

***Sympetrum fonscolombii* in Niedersachsen: ein Modell zu Immigration und Reproduktion am Nordrand des transalpinen Invasionsraums (Odonata: Libellulidae)**

Reinhard Jödicke¹ und Angelika Borkenstein²

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

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

Abstract

***Sympetrum fonscolombii* in Lower Saxony, northwestern Germany: a model of immigration and reproduction at the northern edge of the transalpine invasion area (Odonata: Libellulidae)** – Since the 1990s *Sympetrum fonscolombii* increasingly became a regular immigrant. It was annually present at many different places in Lower Saxony from 2005 onwards. A separation of the data into immigrants or their progeny was problematic because most observers did not report their data on imagines with a sufficient age specification. However, by means of special requests the following picture arose: Immigrants were on the wing from early May until August. They arrived in almost or completely mature colouration and oviposited from mid-May until mid-July. At one lake, in 2019, the immigrants stayed for at least 68 days. At many places the migrants' offspring emerged in the same year. The long emergence period started presumably in mid-July and continued until early November, demonstrating a short development cycle, even in the North. Emerged individuals left their breeding site in an immature stage. Six cases of spring emergence were documented. We therefore conclude that, in a proportion of the eggs laid, larvae were unable to develop and reach emergence within the same year. Those individuals hibernated in the larval stage and emerged between mid-May and early July in the subsequent year, thus representing a univoltine life cycle. Nothing is known about their destiny. The model presented here is based on the evidence-based assumption that immigrants establish only one subsequent generation, which predominantly emerges within the same year, but does not mature in the invasion area. Larvae which do not reach the ultimate stage until the autumn hibernate and emerge in the following spring, just in the period when the next immigrants appear. This model is broadly supported by further data from northwestern Europe, but there are controversial interpretations which are discussed. The contradictory issue could be solved if in future more observers pay attention to the age of imagines seen.

Zusammenfassung

Seit den 1990er Jahren entwickelte sich *Sympetrum fonscolombii* in Niedersachsen zunehmend zu einem regelmäßigen Immigranten. Zugewanderte Individuen traten ab dem Jahr

2005 alljährlich an den verschiedensten Orten auf. Eine Trennung der Daten in Zuwanderer oder Nachkommen war vor allem deshalb problematisch, weil die meisten Melder das Alter beobachteter Imagines nicht hinreichend differenziert hatten. Erst gezielte Rückfragen ergaben folgendes Bild: Immigranten flogen in Niedersachsen von Anfang Mai bis August. Sie waren bei Ankunft fast oder ganz ausgefärbt, Eiablagen erfolgten von Mitte Mai bis Mitte Juli. An einem Gewässer konnte im Jahr 2019 eine Anwesenheitsdauer von 68 Tagen festgestellt werden. An vielen Orten wurde in der zweiten Jahreshälfte der Schlupf einer Folgegeneration beobachtet, deren lange Schlupfphase vermutlich ab Mitte Juli begann und bis Anfang November anhielt. Damit zeigte die Art einen kurzen Entwicklungszyklus selbst im Norden. Geschlüpfte Individuen verließen ihren Reproduktionsort im immaturren Zustand. Frühjahrsemergenz wurde in sechs Fällen dokumentiert. Wir schließen daraus, dass sich ein Teil der abgelegten Eier nicht im Jahr des Einflugs bis zum Imaginalschlupf entwickeln konnte. Diese Individuen müssten dann als Larve überwintert haben. Der Schlupf erfolgte zwischen Mitte Mai und Anfang Juli des Folgejahres; diese Tiere repräsentierten damit einen univoltinen Lebenszyklus. Über ihren Verbleib wurde ebenfalls nichts bekannt. Das hier geschilderte Modell basiert auf der indiziengestützten Annahme, dass Immigranten jeweils nur eine Folgegeneration begründen, die überwiegend im selben Jahr schlüpft, aber im Invasionsraum nicht geschlechtsreif wird. Larven, die bis zum Herbst noch nicht fertig entwickelt sind, überwintern und schlüpfen genau in der Phase, wenn die nächsten Immigranten einfliegen. Daten aus anderen Gebieten Nordwesteuropas stützen dieses Modell, doch gibt es auch kontroverse Deutungen, die hier diskutiert werden. Eine künftige Berücksichtigung des Imaginalalters bei Meldungen sollte dabei helfen, die noch bestehenden Widersprüche aufzuklären.

Einleitung

Sympetrum fonscolombii und Niedersachsen verbindet eine lange Geschichte. Bei SELYS-LONGCHAMPS & HAGEN (1850) heißt es in der Fundortauflistung: »en Hanovre par M. Heyer«. Dank der sorgfältigen Recherche von FLIEDNER (1998: 76) wissen wir, dass der wissbegierige Lüneburger Insektensammler und -händler J.F.C. Heyer am 19. Februar 1846 eine ihm unbekannte Libelle an den Entomologen H.A. Hagen geschickt hatte, der sie als *S. fonscolombii* bestimmte. Heyer hatte dieses Tier mit größter Wahrscheinlichkeit in der vorhergehenden Saison in der Umgebung seines Wohnorts erbeutet. Lüneburg gehörte damals zum Königreich Hannover. Dieser Fund ist unangefochten der älteste für Deutschland. Bis zum Ende der 1980er Jahre wurden nur drei weitere niedersächsische Nachweise publiziert (GEISSLER 1905; ALFKEN 1924; LEMPERT 1987). Seit RIS (1908, 1911) gilt die Art als Wanderer mediterranen Ursprungs.

Ab dem Jahr 1990 rückte *S. fonscolombii* vermehrt in den Fokus der Beobachter in Niedersachsen. Dabei wurde das bisherige Bild vom sporadischen Invasionsgast gründlich auf den Kopf gestellt. So beobachtete A. Pix in einer Kiesgrube bei Göttingen Emergenz im Oktober 1990. Im Folgejahr gab es dort Anfang Juli ein matures, offenbar zugewandertes Männchen, außerdem zwei zeitlich getrennte Emergenzwellen: eine frühe vor dem 5. Juli, die späte vom 4. bis zum 21. Septem-

ber (PIX 1994). Am 11. Juli 1991 wurde an den Osteregeler Kieskuhlen bei Aurich Eiablage beobachtet (SCHMID 1992, 1995); Nachkontrollen belegten dann am 14., 15. und 17. September die erfolgreiche Reproduktion mit Schlupfnachweisen (SCHMID 1992, 1995; SCHMID & SCHMIDT 1993). Im Jahr 1996 fand im transalpinen Nordwesteuropa eine starke Einwanderung statt (DIJKSTRA & VAN DER WEIDE 1997; LEMPERT 1997; PARR 1997), die auch in Niedersachsen zu vermehrten Nachweisen führte (BURKART 1997; LEMPERT 1997). Laut diesen Quellen und der Datenbank der „Arbeitsgemeinschaft Libellen in Niedersachsen und Bremen“ (im Folgenden: AG-Datenbank) wurden im Jahr 1996 sechs Beobachtungen von Migranten (7. Juni bis 21. Juli) und weitere vier von frisch Geschlüpften (26. August bis 16. September) allein aus diesem Bundesland gemeldet.

Seitdem haben die Beobachtungen in Niedersachsen und Bremen deutlich zugenommen. Auf der Basis von 336 Datensätzen konstatieren BENKEN & MARTENS (2021) eine Zunahme der Meldungen im Verlauf der vergangenen 30 Jahre. Die Fundpunkte verteilen sich weitgehend zufällig über die gesamte Landesfläche und ergeben eine Rasterfrequenz – bezogen auf Messtischblattquadranten und den gesamten Zeitraum – von 8,2 %. Damit wird *S. fonscolombii* zwar landesweit als seltene Art eingestuft, ist im jüngsten Zeitraum jedoch alljährlich im Land beobachtet worden. BENKEN & MARTENS (2021) trennen die Meldungen in solche mit Tieren der Invasionsgeneration und in solche mit deren Nachfahren, die als Sommergeneration in Niedersachsen schlüpfen. Diese Sicht einer Zwei-Generationen-Folge im europäischen Invasionsraum gilt heute als gesichert (z.B. WILDERMUTH & MARTENS 2019: 755f). BENKEN & MARTENS (2021) erwähnen aber auch Beobachtungen von heimischer Frühjahrsemergenz und vermuten, diese resultiere aus überwinterten Larven, die auf Eier der Sommergeneration zurückgehen. Belege für diese Annahme fehlen bisher – nicht nur für die niedersächsische Situation, sondern auch für den ganzen Invasionsraum nördlich der Alpen.

Die niedersächsischen *fonscolombii*-Daten leiden unter dem Umstand, dass nur wenige Melder eindeutige Angaben zum Alter der beobachteten Tiere gemacht haben. Eine Differenzierung zwischen frisch geschlüpften, juvenilen und maturaen Tieren erfolgte entsprechend selten, daher waren ohne nachträgliche Klärung des Alters weder phänologische noch fortpflanzungsbiologische Aussagen in der gleichen Präzision möglich wie bei univoltinen oder semivoltinen Arten. Wir haben daher die Daten hinterfragt und können sie anhand geprüfter Fakten teilweise neu interpretieren. Wir wollen damit nicht nur die Kenntnis über die niedersächsische Libellenfauna vertiefen, sondern auch einen allgemeinen Beitrag zur Fortpflanzungsstrategie von *S. fonscolombii* leisten.

Material und Methoden

Die AG-Datenbank (<https://ag-libellen-niedersachsen-bremen.multibasecs.de/Default.aspx>, nur Mitgliederzugang; BAUMANN et al. 2021) sowie das nieder-

sächsische Schrifttum sind die Materialbasis für unsere Auswertung; außerdem griffen wir auf ergänzende Beobachtungen von R. Ohle zum Abflugverhalten nach der Emergenz und von F. Goosmann zur Anwesenheitsdauer von Immigranten zurück. Die Interpretation der AG-Daten erwies sich als problematisch, weil die meisten Melder ihre gesehenen Libellen als „Alttier/Imago“ kennzeichneten, auch wenn es sich um frisch geschlüpfte Individuen handelte. Damit war ohne weitere Präzisierung keine Altersinterpretation möglich. Nützliche Orientierungshilfen waren indes eingebettete Fotos, Hinweise auf Emergenz oder erläuternde Bemerkungen. Wo solche Informationen nicht verfügbar waren, konnten wir in einigen Fällen das Alter durch gezielte Rückfragen klären. Für die Auswertung wurden nur gesicherte Daten herangezogen.

