

Beitrag zur Larvalbiologie von *Boyeria irene* (Odonata: Aeshnidae)

Hansruedi Wildermuth

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

Abstract

Contribution to the larval biology of *Boyeria irene* (Odonata: Aeshnidae) — Larvae of the sp. were studied with respect to morphology, morphometry, ethology and ecology shortly before the emergence period and during the flying season in the northern Provence, France. In all larval stadia the colour pattern varied considerably; besides bright beige individuals also almost black ones existed. The last five stadia could be determined by the relative length of the wing sheaths but not by the absolute body length or head width. Ultimate stadia were present in great number in June but only sparsely in July; clearly defined cohorts could not be recognized. The larval development is supposed to take usually two years, and three years exceptionally. Emergence occurred at night. It is inferred that the larvae are definitely adapted to current water with respect to their behaviour but morphologically only to a restricted scale. In the northern Provence they inhabit exclusively permanent rivers, with small spring-fed streams harbouring the largest population densities. They stayed mainly among pebbles and under large stones, and only rarely in other microhabitats as submerged root felts or plant debris. The sp. was most frequently found together with *Cordulegaster boltonii*, *Onychogomphus uncatus*, and *O. f. forcipatus*. The larval biology and the habitat preference of the Provencial populations of *B. irene* are compared with those of Switzerland where they occur at lake shores, and with those of other spp. of the genus.

Résumé

Contribution à la biologie larvale de *Boyeria irene* (Odonata: Aeshnidae) — Certaines caractéristiques morphologiques, morphométriques, éthologiques et écologiques de larves de *B. irene* de quelques cours d'eau du nord de la Provence ont été étudiées peu avant la période d'émergence et pendant la période de vol. Coloration et dessin variaient considérablement pour chaque classe d'âge; des individus presque noirs cotoyaient des individus beige clair. Les cinq derniers stades larvaires ont pu être identifiés sur la base de la longueur relative des ébauches alaires, mais pas sur celle de la longueur absolue du corps ou de la largeur de la tête. En juin les larves du dernier stade étaient nombreuses, en juillet que très isolées; des cohortes clairement définies n'ont toutefois pas pu être différenciées. Une durée de développement de deux ans, exceptionnellement aussi de trois ans, est postulée. L'émergence

de l'imago avait lieu la nuit. Les larves sont morphologiquement peu mais éthologiquement bien adaptées aux eaux courantes. Au nord de la Provence elles vivent exclusivement dans les eaux courantes permanentes, en grande densité dans les effluents de source, et ont surtout été trouvées dans des amas de galets, tapies sous des pierres non stabilisées. D'autres microhabitats tels les entrelacs de fines racines ou les détritits grossiers n'étaient que rarement colonisés. Ses espèces compagnes les plus importantes étaient *Cordulegaster boltonii*, *Onychogomphus uncatus* et *O. f. forcipatus*. La biologie larvaire et les préférences d'habitat des populations du sud de la France de *B. irene* sont comparées à celles des lacs suisses et à celles d'autres espèces du genre.

Zusammenfassung

In einigen Fließgewässern der nördlichen Provence (F) wurden Larven von *B. irene* kurz vor der Emergenzperiode und während der Flugzeit auf morphologische, morphometrische, ethologische und ökologische Aspekte untersucht. Färbung und Musterung variierten in allen Altersstadien beträchtlich; neben hellbeigen Individuen konnten auch fast schwarze Tiere beobachtet werden. Die letzten fünf Larvenstadien ließen sich aufgrund der relativen Länge der Flügelscheiden bestimmen, nicht aber anhand der absoluten Körperlänge oder Kopfbreite. Im Juni waren Larven des letzten Stadiums zahlreich vorhanden, im Juli nur vereinzelt; klar abgegrenzte Kohorten waren aber nicht zu erkennen. Es wird eine zweijährige und als Ausnahme auch eine dreijährige Entwicklungsdauer postuliert. Der Schlupf zur Imago erfolgte nachts. Die Larven sind morphologisch gering und ethologisch deutlich an strömendes Wasser angepasst. In der nördlichen Provence leben die Larven ausschließlich in permanenten Fließgewässern, mit größter Dichte in kleinen Quellbächen, wo sie vorwiegend im Geröll, unter locker sitzenden Steinen, gefunden wurden. Andere Mikrohabitate wie Feinwurzelgeniste oder Grobdetritus erwiesen sich nur ausnahmsweise als besiedelt. Wichtigste Begleitarten unter den Libellen waren *Cordulegaster boltonii*, *Onychogomphus uncatus* und *O. f. forcipatus*. Die südfranzösischen Populationen von *B. irene* werden in Bezug auf Larvenbiologie und Habitatpräferenz mit den seebewohnenden Populationen der Schweiz sowie mit anderen Arten der Gattung verglichen.

Einleitung

Die Westliche Geisterlibelle *Boyeria irene* (Fonscolombe, 1838) ist eine west-mediterrane bzw. atlantomediterrane Art, deren Verbreitung sich auf den Norden der Maghreb-Staaten, Iberien, Frankreich, Italien und die Schweiz beschränkt (CARCHINI et al. 1985, DOMMANGET 1994, HOESS 2005a, JACQUEMIN & BOUDOT 1999, JÖDICKE 1996a, 1996b, JÖDICKE et al. 2000, KUNZ 2005, MALKMUS 2002, OCHARAN LARONDO 1987, SAMRAOUI & MENAI 1999). Vor kurzem wurde sie erstmals in Süddeutschland gesichtet: in Oberbayern (KUHN & GUTSER 2003) und am Bodensee (B. SCHMIDT 2005).

Während zur Biologie des Imaginalstadiums von *B. irene* – insbesondere zum Verhalten und zur Ökologie – verschiedene Studien vorliegen (WENGER 1955, 1963, JURITZA 1967, MILLER & MILLER 1985, WASSCHER 1996, WILDERMUTH 2000a), ist die Larvalbiologie noch weitgehend unbekannt. Selbst die morphologische Wiederbeschreibung der Larve beschränkt sich auf wenige Merkmale und beruht einzig auf zwei Exuvien (E. SCHMIDT 1950). Auch über die Variabilität von Morphologie und Pigmentierung gibt es nur summarische Angaben (HEIDEMANN & SEIDENBUSCH 2002). Von *B. irene* existieren zwei Weibchenformen, die sich in der Länge der Abdominalanhänge unterscheiden, was bereits im Larvenstadium erkennbar ist (WENGER 1959). Anhand von Exuvien bestimmten MIKOLAJEWSKI et al. (2000) die Anteile beider Morphen in verschiedenen südfranzösischen Populationen. WENGER (1963) ermittelte die Embryonalzeit, allerdings nur an zwei Exemplaren; die beiden Larven gingen bereits nach der zweiten Häutung ein. Zudem hälterte er eine Larve über fünf Häutungen bis zum vorletzten Stadium; Bemühungen zur vollständigen Aufzucht vom Ei bis zur Imago blieben aber erfolglos. Hingegen gelang es, ältere Larven bis zum Schlupf aufzuziehen (E. SCHMIDT 1952, WENGER 1959), doch wurde der Ablauf des Schlupfes bisher nie beschrieben. In Bezug auf ihr Verhalten ist bekannt, dass sich die Larven bei Störungen manchmal totstellen (E. SCHMIDT 1952, ROBERT 1959, HOESS 2005a). Für die Entwicklungsdauer veranschlagt FERRERAS-ROMERO (1997) aufgrund von Larvenvermessungen in der Regel zwei, ausnahmsweise drei Jahre. *Boyeria irene* gilt als typische 'Sommerart' (FERRERAS-ROMERO & CORBET 1995).

Ziel der vorliegenden Untersuchung war, durch das Zusammentragen von morphologischen, ökologischen und ethologischen Daten zu einem ersten Gesamtbild der Larvalbiologie zu gelangen. Weil die Larven im westlichen Mittelmeerraum ausschließlich in Bächen und Flüssen leben, stand die Frage im Vordergrund, ob und inwiefern sie speziell an Fließwasserhabitate angepasst sind. In diesem Rahmen war von Interesse, welche Mikrohabitate sie besiedeln, wie sie sich tarnen, im Gewässer verteilen, im Wasser bewegen und wie sie sich bei der Nahrungsaufnahme und bei Störungen verhalten. Von Vermessungen im Freiland wurde außerdem Aufschluss über ihre Entwicklung erwartet. Die Beschreibung des Schlupfvorgangs und des Schlupfhabitats sollte das Bild der Larvalbiologie abrunden. Das Vorhaben war außerdem mit der Vorstellung verbunden, dass die Ergebnisse einige Grundlagen für allfällige Schutzmaßnahmen einer Libellenart mit beschränktem Verbreitungsareal liefern könnten. *Boyeria irene* ist zwar gesamteuropäisch zur Zeit nicht bedroht (SAHLÉN et al. 2004), wird aber regional wie beispielsweise in der Schweiz als 'stark gefährdet' (EN) eingestuft (GONSETH & MONNERAT 2002).

Untersuchungsgebiete und Methoden

Die Feldstudie konzentrierte sich auf drei Fließgewässer im Hügelgebiet der nördlichen Provence (Südfrankreich), von denen das Gewässer 'Lauzon Rau' am häufigsten begangen und am intensivsten untersucht wurde:

(1) Le Lauzon Rau NNE Puyméras, 10 km NE von Vaison-la-Romaine, Dép. Vaucluse, 44°17'N, 05°08'E. Quellbereich und Oberlauf eines sehr kleinen, aber ständig Wasser führenden und an manchen Stellen schwer zugänglichen Baches am Gros Moure (846 m üNN) in teilweise tief eingeschnittenem V-Tal zwischen 370 und 550 m üNN und einem durchschnittlichen Gefälle von 5,3 % auf 2,25 km. Flache Stellen abwechselnd mit stärker abfallenden, unterbrochen durch kleinere, bis mehrere Meter hohe Wasserfälle. Bachbett meist 1-2 m breit, felsig/steinig (vgl. Abb. 13), ohne Wasserpflanzen, Fließgeschwindigkeit entsprechend der Gewässermorphologie unterschiedlich, im Sommer an den meisten Stellen gering bis sehr gering. Ufer mit lichtem Wald bestockt, Bachbett streckenweise gut besonnt. Im unteren, flacheren Teil weitgehend mit dichtem Laubgehölz überdacht und daher völlig beschattet. Weitere Angaben finden sich im Abschnitt über Mikrohabitate sowie in WILDERMUTH (2000b).

(2) L'Eygumarse oberhalb Propiac, ca. 5 km E (1), Dép. Drôme, 44°17'N, 05°11'E, 360-420 m üNN. Kleiner Bach mit durchschnittlichem Gefälle von 1,4 % auf 7,5 km, in meist offenem Gelände eines relativ breiten Tals verlaufend, wenig eingetieft und Ufer teils mit Büschen und Bäumen bewachsen, aber nur stellenweise stark beschattet. Oberhalb Propiac dauernd wasserführend, unterhalb des Dorfes – als Ruisseau d'Aigue – im Sommer bis zur Mündung in die Ouvèze oberflächlich regelmäßig trockenfallend. Bachbett im untersuchten Teil 1,5-3 m breit, felsig/steinig, Fließgeschwindigkeit an den meisten Stellen gering.

(3) L'Ouvéze oberhalb Buis-les-Baronnies, Col de l'Homme Mort, Dép. Drôme, 44°18'N, 05°18'E, ca. 450 m üNN. Kleiner, dauernd wasserführender Gebirgsfluss, der sich an dieser Stelle naturbelassen durch ein tief eingeschnittenes, teils schluchtartiges und mit hohen Felswänden flankiertes Tal ergiesst. Wasserlauf meist besonnt, Ufer felsig oder mit Bäumen und Sträuchern bestockt. Flussbett ca. 4-8 m breit, nach Hochwasserereignissen oft stark verändert, Substrat lokal ganz unterschiedlich: von glatten anstehenden Felsen, losen Felsbrocken über Kies, Geröll und Sand bis zu Mergelschlamm (vgl. Abb. 13), Fließgeschwindigkeit der Gewässermorphologie entsprechend sehr unterschiedlich. Weitere Angaben sind in WILDERMUTH (2000b) zu finden.

Die Libellenfauna der drei untersuchten Habitate sowie die weiterer Gewässer der Gegend nördlich des Mont Ventoux wird in WILDERMUTH (2005) beschrieben.

