

Erstmalige Dokumentation eines Paarungsversuches zwischen einem Männchen von *Orthetrum brunneum* und einem Weibchen von *Orthetrum albistylum* (Odonata: Libellulidae)

von Andreas Chovanec

Krottenbachgasse 68, A-2345 Brunn am Gebirge,
Österreich

andreas.chovanec@bml.gv.at

Abstract

First record of a tandem linkage between a male *Orthetrum brunneum* and a female *Orthetrum albistylum* (Odonata: Libellulidae). – A heterospecific tandem between a male *Orthetrum brunneum* and a female *Orthetrum albistylum* was documented photographically at a stagnant water body in Lower Austria on 04th August 2022. The linkage lasted for about three minutes. Invitation movements to form a pairing wheel were carried out by the male during flights over short distances from one perching site to another situated on reed stems. The female's behaviour seemed a little "ambiguous": She refused to flex the abdomen in order to form the wheel, but she was not completely passive, grasping the male's abdomen throughout the duration of the linkage.

Zusammenfassung

Im vorliegenden Beitrag ist erstmals ein Paarungsversuch zwischen einem Männchen von *Orthetrum brunneum* und einem Weibchen von *O. albistylum*

fotografisch dokumentiert. Die Sichtung erfolgte am 04.08.2022 an einem Stillgewässer in Niederösterreich. Der Kopplungsversuch erstreckte sich über etwa drei Minuten. Bei Flügen über sehr kurze Distanzen am Rand einer Schilfzone kam es zu Aufforderungen des Männchens zur Schließung des Paarungsrades. Das Verhalten des Weibchens erschien ein wenig „ambivalent“: *Orthetrum albistylum* verweigerte zwar das für die Schließung des Rades notwendige Abbiegen seines Abdomens, umklammerte allerdings während der gesamten Dauer der Kopplung das Abdomen des Männchens. Das Tandem wechselte mehrfach die Sitzwarte, es saß jedes Mal an Röhrich-Halmen.

Einleitung

Fehlpaarungen sind bei Libellen häufig zu beobachten und in der Literatur seit langem beschrieben (z. B. WESENBERG-LUND 1913, 1943: 62, ROBERT 1959: 25, ASKEW 1988: 28, CORBET 1999: 490ff., PAULSON 2019: 96f.). Dabei kann es sich auch um gleichgeschlechtliche Tandems handeln, bei denen der Partner der gleichen oder einer anderen Art angehören kann (z.B. HEIDEMANN 1982, SCHIEL 2016). Eine Spezialausprägung ist dabei ein Triple-Tandem mit einem Weibchen, das mit dem ergriffenen Männchen verbunden ist (z. B. EDA 1970, EDA et al. 1973, CORBET 1999: 661, WADA 2000, KUNZ 2015, CHOVANEC 2017a). Selten sind Dreifachverbindungen zwischen drei Männchen zu beobachten. Vierfachverbindungen werden von KUNZ (2015) dokumentiert und diskutiert. CORBET (1999: 490) wertete 175 Fälle von „anomalous connections“ zwischen Männchen und Weibchen verschiedener Arten aus: 60 % dieser Tandems wurden

zwischen Arten derselben Gattung gebildet (siehe auch z. B. STARK 1971, SEGGEWISSE 2008, HACET 2010, KUNZ 2010, MANGER 2011, SCHMID 2012, CHOVANEC 2017a), 30 % zwischen verschiedenen Gattungen innerhalb derselben Familie (z. B. ROBERT 1959: 25, KUNATH 1991, REHFELDT 1993, CUVELIER 2003, WILDERMUTH 2015, FRÖMEL & FRANK 2020, QUANTE 2022) und 10 % zwischen unterschiedlichen Familien innerhalb derselben Unterordnung (z.B. JURZITZA 1966, KUNATH 1991, SEGGEWISSE 2008, TAMM et al. 2015). In 20 bis 29 % der Fälle wurden Paarungsräder geschlossen. Zu Eiablagen kommt es selten (BICK & BICK 1981, KUNZ 2010). Hybriden als Ergebnis von Fehlpaarungen bei Libellen sind allerdings dokumentiert (ASAHINA 1974, BICK & BICK 1981, HEIDEMANN 1982, TENNESSEN 1982, DUMONT et al. 1987, CORBET 1999: 492 und 660, MONETTI et al. 2002, SÁNCHEZ-GUILLÉN et al. 2005, TYNKKYNYNEN et al. 2008). Eine Auswertung von MILLER & FINCKE (2004) von 101 heterosexuell/heterospezifischen Kopplungen ausschließlich bei Zygoptera zeigt ein – der Auswertung von CORBET – ähnliches Bild: in 51 % waren Arten derselben Gattung beteiligt, in 29 % Spezies verschiedener Gattungen derselben Familie und in 18 % Arten verschiedener Familien. Zwei Fälle (2 %) sind bekannt, in denen ein Kleinlibellen-Männchen an ein Großlibellen-Weibchen ankoppelte.

