5: 15–18
- KALKMAN V.J., L.L. IVERSEN & E. NIELSEN (2015) Aeschna subarctica Walker, 1908. In: BOUDOT J.-P. & V.J. KALKMAN (eds) Atlas of European dragonflies and damselflies: 165–166. KNNV Publishing, Zeist
- LIEFTINCK M.A. (1926) Odonata Neerlandica. De libellen of waternimfen van Neder-

land en het aangrenzend gebied. *Tijdschrift voor Entomologie* 69: 85–226

LIEFTINCK M.A. (1929) *Aeschna subarctica* in Europa, eene nieuwe aanwinst voor der Nederlandsche en Belgische Odonatenfauna. *Tijdschrift voor Entomologie* 72: 169–186, Tafel 1

LIEFTINCK M.A. (1952) Een odonatologische excursie naar Zuid Nederland. *Entomologische Berichten* 14: 17–22

MAC GILLAVRY D. (1916) [VI. *Aeschna affinis* nieuw voor Nederland: XX]. In: Verslag van de negen-en-veertigste Wintervergadering der Nederlandsche Entomologische Vereeniging, gehouden te Amsterdam op Zondag, 23 Januari 1916. *Tijdschrift voor Entomologie* 59: I–XXXVII

MALIKOVA E.I. & O.E. KOSTERIN (2019) Check-list of Odonata of the Russian Federation. *Odonatologica* 48: 49–78

MANGER R., G. ABBINGH, H. SCHINKEL, J.J. MEKKES & R.J. KOOPS (2014) Libellen in Drenthe. Stichting Libellenwerkgroep Drenthe, Assen

Morton K.J. (1927a) An addition to the dragonfly fauna of Europe, *Aeschna subarctica* Walker. *The Entomologist's Monthly Magazine* 63: 60–61

MORTON K.J. (1927b) *Aeschna subarctica* Walker in Europe. *The Entomologist's Monthly Magazine* 63: 86–89

PETERS G. (1987) Die Edellibellen Europas. *Aeshnidae*. Die Neue Brehm-Bücherei 585. Ziemsen, Wittenberg

PEUS F. (1928) Beiträge zur Kenntnis der Tierwelt nordwestdeutscher Hochmoore. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere* 12: 533–683

RIS F. (1927) *Aeschna subarctica* Walker, eine für Deutschland und Europa neue Libelle (Odon.). *Entomologische Mitteilungen* 16: 99–103

ROSENBOHM A. (1928a) Die Libellenfauna von Schleswig-Holstein und Hamburg, auf Grund der Literaturangaben zusammengestellt. *Schriften des Naturwissenschaftlichen Vereins für Schleswig-Holstein* 18: 463–470

ROSENBOHM A. (1928b) *Aeschna subarctica* Walker im Schwarzwald. *Archiv für Insektenkunde des Oberrheingebietes und der Angrenzenden Länder* 2: 248–251

ROSENBOHM A. (1966) Beitrag zur Libellenfauna der nordöstl. Lüneburger Heide. *Bombus* 2: 149–153

SCHMIDT Eb. (1961) Zur Lebensweise von *Aeschna subarctica* Walker (Odonata). *Zoologischer Anzeiger* 167: 80–82

SCHMIDT Eb. (1964a) Biologisch-ökologische Untersuchungen an Hochmoorlibellen (Odonata). *Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie (A)* 169: 313–386

SCHMIDT Eb. (1964b) Zur Verbreitung und Biotopbindung von *Aeschna subarctica* Walker in Schleswig Holstein (Odonata). *Faunistische Mitteilungen aus Norddeutschland* 2: 197–201

SCHMIDT Eb. (1964c) Markierungsergebnisse bei der Hochmoorlibelle *Aeschna subarctica* Walker (Odonata). *Faunistische Mitteilungen aus Norddeutschland* 2: 184–186

SCHMIDT Er. (1929) 7. Ordnung: Libellen. In: BROHMER P., P. EHRMANN & G. ULMER (Ed.) Die Tierwelt Mitteleuropas 4 (1b): 1–66

SCHMIDT Er. (1936) Die mitteleuropäischen *Aeschna*-Larven, nach ihren letzten Häuten. *Deutsche Entomologische Zeitschrift* 1936: 53–73