Einzelbeobachtungen zum Habitat und zum Schlupfsubstrat von *Boyeria irene* erfolgten an weiteren Gewässern Südfrankreichs, im Dép. Gard allen voran am Gardon de Mialet bei Affenadou (44°07'N, 03°66'E, 157 m üNN; vgl. LEIPELT et al. 1999, LEIPELT & SUHLING 2005) und an anderen Wasserläufen der Gegend: Bourdic bei Aubussargues, Crieulon bei Quissac, Alzon bei Alès, Salindrinque bei Le Moina, Borgue bei Saumon, Méouge bei Barret-le-Bas. Im Dép. Alpes de Haute Provence gelangen Beobachtungen an den Bächen Lauzon bei Oraison und Jabron bei St. Vincent sowie am 'Alten Gießen' an der Durance bei Valensole (vgl. GERKEN & WIENHÖFER 1993).

Die Freilanduntersuchungen an Larven wurden vom 13. Juli bis 2. August 2003 und vom 30. Mai bis 12. Juni 2004 durchgeführt. Hinzu kamen sporadische Beobachtungen zwischen 1981 und 1983 an den verschiedenen oben erwähnten Gewässern jeweils im Juli, außerdem an den Wasserläufen (1) und (3) im Juli 2000.

Zur Bestimmung der Mikrohabitate von *B. irene* suchte ich nebst freiliegenden Stellen alle möglichen Verstecke nach Larven ab. Dabei wurden vor allem faust- bis kopfgroße, locker aufliegende Steine umgedreht. Daran haftende Larven konnten direkt abgesammelt werden. Im stärker strömenden Wasser lösten sie sich oft von der Unterlage und wurden dann mit dem Kescher abgefangen. In lockeren organischen Substraten suchte ich ebenfalls mit dem Kescher nach Larven. Vermessen – mittels Schiebelehre (Genauigkeit 0,1 mm) – wurde anfänglich nur die Körperlänge, später auch die Kopfbreite. Außerdem bestimmte ich die Lage der Hinterflügelscheidenspitzen in Bezug auf die Abdominalsegmente. Nach der Datenaufnahme wurden die Tiere am Ort wieder freigelassen.

Zur Abklärung der Frage, ob der Larvenkörper von *B. irene* stärker abgeflacht sei als der von Stillwasser-Aeshniden, wurde das Verhältnis von Breite zu Höhe am 6. Abdominalsegment von älteren Larven ermittelt und mit dem von *Aeshna cyanea* verglichen. Die Unterschiede zwischen den beiden Arten in Bezug auf die Messdaten wurden auf Signifikanz geprüft (Mann-Whitney-U-Test).

Das Verhalten der Larven beobachtete ich im natürlichen Habitat, was aber nur an Stellen mit stark beruhigter oder wenig turbulenter Strömung möglich war. Weit mehr Aufschlüsse ergaben Studien im Aquarium. Um das Verhalten der *B. irene*-Larven mit dem einer typischen Stillwasserart zu vergleichen, wurden parallel auch ältere Larven (F-1, F-2) von *A. cyanea* beobachtet. Zur Hälterung dienten weiße Plastikschaalen, die 3-5 cm hoch mit Leitungswasser gefüllt waren und als Substrat einige flache Kieselsteine enthielten. Als Futter wurden den Larven hauptsächlich Büschelmücken-Larven (*Chaoborus* sp.) geboten.

Thigmotaxis und bevorzugte Ruhehaltung wurden experimentell im Aquarium an 10-15 mm langen Larven geprüft (n = 15). Diesen stand als Substrat lediglich ein 10x13 cm großes, horizontal im Wasser liegendes Stück

Tüll zur Verfügung. Die Maschenweite betrug 5 mm, sodass die Tiere jederzeit hindurchschlüpfen und die Seite wechseln konnten. Zu Beginn jedes Experimentes wurden bei Tageslicht alle Larven auf den Tüll gesetzt, nach einer Stunde auf ihre Körperlage sowie auf ihren Aufenthaltsort geprüft und danach wieder in die Ausgangslage gebracht. Die Versuche wurden auf verschiedene Tage verteilt und insgesamt 23-mal wiederholt. Die Unterschiede bezüglich Aufenthaltsort der Larven wurden auf Signifikanz getestet (Mann-Whitney-U-Test).

Ergebnisse

Morphologie und Färbungsvariabilität

Körpergestalt und Färbungsmuster von *Boyeria irene* erwiesen sich als ausgesprochen variabel, wobei sich zwischen den Extremformen alle Übergänge finden ließen. Am seltensten (<5 %) waren völlig schwarz gefärbte Larven. Unterschiede gab es nicht nur zwischen den Altersklassen, sondern auch innerhalb der einzelnen Larvenstadien. Jüngere Larven (F-6/F-5) hatten aus dorsaler Sicht nebst einem relativ grossen Kopf ein verbreitertes Abdomen in den Bereichen S5-S8 und wiesen eine für manche Aeshniden typische kontrastreiche Jugendfärbung auf: Kopf großfleckig hell-dunkel gemustert, Beine quergestreift, Thorax und Abdominalsegmente S1-S4 sowie S9-S10 hell, S5-S8 dunkel (Abb. 1). Im Kontrast gab es allerdings große Unterschiede; einziges konstantes Element war der helle Abdominalfleck auf dem Tergit von S8.

Bei den älteren Larven (F-4 bis F-0) erschienen die einen Individuen auch innerhalb derselben Altersklasse eher schlank und feingliedrig (z.B. Abb. 2), während andere eine gedrungenere, kompaktere Körperform aufwiesen (z.B. Abb. 3). In Extremfällen ließen sich die Unterschiede am deutlichsten im Verhältnis von Körperlänge zu minimaler Abdomenbreite erkennen. Dieses war bei schlanken Individuen größer (6,55 im Fall von Abb. 2) als bei gedrungenen (5,73 im Fall von Abb. 3). Die allgemeine Körperfärbung variierte je nach Individuum von hell gelblichbraun über grünlichgrau und dunkelbraun bis zu fast vollständig schwarz. Konstante Merkmale waren lediglich der helle Abdominalfleck auf S8 und die Musterung der Beine. Die enorme Variabilität in der Pigmentierung zeigte sich auch bei den Exuvien. Im Einzelnen wiesen die Körperteile folgende Färbungsvariationen auf:

Kopf: Grundfarbe meist hell mit stark variabler dunkler Fleckung, seltener schwarz mit sehr kleinen hellen Stellen. Komplexaugen mit regelmäßiger hell/dunkler Musterung, seltener parallel zur Körperachse gestreift oder einfarbig hell, schwarze Exemplare mit dunklen oder hellen Augen.

Thorax: meist mehr oder weniger hell, gesprenkelt, seltener ganz schwarz mit hellen Seitenspitzen am Prothorax. Flügelscheiden hell, vereinzelt auch dunkel rotbraun – selbst bei hellen Exemplaren, bei stark pigmentierten Individuen

schwarz. Beine je nach Grundfärbung des Körpers schwach bis kräftig pigmentiert und kontrastreich gemustert.

Abdomen: hell bis fast vollständig schwarz, unterschiedlich stark gefleckt. Tergite überall mit kurzen, an den Seiten- und Analstacheln mit längeren Haaren. S1-S4 häufig hell, seltener nur S2 und S3 hell. Blasser schildförmiger Fleck auf S8, in Form und Ausdehnung wenig variabel, etwas schwächer manchmal ebenfalls auf S9 und S10 vorhanden, selten auch auf S6 und S7. S9 und S10 vielfach heller als S5-S8. Spitzen der Analstacheln zwei- oder dreifarbig: Basis hell oder dunkel, Mitte hell, Spitze dunkel rotbraun.

Bei der Ermittlung des Breiten-Höhenverhältnisses am Abdomen ergab sich für *B. irene* ein Quotient von durchschnittlich 1,68 (Minimum 1,49, Maximum 1,87, n = 8), bei *Aeshna cyanea* betrug dieser 1,39 (Minimum 1,33, Maximum 1,43, n = 8); der Unterschied war signifikant (Mann-Whitney-U-

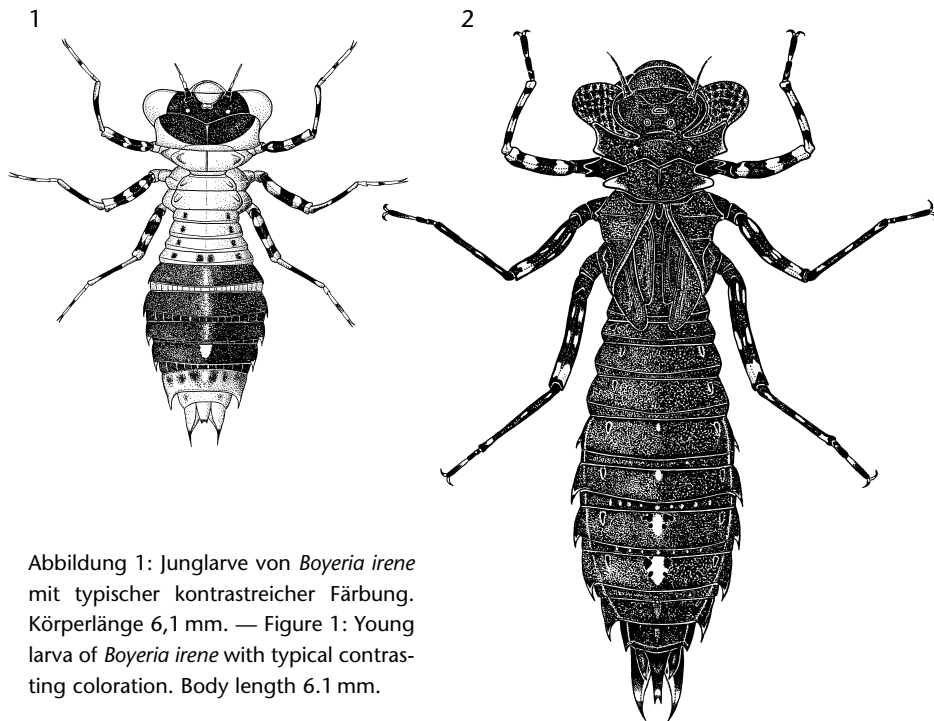


Abbildung 1: Junglarve von *Boyeria irene* mit typischer kontrastreicher Färbung. Körperlänge 6,1 mm. — Figure 1: Young larva of *Boyeria irene* with typical contrasting coloration. Body length 6.1 mm.

Abbildung 2: Fast vollständig schwarz gefärbtes, schlankes Exemplar einer F-2-Larve von *Boyeria irene*. Die Spitzen der Analanhänge sind braunrot, die hellen Flecken am Abdomen weisslich bis hellbeige. Körperlänge 22 mm. — Figure 2: Almost completely black and slender individual of *Boyeria irene* in stadium F-2. The tips of the anal spines are brown-red and the bright spots on the abdomen whitish to bright beige. Body length 22 mm.

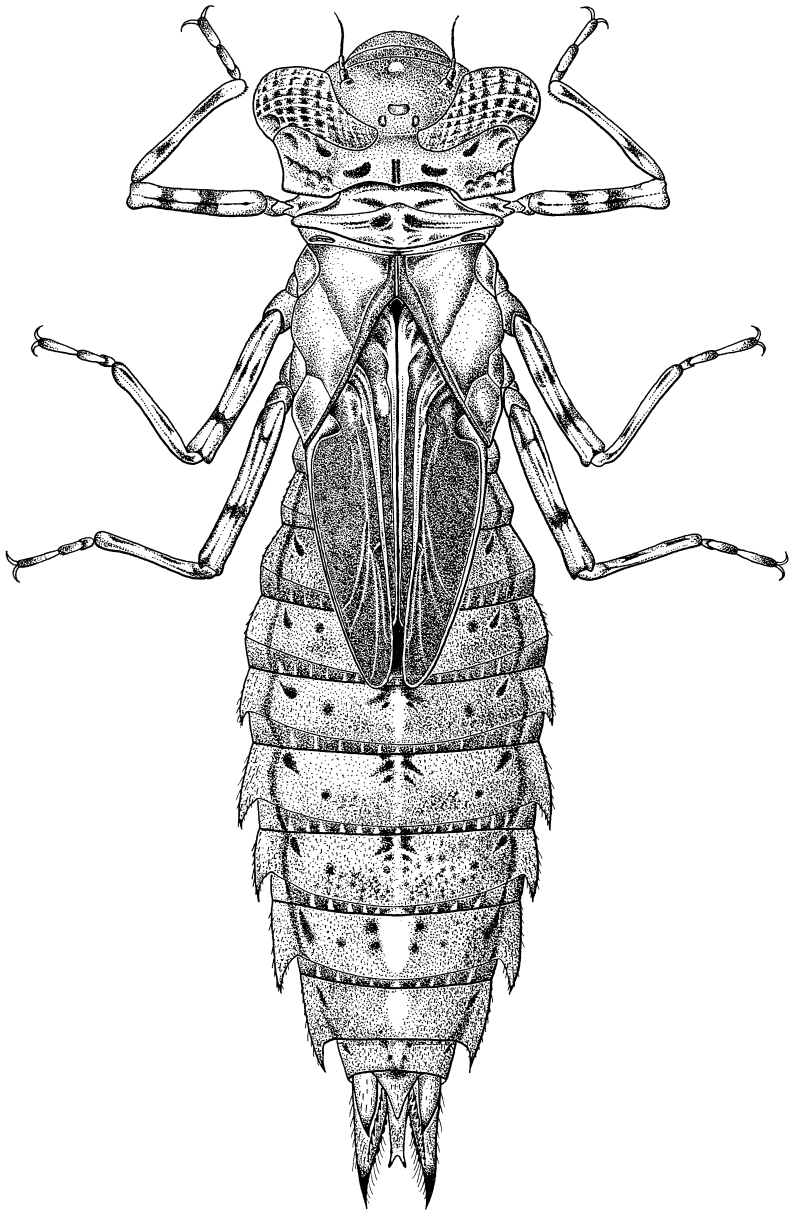


Abbildung 3: Hell gefärbtes, gedrungenes Exemplar einer F-0-Larve von *Boyeria irene*. Die Grundfarbe ist beige, die Fleckung dunkel braunrot bis schwarz. Körperlänge 30 mm.