Im Fokus der Dateninterpretation standen die biologischen Fakten zur Immigration und zur heimischen Reproduktion. Die niedersächsischen Ergebnisse wurden mit weiteren Daten aus Nordwesteuropa verglichen, vor allem mit solchen aus anderen Bundesländern und den Niederlanden. Großbritannien, das vor allem im Südwesten vermutlich via Iberischer Halbinsel und Makaronesien angesteuert wird (PARR 1996), wurde bei Vergleichen nur bei fundamentalen Fakten berücksichtigt.

Weil sich das niedersächsische Phänogramm für *S. fonscolombii* (BENKEN & MARTENS 2021: 328) wegen mangelnder Alterspräzisierung einer differenzierten Interpretation weitgehend entzog, wurden alternativ niederländische Daten von WAARNEMING.NL (OBSERVATION INTERNATIONAL 2022) herangezogen. Diese Datenbank erlaubte dank ihrer Meldungsdetails eine wesentlich bessere Auswertung. Für das Phänogramm des Immigrationsgeschehens wurden ausschließlich anerkannte Meldungen mit Hinweisen auf „Paarung“ und „Eiablage“ benutzt, um undifferenzierte Emergenzdaten auszuschließen. Entsprechend fanden für das Emergenz-Phänogramm nur Daten mit Hinweisen auf „frisch geschlüpft“ und „Exuvienfund“ Verwendung. Die Auswertungen fanden auf der Basis von Monatsdekaden für den Zeitraum von 2007 bis 2021 statt.

Ergebnisse

Seit den 1990er Jahren gab es lediglich aus fünf Jahren keine Meldungen von *S. fonscolombii* für Niedersachsen/Bremen: 1992, 1997, 2000, 2001 und 2004. In den 26 Jahren mit *fonscolombii*-Meldungen wurden in 20 Jahren nachweislich ausgefärbte Individuen gesehen und in 21 Jahren heimisch Geschlüpfte bzw. Exuvien nachgewiesen. Regelmäßig seit 2007 – zwar nicht alljährlich, aber insgesamt in 17 Jahren – folgte eine Schlupfperiode auf die Beobachtung von maturen Individuen vorher in der Saison, in mindestens 18 Fällen sogar am selben Gewässer. In den Jahren 1990, 1998, 2002 und 2005 wurde Emergenz in der zweiten Jahreshälfte festgestellt, ohne dass vorher mature Tiere gemeldet worden waren. Die meisten Datensätze stammen aus den Jahren 2007 (57) und 2019 (51).

Mature Imagines

Bereits früh im Jahr tauchten Individuen von *S. fonscolombii* auf, die völlig oder doch weitgehend ausgefärbt waren. Ein großer Teil der Meldungen bezog sich auf meist männliche Einzeltiere. Nur in den Jahren 2004, 2007, 2008, 2015, 2017 und 2019 wurden auch Zahlen zwischen zehn und 60 maturaer Individuen gemeldet. Die jahreszeitlich früheste Meldung dokumentiert ein einzelnes Männchen, das am 1. Mai 1999 die Leine entlang flussabwärts wanderte. In sieben weiteren Jahren erfolgten die frühesten Nachweise maturaer Tiere ebenfalls im Mai, während



Abbildung 1: Einflug und Reproduktion von *Sympetrum fonscolombii* im Jahr 2019 an einem Kleingewässer 5 km nordöstlich von Aurich, Niedersachsen. **(a)** Die ersten Individuen wurden am 17. Juni gesehen; sie waren alle ausgefärbt. **(b)** Am selben Tag fand auch Eiablage statt. **(c)** Bei einer Kontrolle am 9. September wurden mehrere frischgeschlüpfte Jungtiere festgestellt, sowohl Weibchen als auch **(d)** Männchen. – **Figure 1.** Influx and reproduction of *S. fonscolombii* in 2019 at a pond 5 km northeastern of Aurich, Lower Saxony. **(a)** The first individuals were seen on 17 June. They all showed the typical coloration of the mature stage. **(b)** On that day oviposition also took place. **(c)** During a check on 9 September several tenerals were seen, females as well as **(d)** males. Photos: AB

in neun Jahren erst im Juni die ersten Individuen auftauchten (Beispiele für Juni-Immigranten s. Abb. 1a, b). In den Jahren 1991 und 1994 erfolgten die frühesten Meldungen erst im Juli, 2008 sogar erst im August. Das Maximum der Meldungen reifer *S. fonscolombii* fiel in die erste Junihälfte. In sechs Jahren wurden nachweislich ausgefärbte Alttiere bis in den August hinein beobachtet, das letzte Tier ist vom 24.08.2019 dokumentiert. Berichte zu späteren Beobachtungen ausgefärbter Männchen hielten einer Überprüfung nicht stand.

Weibchen wurden nur selten beobachtet. Wenn sie am Wasser erschienen, war das immer mit Paarung und Eiablage verknüpft (Beispiele s. Abb. 1b, 2–4). Die wenigen Hinweise auf reproduktives Verhalten fallen alle in den Zeitraum zwischen Ende Mai und Ende Juli (22.05.2015 – 28.07.2011).

Die meisten Daten lieferten keinen Hinweis auf längere Verweilzeiten an den Nachweisgewässern. Im Jahr 2019 ergab sich jedoch eine mindestens 68-tägige Anwesenheitsdauer an einem aufgelassenen Baggersee im Landkreis Friesland, knapp 10 km entfernt vom Jadebusen und 14 km von der Nordseeküste. Am 7. Juni wurden dort erstmals zwei Männchen gesehen, am 18. Juni dann 30 Tiere und am 29. Juni 60 Tiere. Danach gingen die Zahlen zurück; die letzten zehn maturen Tiere wurden am 14. August (Abb. 2–5) angetroffen. Paarungen und Eiablagen wurden vom 16. Juni bis zum 20. Juli registriert. Für eine hohe Ortstreuung der kontrollierten Population sprachen sowohl die fortschreitende Ausfärbung der beobachteten Individuen als auch die konstant hohen Abundanzen im Juli.



Abbildung 2: Weibchen der Immigrationsgeneration von *Sympetrum fonscolombii*. Sie kommen nur zur Paarung und Eiablage ans Gewässer und werden daher viel seltener gesehen als Männchen; See 3 km nordöstlich von Schortens, Niedersachsen, 18.06.2019. – **Figure 2.** Female of the immigration generation of *S. fonscolombii*. Females visit the water site for mating and ovipositing only and hence are seen much less than males; lake 3 km northeastern of Schortens, Lower Saxony, 18-vi-2019. Photo: AB

Emergenz und frisch geschlüpfte Imagines

Exuvienfunde, Schlupfbeobachtungen und frisch geschlüpfte Individuen wurden aus einem langen Jahresabschnitt gemeldet (Beispiele für Emergenz im September: Abb. 1c, d). Die Extremwerte waren der 18. Mai 2008 und der 8. November 2019. Aus der ersten Jahreshälfte lag nur eine Handvoll Schlupfmeldungen vor (Tab. 1). Die meisten Emergenzdaten fielen in die Monate August und vor allem September und flauten dann kontinuierlich bis zum Oktober ab. Vom November wurde nur ein Schlupfnachweis gemeldet. Die Schlupfabundanzen bewegten sich meistens auf mäßigem Niveau, aber es gab auch eine Meldung von mehr als 100 geschlüpften Individuen (31.08.2019). Im Jahr 2019 wurde die Emergenz an einem Artenschutzteich bei Wilhelmshaven an jedem zweiten Tag kontrolliert. Hier schlüpfen innerhalb von 21 Tagen (19. August – 8. September) mindestens 170 Individuen. Dabei wurde beobachtet, wie die frisch geschlüpften Jungtiere direkt abwanderten. Bei heftigem SSO/SO-Wind entfernten sie sich in niedriger Flughöhe von geschätzt 30 cm bis 100 cm zielstrebig gegen den Wind. Der Abflug erfolgte selbst noch bei einer Lufttemperatur von nur 13°C ohne Sonnenschein und ohne



Abbildung 3: Paarungsrade eingewanderter *Sympetrum fonscolombii*. Weibchen und Männchen finden sich am Wasser und paaren sich dann an niedriger Vegetation in Ufernähe; See 3 km nordöstlich von Schortens, Niedersachsen, 18.06.2019. – **Figure 3.** Pairing wheel of immigrant *S. fonscolombii*. Females and males meet at the water site and copulate at low ground vegetation near the lakeshore; lake 3 km northeastern of Schortens, Lower Saxony, 18-vi-2019. Photo: AB

Tabelle 1: Dokumentierte Frühjahrsemergenzen von *Sympetrum fonscolombii* in Niedersachsen. Sämtliche Daten entstammen der Literatur oder AG-Datenbank; sie liegen hier überprüft und zum Teil korrigiert vor. – **Table 1.** Documented records of spring emergence of *S. fonscolombii* in Lower Saxony, NW Germany. All data are derived from the literature or the data base of the „Arbeitsgemeinschaft Libellen in Niedersachsen und Bremen“; they have been checked and partly corrected. The columns (from left to right) give the following information: date, coordinates, topographic grid quadrant, observer, result.