Innerhalb der Anisoptera sind interspezifische Paarungsversuche für die Libellulidae, insbesondere für Arten der Gattung *Sympetrum*, dokumentiert (JURZITZA 1966, BICK & BICK 1981, HEIDEMANN 1982, MOORE 1991, REHFELDT 1993, KUNZ 2003, CHOVANEC 2017a). Vergleichsweise einfach geformte und einheitliche abdominale Anhänge ermöglichen den Männchen das Ergreifen von Weibchen auch anderer Arten (UTZERI & BELFIORE

1990, CORBET 1999: 492, MARTENS 1999). Als Fortpflanzungsbarriere dürften die divergierenden Passformen der Genitalien dienen (MARTENS 1999, siehe auch TENNESSEN 1982).

Dokumentationen von interspezifischen Paarungsversuchen, in die *Orthetrum brunneum* und/oder *O. albistylum* involviert sind, lassen sich in der Literatur kaum finden. L'HOSTE (1971) und DE VISSCHER (1989) berichten von Paarungsversuchen zwischen jeweils einem männlichen *Orthetrum cancellatum* und einem Weibchen von *O. albistylum*, im zweiten Fall mit versuchter Kopula. REHFELDT (1993) beschreibt ein Tandem zwischen einem Männchen von *Sympetrum depressiusculum* und einem Weibchen von *O. albistylum*. In der Arbeit von UTZERI & BELFIORE (1990) ist ein Tandem mit versuchter Kopula zwischen einem Männchen von *O. brunneum* und *Onychogomphus forcipatus* dokumentiert. ARAI (1981) schreibt über ein Tandem mit Paarungsversuch zwischen einem Männchen der in Asien vorkommenden Unterart *O. albistylum speciosum* und einem Weibchen von *O. triangulare melania*. KAGIMOTO (1998) dokumentiert zwei Fälle der Tandembildung zwischen männlichen *O. albistylum speciosum* and Weibchen von *O. poecilops miyajimaense*. Gegenstand der vorliegenden Arbeit ist die erstmalige Dokumentation eines Tandems zwischen einem Männchen von *O. brunneum* und einem Weibchen von *O. albistylum*.

Untersuchungsort

Der Paarungsversuch wurde an einem Stillgewässer beobachtet, das in der Gemeinde Matzendorf-Hölles im österreichischen Bundesland Niederöster-



Abb. 1: Nördlicher Teil des Stillgewässers in Matzendorf-Hölles (Niederösterreich), Blick von Süden. Links der Schilfbestand, an dessen dem Gewässer zugewandten Rand die Fehlkopplung stattfand. Der genaue Beobachtungsort ist markiert, 11.08.2022 – Foto: Andreas Chovanec.

reich am westlichen Rand der aquatischen Bioregion Östliche Flach- und Hügelländer (<https://maps.wisa.bml.gv.at/gewaesserbewirtschaftungsplan-2021>) liegt. Das Gewässer (285 m ü. NHN; geographische Länge 16°12'29'', Breite 47°53'46'') wurde in den Jahren 2013/2014 an einer Stelle angelegt, an der bereits eine Vernässung bestand. Das Becken hat eine schmale, länglich/keilförmige Form in Nord-Süd-Ausrichtung, und ist – abhängig von der Wasserführung – zwischen 50 und knapp 200 m lang und an der breitesten Stelle im Norden etwa 15–25 m breit. In den Jahren 2021 und 2022 wurde an dem Stillgewässer eine umfangreiche

libellenkundliche Studie durchgeführt, die Nachweise von insgesamt 36 Arten erbrachte (CHOVANEC & SCHAUFLENER 2021, CHOVANEC 2022a).

Der in Abb. 1 dargestellte nördliche, etwa 50 bis 70 m lange Teil des Gewässers ist durch überwiegend spärlich bewachsene und kiesig/sandige Ufer charakterisiert und wird am südlichen Ende durch einen Bestand von Schilf (*Phragmites australis*) begrenzt. Kamm-Laichkraut (*Potamogeton pectinatus*) und Großes Nixenkraut (*Najas marina*) bilden aufschwimmende Bestände. Zur Zeit der Untersuchung in den Jahren 2021 und 2022 trocknete dieser Gewässerabschnitt



Abb. 2: Fehlkopplung zwischen einem männlichem *Orthetrum brunneum* und einem weiblichem *O. albistylum*; gut zu erkennen ist das angezogene prothorakale Beinpaar des Weibchens, 04.08.2022. – Foto: Andreas Chovanec.

bei stark schwankenden Wasserständen nicht aus. Der stärker verwachsene Mittel- und sowie der sehr dicht verwachsene Südteil des Gewässers waren zum Zeitpunkt der Beobachtung am 04.08.2022 trockengefallen.