STERNBERG K. (1982) Libellenfauna (Odonata) in Hochmooren des Südschwarzwaldes. *Telma* 12: 99–112

STERNBERG K. (1990) Autökologie von sechs Libellenarten der Moore und Hochmoore des Schwarzwaldes und Ursachen ihrer

- Moorbindung. Dissertation, Universität Freiburg
- STERNBERG K. (1993a) Bedeutung der Temperatur für die (Hoch-)Moorbindung der Moorlibellen (Odonata: Anisoptera). *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie* 8: 521–527
- STERNBERG K. (1993b) Hochmoorschlenken als warme Habitatsinseln im kalten Lebensraum Hochmoor. *Telma* 23: 125–146
- STERNBERG K. (1994) Temperature stratification in bog ponds. *Archiv für Hydrobiologie* 129: 373–382
- STERNBERG K. (1995a) Regulierung und Stabilisierung von Metapopulationen bei Libellen, am Beispiel von *Aeshna subarctica elisabethae* Djakonov im Schwarzwald (Anisoptera: Aeshnidae). *Libellula* 14: 1–39
- STERNBERG K. (1995b) Populationsökologische Untersuchungen an einer Metapopulation der Hochmoor-Mosaikjungfer (*Aeshna subarctica elisabethae* Djakonov, 1922) (Odonata, Aeshnidae) im Schwarzwald. *Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz* 4: 53–60
- STERNBERG K. (1995c) Experimentelle Erzeugung androchromer Weibchen durch Einwirkung hoher Temperaturen bei Arten der Libellen-Gattung *Aeshna* (Anisoptera: Aeshnidae). *Entomologia Generalis* 20: 37–42
- STERNBERG K. (2000) *Aeshna subarctica elisabethae* Djakonov, 1922 – Hochmoor-Mosaikjungfer. In: STERNBERG K. & R. BUCHWALD (Ed.) *Die Libellen Baden-Württembergs*. Band 2: 93–109. Ulmer, Stuttgart
- STOKS R., J.L. NYSTROM, M.L. MAY & M.A. McPEEK (2005) Parallel evolution and reproductive traits to produce cryptic damselfly species across the Holarctic. *Evolution* 59: 1976–1988
- TIENSUU L. (1933) Two hitherto unknown *Aeshna* nymphs. *Notulae Entomologicae* 13: 11–14
- TURGEON J., R. STOKS, R.A. THUN, J.M. BROWN & M.A. McPEEK (2005) Simultaneous Quaternary radiations of three damselfly clades across the Holarctic. *The American Naturalist* 165: E78–E107
- VALLE K.J. (1923) [*Aeshna elisabethae* Djakonov new to Finland]. *Notulae Entomologicae* 3: 128 [Finnisch]
- VALLE K.J. (1927) Zur Kenntnis der Odonatenfauna Finnlands III. Ergänzungen und Zusätze. *Acta Societatis pro Fauna et Flora Fennica* 56: 1–36
- VALLE K.J. (1929) Materialien zur Odonatenfauna Finnlands. Über *Aeshna elisabethae* Djak. in Finnland. *Notulae Entomologicae* 9: 14–27
- VALLE K.J. (1936) Eine Übersicht der Libellenverbreitung in Finnland. Nebst ergänzenden faunistischen Angaben. Zur Kenntnis der Odonatenfauna Finnlands V. *Annales Universitatis Turkuensis* (A) 4 (5): 1–31
- VALLE K.J. (1938) Zur Ökologie der finnischen Odonaten. *Annales Universitatis Turkuensis* (A) 6 (14): 1–76
- WALKER E.M. (1908) A key to the North American species of *Aeshna* found north of Mexico. *The Canadian Entomologist* 40: 377–391, 450–451, Tafel 10
- WALKER E.M. (1912) The North American dragonflies of the genus *Aeshna*. University of Toronto Press, Toronto
- WALKER E.M. (1934) The nymphs of *Aeshna juncea* L. and *A. subarctica* Wlk. *The Canadian Entomologist* 66: 267–274
- WILDERMUTH H. & A. MARTENS (2019) Die Libellen Europas. Quelle & Meyer, Wiebelsheim