H. BEUTLER, Beeskow

Was ist *Libellula quadrimaculata* ab. *praenubila* NEWMAN, 1833?

Summary Several dates to the phenology, ecology, zoogeography and sex-ratio in *L. quadrimaculata* ab. *praenubila* are discussed. The polymorphism in wing-colouring of *L. quadrimaculata* (ab. *praenubila*, *contacta*, *dittrichi*) is considered as a mechanism which is released ecologically. There are many causes that the colour-polymorphism within the imaginal stage may be induced by a higher water temperature in one of the late larval instars. To clarify this exactly, further experiments are needful. In connection with all these findings *Libellula relictata* BELYSHEV, 1973 is being supposed as identical with *L. quadrimaculata* ab. *praenubila* NEWMAN, 1833.

Резюме Автор дает данные о фенологии, экологии, зоогеографии и о отношении пола от *L. quadrimaculata* ab. *praenubila*. Полиморфизм окраски крыльев от *L. quadrimaculata* (ab. *praenubila*, *contacta*, *dittrichi*) помечает экологическим начальным механизмом. Ссылаясь на данные думает, что *L. relictata* BELYSHEV, 1973 и *L. quadrimaculata* ab. *praenubila* NEWMAN, 1833 тождественные.

Einleitung

Nach der Färbung der Flügelmembranen ist *Libellula quadrimaculata* L. eine polymorphe Art. In seinem Bestimmungsschlüssel für ihre Aberrationen unterscheidet BARTENEV (1930) vier Formen. Die eine — ab. *flavescens* BRITT — wird zur Kennzeichnung von Individuen mit ausgedehnter Gelbfärbung der Flügel verwendet. Alle übrigen — ab. *praenubila* NEWMAN, *contacta* BARTENEV, *dittrichi* SCHOLZ — bezeichnen jedoch Individuen mit lediglich graduell verschieden starker Ausprägung zusätzlicher fleckiger Verdunkelungen am Nodus und hinter dem Pterostigma in allen Flügeln. Bei der Aberrante *praenubila* sind diese Verdunkelungen in den Membranen stets voneinander, in den Hinterflügeln auch vom schwarzen Basisfleck getrennt.

Wegen der Häufigkeit im Areal gab nun speziell die Form *praenubila* schon öfter Anlaß zu ausführlichen Erörterungen. Allen gemeinsam ist die Ansicht, daß *praenubila* eine ältere konservative atavistische Form von *L. quadrimaculata* sei, die vornehmlich im weiblichen Geschlecht existiere und im Artareal neben der Form *typica* diskontinuierlich vorkomme, mit einer deutlichen Häufung in den reliktenreichen Gebieten der südlichen Palaearktis (BARTENEV 1930, BELYSHEV 1973, SCHMIDT 1957).

Eben diese Argumentation bildet nun aber auch den Kern der Beschreibung einer Art, nämlich der von *Libellula relictata* BELYSHEV (nec. BELYSHEV & KIAUTA, s. KIAUTA 1981) aus

dem Süden von Primorje/Ostsibirien (UdSSR). Die Art wurde aus „zoogeographischen und biologischen Gründen“ eingeführt, ist aber morphologisch mit *L. quadrimaculata* ab. *praenubila* völlig identisch (BELYSHEV 1973).

Die Ergebnisse von Freilandbeobachtungen und die eines ergänzenden einfachen Experimentes lassen es gerechtfertigt erscheinen, das Problem des Farbpolymorphismus bei *L. quadrimaculata* erneut aufzugreifen und von seiner Kausalität her ökologisch zu deuten.

1. Phänologischer Aspekt

In Südostbrandenburg, woher die Mehrzahl der hier verwertbaren Daten stammt, fliegt *L. quadrimaculata* im Mittel vom 17. 5. bis 15. 8. eines jeden Jahres ($\bar{x}$ für 8 Jahre), Extremwerte der Flugzeit der Imago: 11. 5. (1981) und 30. 8. (1983).

Bei Emergenzuntersuchungen an verschiedenen Larvengewässern fiel auf, daß im Mai und Anfang Juni, wenn selbst flache Gewässer noch kühl sind, nahezu ausschließlich die Form *typica* schlüpfte. Erst später, mit zunehmender Erwärmung der Larvengewässer im Juni schlüpften mithin auch Individuen der ab. *praenubila*. Ihr Anteil erhöhte sich dann i. d. R. bis zum Ende der Emergenz der Art im Juli. Dieser pauschal ermittelte Sachverhalt wird durch phänologisch differenzierte Imaginalfänge gestützt.

In nennenswerter Zahl wurden *praenubila*-Phänotypen im Mittel nicht vor dem 15. Juni gefangen oder registriert. Die zeitigste Beob-

achtung dieser Morphe überhaupt datiert vom 2. 6. 1982 (Grubenteich b. Annahütte/NL, Kreis Senftenberg: ein Weibchen an Exuvie). Unter den von Mai bis Mitte Juni erbeuteten adulten Vierflecken gab es — wenn überhaupt — ab. *praenubila* nur ausnahmsweise. Etwa ab Mitte Juni änderte sich stellenweise dieses Bild. Der *praenubila*-Anteil wuchs an. Unter den im Frühsommer schlüpfenden Imagines erreichte er in bestimmten Jahren und an thermisch begünstigten Gewässern sogar annähernd einhundert Prozent. Ein Indiz dafür ist der hohe Anteil von *praenubila*-Morphen unter den subadulten Sommer-Imagines der drei Stichproben aus Südostbrandenburg und Mecklenburg (Tabelle 1).