Orthetrum brunneum wurde im Jahr 2021 an nur drei Terminen zwischen dem 29.06. und 07.08. mit maximal zwei Männchen pro Begehung am Gewässer nachgewiesen. Die Kartierungen im folgenden Jahr erbrachten Funde von zwei frisch emergierten Tieren (jeweils ein Männchen und ein Weibchen) und der Exuvie eines Weibchens, die Beobachtungen einer Kopula am 09.07.

sowie einer Kopula mit darauffolgender Eiablage an 27.08. und Sichtungen von maximal fünf Individuen pro Begehung. Die Art wurde an zehn Begehungsterminen zwischen dem 18.06. und 02.09.2022 registriert. Die Beobachtungen der beiden Kopulae stellten die einzigen Nachweise adulter weiblicher *O. brunneum* in den beiden Untersuchungsjahren dar.

Orthetrum albistylum war in beiden Untersuchungsjahren mit jeweils etwa 25 maximal festgestellten Tieren pro Begehung die individuenreichste Großlibellen-Spezies. Die Nachweise umfassten sowohl die Funde mehrerer Exuvien, Sichtungen frisch emergierter



Abb. 3: Fehlkopplung zwischen einem männlichem *Orthetrum brunneum* und einem weiblichem *O. albistylum*, 04.08.2022. Das Männchen verwendet alle Beinpaare zum Festklammern am Halm. – Foto: Andreas Chovanec.

Exemplare sowie Beobachtungen reger Fortpflanzungsaktivitäten (Tandems, Kopulae, Eiablagen). In beiden Jahren wurde u. a. auch *Orthetrum cancellatum* mit maximal 10 Individuen gefunden. Der vergleichsweise seltene Nachweis aller vier in Mitteleuropa vorkommenden *Orthetrum*-Spezies an einem Gewässer wurde durch die einmalige Sichtung eines Weibchens von *Orthetrum coerulescens* im Jahr 2022 ermöglicht.

Beobachtung

Die Begehung des Untersuchungsortes am 04.08.2022 erfolgte zwischen 09:30

und 11:10 Uhr MESZ bei sonnigem Wetter und einer Lufttemperatur von 30° C. Die Fehlkopplung wurde an dem zu diesem Zeitpunkt besonnten Übergangsbereich von Schilfzone zur offenen Wasserfläche des in Abb. 1 dargestellten nördlichen Gewässerabschnittes beobachtet. Das Männchen von *O. brunneum* ergriff das vorbeifliegende Weibchen von *O. albistylum* um 10:51 MESZ im Flug. Von welcher Sitzwarte aus das Männchen startete, wurde nicht erkannt. In vier sehr kurzen Flugsequenzen innerhalb von einer Fläche von maximal zwei m² versuchte *O. brunneum* seine Kopplungspartnerin zur Schließung eines Paarungsrades zu

motivieren; *O. albistylum* hielt allerdings sein Abdomen während der gesamten Kopplungsdauer gestreckt, was die Bildung eines Paarungsrades unmöglich machte. Dazwischen landete das Paar auf unterschiedlichen Schilfhalmern innerhalb der beflogenen Fläche. Der erfolgreiche Paarungsversuch endete nach etwa drei Minuten um 10:54 MESZ durch Lösung des Tandems.

Das sitzende Tandem wurde an vier unterschiedlichen Sitzwarten insgesamt zwölf Mal fotografiert. Die ersten beiden angeflogenen Warten waren grüne Halme (Abb. 2, 3), dann wurden zwei trockenere angeflogen. Die Sitzhaltungen auf den beiden grünen Halmen und auf dem ersten trockenem Halm wurden durch Nutzung aller drei Beinpaare des Männchens eingenommen, bei der Position am zweiten trockenen Halm wurde das prothorakale Beinpaar angezogen. Das Weibchen umklammerte das Abdomen des Männchens während der gesamten Kopplungsdauer bei angezogenem prothorakalem Beinpaar durch das mittlere und hintere Beinpaar (Abb. 2). Das Tandem setzte sich in Höhen von etwa 40 bis 80 cm ab.