Figure 3: Bright and stocky individual of *Boyeria irene* in stadium F-0. The basic coloration is beige and the spots are dark brown-red to black. Body length 30 mm.

Test, zweiseitig, $p < 0,001$). Somit ist das Abdomen bei *B. irene* gegenüber dem von *A. cyanea* leicht abgeflacht, was sich auch bei den Exuvien zeigt (vgl. Abb. 4). Beim Querschnitt der Beine ließen sich diesbezüglich jedoch keine signifikanten Unterschiede feststellen. Die Femora beider Arten waren seitlich etwa gleich stark abgeplattet (Abb. 4).

Ein kleiner Teil (<10 %) der anfangs Juni untersuchten Larven des letzten Stadiums aus den Gewässern (1) und (2) war oben und an den Seiten von einer brüchigen und stellenweise fehlenden Kalkkruste überzogen. Fragmente haften an allen Körperteilen, am Kopf namentlich im Occipitalbereich, am Thorax vor allem an den Seiten und an den Abdominalsegmenten am Vorder- teil der Tergite. Die Flügelscheiden konnten bis zur Hälfte mit dieser Kruste bedeckt sein. Auch die Analstacheln waren manchmal versintert. Bei den Larven aus Gewässer (3) waren die älteren Larven und Exuvien mit einer fest haften-

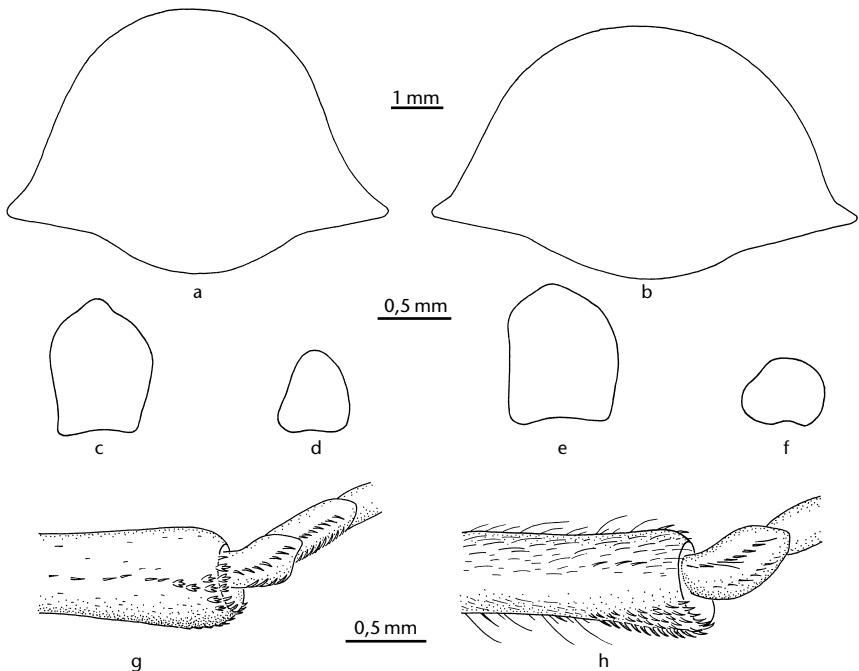


Abbildung 4: Morphologischer Vergleich von Exuvien von *Aeshna cyanea* (links) und *Boyeria irene* (rechts). (a,b) Querschnitt durch Abdominalsegment S6, (c,e) Querschnitt durch Femur, (d,f) Querschnitt durch Tibia, (g,h) Borsten am distalen Ende der Tibia. — Figure 4: Morphological comparison of exuviae of *Aeshna cyanea* (left) and *Boyeria irene* (right). (a,b) Cross section through abdominal segment S6, (c,e) cross section through femur, (d,f) cross section through tibia, (g,h) bristles at distal end of the tibia.

den hellen Pulverschicht überzogen. Diese bestand aus Mergelteilchen, die im Wasser suspendiert oder im Schlamm sedimentiert waren. Die Exuvien von Gewässern in Gebieten mit kristallinem Gestein (südliche Cevennen) waren nicht mit Fremdpartikeln bedeckt. Bei allen verkrusteten Larven und Exuvien fiel auf, dass die Komplexaugen immer frei von Ablagerungen waren.

Möglicherweise reinigten die Larven ihre Augen immer wieder mit den Vorderbeinen unter Benutzung der kräftigen, schief abstehenden Kurzborsten auf der Innenseite der distalen Tibienenden (Abb. 4), sodass sich keine Kruste bilden konnte. Bei *A. cyanea* sind diese Stellen mit nur wenigen flach anliegenden Dreizackborsten besetzt.

Körpermaße, Größenklassen und Wachstum

Im Juli 2003 wurden 182 Larven vermessen, im Juni 2004 waren es 134. Die kleinste hatte eine Körperlänge von 6,1 mm und eine Kopfbreite von 2,1 mm, bei der größten betrugen die Maße 40,1 bzw. 9,0 mm. Zwischen Körperlänge und Kopfbreite ergab sich eine lineare Beziehung, was auf proportionales, nicht allometrisches Wachstum schließen lässt (Abb. 5).

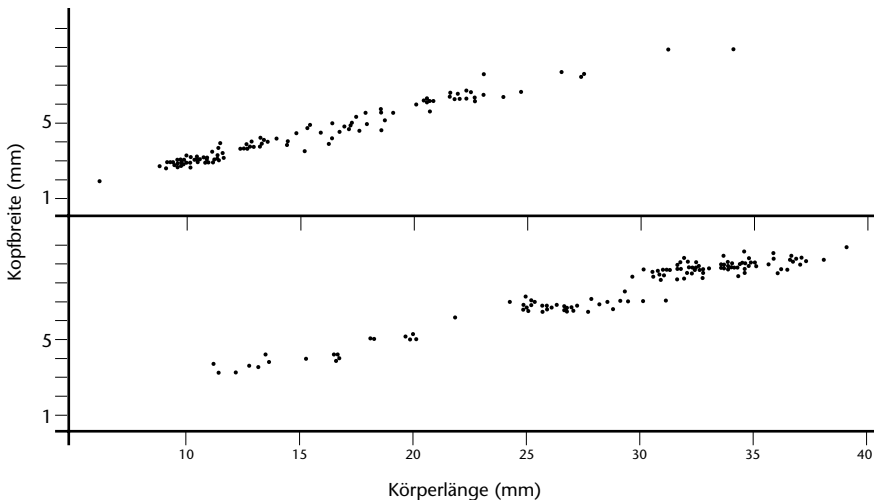


Abbildung 5: Beziehung zwischen Körperlänge (KL) und Kopfbreite (KB) in provenzalischen Populationen von *Boyeria irene* vor Beginn der Emergenzperiode (2004) und nach Abschluss der Hauptschlupfzeit (2003). — Figure 5: Correlation between body length (KL) and head width (KB) in Provencal populations of *Boyeria irene* before the beginning of the emergence period (2004) and after the end of the main emergence period (2003).

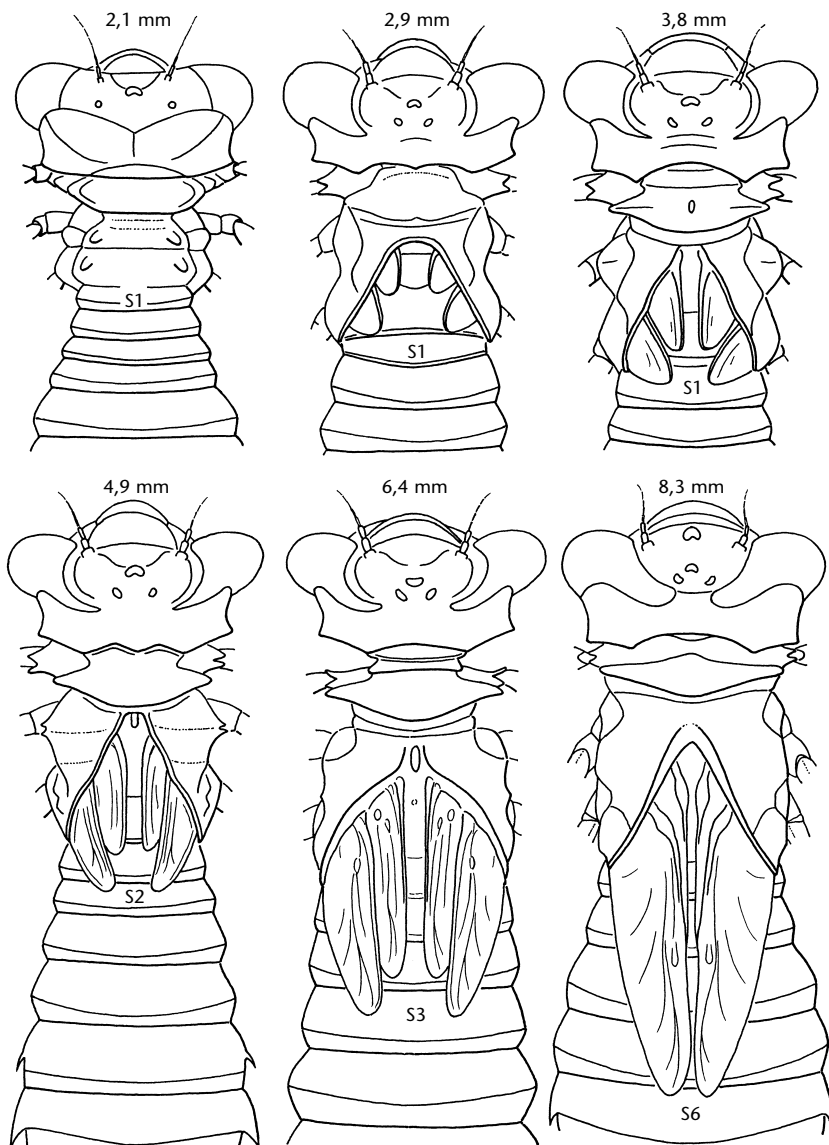


Abbildung 6: Entwicklung der Flügelanlagen und ihre relative Lage zu den Abdominalsegmenten (S) in den letzten Larvenstadien von *Boyeria irene* bis zu F-0. Die Larven sind nicht im richtigen Größenverhältnis zueinander, aber mit Angabe der absoluten Kopfbreite, abgebildet. — Figure 6: Development of the wing sheaths and their situation in relation to the abdominal segments (S) in the last larval stadia of *Boyeria irene* up to F-0. The larvae are not shown in correct relation to their size, however, the absolute head width is indicated for each individual.

Die letzten Larvenstadien (F-4 bis F-0) ließen sich an der relativen Lage der Hinterflügelscheidenspitzen erkennen (Abb. 6). Bei F-0-Larven lagen diese meist im Bereich des Abdominalsegments S5, seltener auf der hinteren Hälfte von S4, bei F-1-Larven auf S3, bei F-2-Larven auf S2, bei F-3-Larven auf S1 und bei F-4-Larven erreichten sie den Vorderrand von S1. Wurden Kopfbreite oder Körperlänge mit der relativen Lage der Hinterflügelscheidenspitzen in Beziehung gesetzt, ergaben sich in der Grafik fünf deutlich voneinander getrennte Punkteschwärme, die den letzten fünf oder sechs Larvenstadien entsprachen (Abb. 7). Die Grafik zeigt außerdem, dass sich aufgrund der Kopfbreite oder der Körperlänge nur die letzten beiden Larvenstadien sicher bestimmen ließen; die jüngeren Stadien überschnitten sich teilweise in den beiden erwähnten Körpermaßen.