Datum	Koordinaten		MTB-Q	Beobachter	Beobachtung
05.07.1991	51,4944°N	9,9153°O	4525-2	A. Pix	Exuvien (3)
03.06.2007	53,4879°N	7,5877°O	2511-2	W. & U. Meiners	Immature (3)
18.05.2008	53,0218°N	11,1709°O	2933-3	E. & W. Kappes	Exuvie (1)
31.05.2008	53,4879°N	7,5877°O	2511-2	W. & U. Meiners	Exuvien (6)
26.06.2010	53,0754°N	11,4409°O	2934-2	E. & W. Kappes	Immatur (1)
28.06.2015	51,7389°N	9,9696°O	4225-4	S. Munzinger & P. Reus	Immature (5)



Abbildung 4: Eiablage der Zuwanderungsgeneration von *Sympetrum fonscolombii*. Tandems fliegen über offenes Wasser, oft weit von der Uferzone entfernt; See 3 km nordöstlich von Schortens, Niedersachsen, 18.06.2019. – **Figure 4.** Oviposition of immigrant *S. fonscolombii*. Tandems fly over the open water, often distant from the lakeshore; lake 3 km northeastern of Schortens, Lower Saxony, 18-vi-2019. Photo: AB

vorheriges Aufwärmen durch Flügelflattern. Es gibt aber auch Berichte, wonach Jungtiere zunächst weitgehend passiv am Gewässer verblieben. An einer Kiesgrube am westlichen Harzrand wurden z.B. noch völlig unausgefärbte Weibchen am 14. Oktober 2007 von anwesenden *Sympetrum striolatum*-Männchen zum Tandem gegriffen. Es wurde aber immer wieder betont, dass an den Fortpflanzungsgewässern nie die geschlüpfte Generation verblieb und geschlechtsreif wurde.

Diskussion

Lebensraum und Fortpflanzungszyklen im Kernareal

Sympetrum fonscolombii bewohnt ein trocken-heißes Areal, das sich über große Teile Afrikas, den Mittelmeerraum, die Arabische Halbinsel und den Mittleren Os-



Abbildung 5: Mindestens 68-tägige Anwesenheitsdauer eingewanderter *Sympetrum fonscolombii* im Jahr 2019 an einem See 3 km nordöstlich von Schortens, Niedersachsen. Nachdem die ersten Männchen bereits am 07.06.2019 gesehen worden waren, hielt sich der Bestand bis zum August; altes Männchen mit verschlissenen Flügeln, 14.08.2019. – **Figure 5.** Long site fidelity of immigrant *S. fonscolombii* with a minimum of 68 days in 2019 at a lake 3 km northeastern of Schortens, Lower Saxony. Having seen the first males on 07-vi-2019, the species was continuously present until August; old male with worn wings, 14-viii-2019. Photo: AB

tens bis Zentralasien, den Indischen Subkontinent und Sri Lanka erstreckt (KALKMAN & BOGDANOVIC 2015: 299). CORBET (1999: 220–221) ordnet *S. fonscolombii* jener Gruppe multivoltiner Libellenarten zu, die gewöhnlich mit Regen-transportierenden Winden wandern, sich saisonal in temporären Gewässern der inner-tropischen Konvergenzzone reproduzieren und über eine kurze Entwicklungsdauer verfügen. Dieser Lebensstyp ist völlig opportunistisch auf möglichst frühzeitiges Finden kurzlebiger Larvallebensräume eingestellt (z.B. SUHLING et al. 2003). Imagines leben nomadisch, Schlüpfende wandern sofort ab. Somit bleibt die Art zwar regelmäßig innerhalb ihres Areals, ist dort als Nomade jedoch nicht in dem Sinne bodenständig, wie wir das von allen Arten der gemäßigten Breiten kennen, die sich mit einiger Wahrscheinlichkeit auch Jahr für Jahr wieder in ihrem Entwicklungsgewässer reproduzieren. Eine Ausnahme sind Vorkommen an permanenten Gewässern; hier fliegt die Art ganzjährig (SUHLING & MARTENS 2007), was aber nichts über das Ausmaß von Dispersal aussagt. Typisch für *S. fonscolombii* sind zudem die immer wieder beobachteten Wanderzüge weit über die Grenzen des Kernareals hinaus. Das betrifft nicht nur das nördliche Europa mit Einflügen bis Irland und Schottland, ins südliche Fennoskandien, Baltikum und europäische Russland, sondern auch Sibirien und Zentralasien (BORISOV 2011, 2012; BORISOV & BORISOV 2019; BORISOV et al. 2020b) oder Japan (OZONO et al. 2012).

Der Lebenszyklus im transsaharischen Afrika wird generell als multivoltin eingeschätzt (SUHLING et al. 2003), doch liegen erstaunlich wenige Daten zur Entwicklungsdauer vor. Im Rahmen des Namibia-Projekts der Libellen-Arbeitsgruppe an der Technischen Universität Braunschweig wurden zwar Aufzuchten gestartet, aber wegen der zeitlich begrenzten Aufenthalte nicht bis zum Schlupf durchgeführt; außerdem litten die Larven erheblich unter dem Prädatoren- und Prädationsdruck durch andere Arten (SUHLING et al. 2004; F. Suhling pers. Mitt.). Der Eischlupf erfolgt fünf bis sieben Tage nach der Eiablage, das anschließende Larvenwachstum ist rapide – bereits nach 31 Tagen war eine Kopfbreite von bis zu 4,0 mm (F oder F-1) erreicht (PADEFFKE & SUHLING 2003). Die aus der larvalen Wachstumsrate extrapolierte Entwicklungsdauer wird auf weniger als 50 Tage, im Minimum sogar auf nur 35 Tage taxiert (SUHLING & MARTENS 2007), wobei im Versuch die minimale Entwicklungsdauer weniger als 48 Stunden betrug (F. Suhling pers. Mitt.). Auch der mediterrane Süden Europas gehört einschließlich der makaronesischen Atlantikinseln zum Kernareal von *S. fonscolombii*, wo es zu den häufigsten Libellenarten gehört (KALKMAN & BOGDANOVIC 2015: 299). Allerdings ist weitgehend offen, wo genau die Grenze des Kernareals nach Norden verläuft und wo das Invasionsgebiet beginnt. BORISOV et al. (2020b) definieren das Kernareal als das Gebiet, wo eine späte Jahresgeneration noch im Herbst für Nachkommenschaft sorgt, die sich über den Winter entwickelt und im folgenden Frühjahr schlüpft. Diese Autoren taxieren die Grenze auf Höhe des Breitengrades von 39°36' (unter Bezug auf WEIHRAUCH & WEIHRAUCH 2003), was aber bei Berücksichtigung der Vorkommen in den weiter nördlich gelegenen Reisanbaugebieten in den Deltas von Ebro, Rhone, Po und Nestos vermutlich zu kurz gegriffen ist. Wir räumen jedoch ein, dass aus diesen Gebieten über die larvale Überwinterung, den Früh-

jahrsschlupf und eine mögliche Abhängigkeit von Invasionen aus Afrika kaum konkrete Informationen vorliegen.

Die rasche Entwicklung ermöglicht im Mittelmeergebiet bei konstantem Gewässerangebot einen meist bivoltinen (AGUESSE 1968: 189) oder sogar trivoltinen Jahreszyklus (MONTES et al. 1982; ULLMANN 1995; JÖDICKE 1996; KATZUR 1998; SCHNAPAUFF et al. 2000; WEIHRACH & WEIHRACH 2003). Die Gesamtentwicklungszeit (Ei und Larve) in mediterranen Reisfeldern, ermittelt vom Tag der Flutung bis zum Emergenzbeginn, betrug in der südfranzösischen Camargue 61 Tage (KATZUR 1998), im griechischen Nestosdelta 66 Tage (ULLMANN 1995; SCHNAPAUFF et al. 2000). In Aufzuchtkäfigen, die in Reisbecken des Nestosdeltas eingelassen waren, dauerten die Embryonalentwicklung acht Tage und die Larvalentwicklung 57 Tage; der Schlupf setzte also nach 65 Tagen ein (ULLMANN 1995). Für das asiatische Kernareal gibt BORISOV (2011) eine Gesamtentwicklungsdauer von zwei Monaten an. Wenn man berücksichtigt, dass Kalkulationen der Entwicklungsdauer oft am Tag der Flutung von Reisfeldern ansetzen, der eigentliche Zeitpunkt der Eiablage aber unbekannt ist, wird der gesamte Entwicklungsprozess auch unter südeuropäischen Verhältnissen schneller ablaufen können als angegeben.

Zuwanderungsgeneration

Bereits seit dem 19. Jahrhundert wird *S. fonscolombii* als Wanderart verstanden. Als die Art z.B. zahlreich im Juni 1892 in England auftauchte, wurden die gesammelten Exemplare als »part of an immigrant swarm« interpretiert (LUCAS 1900: 80). Für den Raum nördlich der Alpen wurde der Status von *S. fonscolombii* bereits von RIS (1908) als »mediterraner Wanderer« beschrieben, was bis heute so bestätigt wird (z.B. WILDERMUTH & MARTENS 2019: 755). Das oft konstatierte plötzliche Auftauchen ausgefärbter Männchen im Frühjahr belegt eine Zuwanderung auch für Niedersachsen, und es gibt sogar die erwähnte Direktbeobachtung eines wandernden Männchens an der Leine. Die von uns geprüften Daten aus Niedersachsen sprechen dafür, dass alle bisherigen Meldungen von Alttieren auf die eingewanderte Generation zurückgehen. Die Phänologie der Immigranten reicht – in der Zusammenschau über alle Jahre – von Anfang Mai bis in die zweite Augushälfte. Aus den benachbarten Niederlanden mit weitaus größeren Meldedaten gibt es noch spätere Einzelnachweise von Immigranten im September, erkennbar an Paarungs- und Eiablagedaten (OBSERVATION INTERNATIONAL 2022). Auch aus Baden-Württemberg gibt es eine späte Beobachtung einer Eiablage am 5. September 2003 (B. Kunz in BENKEN 2015). Bei jährweiser Betrachtung ist der Zeitraum der Präsenz maturaer Tiere deutlich kürzer. In Niedersachsen zeigen sich die Einflüge meistens erst im Juni oder sogar noch später, und die Letztbeobachtungen fallen auch oft in den Juli. Die für das Jahr 2019 erwähnte kontinuierliche Anwesenheit der Art an einem Baggersee über mindestens 68 Tage demonstriert das Potenzial für eine hohe Ortstreue und lange individuelle Lebensdauer (F. Goosmann und R. Ohle pers. Mitt.; AB). Auch verschiedene Immigrationswellen pro Jahr sind durchaus wahrscheinlich, wie das z.B. für Zentralasien beschrie-

ben wurde (SCHRÖTER 2010); es fehlen aber bisher aus Niedersachsen eindeutige Datenauswertungen zu diesem Phänomen.