Diskussion

STERNBERG & BUCHWALD (2000) gemäß sind die Weibchen von *O. brunneum* vorwiegend am Beginn der Flugzeit paarungsbereit und in Erwartung von Männchen am Fortpflanzungsgewässer anzufinden. Sonst halten sich die Weibchen überwiegend abseits der Gewässer auf, nicht selten erscheinen sie erst am späten Nachmittag, außerhalb der Hauptaktivitätszeit der Männchen, am Reproduktionsgewässer. Die Flugzeit

von *O. brunneum* kann in tiefen Lagen Niederösterreichs bereits Mitte Mai beginnen (CHOVANEC 2017b; siehe auch RAAB & PENNERSTORFER 2006, WILDERMUTH & MARTENS 2019: 691). Im Jahr der hier präsentierten Beobachtung wurde die Art erstmals am 18.06. am Untersuchungsort gesichtet. Der Tag, an dem die Fehlkopplung beobachtet wurde, liegt also bereits in der ausklingenden artspezifischen Flugzeit. Bei insgesamt sehr geringen Individuenzahlen von *O. brunneum* am untersuchten Stillgewässer wurden in den beiden Untersuchungs Jahren trotz hoher Kartierungsintensität mit insgesamt 32 Begehungen nur an zwei Terminen adulte Weibchen der Art beobachtet. Am Tag der gesichteten Fehlkopplung war kein Weibchen von *O. brunneum* nachweisbar. Für das die Fehlpaarung initiiierende Männchen kann es – insbesondere bei offensichtlich geringer und unvorhersehbarer Verfügbarkeit von Weibchen – vorteilhafter sein, ein auch nur entfernt einer Artgenossin ähnelndes Weibchen „auf Verdacht“ zu ergreifen, als Verzögerungen in Kauf zu nehmen und bei den raren sich bietenden Gelegenheiten „nicht zum Zug zu kommen“ (UTZERI & BELFIORE 1990, CORBET 1999: 491f., MILLER & FINKE 2004). Vielleicht war das beobachtete *O. brunneum*-Männchen auch durch das rege Reproduktionstreiben von *O. albistylum* am Gewässer zu der „Tat“ stimuliert.

Das hier beschriebene Männchen von *O. brunneum* war möglicherweise spät emigriert und noch relativ jung: Kopulationsmarken auf seinem Abdomen waren – wie auf den Abbildungen erkennbar – vergleichsweise spärlich vorhanden. Aufnahmen von Artgenossen am Gewässer zeigen deutlich mehr Spuren. Dies lässt darauf schließen, dass

die Fehlkopplung zwar nicht der erste Kontakt des betreffenden Männchens mit dem anderen Geschlecht war, dass es allerdings dem Männchen an sexueller Erfahrung mangelte, was bei der hier beschriebenen Wahl der Partnerin eine Rolle gespielt haben könnte. Erfahrung und Lernen können bei der Wahl der Geschlechtspartnerinnen von Odonata mitentscheidende Faktoren darstellen: SVENSSON et al. (2010) zeigten, dass Weibchen von *Calopteryx splendens* lernen, Männchen ihrer Art von jenen von *C. virgo* zu unterscheiden, was Auswirkungen auf ihr Verhalten in syntopen bzw. allotopen Vorkommen der beiden Arten hat. SÁNCHEZ-GUILLÉN et al. (2013) belegten, dass androchrome Weibchen von *Ischnura elegans* weniger polyandrisch sind als gynochrome. Unerfahrene Männchen bevorzugen männchenfarbene Weibchen. Geringe Paarungserfolge führen zu einem erfahrungsbedingten Wechsel in der Präferenz, durch den erfahrene Männchen keine Bevorzugung für androchrome Weibchen zeigen. Durch Erfahrungen beim Paarungsverhalten lernen Männchen von *Ischnura senegalensis* auf Basis der Färbung der Weibchen, reife von unreifen Partnerinnen zu unterscheiden (TAKAHASHI & WATANABE 2011).

Das Männchen von *O. brunneum* mag demnach durch mehrere Faktoren zu dem „Fehlgriff“ motiviert worden sein: Mangel an arteigenen Geschlechtspartnerinnen, die damit verbundene erhöhte Bereitschaft zu Paarungen nach dem „Versuch und Irrtum“-Prinzip, das intensive und dadurch „stimulierende“ Fortpflanzungsverhalten von *O. albistylum* sowie mangelnde sexuelle Erfahrung.