Aus der Verteilung der Körperlängen im Juni und im Juli ließen sich keine klar getrennten Größenklassen erkennen. Auffällig war hingegen, dass in der ersten Junihälfte die Larven von über 25 mm Körperlänge – also solche der Stadien F-1 und F-0 – dominierten, während diese im Juli ausgesprochen selten waren. Zu dieser Zeit gab es vor allem Larven zwischen 7 und 22 mm Körperlänge (Abb. 8). Die Verteilungsunterschiede sind auch in Abbildung 6 ersichtlich.

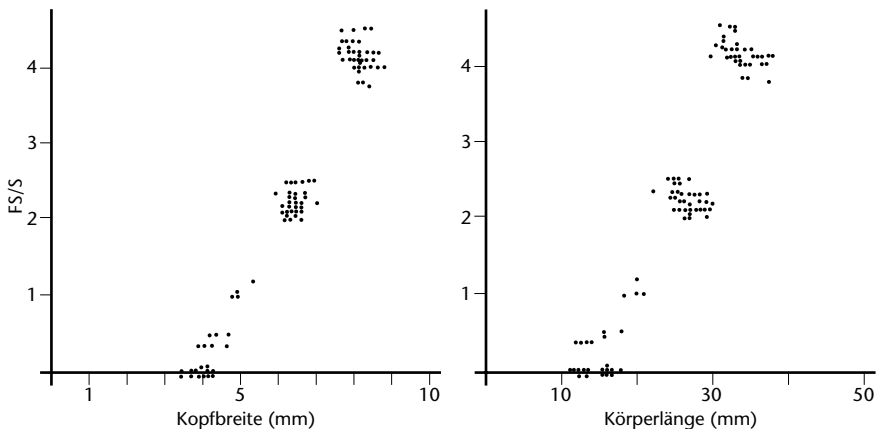


Abbildung 7: Beziehung zwischen der Kopfbreite bzw. Körperlänge und der Lage der Hinterflügelspitze bezüglich der Abdominalsegmente 1 bis 4 (FS/S) von *Boyeria irene*. Larvenstadien von links nach rechts: F-6 oder F-5 bis F-0. — Figure 7: Correlation between head width (left) or body length (right), and situation of the tip of the hind wing sheath in relation to the abdominal segments 1 to 4 (FS/S) in *Boyeria irene*. Larval stadia from left to right: F-6 or F-5 to F-0.

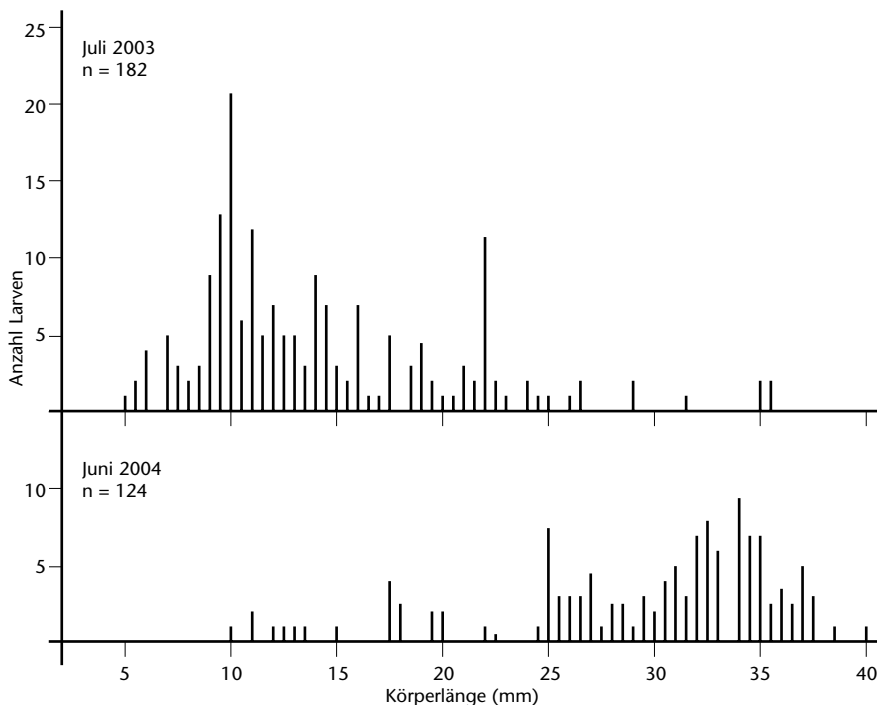


Abbildung 8: Körperlänge der Larven von *Boyeria irene* und entsprechende Häufigkeit in Halbmillimeterklassen in provenzalischen Populationen vor Beginn der Emergenzperiode (2004) und nach Abschluss der Hauptschlupfzeit (2003). — Figure 8: Body length of larvae of *Boyeria irene* and corresponding frequency in semi-mm-classes in Provencal populations before the beginning of the emergence period (2004) and after the end of the main emergence period (2003).

Schlupf

Der Schlupfvorgang konnte im Labor an einem Weibchen praktisch vollständig (30. Juli 2004) und an einem Männchen teilweise (2. August 2004) beobachtet werden. In beiden Fällen lief er nachts ab. Bereits Tage zuvor streckten die Larven ihren Vorderkörper – manchmal bis zum dritten Abdominalsegment – aus dem Wasser, wobei sie sich an einem senkrechten, aus dem Wasser ragenden Holzstäbchen von 5,5 mm Durchmesser festhielten und sich daran immer wieder ins Wasser zurückzogen.

Die schlupfbereite weibliche Larve kletterte am Abend bei 25°C Lufttemperatur vollständig aus dem Wasser und hielt das Schlupfsubstrat um 20:15 h mit den Mittel- und Hinterbeinen umklammert, die Vorderbeine auf

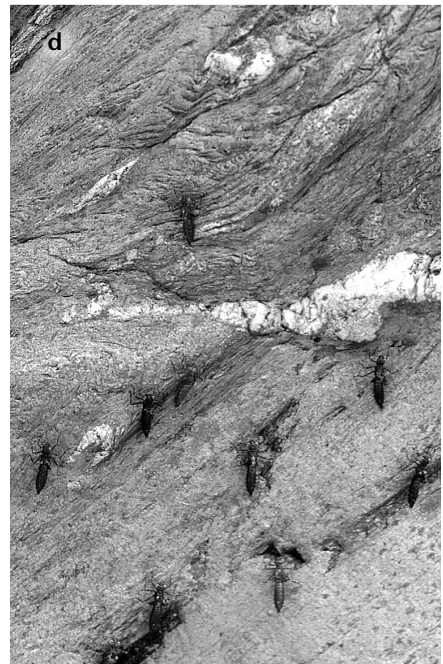
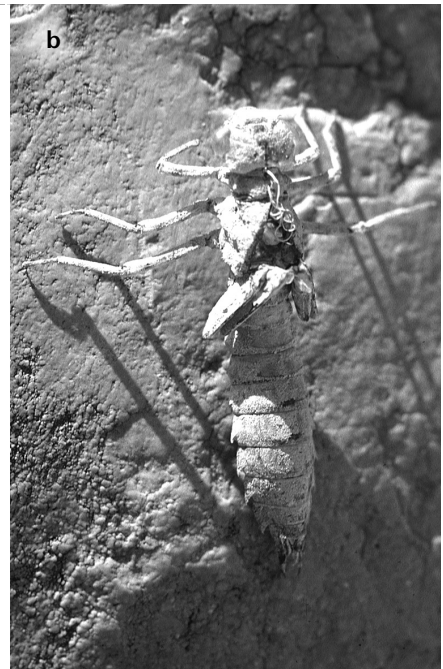
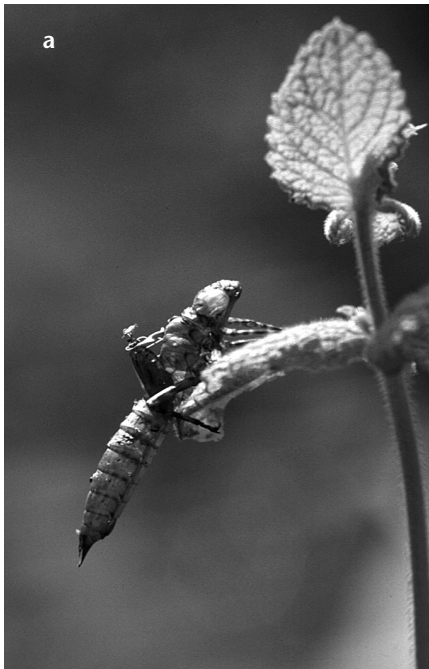
die Unterlage abgestützt, das Abdomen daran angeschmiegt. Der Schlupf verlief wie folgt (Zeitangaben in MESZ):

- 23:10 h: Die Haut riss auf, Kopf und Thorax der Imago erschienen.
- 23:18 h: Die Flügel wurden aus den Scheiden gezogen.
- 23:21 h: Die Beine arbeiteten sich nacheinander aus der Larvenhaut.
- 23:23 h: Das Hängestadium war erreicht, alle Beine waren frei und bewegten sich immer wieder.
- 23:29 h: Die Beine waren an den Körper gezogen und ruhig.
- 23:44 h: Die Imago richtete sich auf und zog sich vollständig aus der Exuvie; die Flügel begannen sich zu strecken.
- 23:59 h: Die Flügel hatten die volle Länge von 41,5 mm erreicht.
- 00:15 h: Der ganze Körper und die Augen waren hellgrau, der Abdominalfleck auf S8 war blassgelb.
- 05:00 h: Die Flügel waren geöffnet.
- 07:30 h: Die Libelle startete zum Jungferflug.

Im Freiland wurde der Schlupf nie beobachtet, frisch geschlüpfte Tiere traf ich sehr selten und immer am Morgen. Exuvien wurden im Juli und anfangs August gefunden, nicht aber im Juni, wobei ich in der zweiten Junihälfte keine Untersuchungen durchführte. Die Larvenhüllen hingen direkt am Ufer über dem Wasser oder wenig landeinwärts neben der Wasserlinie bis in 1,2 m Höhe. Als Schlupfsubstrat dienten senkrechte, oft überhängende Felsen und Erdböschungen, Uferhöhlungen, Wurzeln, Totholz, dürre Brombeerranken, grüne Erlenblätter und krautige Uferpflanzen oder Helophyten (Abb. 9). Meistens waren sie einzeln zu finden, an einigen Stellen auch gehäuft, bis mehr als ein Dutzend zusammen. Je nach Gewässer waren sie entweder sauber oder mit einer Schicht von hellen anorganischen Partikeln bedeckt.

Abbildung 9: Exuvien und Schlupfsubstrate von *Boyeria irene*. (a) saubere (braune) Exuvie an grüner Pflanze; Schräglage entstand erst nach Abflug der Imago; Riv. Bourdic. (b) Mit Kalk verkrustete (hellgraue) Exuvie an senkrechtem Fels; Ouvèze. (c) Erodierter Ufer der Ouvèze, Eiablage- und Schlupfsubstrat von *B. irene*; Exuvien von *B. irene* (Pfeile) und *Onychogomphus f. forcipatus*. (d) Senkrechter Fels mit zahlreichen Exuvien von *B. irene*; Riv. Bourdic.

Figure 9: Exuviae and emergence substrates of *Boyeria irene*. (a) clean (brown) exuvia at fresh herbaceous plant; the exuvia came into oblique position only after the imago had left; Riv. Bourdic. (b) Exuvia with bright grey chalk crust at a vertical rock; Riv. Ouvèze. (c) Eroded bank of Riv. Ouvèze, oviposition and emergence site of *B. irene*; exuviae of *B. irene* (arrows) and *Onychogomphus f. forcipatus*. (d) Vertical rock with numerous exuviae of *B. irene*; Riv. Bourdic.