Der zeitliche Ablauf der Immigration wird anhand niederländischer Daten zum Reproduktionsverhalten dargestellt (OBSERVATION INTERNATIONAL 2022; Abb. 6); Beobachtungen maturer Immigranten ohne Hinweis auf Paarung oder Eiablage bleiben daher unberücksichtigt. Die Grafik zeigt einen raschen Anstieg ab Mitte Mai, das Maximum von Mitte bis Ende Juni und einen langsamen Abstieg bis in den September hinein. Wir erkennen im Kurvenverlauf keinen Hinweis darauf, dass eine Nachfolgeneration geschlechtsreif wird, sich ebenfalls paart und Eier legt.

Warum die Nachweishäufigkeit von Immigranten in Niedersachsen während der letzten 20 Jahre so gestiegen ist, kann noch nicht schlüssig beantwortet werden. Ohne Zweifel spielt die intensiviertere Kartierung in dieser Zeit eine wichtige Rolle (BAUMANN et al. 2021: 13). Das gilt auch für die optimal untersuchten

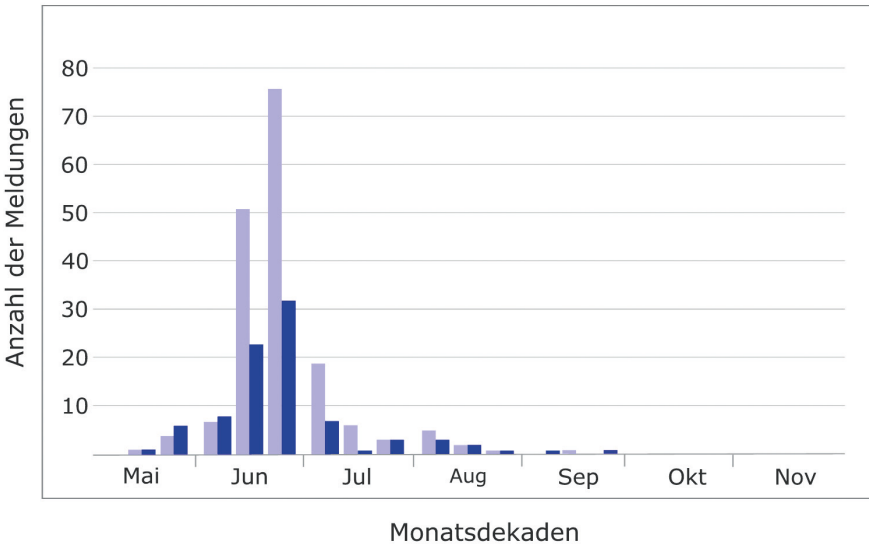


Abbildung 6: Phänogramm des reproduktiven Verhaltens der Einwanderungsgeneration von *Sympetrum fonscolombii* im nordwesteuropäischen Invasionsraum, nach niederländischen Daten von OBSERVATION INTERNATIONAL (2022). Angegeben sind die Summen aller Meldungen von 2007 bis 2021. Um die ausschließliche Erfassung maturer Individuen sicherzustellen, wurden nur Meldungen mit Hinweis auf Paarung (■) und Eiablage (■) berücksichtigt. – **Figure 6.** Phenogram of reproductive behaviour of the immigration generation of *S. fonscolombii* in the northwestern European invasion area, after Dutch data from OBSERVATION INTERNATIONAL (2022). The sum of all records from the period 2007–2021 is given. To ensure that exclusively mature individuals were recorded, we took only explicit hints on copulation (■) and oviposition (■) into account. Ordinate unit: number of records; abscissa unit: thirds of months.

Niederlande, wo die Zuwanderung durch die Migrationsgeneration seit dem starken Invasionsjahr 1996 alljährlich und in ständiger Zunahme gemeldet wurde (OBSERVATION INTERNATIONAL 2022). Andere Gründe wären in den Ursprungsländern und den dortigen Voraussetzungen für Massenreproduktion sowie den klimatischen Migrationsbedingungen vor allem beim Überwinden der Alpen zu suchen. Für die Immigration in den Invasionsraum spielt die Klimaerwärmung am Ziel der Wanderung sicherlich eine untergeordnete Rolle.

Auch bleibt die Frage nach der Herkunft der Wandergeneration weitgehend offen. Dass die Tiere aus dem Süden kommen, ist evident. Im Schrifttum heißt es oft, sie kämen aus dem Mittelmeergebiet (z.B. STERNBERG et al. 2000: 565; MEY & SCHLÜPMANN 2015: 316; WILDERMUTH & MARTENS 2019: 755). Tatsächlich gibt es Hinweise auf Schwarmbildungen von *S. fonscolombii* in Südeuropa, so vom Südwesten Portugals (OWEN 1958) oder von der Camargue (DREYER 1966) und der Crau (REHFELDT 1999) in Südfrankreich. Die drei Berichte stehen aber in keinem Zusammenhang mit dem Geschehen in der Immigrationszone, denn die geschilderten Ereignisse fanden im Zeitraum Juli–September statt. Wir vermuten, dass der ausschließliche Gedanke an den Mittelmeerraum viel zu kurz gegriffen ist, wenn es um den Ursprung der Migrationen geht. STERNBERG et al. (2000: 560) weisen bereits darauf hin, dass »der Schirokko immer wieder Individuen von Afrika nordwärts verfrachten dürfte«. Wenn dieser Gedanke weiter gesponnen wird, stellt sich die Frage, ob unsere Immigranten nicht alle direkt aus Afrika stammen und auf ihrer Route die mediterrane Zone überfliegen, um bis zum nördlichen Invasionsraum vorzudringen. Ein Argument in diese Richtung könnte die manchmal zeitgleich beobachtete Zuwanderung von *S. fonscolombii* und *Anax ephippiger* sein, der Modellart für Wanderlibellen der intertropischen Konvergenzzone (CORBET 1999: 412–413). In Asien wurde das Migrationsgeschehen von *S. fonscolombii* über die Analyse stabiler Isotope ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^2\text{H}$, $\delta^{15}\text{N}$, $\delta^{18}\text{O}$) untersucht und bestätigt; die maximale Wanderstrecke vom asiatischen Kernareal bis in den Südrural und nach Westsibirien wurde mit über 4.000 km taxiert (BORISOV et al. 2020a). Wenn man diese Distanz von Niedersachsen aus anlegt, landet man in Afrika jenseits der Sahara. Uns ist bewusst, dass es aus der Sahelzone und angrenzenden Gebieten nur wenige Nachweise der Art gibt (DIJKSTRA 2022). Dieser Naturraum ist hinsichtlich seiner Libellenfauna aber kaum untersucht, und es passt ja zur Natur einer nomadischen Wanderart, dass sie bei routinemäßiger Gewässerkontrolle schnell aus dem Raster fällt. Eine Quelle für Massenentwicklungen könnten auch afrikanische Reisanbaugebiete sein; neben denen im ägyptischen Niltal könnten die im Senegal oder in Westafrika infrage kommen. Untersuchungen zur Herkunft der transalpinen Immigrationsgeneration dürfen wir jedenfalls mit Spannung entgegensehen.

Heimische Folgegeneration

Auch in Niedersachsen zeigt *S. fonscolombii* eine kurze Entwicklungsdauer, denn nach Eiablage der Immigranten ist vielfach noch im selben Jahr der Schlupf einer zweiten Generation beobachtet worden. Die ersten publizierten Reproduktions-

nachweise aus Niedersachsen stammen von SCHMID (1992), SCHMID & SCHMIDT (1993) und PIX (1994). Betrachtet man alle niedersächsischen Emergenzmeldungen analytisch, so fällt rasch auf, dass sie nicht einer gemeinsamen biologischen Einheit zuzuordnen sind. Denn die früh geschlüpften Individuen können nach unserem Verständnis unmöglich Abkömmlinge der Zuwanderer desselben Jahres sein, weil Emergenz und Immigration weitgehend zeitgleich erfolgen. Selbst wenn man besonders frühe Eiablagen von im Mai unbemerkt angekommenen Immigranten nicht ausschließen will, verblieben für die gesamte Ei- und Larvalentwicklung nur zwei bis acht Wochen bis zu den realen Schlupfterminen zwischen Mitte Mai und Anfang Juli (Tab. 1). Diese frühen Schlupfereignisse werden daher hier zunächst ausgeklammert und im nächsten Kapitel behandelt.

Aus Niedersachsen gibt es nur eine konkrete Angabe zur Entwicklungsdauer im nordwestdeutschen Klima: SCHMID (1992) sah die Emergenz 65 Tage nach der beobachteten Eiablage. Eine solche Dauer liegt genau in der Größenordnung, wie sie auch im Nestosdelta ermittelt wurde (s.o.). Obwohl wir wissen, dass die Wachstumsrate von Wärme und Nahrungsdichte abhängt, und R. Schmid auch bereits früher erfolgte Eiablagen übersehen haben könnte, scheint seine Angabe dennoch realistisch zu sein. LEMPERT (1997) gibt für deutsche Verhältnisse im Schnitt 65–75 Tage an, aber im Einzelfall auch nur 62 Tage (nach Daten von R. Schurr). WILDERMUTH & MARTENS taxieren die Dauer nördlich der Alpen auf mindestens 8–9 Wochen, und es gibt sogar einen vielfach zitierten Hinweis auf nur 54 Tage in Bayern (K. Burbach in HUNGER & SCHIEL 1999). In Reisfeldern am Neuenburger See (Schweiz nördlich der Alpen) haben MONNERAT et al. (2021) auch nur 53 bzw. 54 Tage für den Zeitraum zwischen der Beckenflutung und dem Emergenzbeginn ermittelt.