Färbung und Habitus sind insbesondere bei den Weibchen von *O. brunneum* und *O. coerulescens* sehr ähnlich und lassen

Paarungsversuche eher zwischen diesen beiden Arten vermuten. Entsprechende Dokumentationen fehlen allerdings in der Literatur. Die Habitatansprüche der beiden Arten überschneiden sich in einem kurzen „Fenster“ zwischen frühen und späten Sukzessionsstadien. Dementsprechend sind die beiden Spezies auch nicht allzu häufig syntop anzutreffen (z. B. HEYMER 1969, CHOVANEC 2020). Oft wird *O. brunneum* im fortschreitenden Sukzessionsprozess durch *O. coerulescens* abgelöst (STERNBERG & BUCHWALD 2000, WILDERMUTH & MARTENS 2019: 689, CHOVANEC 2022b). Im Fall dieser beiden Arten könnte „habitat isolation“ (TENNESSEN 1982) als Fortpflanzungsbarriere eine gewisse Rolle spielen. Außerdem springen allfällige Fehlpaarungen eben aufgrund der Ähnlichkeit der Weibchen nicht sofort ins Auge.

Libellen-Männchen ergreifen nicht selten „alles...“, was dem groben Schema arteigener Weibchen entspricht“ (WILDERMUTH 2015). Das können beispielsweise auch junge artfremde Männchen sein, die in ihrer Färbung den arteigenen Weibchen ähneln. Da sich die Weibchen von *O. brunneum* und *O. albistylum* in Färbung und Habitus deutlich unterscheiden, scheint der optische Aspekt im vorliegenden Fall nicht als Reproduktionsschranke gewirkt zu haben (vgl. dazu PAULSON 1974, TENNESSEN 1982). Auch wenn die männlichen abdominalen Anhänge den Zugriff auf das artfremde Weibchen mechanisch erlauben, dürfte das Weibchen aufgrund taktile Wahrnehmungen die Kopula verweigern (TENNESSEN 1982, PAULSON 2019: 96). Diese Reproduktionsschranke wirkt vor jener der unterschiedlichen Passformen der Genitalien (MARTENS 1999, EBERHARD 2010).

Die Ablehnung zur Schließung eines Paarungsrades äußert sich im vorliegenden

Fall durch das über die gesamte Kopplungsdauer steif gehaltene weibliche Abdomen. Interessanterweise hielt sich das Weibchen aber am Abdomen des Männchens fest, was es wiederum nicht ganz passiv erscheinen lässt (CUVELIER 2003). Vollkommen passive Weibchen in Tandems mit z. T. angezogenen Beinen sind von KUNZ (2003) und WILDERMUTH (2015) in Fotos festgehalten. Obwohl die Zahl beschriebener zwischenartlicher Paarungsversuche hoch ist, sind vergleichsweise wenige Fälle fotografisch dokumentiert. Durch eine größere Menge entsprechenden Bildmaterials könnten die unterschiedlichen Verhaltensweisen der involvierten Weibchen aufgezeigt, quantifiziert und interpretiert werden.

Das syntope Vorkommen von *O. albistylum*, *O. brunneum* und *O. cancellatum* am Untersuchungsort lässt sich mit der Strukturausstattung des untersuchten Gewässers und den Habitatsprüchen der drei Arten erklären: Die Ufer des nördlichen Gewässerabschnittes sind nur spärlich bewachsen. Die in diesem Beitrag vorgestellte Fehlkopplung fand am Rand des diesen Gewässerteil begrenzenden Schilfbestandes statt. Der Grund liegt wahrscheinlich darin, dass das Weibchen die Schließung des Paarungsrades verweigerte und das Männchen dadurch gezwungen war, das Tandem senkrecht an einer vertikalen Struktur abzusetzen. Bei vorhandenen offenen Uferbereichen sitzen Kopulae von *O. brunneum* bevorzugt waagrecht auf steinig/kiesigem Substrat (z. B. CHOVANEC 2017c, CHOVANEC 2019; siehe auch HEYMER 1969, STERNBERG & BUCHWALD 2000). Erst wenn offene Uferzonen nicht oder kaum verfügbar sind, weicht die Art auf Sitzwarten in der Ufervegetation aus, die einen guten Blick auf das Gewässer ermöglichen (CHOVANEC 2017b). Auch die

Paarungsräder sitzen dann in möglichst stabiler Ufervegetation (CHOVANEC 2018). Auch die beiden Kopulae von *O. brunneum*, die an dem gegenständlichen Untersuchungsort beobachtet wurden, setzten sich waagrecht auf den Kies.