Verhalten

Im natürlichen Habitat hielten sich die meisten Larven versteckt. Vereinzelt wurden aber immer wieder frei auf dem Bodensubstrat sitzende Individuen gesichtet. Diese verhielten sich regungslos, den Kopf manchmal – aber keineswegs in jedem Fall – gegen die meist schwache Strömung gerichtet und den Körper in der Regel dem Substrat flach angedrückt. Etwas deutlicher war die positiv rheotaktische Ausrichtung an verhältnismäßig rasch übertrönten felsigen Stellen zu erkennen. In seltenen Fällen hielten sich die Larven an der Seite von Steinen fest, wobei der Körper auch etwas vom Substrat abgehoben sein konnte. Bei langsamer Annäherung verharrten sie meist am Ort. Einige versuchten, mit Rückstoßschwimmen zu fliehen. Nach ein paar schnellen Schwimmstößen nahmen sie sofort wieder Kontakt auf mit dem Substrat, an das sie sich flach anschmiegen, um dann regungslos zu verharrten.

Im Aquarium verhielten sich die Larven von *B. irene* ausgesprochen thigmotaktisch, indem sie wenn immer möglich Berührungskontakt mit Steinen aufrecht hielten und die Ventralseite des ganzen Körpers an die Substratfläche drückten, wobei sie sich an die Krümmung der Oberfläche anpassten (Abb. 10). Bei Ortsveränderungen liefen sie ruckartig und hastig über die Unterlage, ähnlich wie die Larven rheophiler Ephemeriden oder Plecopteren, um nach kurzer Strecke plötzlich wieder stillzustehen. Ließ man sie ins freie Wasser fallen, schwammen sie mit schnellen Rückstößen des Atemwassers schräg abwärts. Dabei hielten sie alle sechs Beine abgewinkelt nach hinten, führten manchmal bei jedem Rückstoß mit allen sechs Beinen synchron eine Ruderbewegung aus und strebten möglichst schnell nach Berührung mit dem Bodensubstrat (Abb. 11). Sobald sie dieses erreicht hatten, blieben sie ruhig. Dasselbe Verhalten war nach jeder Störung zu beobachten. Auch bei der Nahrungssuche und beim Fangmaskenschlag versuchten sie, mit dem Substrat taktil in Kontakt zu bleiben, notfalls mit nur einer Klaue (Abb. 10). Sie waren in jeder Körperlage imstande, die Beute zu erkennen und zu ergreifen. Begegneten sich zwei Larven auf dem Substrat, wichen sie einander aus; meist lief eine der beiden rasch ein kurzes Stück weg. Trafen sie frontal aufeinander, schleuderten sie manchmal ihre Fangmaske gegeneinander aus. Wurden sie mit einer Pinzette an einem Bein ergriffen, wehrten sie sich vehement, indem sie ihr Abdomen seitwärts krümmten und sich mit den Analstacheln von den Pinzettenspitzen abzustoßen versuchten. Im Vergleich mit den Larven von *B. irene* waren diejenigen von *Aeshna cyanea* lebhafter. Diese liefen oft im Aquarium umher und blieben manchmal in einer Randkante des Beckens stehen, den Körper vom Untergrund abgehoben; spezielle thigmotaktische Affinität zu Steinen war nicht festzustellen. Sie suchten zwar ebenfalls Halt an diesem Substrat, doch verließen sie es oft, unter anderem zum Beutefang.

Enthielt das Aquarium als Haltesubstrat nur Tüll, klammerten sich die Larven auf dessen Unter- oder Oberseite fest, meist aber rücklings auf der Unterseite; die glatte Auskleidung des Gefäßes wurde völlig gemieden. Das Experiment zur Wahl des Aufenthaltsortes ergab folgendes Resultat: Bei Versuchsende hielten sich durchschnittlich 13 Tiere auf der Unterseite und 2 Tiere auf der Oberseite des Substrates auf (Minimum-Maximum 11-15 bzw. 0-4). Damit bevorzugten sie signifikant die Substratunterseite bzw. die Rückenlage (Mann-Whitney-U-Test, zweiseitig, $p < 0,001$). Das Experiment wurde auch im Dunkeln, während der Nacht, durchgeführt, wobei ein Versuchslauf etwa acht Stunden dauerte und jeweils vor der Morgendämmerung endete. Es ergaben sich keine Unterschiede zu den Experimenten bei Tag ($n = 6$).

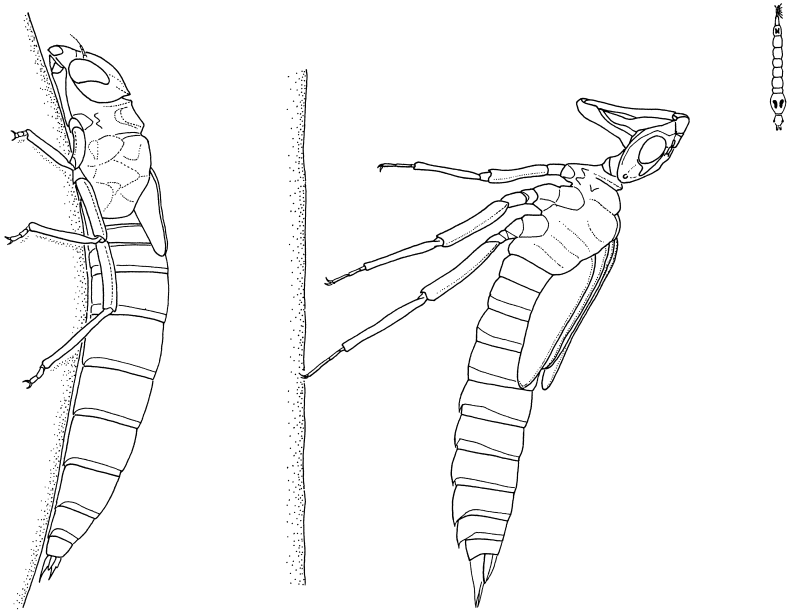
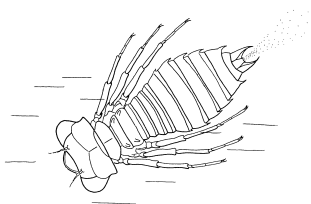


Abbildung 10: Thigmotaxis bei *Boyeria irene*-Larven. (a) F-1-Larve drückt den Körper an die Unterlage, einen flach gewölbten Stein. (b) F-0-Larve beim Fang von Beute (Larve einer Büschelmücke *Chaoborus* sp.), kurz vor dem Fangschlag, Krallen der Hinterbeine in Kontakt mit Unterlage (Stein). Beide Larven halten sich von oben gesehen in Seitenlage am Substrat. Figure 10: Thigmotaxis in larvae of *Boyeria irene*. (a) Larva in stadium F-1 presses close to the substrate, a slightly curved pebble. (b) Larva in stadium F-0 capturing prey (larva of a phantom midge *Chaoborus* sp.), immediately before the labial strike, claws of hind legs in contact with the substrate (pebble). Both larvae are shown from above and cling to the substrate in lateral position.

11



12a

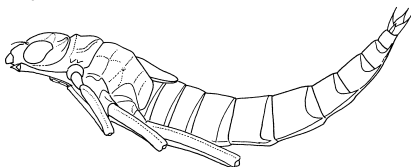


Abbildung 11: Beinhaltung beim Rückstoßschwimmen einer jungen Larve von *Boyeria irene*. Körperlänge 6,1 mm.
Figure 11: Posture of the legs during jet propulsion swimming of a young larva of *Boyeria irene*. Body length 6.1 mm.

12b

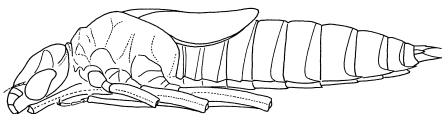


Abbildung 12: Körperhaltung beim Totstellreflex von *Boyeria irene*. (a) F-2-Larve mit konkav gekrümmtem Körper, angezogenen Beinen und gespreizter Analpyramide. (b) F-0-Larve mit gestrecktem Körper und leicht geöffneter Analpyramide. — Figure 12: Posture during reflex immobilization of *Boyeria irene*. (a) Larva in stadium F-2 with curved body, legs tightly folded and anal pyramid spread. (b) Larva in F-0 stadium with straight body and slightly opened anal pyramid.

Wurden die Larven älterer Stadien im Freiland oder im Aquarium aus dem Wasser in die Hand genommen, reagierten sie manchmal mit Totstellreflex und verharrten in Thanatose bis zu mehreren Minuten, auch nachdem sie ins Wasser zurück gebracht worden waren. Dabei hielten sie die Beine eng an den Körper gezogen. Das Abdomen war entweder gestreckt oder konkav gekrümmt, die Analpyramide mäßig bis weit gespreizt (Abb. 12).

Makro- und Mikrohabitate

Die Larven von *Boyeria irene* wurden ausschließlich in Fließgewässern mit permanenter Wasserführung und teilweiser Beschattung gefunden (Abb. 13). Am größten war die Dichte in kleinen mit Quellwasser gespeisten Bächen, deren Wasserführung und Temperaturen vermutlich nicht allzu stark schwankten. Größere Gewässer wie die Ouvèze oder der Toulourenc mit lokal stärkerem Gefälle und sporadisch auftretendem Hochwasser, bei dem der Untergrund jeweils umgeschichtet wird, waren nicht permanent oder nur schwach besiedelt. Während *B. irene* an der Ouvèze im Jahr 2000 durch zahlreiche Exuvien und im Jahr 2003 durch viele Larven nachgewiesen wurden, konnten im Juni 2004 am selben Abschnitt keine Larven gefunden werden. Auch an breiten, stark besonnten Flussabschnitten mit geringem Gefälle, wo sich das Wasser

im Sommer stark erwärmte, gab es weder Larven noch Imagines. Auf Strecken, die in niederschlagsarmen Perioden oberflächlich regelmäßig austrocknen, wie zum Beispiel der Ruisseau d'Aigue, ließen sich unter den Steinen im Bachbett ebenfalls keine Larven finden.

Der Lauzon Rau erwies sich im quellnahen Bereich als besonders geeignetes *B. irene*-Gewässer. Seine Quellen versiegten selbst im trockenheissen Sommer 2003 nie. Die Wasserführung betrug Ende Juli noch ca. 7,5l/min, die Bachrinnsale waren teilweise nur 10-15 cm breit und an einer Stelle versickerte das Wasser auf einer Strecke von ca. 20 m im Geschiebe. Im Übrigen war das Bachbett meist 1-2 m breit und die Wassertiefe betrug zwischen <1 cm (überrieselter Fels) und 60 cm (Kolk). Es wurden Fließgeschwindigkeiten von 1,2 bis 12,5 cm/s gemessen. Bei Lufttemperaturen von 33-38°C war das Wasser 22-23°C warm, an einer Sturzquelle (Source de l'Aiguille) 18°C. Das Bachbett bestand aus anstehendem glattem Fels (Malm- und Doggerkalke, Sandstein) mit kleinen Wannen und eingetieften Längsrillen, abgeschliffenen Kalkscherben und gerundeten, oft versinterten Steinen aller Größen bis zu 70 cm Durchmesser. An einigen Strecken war das Gestein mit Tuff überzogen, an anderen bildete Mergelschlamm den Untergrund. Der eher ruhige Bachlauf war an wenigen Stellen durch Wasserfälle mit Kolkbecken oder rasch überströmte Felsen (Stromschnellen) unterbrochen. An organischen Substraten gab es submerse Feinwurzelgeflechte von Ufergehölzen, Geschwemmsel aus Kiefernadeln oder Weidenblättern, Totholzgeniste, Laubdetritusansammlungen in Höhlungen von Prallhängen sowie am Untergrund fixierte, mit Schlammpartikeln durchmischte Algenwatten.

Etwa 80-90 % der Larven jeder Größe fanden sich unter lose aufliegenden Steinen versteckt, die übrigen hielten sie sich auf der Oberseite von Kieseln oder zwischen Geröllen auf. An Stellen mit sehr schwacher Strömung, zum Beispiel in Kolkbecken, saßen sie auch frei sichtbar auf Feinsand oder Schlamm. Ferner waren sie – bei geringer Wasserführung und mäßiger Fließgeschwindigkeit – auf überströmtem glattem Fels zu sehen, zusammen mit kleinen Kolonien von Kriebelmücken-Larven (*Simulium* sp.). Nur sehr selten fand ich Larven auf oder unter Algenwatten, in durchströmten Feinwurzelfilzen von Weiden sowie auf Genisten aus Kiefernadeln oder anderem totem Pflanzenmaterial. Die Larven waren im Bach ungleichmäßig verteilt. Meist traf ich sie einzeln und verstreut, eine Bevorzugung bestimmter Substrate durch bestimmte Altersstadien war nicht zu erkennen. Selten traten sie auch gehäuft auf. In einem Fall fing ich auf nur 2 dm² Kiesfläche 17 Individuen zwischen 6 und 11 mm Länge, während an unmittelbar benachbarten Stellen von ähnlicher Beschaffenheit oder auch über Strecken von 10 bis 30 m keine Tiere zu finden waren. In den beiden näher untersuchten Bächen erwies sich *B. irene* als die weitaus häufigste Libellenart.