Mit dieser Vorstellung von der Mindestdauer für die Entwicklung vom Ei zur Emergenz könnte – bei Annahme einer Eiablage bereits in der ersten Maihälfte – rechnerisch die zweite Generation ab Mitte Juli erwartet werden. Ein Schlupfnachweis im Wendland vom 15. Juli 2007 (E. & W. Kappes) würde demnach zur Mindestentwicklungsdauer passen und damit die jahreszeitlich früheste Emergenz der zweiten Jahresgeneration repräsentieren. Im selben Jahr wurden in Niedersachsen bereits im Mai Eiablagen registriert, und auch am Schlupfgewässer waren mature Tiere bereits am 2. Juni nachgewiesen worden (E. & W. Kappes pers. Mitt.). Ungewöhnlich heiße Wetterphasen in der zweiten Maihälfte und der ersten Junihälfte (WETTERONLINE GMBH 2022; Wetterstation Lüchow) mögen eine besonders kurze Entwicklungszeit begünstigt haben. Auch in anderen Landesteilen Niedersachsens wie auch in Gesamtdeutschland waren die Temperaturen während der Ei- und Larvalentwicklung gegenüber dem langjährigen Mittel deutlich erhöht. So überrascht es nicht, dass auch im Landkreis Diepholz im selben Jahr ein weiteres Tier am 19. Juli schlüpfte, nachdem dort die Art bereits zum Monatswechsel Mai/Juni nachgewiesen worden war; außerdem fanden sich dort am 23. Juli Exuvien (KERN 2010: 122).

Im August schlüpfende Tiere interpretieren wir ausnahmslos als Folgegeneration. Der weitere Emergenzverlauf erstreckt sich bis weit in den Herbst. Für Niedersachsen ist die November-Emergenz eine Einzelbeobachtung, allerdings liegt

auch vom linken Niederrhein die Beobachtung dreier Frischgeschlüpfter neben einem Schlupfvorgang am 9. November 1996 vor (A. Tetzlaff in LEMPERT 1997 und in JÖDICKE 1998). Aus den Niederlanden gibt es schon 43 Novembermeldungen; die jahreszeitlich spätesten beziehen sich auf ein immatures Männchen vom 12. November 2015 sowie auf ein Weibchen ohne Altersangabe vom 13. November 2013 (OBSERVATION INTERNATIONAL 2022).

Die weit auseinander gezogene Schlupfphase korrespondiert zum einen mit der langen Eiablagephase, zum anderen kommt es wahrscheinlich durch individuelle Unterschiede in der Wachstumsgeschwindigkeit auch zur Kohortenbildung. LEMPERT (1987, 1997) vermutet wegen der späten Herbstemergenzen das Fehlen eines Diapausemechanismus. Fertig entwickelte Larven müssen demnach schlüpfen, auch wenn die Temperaturen kein Überleben der jungen Imago erlauben. Dieses Problem wird im nächsten Abschnitt noch einmal aufgegriffen.

Das Schicksal der gesamten Folgegeneration ist unbekannt. Für Niedersachsen fehlt bisher jeglicher Hinweis auf reifende Tiere dieser Generation. Sie verlassen das Umfeld des Schlupfgewässers im immaturren Zustand und werden ausgefärbt nicht mehr gesehen (z.B. PIX 1994; LEMPERT 1997). Das wird auch durch weitere deutsche, niederländische und englische Daten untermauert, die keinen Hinweis auf eine mögliche Reifung der zweiten Jahresgeneration erkennen lassen (LEMPERT 1997; PARR 1998; XYLANDER et al. 1998; HUNGER & SCHIEL 1999; VOSS 2015: 388; WILDERMUTH & MARTENS 2019: 756; MONNERAT et al. 2021; OBSERVATION INTERNATIONAL 2022). Allerdings gibt es auch die Diskussion, dass Tiere der heimischen Folgegeneration geschlechtsreif werden und Eier legen (HOESS 2005; BENKEN 2015); auf dieses Argument kommen wir noch zurück. Die Idee einer Rückwanderung in den Süden ist nicht mehr als eine vorsichtige Spekulation von LEMPERT (1997); vom Invasionsraum nördlich der Alpen gibt es bisher keinen Hinweis darauf. Trotzdem ist diese Idee eine biologisch sinnvolle Option, die vor allem durch Beobachtungen aus Zentralasien gestützt wird. BORISOV (2009, 2010, 2011, 2012) belegte auf dem Chokpak-Pass im westlichen Tienschan, Kasachstan, herbstliche Rückmigrationen in den Süden durch mehrjährigen Fang von *S. fonscolombii* in Vogelreusen.

Eine Graphik zum zeitlichen Emergenzverlauf der Folgegeneration ist in Abbildung 7 dargestellt, die aus besagten Gründen die niederländischen Verhältnisse darstellt. Wie die über die Balken eingefügten Kurven andeutet, beginnt der Schlupf der Immigrantennachkommen nach unserem Verständnis in der zweiten Julidekade und überlappt in seiner Startphase mit der auslaufenden Kurve der Frühjahrsemergenz (s. nächstes Kapitel).

Heimische Überwinterung

In das bisher beschriebene bivoltine Muster passen die Frühjahrsemergenzen aus Niedersachsen nicht hinein. Diese Daten sind daher von uns besonders gründlich hinterfragt und letztlich als glaubwürdig beurteilt worden. Es handelt sich um

sechs Meldungen von frisch geschlüpften Individuen bzw. Exuvien, die in den gleichen zeitlichen Rahmen wie die Meldungen über Einflüge der Immigranten fallen (Tab. 1). Bereits PIX (1994) erkannte zwei getrennt verlaufende Schlupfwellen für das Jahr 1991, die erste bis Anfang Juli, die zweite im September/Oktober. Wie bereits ausgeführt, können die in Tabelle 1 aufgeführten Schlupfereignisse nicht auf Immigranten zurückgeführt werden, die im selben Jahr dort Eier abgelegt hätten. Diese Individuen müssen im Schlupfgewässer überwintert haben, entweder als Ei oder als Larve.

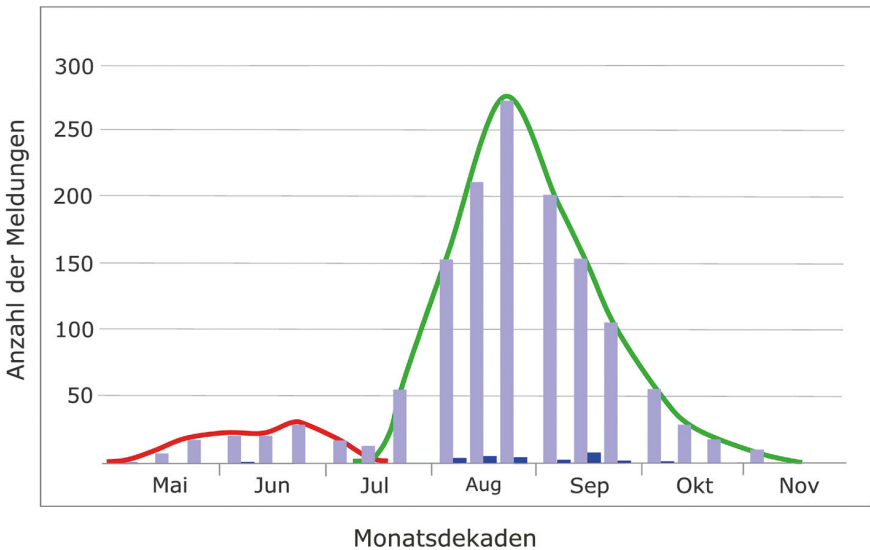


Abbildung 7: Phänogramm der Emergenz von *Sympetrum fonscolombii* im nordwesteuropäischen Invasionsraum, nach niederländischen Daten von OBSERVATION INTERNATIONAL (2022). Angegeben sind die Summen aller Meldungen frisch geschlüpfter Individuen (■) und gefundener Exuvien (■) für den Zeitraum von 2007 bis 2021. Die Emergenzkurve setzt sich nach unserer Interpretation aus zwei verschiedenen Schlupfereignissen zusammen: dem Frühjahrsschlupf überwinterter Larven von Mai bis Mitte Juli (—) und ab Mitte Juli dem Schlupf der zweiten Generation nach dem Einflug im selben Jahr (—). Die eingetragenen Linien, die sich vermutlich Mitte Juli überlappen, verdeutlichen die Verhältnisse. – **Figure 7.** Phenogram of emergence of *S. fonscolombii* in the Netherlands, after Dutch data from OBSERVATION INTERNATIONAL (2022). The sum of all records of teneral (■) and exuviae (■) for the period from 2007 to 2021 is given. The emergence graph consists, following our interpretation, of two different processes: the spring emergence of hibernating larvae from May to mid July (—) and the summer/autumn emergence of the immigration offspring in the same year (—). The added lines, which presumably overlap in mid-July, illustrate the situation. Ordinate unit: number of records; abscissa unit: thirds of months.

Der Wetterverlauf in den der Frühjahrsemergenz vorausgehenden Wintern war unterschiedlich. Die erste Beobachtung im Jahr 1991 folgte auf einen strengen Winter mit 34 Frostnächten im Januar/Februar und 15 Eistagen im Februar. PIX (1994) kommentiert: »Festzustellen ist, daß die Larven von *S. fonscolombii* den Winter 1991/92, der in seiner zweiten Hälfte – für die letzten 4 Jahre erstmalig – wieder eine längere Frostperiode zeigte, in den flachen Tümpeln der Kiesgrube II überstanden haben.« Er führt das auf den gegebenen Wasseraustausch zwischen Tümpel und angrenzender Kiesgrube zurück, was ein Durchfrieren verhinderte (A. Pix pers. Mitt.). Überdurchschnittlich mild mit nur einzelnen Eistagen waren die Wetterbedingungen im Januar/Februar der Jahre 2007, 2008 und 2015 (WETTERONLINE GMBH 2022: Stationen Wittmund, Lüchow, Göttingen). Dagegen herrschte im Winter 2009/10 von Mitte Dezember bis Mitte Februar nahezu dauerhafter Frost (WETTERONLINE GMBH 2022: Station Lüchow). Das Schlupfgewässer, der Lucie-Teich im Wendland, war aber tief genug, um auch in jenem Winter nicht durchzufrieren (W. Kappes pers. Mitt.).