Der Wechsel von Sitzwarten an frischen Halmen auf solche an trockenen mag darin begründet liegen, dass von *O. brunneum* stabilere Strukturen bevorzugt werden. Das für Libellulinae typische Vier-Beine-Sitzen, das insbesondere auf stabileren Sitzwarten ausgeführt wird, konnte auch bei dem hier beschriebenen Männchen in der Fehlkopplung auf dem zweiten trockenen Halm beobachtet werden (HEYMER 2001, CHOVANEC 2018). Die charakteristische Umklammerung des männlichen Abdomens durch das Weibchen mit vier Beinen wurde auch in dem hier vorgestellten Fall bestätigt (CHOVANEC 2018).

Danksagung

Der Autor dankt herzlich Theodor Benken, Holger Hunger und Franz-Josef Schiel für die wertvollen Anmerkungen zum Manuskript. Bernd Kunz sei für die Übersendung von Literatur gedankt.

Literatur

- ARAI, Y. (1981): Observations on the pairing act between *Orthetrum albistylum speciosum* and *O. triangulare melania*. – *Tombo* 23: 34.
- ASAHINA, S. (1974): Interspecific hybrids among the Odonata. – *Japanese Journal of Zoology* 17: 67-75.
- ASKEW, R.R. (1988): *The Dragonflies of Europe*. – Harley Books, Colchester,

- 291 S.
- BICK, G.H. & J.C. BICK (1981): Heterospecific pairing among Odonata. – *Odonatologica* 10: 259-270.
- CHOVANEC, A. (2017a): Interspezifische Paarungsversuche unterschiedlicher Libellenarten (Odonata). – *Zeitschrift der Arbeitsgemeinschaft Österreichischer Entomologen* 68: 91-94.
- CHOVANEC, A. (2017b): Die Libellenfauna (Odonata) eines Überlauf- und Versickerungsbeckens: Artenspektrum und phänologische Aspekte. – *Libellula* 36 (1/2): 23-44.
- CHOVANEC, A. (2017c): Auswirkungen von Restrukturierungsmaßnahmen am Rußbach (Niederösterreich, Weinviertel) auf die Libellenfauna (Insecta: Odonata). – *Wissenschaftliche Mitteilungen aus dem Niederösterreichischen Landesmuseum* 27: 69-96.
- CHOVANEC, A. (2018): Beobachtungen zum Sitzverhalten des Südlichen Blaupfeils (*Orthetrum brunneum*) und anderer Libellulinae (Odonata: Libellulidae). – *Zeitschrift der Arbeitsgemeinschaft Österreichischer Entomologen* 70: 9-18.
- CHOVANEC, A. (2019): Nachweis von *Orthetrum brunneum* (Odonata: Libellulidae) an einer kleinen überrieselten Asphaltstraße in Niederösterreich: Verhaltensbeobachtungen und Aspekte der Habitatwahl. – *Mercuriale* 18/19: 43-57.
- CHOVANEC, A. (2020): Zur Aussagekraft unsystematisch erhobener Libellendaten (Insecta: Odonata) aus einem gewässerlosen Garten. – *Beiträge zur Entomofaunistik* 21: 181-210.
- CHOVANEC, A. (2022a): A2 Süd Autobahn – Matzendorf /Hölles – Chlorid-bezogene libellenkundliche Untersuchung an Becken – 2. Unveröff. Studie im Auftrag der ASFINAG Bau Management GmbH, Wien, 55 S.
- CHOVANEC, A. (2022b): Populationsdynamische Prozesse bei der Großen Heidelibelle *Sympetrum striolatum* (CHARPENTIER, 1840) an einem kleinen, schnell zuwachsenden Feuchtgebiet in Niederösterreich (Odonata: Libellulidae). – *Naturkundliche Mitteilungen aus den Landessammlungen Niederösterreich* 32: 21-40.
- CHOVANEC, A. & K. SCHAUFLENER (2021): Libellenkundliche Untersuchungen der Becken 1 und 2 an der A2 in Matzendorf-Hölles (Niederösterreich). – Unveröff. Studie im Auftrag der ASFINAG Bau Management GmbH, Wien, 40 S.
- CORBET, P. (1999): Dragonflies – Behaviour and Ecology of Odonata. – Harley Books, Colchester, 829 S.
- CUVELIER, J. (2003): Die Falsche geangelt – Teil I. – *Mercuriale* 3: 39.
- DE VISSCHER, M.-N. (1989): Errare libellulum est. – *Martinia* 12 (2): 43.
- DUMONT, H.J., A. DEMIRSOY & D. VERSCHUREN (1987): Breaking the Calopteryx-bottleneck: taxonomy and range of *Calopteryx splendens waterstoni* SCHNEIDER, 1984 and of *C. splendens tschaldirica* BARTENEF, 1909 (Zygoptera: Calopterygidae). – *Odonatologica* 16 (3): 239-247.
- EBERHARD, W.G. (2010): Evolution of genitalia: theories, evidence, and new directions. – *Genetica* 138: 5-18.
- EDA, S. (1970): Triple-connection in the Odonata [japanisch mit englischem Titel und summary]. – *Tombo* 13: 17-20.
- EDA, S., T. USUI & M. OKUMA (1973): Further observations on the triple-connection of Odonata. – *Tombo* 16: 16-17.
- FRÖMEL, T. & M. FRANK (2020): Paarungsversuch von *Sympecma fusca* und *Lestes virens* (Odonata: Lestidae). – *Libellen in Hessen* 13: 89-92.