Abbildung 13: Fortpflanzungshabitate von *Boyeria irene* in Südostfrankreich. (a) Steiniges Bachbett unterhalb Quellregion des Lauzon Rau. (b) Ouvèze oberhalb Buis-les-Baronnies. Bachbett aus anstehendem weichem Fels und Geröll. — Figure 13: Reproduction habitats of *Boyeria irene* in southeastern France. (a) Rivulet with stones and gravel downstream of headwaters of the Lauzon Rau. (b) Riv. Ouvèze upstream of Buis-les-Baronnies. The riverbed consists of soft bedrock, pebbles and boulders.



Aquatische Begleitfauna

Neben den Larven von *B. irene* fanden sich in den Bächen (1) und (2) auch solche von *Cordulegaster boltonii*. Diese hielten sich in Laubdetritus, verschlammten Algenwatten und Feinschlamm auf und machten etwa 5 % aller gefundenen Libellenlarven aus. In ähnlicher Häufigkeit wurden auch Larven von *Onychogomphus uncatus* – vorwiegend in Algenwatten, je einmal auch in Feinwurzelgeflecht und auf anstehendem Fels – gefunden. *Calopteryx splendens*, *C. haemorrhoidalis* und *C. virgo meridionalis* wurden regelmäßig, aber nur im Imaginalstadium nachgewiesen. An der Ouvèze kamen *Platycnemis latipes*, *Onychogomphus f. forcipatus* sowie – selten – *Gomphus simillimus* und *Oxygastra curtisii* hinzu.

In den untersuchten Gewässern kamen ausser Libellenlarven zahlreiche weitere Taxa vor, wovon wohl nur ein Teil zum Nahrungsspektrum von *B. irene* gehörte. Unter anderen waren dies Flohkrebse (Gammaridae), Larven von Eintagsfliegen (Ephemeroptera), Steinfliegen (Plecoptera), Wasserwanzen (Heteroptera), Köcherfliegen (Trichoptera), Wasserkäfer (Coleoptera) und Zweiflügler (Diptera). An Wirbeltieren wurden im Wasser Fische (Döbel *Leuciscus cephalus*, Gründling *Gobio gobio*, Bachforelle *Salmo trutta*), Amphibien (Feuersalamander *Salamandra salamandra*, Seefrosch *Rana ridibunda*, Erdkröte *Bufo bufo*) und Reptilien (Vipernatter *Natrix maura*, Ringelnatter *N. natrix*, im heissen Sommer 2003 auch einmal eine Aspispviper *Vipera aspis*) angetroffen. Der Lauzon Rau war fischfrei.

Diskussion

Die Larven von *Boyeria irene* können von ihrer Erscheinung und ihrem Verhalten her grundsätzlich als 'sedentary claspers' ('sesshafte Anklammerer') im Sinne von CORBET (1999: 149, 151f., 620) betrachtet werden. In den untersuchten Populationen wichen sie aber in einigen Merkmalen etwas vom Idealtyp ab, zum Beispiel in der Pigmentierung. 'Sendentary claspers' sollten einheitlich dunkel gefärbt sein. Melanisierung und Musterung erwiesen sich jedoch als auffallend variabel: Zwischen beinahe uniform hellen und fast schwarzen Individuen gab es unter den älteren Stadien alle Übergänge. Nun wäre zu erwarten, dass die Larven in Farbe und Musterung zur Tarnung ihrem Mikrohabitat entsprechen (CORBET 1999: 163). Bei denen der südfranzösischen Fließgewässer traf dies in manchen Fällen auch zu. Helle, schwach gemusterte und auch ganz oder teilweise mit anorganischer Kruste überzogene Tiere waren auf hellem Fels oder Geröll gut getarnt. Entsprechendes galt für dunkle Individuen auf Laub- oder Nadeldetritus. Dabei verstärkte sich die Tarnung durch die somatolytisch wirkende Musterung auf Beinen und Körperoberseite in der nie ganz homogenen Umgebung (vgl. COTT 1966). Im natürlichen

Habitat waren aber wiederholt dunkle oder grob hell/dunkel gemusterte Tiere auf einfarbig hellem Steingrund zu sehen, wo sie dem menschlichen Auge deutlich auffielen. Solche Fälle widersprechen der Vermutung, dass dem Farbmuster Tarnfunktion und damit adaptive Bedeutung zukommt. Unter der Annahme, dass die Farbmusterung genetisch festgelegt ist, ließe sich für die enorme Variabilität dennoch eine Erklärung finden: In einem kleinräumigen Mosaik von farblich und strukturell variierenden Mikrohabitaten sind entsprechend variable Individuen immer dann getarnt, wenn sie sich gerade auf dem 'richtigen' Untergrund aufhalten. Wären sämtliche Individuen gleich gefärbt, würden auch alle auffallen, sobald sie auf 'falschen' Untergrund kämen und der Prädationsverlust wäre vermutlich höher als in einer Population mit variabler Nachkommenschaft. Damit hat ein Individuum allenfalls dann die größte Fitness und damit einen Selektionsvorteil, wenn seine Nachkommen in Färbung und Musterung variieren. Nun können aber Libellenlarven ihre Körperfärbung in beschränktem Ausmaß auch modifikatorisch ändern, insbesondere von Häutung zu Häutung, und sich so dem Untergrund anpassen (CORBET 1999: 163, F. Suhling unpubl.). Würde dies bei *B. irene* in den untersuchten Gewässern der Provence zutreffen, hätten die Larven im heterogenen Habitat beim Ortswechsel auf den 'falschen' Untergrund denselben Nachteil wie diejenigen, deren Färbungsmuster genetisch festgelegt ist.

Junge *B. irene*-Larven weisen wie jene anderer Aeshniden eine kontrastreiche Querbänderung auf, die sich im Verlauf des Wachstums verliert. CORBET (1955, 1957) vermutet im Fall von *Anax imperator*, dass diese Musterung das Licht- und Schattenmuster im Habitat imitiert und die jungen Larven vor Prädation durch ältere Artgenossen schützt. Dies könnte bei *B. irene* ebenfalls zutreffen, da auch bei dieser Art junge und alte Stadien manchmal auf kleinem Raum zusammen vorkommen.

Die Larvenstadien lassen sich anhand von Körperlänge und Kopfbreite nicht deutlich unterscheiden, wohl aber aufgrund der Beziehung zwischen relativer Länge der Hinterflügelscheiden und Kopfbreite oder Körperlänge. Eine klare Abgrenzung ergibt sich allerdings nur für die Stadien F-0 und F-1. Aufgrund der relativen Lage der Flügelscheidenspitzen allein lassen sich aber auch F-2 und F-3 von den übrigen Stadien trennen. Bemerkenswert ist, dass die Hinterflügelscheiden bei den provenzalischen Populationen etwas weiter über den Abdominalbereich erstrecken als bei denen der Sierra Morena (FERRERAS-ROMERO 1997); beispielsweise überragen ihre Spitzen im Gegensatz zu denen der Larven Südspaniens das vierte Segment in den meisten Fällen.

Für die Dauer der Gesamtentwicklung von *B. irene* postulierte WENGER (1963) drei Jahre. Seine Aussage beruht allerdings nur auf der unvollständigen Aufzucht einer einzigen Larve. Wenger fing die Larve in der ersten Julidekade. Sie war 6,5 mm lang und befand sich vermutlich im Stadium F-5. In der darauf folgenden ersten Maidekade erreichte sie 26,5 mm Länge und damit das vorletzte Stadium. Sie häutete sich nicht mehr und starb im Januar des fol-

genden Jahres, in dem Wenger den Schlupf erwartete. Nach der vorliegenden Studie gab es in der ersten Junihälfte viele Larven in den Stadien F-1 und F-0, im Juli nur noch vereinzelte. Wengers Larve hätte demnach auch schon im zweiten Entwicklungsjahr schlüpfen können. Möglicherweise gelang die zweit-letzte Häutung nicht mehr, weshalb die Larve einging.

Nach den Messresultaten der vorliegenden Studie scheint eine zweijährige Entwicklung der Normalfall zu sein. Die wenigen Larven des zweitletzten und letzten Stadiums, die im Juli gefunden wurden, kamen vielleicht noch im August desselben Jahres zum Schlupf. Wahrscheinlicher ist allerdings, dass sie ihre Entwicklung erst im folgenden Jahr abschlossen. Eine dreijährige Entwicklung wäre damit ausnahmsweise ebenfalls möglich. Kalkkrusten auf der Kutikula von einigen älteren Larven (F-0, F-1) wiesen darauf hin, dass deren letzte Häutung lange zurücklag. Wurden versinterte Larven anfangs Juni gefunden, ist davon auszugehen, dass sie den Winter in Diapause verbrachten. Ihre Entwicklung war damit erst nach drei Jahren abgeschlossen. Zum selben Schluss kommt auch FERRERAS-ROMERO (1997) aufgrund der Ergebnisse monatlicher Larvenvermessungen in Südsanien. Im Mittelmeergebiet ist *B. irene* demnach hauptsächlich semivoltin und zu einem kleinen Teil auch parivoltin. Für die nordamerikanische *B. vinosa* wurde in North Carolina und South Carolina ebenfalls ein semivoltiner Lebenszyklus festgestellt (PAULSON & JENNER 1971, SMOCK 1988). GALBREATH & HENDRICKS (1992) fanden in Virginia hingegen eine univoltine Entwicklung.

Nach den Exuvienfunden zu schließen findet die Emergenz meist direkt am Ufer statt. Nur selten kriechen die Larven zum Schlupf landeinwärts (vgl. auch HEIDEMANN & SEIDENBUSCH 2002). CORDERO (1995) fand lediglich zwei von 24 Exuvien weiter (0,5 und 1,9 m) von der Wasserlinie entfernt. In der Wahl des Schlupfsubstrates verhält sich *B. irene* opportunistisch, wobei die Larven zur Imaginalhäutung gewöhnlich einige Dezimeter hoch klettern. CORDERO (1995) ermittelte Schlupfhöhen von 8 bis 177 cm bei einem Durchschnitt von 46 cm. Nach den wenigen bisherigen Beobachtungen vollzieht sich der Schlupf nachts oder frühmorgens (E. SCHMIDT 1952, WENGER 1959). Da am Tag immer nur Exuvien und keine schlüpfenden Tiere angetroffen wurden, ist nächtliche Emergenz wohl die Regel. Damit wird der Prädationsverlust durch Vögel minimiert. Bei *B. maclachlani* wurde die Imaginalhäutung ebenfalls in der Nacht beobachtet (AIDA 1974). Nur *B. cretensis* wurde – in einem dokumentierten Fall – auch am Tag schlüpfend gesehen (O. Müller pers. Mitt.). Für *B. irene*, die wie die übrigen *Boyeria*-Arten als typische 'Sommerart' gilt, ermittelten FERRERAS-ROMERO & CORBET (1995) einen EM50 von 50 Tagen. Die Flugzeit der *Boyeria*-Arten dauert vom Sommer bis zum Frühherbst (WALKER 1958, AIDA 1974, D'AGUILAR & DOMMANGET 1998, LOPAU 2000, HOESS 2005, WILSON 2005).

Zum Schutz vor Prädatoren gehört neben kryptischer Gestalt und Färbung auch entsprechendes Verhalten. WENGER (1963) bezeichnet die kleinsten wie die großen Larven als «äusserst scheu», die sich bei der geringsten Bewegung

des Wassers verstecken. Dies konnte nur teilweise bestätigt werden. Im natürlichen Habitat und im Aquarium ließen sich die frei auf dem Substrat sitzenden Larven bei genügender Vorsicht mit den Fingern ergreifen, ohne dass sie flohen. Nur auf schnelle Bewegungen reagierten sie mit Flucht (vgl. auch KUNZ 2005). Die meisten Individuen verhielten sich in typischer Weise als 'sedentary claspers', indem sie sich eng und vorzugsweise an der Unterseite des Substrates anschmiegten, sich unter oder zwischen Steinen versteckten, sich selten bewegten, auf der Flucht nur kurze Strecken schwammen und dann sofort den Kontakt mit dem Bodensubstrat suchten.