Das Phänomen Frühjahrsschlupf im nördlichen Invasionsraum wurde mehrfach belegt, z.B. in Deutschland zuerst von DIRNFELDNER (1982), der rund 100 Exuvien Mitte Mai 1973 in Niederbayern fand, und auch von Eb. Schmidt in LEMPERT (1987) mit dem Fotobeleg eines frischen Weibchens am 4. Juni 1998 bei Juntersdorf, Nordrhein-Westfalen. Mit Zunahme der Invasionen in den 1990er Jahren stieg die Zahl beobachteter Frühjahrsemergenzen an. Wichtige Quellen dafür sind STERNBERG et al. (2000: 564), BENKEN (2015) und KORDGES (2016: 344). In anderen Publikation werden zwar Frühschlupfdaten mitgeteilt, aber nicht als Besonderheit erkannt (z.B. XYLANDER & STEPHAN 1997). Aus den Niederlanden stammt die älteste Meldung zur Frühjahrsemergenz vom 17. Juni 1997 (B. Crombachs in DIJKSTRA 2002: 367), also dem Jahr nach dem großen Einflug 1996. Inzwischen gibt es 28 anerkannte Datensätze vom Mai und 74 vom Juni (insgesamt 271 geschlüpfte Individuen), die unregelmäßig von 2007 bis 2021 gemeldet wurden (OBSERVATION INTERNATIONAL 2022; Abb. 7). Die frühe Fraktion der wenigen Juli-Emergenzen ist noch hinzuzurechnen, allerdings können wir die Schlupfdaten aus der zweiten Julidekade wegen ihrer Ambivalenz (noch Schlupf von Überwinterern oder schon frühe Folgegeneration?) nicht eindeutig zuordnen. Insgesamt lassen die hohen Meldezahlen niederländischer Beobachter einen Zusammenhang zwischen dem Zeitpunkt der Immigration und der Zahl von Frühjahrsemergenzen im Folgejahr erkennen: Im Jahr 2019 z.B. kamen die ersten Wanderer erst im Juni an und legten bis zum Spätsommer Eier ab, und im folgenden Frühsommer (Mai/Juni) gab es dann 38 Emergenzmeldungen. Eine detaillierte Auswertung dieses großen Datenpools wäre eine wichtige Aufgabe, um das Geschehen noch besser verstehen zu können. Der erste britische Nachweis von Frühjahrsemergenz gelang im südöstlichen Cornwall (PELLOW 1999: 05.06.1998 bei 50,4° N); eine weitere Beobachtung im selben Jahr stammt aus Yorkshire (B. Spence in PARR 1999: bei 53,6° N). Weitere Meldungen vom Folgejahr 1999 (PARR 2000; PELLOW 2000) zeigen, dass im Frühsommer schlüpfende Individuen auch in Großbritannien keine Ausnahme mehr sind.

Wir wissen also, dass der in Niedersachsen beobachtete Frühjahrsschlupf auch anderswo im nördlichen Invasionsraum stattfindet. Solche Ereignisse erfolgen zwar – vor allem an der niederländischen Situation gemessen – nicht alljährlich, aber doch mit einer gewissen Regelmäßigkeit. Frühjahrsschlupf belegt gleichzeitig das Potenzial zu erfolgreicher Überwinterung im nördlichen Winter. Auch wenn in einigen Publikationen dieses Phänomen als Faktum beschrieben wird, verwundert es doch, wie wenig bisher über die biologischen Voraussetzungen für einen Frühjahrsschlupf bekannt ist. Wann und von welcher Generation wurden die Eier abgelegt? Überwintert das Ei oder die Larve? Ist eine Invasionsart, die nach erfolgreicher Überwinterung schlüpft, automatisch sesshaft oder gar bodenständig?

Wichtige Gründe sprechen für eine larvale Überwinterung von *S. fonscolombii*. Einer davon ist der rasche Ablauf der Embryogenese (s.o.). Selbst spät im Jahr abgelegte Eier (Ende Oktober auf Malta) entwickelten sich im Labor innerhalb von 21–25 Tagen (GARDNER 1951) – also ohne Winterpause. Ein weiteres Indiz ist der Mittwinterfang einer voll entwickelten Larve (F-Stadium) im nördlichen Wales (WALLACE 2003: 13.02.2001 bei 53,3° N). Und: Würde das Ei überwintern, käme der ab Mitte Mai beginnende Frühjahrsschlupf „zu früh“ angesichts einer niedrigen Wachstumsrate im kühlen März/April.

Wenn es also die Larve ist, die überwintert, muss die herkömmliche Sichtweise, wonach die Art den nordwesteuropäischen Winter nicht übersteht, endgültig revidiert werden. Wir wissen, dass fertig entwickelte Larven noch im Oktober/November schlüpfen. Aber alle noch wachsenden Larven warten bis zum nächsten Jahr auf ihre Verwandlung – vermutlich ohne Diapause, wie es bereits LEMPERT (1997) in Erwägung zieht. Diese Vorstellung ist zwar eine bloße Hypothese, aber sie könnte das Geschehen deuten. Es wird interessant sein, hier experimentell mehr zu erfahren. Bemerkenswert ist, dass die spätesten Schlupfereignisse im Herbst bei Temperaturen erfolgen, die keine geregelten Flugbedingungen erlauben; die immaturren Individuen verfügen – anders als z.B. mature *Sympetrum striolatum* (BORKENSTEIN & JÖDICKE 2022) – noch über kein effektives Thermoregulationsverhalten. Die Frühjahrsschlüpfer warten dagegen bis zur warmen Frühjahrs- bzw. Frühsommerphase und erscheinen – im Vergleich zu den ersten Frühjahrsarten – spät im Jahr. Die Emergenz der frühesten Arten, nämlich *Pyrrhosoma nymphula* und *Leucorrhinia rubicunda*, beginnt dagegen schon in der ersten Aprildekade. Die zuerst schlüpfenden Individuen dieser Arten haben im F-Stadium überwintert und sind als Imago durch verhaltensgesteuerte Thermoregulation optimal an kühles Frühjahrsklima angepasst (BAUMANN & BORKENSTEIN 2021; JÖDICKE et al. 2021).

Es ist bisher offen, von welchen Tieren die Eier der überwintrenden Individuen abgelegt werden. Zwei mögliche Konstellationen kommen in Frage:

(1) Eier der Invasionsgeneration. Ihre Reproduktionsaktivitäten können sich, wie oben dargelegt, bis weit in den Sommer ziehen; die spätesten Eiablagen wurden Anfang September beobachtet. Derart spät abgelegte Eier können sich nicht mehr im selben Jahr bis zum Schlupf entwickeln. Außerdem wird die schon postulierte Kohortenbildung bei der Entwicklung ein Grund dafür sein, dass nicht alle Larven den bivoltinen Zyklus schaffen und deshalb überwintern. Aus unserer

Sicht ist diese Konstellation die wahrscheinlichste. Sie ist nicht mehr und nicht weniger als das Modell eines Bivoltinismus mit einigen Nachzüglern, die das Potenzial zur Überwinterung beweisen.

(2) Eier der heimischen Folgegeneration. Wie bereits ausgeführt, ist bisher noch keine Maturation dieser Generation im Invasionsraum nördlich der Alpen schlüssig belegt worden. Das gilt sowohl für die in der zweiten Jahreshälfte schlüpfenden – somit bivoltinen – Individuen als auch für die Fraktion, die erst im Folgejahr schlüpft. Sie alle verlassen das Schlupfgewässer mit (bisher) unbekanntem Ziel. Weil sämtliche späten Eiablagen in die Phänologiekurve der Immigranten passen, halten wir eine theoretische Reproduktion der Folgegeneration für sehr unwahrscheinlich und lehnen deshalb diese Konstellation ab.

Zwei weitere Arbeiten haben sich ebenfalls mit dem Phänomen der Frühjahrs-emergenz auseinandergesetzt. HOESS (2005) hält es auch für wahrscheinlich, dass das klassisch bivoltine Muster nicht immer zutrifft, sondern durch »Kohort-splitting« in manchen Jahren ein Teil der Larven erst nach dem Winter schlüpft. Er nimmt jedoch an, dass diese Individuen im Gebiet ausreifen und sich selber reproduzieren, falls sie vor August schlüpfen. Untermauernde Daten dazu fehlen jedoch. Dabei ist zu bedenken, dass er über Verhältnisse in der Schweiz schreibt, wo z.B. im Zentralwallis ein besonders mildes Klima herrscht (vgl. MONNERAT et al. 2021). Auch BENKEN (2015) hält die Vorstellung eines rein bivoltinen Zyklus für zu statisch und stimmt in dieser Auffassung mit unserer Sicht überein. Er hält es jedoch für unwahrscheinlich, dass die Frühjahrsemergenzen auf Eier der vorjährigen Invasionsgeneration zurückgehen. Für ihn ist die in Baden-Württemberg beobachtete Eiablage vom 5. September ein Indiz für eine erfolgreiche Reifung der Folgegeneration. In diesem Sinne hat er auch die Abstammung der niedersächsischen Frühjahrsschlupfereignisse interpretiert (BENKEN & MARTENS 2021: 328).

Fazit

Das scheinbar komplexe Auftreten von *S. fonscolombii* in Niedersachsen wie auch im gesamten transalpinen Invasionsraum kann durch ein simples Modell gedeutet werden, das einerseits regelmäßige Einflüge von Immigranten vorsieht, andererseits die erfolgreiche Entwicklung einer heimischen Folgegeneration, die überwiegend noch im selben Jahr (bivoltin) und teilweise erst im nächsten Frühjahr (univoltin) schlüpft. Für dieses Modell gibt es gute Indizien, es stützt sich aber auch auf die Annahme, dass im Invasionsraum geschlüpfte Individuen als immature Imagines ihr Schlupfgewässer mit unbekanntem Ziel verlassen. Diese Sicht ist umstritten, weil HOESS (2005) und BENKEN (2015) von einer Reifung der heimischen Folgegeneration und weiteren Reproduktion im Invasionsraum ausgehen. Der Widerspruch lässt sich durch künftige Beobachtung klären; dabei wird es wichtig sein, bei allen Meldungen von Imagines genau zwischen immaturren und maturaen Individuen zu differenzieren. Das ist angesichts deutlicher Färbungs- und Verhaltensunterschiede und fotografischer Belegmöglichkeiten auch für Anfänger problemlos machbar.