- HACET, N. (2010): An anomalous connection in the genus *Aeshna fabricius*, 1775 (Odonata: Aeshnidae) with an additional record of *Aeshna cyanea* (Müller, 1764) from Turkish Thrace. – *Acta entomologica serbica* 15 (1): 1-6.
- HEIDEMANN, H. (1982): Geschlechtliche Verirrungen einheimischer Libellen. – *Libellula* 1 (2): 49-50.
- HEYMER, A. (1969): Fortpflanzungsverhalten und Territorialität bei *Orthetrum coerulescens* (FABR., 1798) und *O. brunneum* (FONS., 1837) (Odonata; Anisoptera). – *Revue Comportement Animal* 3: 1-24.
- HEYMER, A. (2001): Gedanken zum „Vier-Beine-Sitzen“ bei Libellen. – *Notulae odonatologicae* 5: 97-108.
- JURZITZA, G. (1966): Über interspezifische Paarungsversuche bei Odonaten. – *Beiträge zur naturkundlichen Forschung in Südwestdeutschland* 25: 71-72.
- KAGIMOTO, B. (1998): Some observations on the two cases of heterospecific tandem between *Orthetrum albistylum speciosum* male and *O. poecilops miyajimaense* female (in Japanese with English translation of the title). – *Tombo* 41: 50-51.
- KUNATH, G. (1991). Interessante Fehlkoppelungen bei Kleinlibellen (Zygoptera). – *Libellula* 10: 155-156.
- KUNZ, B. (2003): Die Falsche geangelt – Teil II. *Mercuriale* 3: 39.
- KUNZ, B. (2010): Heterospecific copulation with subsequent oviposition in Libellulidae (Odonata). – *Libellula* 29: 223-230.
- KUNZ, B. (2015): Paarungsaktivitäten mit Dreifach- und Vierfachverbindungen bei *Gomphus vulgatissimus* (Odonata: Gomphidae). – *Libellula* 34: 73-83.
- L'HOSTE, R. (1971): Captures et observations d'Odonates (2e note). – *Entomologiste* 27 (4/5): 104-112.
- MANGER, R. (2011): Copula of *Sympecma fusca* and *Sympecma paedisca* observed for the second time in the Netherlands. – *Brachytron* 14 (1): 59-63.
- MARTENS, A. (1999): Fortpflanzungsverhalten der Libellen: eine faszinierende Vielfalt. – In: STERNBERG, K. & R. BUCHWALD: Die Libellen Baden-Württembergs. Band 1: Allgemeiner Teil, Kleinlibellen (Zygoptera). – Ulmer, Stuttgart: 141-156.
- MILLER, M.N. & O.M. FINCKE (2004): Mistakes in sexual recognition among sympatric Zygoptera vary with time of day and color morphism (Odonata: Coenagrionidae). – *International Journal of Odonatology* 7: 471-491.
- MONETTI, L., R.A. SÁNCHEZ-GUILLÉN & A. CORDERO RIVERA (2002): Hybridization between *Ischnura graellsii* (VANDER LINDEN) and *I. elegans* (RAMBUR) (Odonata: Coenagrionidae): are they different species? – *Biological Journal of the Linnean Society* 76: 225-235.
- MOORE, N. W. (1991): The development of dragonfly communities and the consequences of territorial behaviour: a 27 year study on small ponds at Woodwalton Fen, Cambridgeshire, United Kingdom. – *Odonatologica* 20: 203-231.
- PAULSON, D. (1974): Reproductive isolation in damselflies. – *Systematic Zoology* 23: 40-49.
- PAULSON, D. (2019): Dragonflies & Damselflies – A Natural History. – Ivy Press, Brighton, 224 S.
- QUANTE, U. (2022): Die Libellen der Holmer Teiche. – *Mitteilungen der AG Libellen in Niedersachsen und Bremen* 4: 19-38.
- RAAB, R. & J. PENNERSTORFER (2006): Die Libellenarten Österreichs. – In: R. RAAB, A. CHOVANEC, J. PENNERSTORFER: Libellen Österreichs. – Springer, Wien, New