Ein weiteres Merkmal der 'sedentary claspers' ist der Totstellreflex, der als Anpassung an die Koexistenz mit Fischen angesehen wird, sich bei anderen *Boyeria*-Arten ebenfalls beobachten lässt (AIDA 1974, ARAI 1987, ISHIDA et al. 1989: 75f.) und bei den europäischen Aeshniden sonst nur noch bei *Brachytron pratense* vorkommt (MÜNCHBERG 1930, ROBERT 1959: 159, WILDERMUTH 2000a). *Aeshna cyanea* verhielt sich als typischer Vertreter der 'active claspers' ('aktive Anklammer') bezüglich all dieser Eigenschaften ganz anders (vgl. CORBET 1999: 149, 620). Als Prädatoren der *B. irene*-Larven kommen in den untersuchten Gewässern Fische in Frage, in den kleinsten fischlosen Gewässern allenfalls auch die Larven von *Cordulegaster boltonii*. Diese graben sich vorwiegend im Schlamm oder Feindetritus ein. Da die Larven von *B. irene* diese Substrate meiden und sich außerdem ähnlich wie diejenigen von *Onychogomphus uncatus* wenig bewegen (SUHLING 1996, 2001), dürfte der Prädatationsverlust durch Libellenlarven eher gering sein.

Im westlichen Mittelmeergebiet und in Nordafrika wurden die Larven von *B. irene* ausnahmslos in Flüssen und Bächen gefunden. Handelt es sich damit um eine Fließwasserlibelle? Morphologisch zeigen die Larven – wenn überhaupt – nur eine geringe Anpassung an strömendes Wasser, indem ihr Abdomen gegenüber dem von *A. cyanea* leicht abgeflacht ist. Im Querschnitt der Beine (Femora, Tibiae) gibt es hingegen keine wesentlichen Unterschiede. Nun bezweifeln SUHLING & MÜLLER (1996: 75f.) allgemein, dass ein abgeflachter Körper bei Libellenlarven als Anpassung an strömendes Wasser zu sehen ist und weisen darauf hin, dass hochrückige Gomphiden wie zum Beispiel *Gomphidia madi* – *G. bredoi* (Schouten, 1934), vgl. MÜLLER et al. 2005 – Totwasserbereiche zwischen Steinen in reißender Strömung besiedeln. Andererseits leben abgeplattete Larven wie die von *Gomphus vulgatissimus* an Stellen mit schwacher Strömung, wo sie sich im Sand eingraben. Bereits in leicht strömendem Wasser werden sie fortgespült und nach Substratkontakt verhalten sie sich lange passiv.

Die ethologische Anpassung von *B. irene* an fließendes Wasser ist deutlicher als die morphologische. Dies zeigt sich darin, dass sich die Larven ausgesprochen thigmotaktisch verhalten, indem sie sich meist eng an den Untergrund schmiegen, ruckartig und mit seitlich abgespreizten Beinen laufen, beim Beutefang nach Möglichkeit mit dem Substrat taktil in Kontakt bleiben

und rasch nach Berührung mit dem Boden streben, sobald sie ins freie Wasser gelangen – ganz anders als *A. cyanea*. All diese Verhaltensweisen von *B. irene* lassen sich als Maßnahmen gegen Verdriftung deuten. Im natürlichen Habitat halten sich die Larven in der Regel an Stellen mit beruhigter Strömung auf, wo die Driftgefahr geringer ist. Bei Hochwasser nimmt die Fließgeschwindigkeit allerdings stark zu. In größeren Sturzbächen wie der Ouveze beim Col de l'Homme Mort kann Hochwasser die Larven nicht nur verdriften, sondern mit der Umwälzung des Untergrundes auch zerquetschen. Dies ist möglicherweise der Grund dafür, dass die kleinen Quellbäche dichter und regelmäßiger besiedelt sind als die Ouveze an der genannten Stelle. Ähnlich interpretiert KUNZ (2005) seine Befunde in Tunesien. Thigmotaktisches Verhalten dient möglicherweise nicht nur der Driftvermeidung: Libellenlarven, die Bodenkontakt suchen, entgehen auch der Prädation durch pelagisch jagende Fische.

Im Mittelmeerraum entwickelt sich *B. irene* ausschließlich in teilweise beschatteten Fließgewässern (z.B. OCHARAN LARONDO 1987, FERRERAS-ROMERO & CORBET 1995, JACQUEMIN & BOUDOT 1999, HEIDEMANN & SEIDENBUSCH 2002), während sie in der Schweiz nur von Alpenrandseen verschiedener Größen bekannt ist. Hier ist ihre Entwicklung am Zuger-, Ägeri- und Vierwaldstättersee nachgewiesen (HOESS 2005a). Die Ufer sind steinig, meist steil abfallend und teilweise von Bäumen beschattet. Starke Wellenbewegungen sind nicht selten, insbesondere an Föhntagen. Die Larven leben im groben Schotter. Alle besiedelten Seen befinden sich in relativ milder Lage, was sich zum Beispiel darin zeigt, dass am Vierwaldstättersee Edelkastanien (*Castanea sativa*) gedeihen. Hinsichtlich der Habitateigenschaften bestehen gewisse Ähnlichkeiten mit Fließgewässern im atlanto-mediterranen Bereich. Ältere Funde an Seen gibt es auch von der Alpensüdseite, vom Lago di Lugano und vom Lago Maggiore im Tessin (HOESS 2005) sowie vom Lago d'Iseo in der Lombardei (CONCI & NIELSEN 1956: 115). Damit verhält sich *B. irene* hinsichtlich ihrer Habitatwahl je nach Region verschieden. Sie ist aber diesbezüglich kein Einzelfall. Von *Oxygastra curtisii* und mehreren europäischen Gomphidenarten, die als typische Fließwasserbewohner gelten, ist ebenfalls bekannt, dass sie sich manchmal in Stehgewässern entwickeln (z.B. SUHLING & MÜLLER 1996, D'AGUILAR & DOMMANGET 1998, HERREN & HERREN 2000, KÄMPF 2003, HOESS 2005b).

Weltweit sind sechs *Boyeria*-Arten bekannt: je zwei im östlichen Nordamerika, in Ostasien und im Mittelmeerraum. PETERS (1991) hält die Gattung aufgrund gemeinsamer morphologischer Merkmale der Imagines aller Arten für ein monophyletisches Taxon. Die morphologische Ähnlichkeit dürfte auch für die Larven gelten (vgl. E. SCHMIDT 1950, ISHIDA et al. 1989: 75f., NEEDHAM et al. 2000: 116f., 171f.), wobei die von *B. sinensis* (ASAHINA 1978) und *B. cretensis* (PETERS 1991) noch unbeschrieben sind. Auch in Bezug auf das Entwicklungshabitat besteht große Ähnlichkeit: *Boyeria cretensis* lebt in kleinen Gebirgsbächen (O. Müller pers. Mitt.), und *B. vinosa* besiedelt hauptsächlich

beschattete Fließgewässer unterschiedlicher Größen (WILLIAMSON 1932, WALKER 1958) sowie seltener auch Seeufer, an denen regelmäßig Wellen auftreten (BRIGHT 2005). Dasselbe wird von *B. maclachlani* berichtet (ARAI 1993), während *B. grafiana* prinzipiell als Art von Seen betrachtet wird, sich aber auch in Fließgewässern finden lässt (WALKER 1958, PERRY 1977). Damit sind die Larven der Gattung vorwiegend Bewohner von fließendem oder mindestens zeitweise bewegtem Wasser.

Als Mikrohabitat bevorzugten die Larven im Untersuchungsgebiet eindeutig den steinigen Gewässergrund. In organischen Substraten wie zum Beispiel freiliegende Wurzelgeflechte von Ufergehölzen, die bei LEIPELT & SUHLING (2001) und HEIDEMANN & SEIDENBUSCH (2002) als Haupthabitat aufgeführt werden, ließen sie sich – bei allerdings spärlichem Angebot – nur ausnahmsweise finden. DOMMANGET (1987) erwähnt Wasserpflanzen oder umspülte Wurzeln von Uferpflanzen als Mikrohabitate. Vermutlich besiedeln die Larven von *B. irene* in größeren Fließgewässern auch oder ausschließlich pflanzliche Substrate, während sie in kleinen Gebirgsbächen vorwiegend den steinigen Gewässergrund als Mikrohabitat nutzen. Die Larven von *B. vinosa* und *B. grafiana* leben ebenfalls unter Steinen (WALKER 1958) und damit ähnlich wie die von *B. irene* mancher Gegenden.

Mindestens in den nördlichen Zonen ihres Verbreitungsgebietes hält sich *B. irene* an Höhenlagen unterhalb 500 m üNN (DOMMANGET 1987), entwickelt sich im Ägerisee (CH) aber noch auf 724 m üNN (HOESS 2005a). In Asturien ist sie bis ca. 1000 m üNN nachgewiesen (OCHARAN & TORRALBA BURRIAL 2004), im Atlasgebirge bis 1900 m üNN (JACQUEMIN & BOUDOT 1999). Damit sind ihrer Verbreitung vermutlich klimatische Grenzen gesetzt. Die Präferenz für beschattete Quellbereiche und Oberläufe kleiner Gewässer in Südfrankreich weist darauf hin, dass ausgeglichene Wassertemperaturen für ihre Entwicklung ausschlaggebend sein könnten. In der Sierra Morena schwankte die Wassertemperatur an den Entwicklungsstellen von *B. irene* nur zwischen 10°C im Januar und 19°C im August und September (FERRERAS-ROMERO & CORBET 1995).

Typisch für die Quellregionen und Oberläufe der untersuchten *Boyeria*-Gewässer ist ihre Anisopteren-Begleitfauna, die sich aus *Cordulegaster boltonii* und *Onychogomphus uncatus* zusammengesetzt. Dasselbe gilt für die entsprechenden Bäche in Südfrankreich westlich der Rhône (JARRY & VIDAL 1960) und in der Sierra Morena in Südspanien (FERRERAS-ROMERO & CORBET 1995). Nur bei größeren Fließgewässern kommen weitere Arten hinzu, allen voran *O. forcipatus*.

Die postulierte zwei- oder dreijährige Entwicklung sowie die Tatsache, dass in ausgetrockneten Fluss- und Bachbetten keine Larven gefunden wurden, macht deutlich, dass sich *B. irene* nur in Gewässern entwickeln kann, die dauerhaft Wasser führen (vgl. auch FERRERAS-ROMERO & CORBET 1995). Da in der Provence manche Fließgewässer im Sommer infolge ausbleibender Niederschläge und namentlich auch der Wasserentnahme für Landwirtschaft und

Haushalte trockenfallen, bleiben nur wenig geeignete Habitate übrig. Für das Überleben der regionalen Fließwasserfauna ist deshalb besonders wichtig, dass die Oberläufe quellgespeister kleiner Bäche in der ohnehin gewässerarmen Gegend nicht versiegen (vgl. WILDERMUTH 2005). Diese Gefahr besteht durchaus, da im bewaldeten Hügelland der nördlichen Provence laufend neue landwirtschaftliche Kulturen angelegt werden, die mit Bewässerungsanlagen versehen sind. Auch die Quellen des Lauzon Rau sind angezapft, und erst kürzlich ist in seinem Einzugsgebiet verwildertes Kulturland rekultiviert worden. Es ist weniger die Verschmutzung des Wassers als die Austrocknung der Gewässer, welche die Weiterexistenz der Libellenfauna kleiner Bergbäche in Frage stellt. Dieselbe Gefahr bedroht auf Kreta die endemische *B. cretensis*, wobei hier die Wasserentnahme vor allem durch die wachsende Hotellerie erfolgt (O. Müller pers. Mitt.).

Dank

Ole Müller und Frank Suhling gaben wertvolle inhaltliche Hinweise und Anregungen zum Manuskript, Naoya Ishizawa suchte und übersetzte japanische Literatur zu *Boyeria maclachlani* und Yves Gonseth besorgte die Übersetzung der Zusammenfassung ins Französische – allen sei herzlich gedankt.