Zumindest in Niedersachsen ist der Bestand von *S. fonscolombii* vollständig abhängig von immer wiederkehrenden Einflügen. Mit großer Wahrscheinlichkeit gilt das auch für andere nördliche Regionen, vielleicht sogar für den gesamten Invasionsraum. Alljährliche Präsenz mit Eiablage und Emergenz im Süddeutschen Raum wird schnell als „bodenständiges Vorkommen“ bezeichnet (z.B. STERNBERG et al. 2000: 560; MEY & SCHLÜPMANN 2015: 314). Wenn wir für bodenständige Vorkommen bei Libellen die durch JURZITZA (1989) definierten Kriterien anwenden, sind die in Süddeutschland beobachteten Verhältnisse alternativ und besser durch alljährliche Invasion mit entsprechender Folgegeneration zu deuten. Die von uns als fehlerhaft eingeschätzte Annahme der Bodenständigkeit mag historische Gründe haben. Als ROSENBOHM (1928) schrieb: » ... da sie [*S. fonscolombii*] alljährlich im Wollmatinger Ried aufzutreten scheint. Der Winter mit seiner Kälte und dem niedrigen Rheinwasserstand steht wohl der Einbürgerung entgegen«, machte SCHMIDT (1929) daraus: »im Bodensee regelmäßig vorkommend u. vielleicht seßhaft« (und vermutete dort sogar die Herkunft der anderswo in Deutschland beobachteten Tiere). Von Schmidts Einschätzung »regelmäßig vorkommend« bedarf es nur noch eines Schrittes, um ein Vorkommen als bodenständig zu interpretieren. Unbestritten vermehrt sich *S. fonscolombii* regelmäßig im Invasionsraum, hat jedoch noch keinen belegten Bestand aufbauen können, der über eine Generation hinausgeht. Die beobachteten Fakten definieren seinen Charakter bisher ausschließlich als Invasionsart und Vermehrungsgast.

Danksagung

Die hier benutzten niedersächsischen Daten stammen von einer großen Zahl Kartierer, die ihre Beobachtungen an die „Arbeitsgemeinschaft Libellen in Niedersachsen und Bremen“ meldeten. Stellvertretend für sie alle erwähnen wir Werner Burkart, Rolf Busse, Frerich Goosmann, Eva und Wulf Kappes, Ulrike und Werner Meiners, Rüdiger Ohle und Andreas Pix, die auf unsere Fragen besonders geduldig antworteten, sowie Ursula und Wolfgang Specht wegen ihrer vorbildlich differenzierten Meldungen. Die niederländischen Kollegen trugen ihre außergewöhnlich informativen Daten in der frei zugänglichen Datenbank „waarneming.nl“ zusammen. Bei Sachfragen berieten uns Sergey Borisov und Frank Suhling. Andreas Pix und Frank Suhling haben als Gutachter entscheidende Ratschläge zur Verbesserung des eingereichten Manuskripts gegeben. Wir bedanken uns bei allen herzlich für die Unterstützung.

Literatur

AGUESSE P. (1968) Les Odonates de l'Europe occidentale, du Nord de l'Afrique et des Iles Atlantiques. Faune de l'Europe et du bassin méditerranéen 4. Masson et C^{ie}, Paris

ALFKEN J.D. (1924) Die Insekten des Memmert. *Abhandlungen des naturwissenschaftlichen Vereins zu Bremen* 25: 358–481

- BAUMANN K. & A. BORKENSTEIN (2021) *Pyrhosoma nymphula* – Frühe Adonislibelle: 139–143. In: BAUMANN K., R. JÖDICKE, F. KASTNER, A. BORKENSTEIN, W. BURKART, U. QUANTE & T. SPENGLER (Ed.) Atlas der Libellen in Niedersachsen/Bremen. Mitteilungen der Arbeitsgemeinschaft Libellen in Niedersachsen und Bremen, Sonderband
- BAUMANN K., F. KASTNER & T. SPENGLER (2021) Methoden. In: BAUMANN K., R. JÖDICKE, F. KASTNER, A. BORKENSTEIN, W. BURKART, U. QUANTE & T. SPENGLER (Ed.) Atlas der Libellen in Niedersachsen/Bremen: 13–20. Mitteilungen der Arbeitsgemeinschaft Libellen in Niedersachsen und Bremen, Sonderband
- BENKEN T. (2015) Einflug der Frühen Heidelibelle (*Sympetrum fonscolombii*) nach Baden-Württemberg im Jahr 2015. *Mercuriale* 15: 13–18
- BENKEN T. & A. MARTENS (2021) *Sympetrum fonscolombii* – Frühe Heidelibelle. In: BAUMANN K., R. JÖDICKE, F. KASTNER, A. BORKENSTEIN, W. BURKART, U. QUANTE & T. SPENGLER (Ed.) Atlas der Libellen in Niedersachsen/Bremen: 326–328. Mitteilungen der Arbeitsgemeinschaft Libellen in Niedersachsen und Bremen, Sonderband
- BORISOV A.S. & BORISOV S.N. (2019) Spring immigration of dragonflies (Odonata) in Tajikistan. *Euroasian entomological Journal* 18: 305–311
- BORISOV S.N. (2009) Study of dragonfly (Odonata) migrations in the western Tien Shan mountains using ornithological traps. *Entomological Review* 89: 1025–1029
- BORISOV S.N. (2010) Autumnal migration of dragonflies of the Chokpak pass in West Tien-Shan, observed and actual flight measurements. *Euroasian entomological Journal* 9: 7–12 [Russisch, Titel und Abstract englisch]
- BORISOV S.N. (2011) Migrant dragonflies in Middle Asia. 2. *Sympetrum fonscolombii* (Selys, 1840) (Odonata: Libellulidae). *Euroasian entomological Journal* 10: 415–421 [Russisch, Titel und Abstract englisch]
- BORISOV S.N. (2012) Translatitudinal migrations of dragonflies (Odonata) in Middle Asia. *Proceedings of the Russian Entomological Society* 83: 62–72 [Russisch, Titel und Abstract englisch]
- BORISOV S.N., I.K. IAKOVLEV, A.S. BORISOV, A.G. ZUEV & A.V. TIUNOV (2020a) Isotope evidence for latitudinal migrations of the dragonfly *Sympetrum fonscolombii* (Odonata: Libellulidae) in Middle Asia. *Ecological Entomology* 45: 1445–1456
- BORISOV S.N., V.V. ONISHKO, N.V. BORISOVA, O.N. POPOVA, A.S. BORISOV & I.K. IAKOVLEV (2020b) Northern limits of distribution and migration strategy of the dragonfly *Sympetrum fonscolombii* (Selys, 1840) (Odonata: Libellulidae) in Russia. *Euroasian entomological Journal* 19: 322–338
- BORKENSTEIN A. & R. JÖDICKE (2022) Thermoregulatory behaviour of *Sympetrum striolatum* at low temperatures under direct sunlight (Odonata: Libellulidae). *Odonatologica* 51: 83–109
- BURKART W. (1997) Neue Reproduktionsnachweise der Frühen Heidelibelle (*Sympetrum fonscolombii*, Selys 1840) (Odonata: Libellulidae) in Niedersachsen. *Beiträge zur Naturkunde Niedersachsens* 50: 48
- CORBET P.S. (1999) Dragonflies. Behaviour and ecology of Odonata. Harley Books, Colchester
- DIJKSTRA K.-D.B. (2002) *Sympetrum fonscolombii* – Zwervende heidelibel. In: Nederlandse Vereniging voor Libellenstudie (Ed.) De Nederlandse libellen (Odonata). Nederlandse Fauna 4: 365–368. KNNV Publishing, Zeist
- DIJKSTRA K.-D.B. (Ed.) (2022) African dragonflies and damselflies online. <http://addo.adu.org.za/>, letzter Zugriff 26.02.2022
- DIJKSTRA K.-D.B. & M. VAN DER WEIDE (1997) De Zwevende heidelibel (*Sympetrum fons-*

- colombii (Sélyss) in Nederland in 1996, *Bra-chytron* 1: 16–21
- DIRNFELD[N]ER L. (1982) Beitrag zur Libellenfauna der niederbayrischen Donau-ebene und des angrenzenden bayerischen Waldes. *Libellula* 1: 52–55
- DREYER H. (1966) Ein Libellenzug und sein Entstehen im Sommer in der Camargue. *Berichte der Naturforschenden Gesellschaft Bamberg* 41: 80–87
- FLIEDNER H. (1998) Johann Franz Christian Heyer (1777–1864) und sein Beitrag zur Kenntnis der Libellen. 1. Teil. *Libellula* 17: 71–90
- GARDNER A.E. (1951) The life-history of *Sympetrum fonscolombii* Selys. Odonata – Libellulidae. *Entomologist's Gazette* 2: 56–66
- GEISSLER C. (1905) Verzeichnis der in Bremen und Umgebung vorkommenden Libellen. *Abhandlungen des naturwissenschaftlichen Vereins zu Bremen* 18: 267–273
- HOESS R. (2005) *Sympetrum fonscolombii* (Selys, 1840). Frühe Heidelibelle – *Sympetrum de Fonscolombe*. In: WILDERMUTH H., Y. GONSETH & A. MAIBACH (Ed.) Odonata – Die Libellen der Schweiz: 352–355. Fauna Helvetica 12. CSCF/SEG, Neuchâtel
- HUNGER H. & F.-J. SCHIEL (1999) Massentwicklung von *Sympetrum fonscolombii* (Selys) und Entwicklungsnachweis von *Anax ephippiger* (Burmeister) in Überschwemmungsflächen am südlichen Oberrhein (Anisoptera: Libellulidae, Aeshnidae). *Libellula* 18: 1898–195
- JÖDICKE R. (1996) Die Odonatenfauna der Provinz Tarragona (Catalunya, Spanien). *Advances in Odonatology*, Supplement 1: 77–111
- JÖDICKE R. (1998) Herbstphänologie mitteleuropäischer Odonaten. 2. Beobachtungen am Niederrhein, Deutschland. *Opuscula zoologica fluminensia* 159: 1–20
- JÖDICKE R., K. BAUMANN, A. PIX & A. BORKENSTEIN (2021) *Leucorrhinia rubicunda* – Nordische Moosjungfer. In: BAUMANN A., R. JÖDICKE, F. KASTNER, A. BORKENSTEIN, W. BURKART, U. QUANTE & T. SPENGLER (Ed.) Atlas der Libellen in Niedersachsen/Bremen: 282–286. Mitteilungen der Arbeitsgemeinschaft Libellen in Niedersachsen und Bremen, Sonderband
- JURZITZA G. (1989) Anmerkungen zu den üblichen Kriterien für eine Bodenständigkeit von Libellen. *Libellula* 8: 177–179
- KALKMAN V.J. & T. BOGDANOVIC (2015) *Sympetrum fonscolombii* (Selys, 1840). In: BOUDOT J.-P. & V.J. KALKMAN (Ed.) Atlas of European dragonflies and damselflies: 299–300. KNNV Publishing, Zeist
- KATZUR K. (1998) Untersuchung zur Ei- und Larvalentwicklung einiger typischer Großlibellen (Odonata: Libellulidae) in Reisfeldern der Camargue. Diplomarbeit, Technische Universität Braunschweig
- KERN D. (2010) Fliegende Edesteine – Libellen im Landkreis Diepholz. WM-Verlag Weyhe, Weyhe-Melchiorshausen
- KORDGES T. (2016) *Sympetrum fonscolombii* Selys, 1840 – Frühe Heidelibelle. In: MENKE N., C. GÖCKING, N. GRÖNHAGEN, R. JOEST, M. LOHR, M. OLTHOFF & K.-J. CONZE (Ed.) Die Libellen Nordrhein-Westfalens: 342–345. LWL-Museum für Naturkunde, Münster
- LEMPERT J. (1987) Das Vorkommen von *Sympetrum fonscolombii* in der Bundesrepublik Deutschland. *Libellula* 6: 59–69
- LEMPERT J. (1997) Die Einwanderung von *Sympetrum fonscolombii* (Selys) nach Mitteleuropa im Jahre 1996 (Anisoptera: Libellulidae). *Libellula* 36: 143–168
- LUCAS W.J. (1900) British dragonflies (Odonata). L. Upcott Gill, London
- MEY D. & M. SCHLÜPMANN (2015) *Sympetrum fonscolombii* (Selys, 1840) – Frühe Heidelibelle. In: BROCKHAUS T., H.-J. ROLAND, T.