- York: 71-278.
- REHFELDT, G.E. (1993): Heterospecific tandem formation in *Sympetrum depressiusculum* (Sélyns) (Anisoptera: Libellulidae). – *Odonatologica* 22: 77-82.
- ROBERT, P.-A. (1959): Die Libellen (Odonaten). – Kümmerly & Frey, Geographischer Verlag, Bern, 404 S.
- SÁNCHEZ-GUILLÉN, R.A., H. VAN GOSSUM & A. CORDERO RIVERA (2005): Hybridization and the inheritance of female colour polymorphism in two ischnurid damselflies (Odonata: Coenagrionidae). – *Biological Journal of the Linnean Society* 85: 471-481.
- SÁNCHEZ-GUILLÉN, R.A., M. HAMMERS, B. HANSSON, H. VAN GOSSUM, A. CORDERO-RIVERA, D.I. GALICIA MENDOZA & M. WELLENREUTHER (2013): Ontogenetic shifts in male mating preference and morph-specific polyandry in a female colour polymorphic insect. – *BMC Evolutionary Biology* 2013, 13:116 <http://www.biomedcentral.com/1471-2148/13/116>
- SCHIEL, F.-J. (2016): Paarungsversuch eines Männchens von *Ischnura pumilio* mit einem Männchen von *Erythromma viridulum* (Odonata: Coenagrionidae). – *Mercuriale* 16: 53-55.
- SCHMID, F. (2012): Fehlpaarungen von *Sympetma fusca* und *S. paedisca* (Odonata: Lestidae). – *Mercuriale* 12: 33-36.
- SEGGEWISSE, E. (2008): Paarungsirrtümer bei Libellen. – *Mercuriale* 8: 48-49.
- STARK, W. (1971): Zur Auffindung der Großlibelle *Aeschna subarctica* interlineata ANDER 1944 in der Steiermark. – *Entomologisches Nachrichtenblatt*, 23 (2): 65-67.
- STERNBERG, K. & R. BUCHWALD (2000): *Orthetrum brunneum*. – In: STERNBERG, K. & R. BUCHWALD: Die Libellen Baden-Württembergs. Band 2. – Ulmer, Stuttgart: 477-492.
- SVENSSON, E.I., F.E. EROUKHMANOFF, K. KARLSSON, A. RUNEMARK & A. BRODIN (2010): A role for learning in population divergence of mate preferences. – *Evolution* 64: 3101-3113.
- TAKAHASHI, Y. & M. WATANABE (2011): Male mate choice based on ontogenetic colour-changes of females in the damselfly *Ischnura senegalensis*. – *Journal of Ethology* 29 (2): 293-299.
- TAMM, K., M. SEEHAUSEN & A. PIX (2015): Interspezifische Paarungsversuche von *Cordulegaster bidentata* mit *Aeshna cyanea* und *A. juncea* (Odonata: Cordulegasteridae, Aeshnidae). – *Libellula* 34: 175-180.
- TENNESSEN, K.J. (1982): Review of reproductive isolating barriers in Odonata. – *Advances in Odonatology* 1: 251-265.
- TYNKKYNNEN, K., A. GRAPPUTO, J.S. KOTIAHO, M.J. RANTALA, S. VÄÄNÄNEN & J. SUHONEN (2008): Hybridization in *Calopteryx* damselflies: the role of males. – *Animal Behaviour* 75: 1431-1439.
- UTZERI, C. & C. BELFIORE (1990): Tandem anomali fra Odonati (Odonata). – *Fragmenta Entomologica Roma* 22: 271-287.
- WADA, S. (2000): Observation on a Y-shaped triple connection of *Lestes temporalis* Selys [japanisch mit englischem Titel und summary]. – *Tombo* 42: 61-62.
- WESENBERG-LUND, C. (1913): Odonaten-Studien. Mitteilungen aus den biologischen Süßwasserlaboratorien Hilleröd u. Lyngby (Dänemark). Nr. XVI. – *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie* 6: 373-422.
- WESENBERG-LUND, C. (1943): Biologie der Süßwasserinsekten. – Reprint 1989, Koeltz Scientific Books, Königstein/Wiesbaden, 682 S.

- WILDERMUTH, H. (2015): Paarungsversuch von *Sympetrum depressiusculum* mit *Orthetrum coerulescens* (Odonata: Libellulidae). – *Mercuriale* 15: 59-62.
- WILDERMUTH, H. & A. MARTENS (2019): Die Libellen Europas. Alle Arten von den Azoren bis zum Ural im Porträt. – Quelle & Meyer, Wiebelsheim, 958 S.