Literatur

- AIDA M. (1974) [Larval behaviour near emergence and the process of emergence of *Boyeria maclachlani* (Selys)] [japanisch]. *Kakochō* 26: 43-44
- ARAI Y. (1987) [Dragonfly nymphs feigning death] [japanisch]. *Insectarium* 24: 358-361
- ARAI Y. (1993) [Collection of an exuvia of *Boyeria maclachlani* (Selys) from the Lake Shore] [japanisch]. *Fukushima no Mushi* 11: 39
- ASAHINA S. (1978) Notes on Chinese Odonata VII. Further studies on the Graham Collection preserved in the U.S. National Museum of Natural History, Suborder Anisoptera. *Kontyû* 46: 234-252
- CARCHINI G., E. ROTA & C. UTZERI (1985) Lista aggiornata degli Odonati italiani e loro distribuzione regionale. *Fragmenta Entomologica, Roma* 18: 91-103
- CONCI C. & C. NIELSEN (1956) Odonata. Fauna d'Italia I. Calderini, Bologna
- CORBET P.S. (1955) The immature stages of the Emperor Dragonfly, *Anax imperator* Leach (Odonata: Aeshnidae). *Entomologist's Gazette* 6: 189-204
- CORBET P.S. (1957) The life-history of the Emperor Dragonfly *Anax imperator* Leach (Odonata: Aeshnidae). *Journal of Animal Ecology* 26: 1-69
- CORBET P.S. (1999) Dragonflies: Behaviour and ecology of Odonata. Harley, Colchester

- CORDERO A. (1995) Vertical stratification during emergence in odonates. *Notulae Odonatologicae* 4: 103-105.
- COTT H.B. (1966) Adaptive coloration in animals. Methuen, London
- D'AGUILAR J. & J.-L. DOMMANGET (1998) Guide des Libellules d'Europe et d'Afrique du Nord. Delachaux et Niestlé, Neuchâtel-Paris
- DOMMANGET J.-L. (1987) Etude faunistique et bibliographique des Odonates de France. Secrétariat de la faune et de la flore, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris
- DOMMANGET J.-L. (1994) Atlas préliminaire des Odonates de France. Etat d'avancement au 31/12/93 [Coll. Patrimoines Naturels 16]. SFF/MNHN, SFO et Ministère de l'Environnement, Paris
- FERRERAS-ROMERO M. (1997) The life history of *Boyeria irene* (Fonscolombe, 1838) (Odonata: Aeshnidae) in the Sierra Morena Mountains (southern Spain). *Hydrobiologia* 345: 109-116
- FERRERAS-ROMERO M. & P.S. CORBET (1995) Seasonal patterns of emergence in Odonata of a permanent stream in southwestern Europe. *Aquatic Insects* 17: 123-127
- GALBREATH G.H. & A.C. HENDRICKS (1992) Life history characteristics and prey selection of larval *Boyeria vinosa* (Odonata: Aeshnidae). *Journal of Freshwater Ecology* 7: 201-207.
- GERKEN B. & M. WIENHÖFER (1993) Bioökologische Betrachtungen an Libellen einer französischen Flussaue im Rahmen eines tierökologischen Geländepraktikums. *Libellula* 12: 249-267
- GONSETH Y. & C. MONNERAT (2002) Rote Liste der gefährdeten Libellen der Schweiz. Hrsg. Bundesamt für Umwelt, Wald und Landschaft, Bern, und Schweizerisches Zentrum für die Kartografie der Fauna, Neuenburg. BUWAL-Reihe Vollzug Umwelt.
- HEIDEMANN H. & R. SEIDENBUSCH (2002) Larves et exuvies des libellules de France et de l'Allemagne (sauf de Corse). Société Française d'Odonatologie, Bois d'Arcy
- HERREN B. & K. HERREN (2000) Entwicklung von *Onychogomphus forcipatus unguiculatus* in einem See (Odonata: Gomphidae). *Libellula* 19: 105-106
- HOESS R. (2005a) *Boyeria irene*. In: WILDERMUTH H., Y. GONSETH & A. MAIBACH (Hrsg.) Odonata – Die Libellen der Schweiz. Fauna Helvetica 12: 246-249. CSCF/SEG, Neuchâtel.
- HOESS R. (2005b) *Oxygastra curtisii*. In: WILDERMUTH H., Y. GONSETH & A. MAIBACH (Hrsg.) Odonata – Die Libellen der Schweiz. Fauna Helvetica 12: 286-289. CSCF/ SEG, Neuchâtel.
- ISHIDA S., K. ISHIDA, K. KOJIMA & M. SUGIMURA (1989) Illustrated guide for identification of the Japanese Odonata. Tokai University Press, Tokyo
- JACQUEMIN G. & J.-P. BOUDOT (1999) Les Libellules (Odonates) du Maroc. Société Française d'Odonatologie, Bois d'Arcy
- JARRY D. & D. VIDAL (1960) Introduction à l'étude écologique des Odonates de la région montpelliéraine. *Vie et Milieu* 11: 261-283.
- JÖDICKE R. (1996a) Faunistic data of dragonflies from Portugal. In: JÖDICKE R. (Hrsg.) Studies on Iberian Dragonflies. *Advances in Odonatology, Supplement* 1: 149-153
- JÖDICKE R. (1996b) Faunistic data of dragonflies from Spain. In: JÖDICKE R. (Hrsg.) Studies on Iberian Dragonflies. *Advances in Odonatology, Supplement* 1: 155-189
- JÖDICKE R., J. ARLT, B. KUNZ, W. LOPAU & R. SEIDENBUSCH (2000) The Odonata of Tunisia. *International Journal of Odonatology* 3: 41-71
- JURZITZA G. (1967) Ein Beitrag zur Kenntnis der *Boyeria irene* (Fonscolombe) (Odonata, Aeshnidae). *Beiträge zur Naturkundlichen Forschung Südwest-Deutschlands* 26: 149-154
- KÄMPF H. (2003) Entwicklung von vier Gomphiden-Arten in einem Baggersee in Nordbayern (Odonata: Gomphidae). *Libellula Supplement* 4: 99-104
- KUHN J. & D. GUTSER (2003) Beobachtung einer *Boyeria irene* bei Mittenwald, Oberbayern (Odonata: Aeshnidae). *Libellula* 22: 41-48

- KUNZ B. (2005) *Boyeria irene* in Tunesien (Odonata: Aeshnidae). *Libellula* 24: 39-46
- LEIPELT K.G., I. JÖKEL, T. SCHRIMPF, C. SCHÜTTE & F. SUHLING (1999). Untersuchungen zur Habitatwahl der Larven von *Macromia splendens* (Pictet) (Anisoptera: Macromiidae). *Libellula* 18: 15-30
- LEIPELT K.G. & F. SUHLING (2001) Habitat selection of larval *Gomphus graslinii* and *Oxygastra curtisii* (Odonata: Gomphidae, Corduliidae). *International Journal of Odonatology* 4: 23-34.
- LEIPELT K.G. & F. SUHLING (2005) Larval biology, life cycle and habitat requirement of *Macromia splendens*, revisited (Odonata: Macromiidae). *International Journal of Odonatology* 8: 33-44
- LOPAU W. (2000) Bisher unveröffentlichte Libellenbeobachtungen aus Griechenland II (Odonata). *Libellula, Supplement* 3: 81-112
- MALKMUS R. (2002) Die Verbreitung der Libellen Portugals, Madeiras und der Azoren. *Nachrichten des Naturwissenschaftlichen Museums der Stadt Aschaffenburg* 106: 117-143
- MIKOLAJEWSKI D.J., D. MISCHKE, K.G. LEIPELT & F. SUHLING (2000) Weibchenpolymorphismus, Geschlechtsverhältnis und Größenunterschiede in französischen Populationen von *Boyeria irene* (Odonata: Aeshnidae). *Libellula* 19: 1-15
- MILLER A.K. & P.L. MILLER (1985) Simultaneous occurrence of crepuscular feeding and sexual activity in *Boyeria irene* (Fonsc.) in southern France (Odonata, Aeshnidae). *The Entomologist's Monthly Magazine* 121: 123-124
- MÜLLER O., V. CLAUSNITZER, K. GRABOW, G. VICK & F. SUHLING (2005) Description of the final stadium larvae of African Gomphidia (Odonata: Gomphidae). *International Journal of Odonatology* 8 (im Druck)
- MÜNCHBERG P. (1930) Zur Biologie der Odonatengenera *Brachytron* Evans und *Aeschna* Fabr. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere* 20: 172-232
- NEEDHAM J.G., M.J. WESTFALL & M.L. MAY (2000) Dragonflies of North America. Scientific Publishers, Gainesville
- OCHARAN LARONDO F.J. (1987): Los odonatos de Asturias y de España: aspectos sistemáticos y faunísticos. Tesis doctoral, Universidad de Oviedo
- OCHARAN F.J. & A. TORRALBA BURRIAL (2004) La relación entre los odonatos y la altitud: el caso de Asturias (Norte de España) y la Península Ibérica (Odonata). *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa* 35: 103-116
- PAULSON D.R. & C.E. JENNER (1971) Population structure in overwintering larval Odonata in North Carolina in relation to adult flight season. *Ecology* 52: 96-107
- PERRY T.E. (1997) *Boyeria grafiana*, a rare Ohio dragonfly (Odonata: Aeshnidae). *Great Lakes Entomologist* 10: 159-161
- PETERS G. (1991) Die Schattenlibelle auf Kreta (*Boyeria cretensis* spec. nov.) und die Monophylie der "Gattung" *Boyeria* McLachlan, 1896. *Deutsche Entomologische Zeitschrift* (NF) 38: 161-196
- ROBERT P.-A. (1959) Die Libellen (Odonaten). Kümmerly & Frey, Bern
- SAHLÉN G., R. BERNARD, A. CORDERO RIVERA, R. KETELAAR & F. SUHLING (2004) Critical species of Odonata in Europe. *International Journal of Odonatology* 7: 385-398
- SAMRAOUI B. & R. MENAI (1999) A contribution to the study of Algerian Odonata. *International Journal of Odonatology* 2: 145-165
- SCHMIDT B. (2005) Erste Beobachtungen von *Boyeria irene* am Bodensee (Odonata: Aeshnidae). *Libellula* 24: 31-37
- SCHMIDT E. (1950) Über das letzte Larvenstadium einiger europäischer Aeschniden (Odonata). *Opuscula Entomologica* 15: 193-201
- SCHMIDT E. (1952) Fang und Aufzucht der Larve von *Boyeria irene* (Fonsc.) (Odon., Aeshnidae). *Opuscula Entomologica* 17: 187-192

- SMOCK L.A. (1988) Life histories, abundance, and distribution of some macroinvertebrates from a South Carolina, USA coastal plain stream. *Hydrobiologia* 157: 193-208
- SUHLING F. (1996) Interspecific competition and habitat selection of the riverine dragonfly *Onychogomphus uncatatus*. *Freshwater Biology* 35, 209-217
- SUHLING F. (2001) Intraguild predation, activity patterns, growth and longitudinal distribution in running water odonate larvae. *Archiv für Hydrobiologie* 151: 1-15
- SUHLING F. & O. MÜLLER (1996) Die Flussjungfern Europas. Gomphidae. Die Neue Brehm-Bücherei 628. Westarp Wissenschaften, Magdeburg
- WALKER E.M. (1958) The Odonata of Canada and Alaska. Vol. 2. University of Toronto Press, Toronto
- WASSCHER M. (1996) Dragonflies around Olot in the province of Girona, NE Spain. In: JÖDICKE R. (Hrsg.) Studies on Iberian Dragonflies. *Advances in Odonatology, Supplement* 1: 139-148
- WENGER O.-P. (1955) Ist *Boyeria irene* Fonsc. ein Dämmerungsflieger? (Odonata: Aeshnidae). *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft* 35: 279-280
- WENGER O.-P. (1959) Die beiden Weibchenformen von *Boyeria irene* (Odonata: Aeshnidae). *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft* 35: 304-311
- WENGER O.-P. (1963) Libellenbeobachtungen in Südfrankreich und Spanien. *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft* 35: 255-269
- WILDERMUTH H. (2000a) Totstellreflex bei Grosslibellenlarven (Odonata). *Libellula* 19: 17-39
- WILDERMUTH H. (2000b) Alternative Taktiken bei der Weibchensuche von *Boyeria irene* (Odonata: Aeshnidae). *Libellula* 19: 143-155
- WILDERMUTH H. (2005) Dragonflies from the Mont Ventoux region (Provence, France). *Opuscula Zoologica Fluminensia* 220: 1-5
- WILLIAMSON E.B. (1932) Dragonflies collected in Missouri. *University of Michigan Museum of Zoology, Occasional Paper* 240: 1-240
- WILSON K.P.D. (2005) Odonata of Guangxi Zhuang Autonomous Region, China, part II: Anisoptera. *International Journal of Odonatology* 8: 107-168.

Manuskripteingang: 19. März 2005

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Libellula](#)

Jahr/Year: 2005

Band/Volume: [24](#)

Autor(en)/Author(s): Wildermuth Hansruedi

Artikel/Article: [Beitrag zur Larvalbiologie von Boyeria irene \(Odonata: Aeshnidae\) 1-30](#)