- BENKEN, K.-J. CONZE, A. GÜNTHER, K.G. LEIPELT, M. LOHR, A. MARTENS, R. MAUERSBERGER, J. OTT, F. SUHLING, F. WEIHRACH & C. WILLIGALLA (Ed.) Atlas der Libellen Deutschlands: 314–317. *Libellula Supplement* 14
- MONNERAT C., E. WEISS, G. CHURKO & Y. FABIAN (2021) Die Libellengemeinschaft der Nassreisfelder in der Schweiz (Odonata). *Libellula Supplement* 16: 201–228
- MONTES C., L. RAMIREZ-DIAZ & A.G. SOLER (1982) Variación estacional de las taxocenosis de odonatos, coleópteros y heterópteros acuáticos en algunos ecosistemas del bajo Guadalquivir (SW. España) durante en ciclo anual. *Anales de la Universidad de Murcia* 38: 19–100
- OBSERVATION INTERNATIONAL (2022) WAARNEMING.NL *Sympetrum fonscolombii* Selys, 1840. <https://waarneming.nl/species/637/statistics/>, letzter Zugriff 14.02.2022
- OWEN D.F. (1958) Dragonfly migration in south-west Portugal, autumn 1957. *The Entomologist* 91: 91–95
- OZONO A., I. KAWAHIMA & R. FUTAHASHI (2012) Dragonflies of Japan. Bunichi-Sogo Syuppan Co., Tokyo
- PADEFFKE T. & F. SUHLING (2003) Temporal priority and intra-guild predation in temporary waters: an experimental study using Namibian desert dragonflies. *Ecological Entomology* 28: 340–347
- PARR A.J. (1996) Dragonfly movement and migration in Britain and Ireland. *Journal of the British Dragonfly Society* 12: 33–50
- PARR A.J. (1997) Migrant and dispersive dragonflies in Britain during 1996. *Journal of the British Dragonfly Society* 13: 41–48
- PARR A.J. (1998) Recent migrant dragonflies in Britain. *Agrion* 2: 17–18
- PARR A.J. (1999) Migrant and dispersive dragonflies in Britain and Ireland during 1998. *Journal of the British Dragonfly Society* 15: 51–57
- PARR A.J. (2000) Migrant and dispersive dragonflies in Britain during 1999. *Journal of the British Dragonfly Society* 16: 52–58
- PELLOW K. (1999) Some observations of a breeding population of Red-veined Darter *Sympetrum fonscolombii* (Sélys) in Cornwall during 1998. *Journal of the British Dragonfly Society* 15: 23–30
- PELLOW K. (2000) Observations of the Red-veined Darter *Sympetrum fonscolombii* (Sélys) at Bake Lakes in Cornwall during 1999. *Journal of the British Dragonfly Society* 16: 29–30
- PIX A. (1994) *Sympetrum fonscolombii* Sélys 1848 mit zwei Generationen eines Jahres neben *Orthetrum brunneum* Fonscolombe 1837 (Insecta: Odonata: Libellulidae) in Abbaugruben Südniedersachsens und Nordhessens. *Göttinger Naturkundliche Schriften* 3: 89–96
- REHFELDT G. (1999) Massenentwicklung von *Sympetrum fonscolombii* (Selys) in Südfrankreich 1996 (Anisoptera: Libellulidae). *Libellula* 18: 103–106
- RIS F. (1908) Odonata. In: BRAUER A. (Ed.) Die Süßwasserfauna Deutschlands. Band 9: 1–67. Fischer Jena
- RIS F. (1911) Libellulinen monographisch bearbeitet, Vol. II. Libellulinen 5. *Collections Zoologiques du Baron Edm. de Selys Longchamps, Catalogue Systématique et Descriptif* 13: 529–700, Tafel V
- ROSENBOHM A. (1928) Beiträge zur Libellenfauna des Oberrheins und Bodensees. 4. Teil. *Beiträge zur naturwissenschaftlichen Erforschung Badens* 1: 42–43
- SCHMID R. (1992) Frühe Heidelibelle – *Sympetrum fonscolombii* – bei Aurich. *Beiträge zur Vogel- und Insektenwelt Ostfrieslands* 53: 20–22
- SCHMID R. (1995) Die Libellen Ostrieslands. Ostfriesische Landschaft, Aurich
- SCHMID R. & EB. SCHMIDT (1993) Die Frühe Heidelibelle *Tarnetrum fonscolombii* als

Vermehrungsgast in Ostfriesland und im Westmünsterland. *Verhandlungen Westdeutscher Entomologentag* 1991: 119–124

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

SCHNAPPAUF I., ULLMANN K & F. SUHLING (2000) Die Libellen-Lebensgemeinschaft griechischer Reisfelder (Odonata): Auswirkungen von Habitatdauer, Anbaumethode und Vegetationsdichte. *Libellula Supplement* 3: 63–80

SCHRÖTER A. (2010) The Odonata of Kyrgyzstan, part I – Critical national checklist, annotated list of records and collected data of the summer half-years 2008 and 2009. *International Dragonfly Fund – Report* 28: 1–172

SELYS-LONGCHAMPS E. DE & H.A. HAGEN (1850) Revue des Odonates ou Libelles d'Europe. Roret, Paris & Muquardt, Bruxelles & Leipzig [= *Mémoires de la Société Royale des Sciences de Liège* 6: i-xxii, 1–408, Tafeln 1–11]

STERNBERG K., H. HUNGER, F.-J. SCHIEL & W. RÖSKE (2000) *Sympetrum fonscolombii* (Selys, 1840) – Frühe Heidelibelle. In STERNBERG K. & R. BUCHWALD (Ed.) Die Libellen Baden-Württembergs, Band 2: 599–572. Ulmer, Stuttgart

SUHLING F. & A. MARTENS (2007) Dragonflies and damselflies of Namibia. Gamsberg Macmillan Publishers, Windhoek

SUHLING F., R. JÖDICKE & A. MARTENS (2003) Odonata of African arid regions – are there desert species? *Cimbebasia* 18: 207–224

SUHLING F., K. SCHENK, T. PADEFFKE & A. MARTENS (2004) A field study of larval development in a dragonfly assemblage in African desert ponds (Odonata). *Hydrobiologia* 528: 75–85

ULLMANN K. (1995) Populationsentwicklung von Libellen in Reisfeldern des Nestos-

Deltas (Griechenland). Diplomarbeit, Technische Universität Braunschweig

Voss K. (2015) Frühe Heidelibelle – *Sympetrum fonscolombii* (Selys, 1840). In: ARBEITSKREIS LIBELLEN IN DER FAUNISTISCH-ÖKOLOGISCHEN ARBEITSGEMEINSCHAFT (Ed.) Die Libellen Schleswig-Holsteins: 386–391. Natur + Text, Rangsdorf

WALLACE I. (2003) Late winter nymph of *Sympetrum fonscolombii* from N. Wales. *Dragonfly News* 43: 34

WEIHRAUCH F. & S. WEIHRAUCH (2003) Spring Odonata records from Alentejo (Portugal), Andalusia and Extremadura (Spain). *Opusculae zoologicae fluminensiae* 207: 1–18

WETTERONLINE GMBH (2022) Wetterdaten: Rückblick, <https://www.wetteronline.de/rueckblick>, letzter Zugriff 25.02.2022

WILDERMUTH H. & A. MARTENS (2019) Die Libellen Europas. Quelle & Meyer, Wiesbaden

XYLANDER W.E.R. & R. STEPHAN (1997) Zur Generationsfolge von *Sympetrum fonscolombii* und *Ischnura pumilio* (Odonata) in einem Braunkohlentagebaugebiet in der Oberlausitz (Ostsachsen). *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft* 90: 401

XYLANDER W.E.R., R. STEPHAN & R. FRANKE (1998) Erstnachweise und Wiedernachweise von Libellen (Odonata) für den Freistaat Sachsen und die Oberlausitz. *Abhandlungen und Berichte des Naturkundemuseums Görlitz* 70: 37–46

Manuskripteingang: 01. Februar 2022

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Libellula](#)

Jahr/Year: 2022

Band/Volume: [41](#)

Autor(en)/Author(s): Jödicke Reinhard, Borkenstein Angelika

Artikel/Article: [Sympetrum fonscolombii in Niedersachsen: ein Modell zu Immigration und Reproduktion am Nordrand des transalpinen Invasionsraums \(Odonata: Libellulidae\) 1-24](#)