Die Erkenntnis des phänologisch späteren Erscheinens der aberranten Morphen ist aber keineswegs neu. Das zeitlich gestaffelte Vorkommen beider Formen wurde lediglich anders gedeutet. Bereits BELYSHEV (1973) kann unter Berufung auf SCHARLEMAN & ARTOBOLVSKII (1915) darauf verweisen. Er schildert dazu auch eigene Beobachtungen aus Primorje. Der Fakt des zeitlich späteren Fluges von Imagines mit ausschließlich *praenubila*-Phänotyp ist einer der von BELYSHEV (1973) für die Beschreibung der Art *L. relicta* angeführten Gründe.

Um den durch Feldbeobachtungen gewonnenen Eindruck der möglichen Wirkung einer erhöhten Wassertemperatur während des letzten Larvenstadiums auf die Ausprägung der Morphe *praenubila* bei der Imago zu verifizieren, wurde ein einfaches Experiment durchgeführt. Sechzehn Z-Larven von *L. quadrimaculata* aus einem Sandgrubenweiher SE Beeskow (Friedländer Berg), Bezirk Frankfurt/O., wurden vom 17. 4. 1985 an im Aquarium bei einer Wassertemperatur von 22 bis 28 °C gehalten und reichlich mit lebenden Daphnien gefüttert. Sechs von ihnen gingen ein; drei blieben beim Schlupf in der Exuvie stecken. Die restlichen Larven verwandelten sich zwischen 27. 4. und 13. 5. erfolgreich in Imagines. Alle sieben waren *praenubila*-Phänotypen (2 ♂♂, 5 ♀♀). Zu ergänzen bleibt, daß am Herkunftsort der zum Test verwendeten Larven 1985 weder der Schlupf noch der Fang aberranter Phänotypen von *L. quadrimaculata* gelang. In dem kühlen sonnenscheinarmen Frühjahr und Frühsommer gab es dort — anders als in den beiden Jahren zuvor — nur Imagines der Form *typica*.

2. Ökologischer Aspekt

Die Form *praenubila* und die ihr ähnlichen Aberrationen von *L. quadrimaculata* können

nicht generell als Ökotyp einer bestimmten Gewässerform aufgefaßt werden. Im Norden Mitteleuropas fällt ihre Präsenz und Häufigkeit vielmehr deutlich mit dem Angebot thermisch begünstigter Larvengewässer verschiedenen Typs zusammen. Diese Abhängigkeit dürfte sich im äußersten Norden des Areals noch markanter äußern, im Süden jedoch weniger streng sein.

In Südostbrandenburg schlüpfen aberrante Imagines neben der Form *typica* besonders an kleineren flachen Gewässern mit submerser Vegetation, die bei entsprechender Besonnung schon im Frühjahr hohe Temperaturspitzen erreichen können, z. B. Sand- und Lehmgrubenweiher, Torfstichgewässer, Lagg-Zonen der Übergangsmoore, Tagebaugewässer mit Zwiebelbinsen-Tauchrasen (*Juncus bulbosus*), Feldweiher und vegetationsreiche Buchten kleinerer Seen. In diese Richtung weisen auch die Befunde von BARTENEV (1930) aus dem Gebiet des Asowschen Meeres: „Atschuewsche überschwemmte Wiesen („Plawni“)“ Die dort zwischen 21. 5. und 30. 6. 1929 gesammelten 87 Vierfleck-Imagines waren fast ausschließlich aberrante Morphen (2 *contacta*, 77 *praenubila*).

3. Zoogeographischer Aspekt

L. quadrimaculata hat eine circumboreale Verbreitung (GEIJSKES & van TOL 1983). Mit Ausnahme Westsibiriens wird die Form *praenubila* sporadisch aus dem gesamten Bereich, gehäuft aus dem Süden ihres europäisch-asiatischen Areales angegeben (BARTENEV 1930, SCHMIDT 1957). Nach SCHMIDT (1957) kommt sie auch in der Nearktik (Ontario/Canada) vor. Die „reliktenreichen Gegenden der Palaearktik“ (Teile Westeuropas, Kaukasien, Ussuri-Gebiet), für die BARTENEV (1930) *L. quadrimaculata* ab. *praenubila* als verhältnismäßig häufig nennt, befinden sich einschließlich der terra *typica* von *L. relicta* ohne Ausnahme im klimatisch günstigeren Süden des Areales, etwa zwischen 40 und 50° nördl. Br. Mit zunehmender Annäherung an die nördliche Arealgrenze und einhergehender Klimaverschlechterung wächst aber auch die Sporadität des Vorkommens aberranter Morphen der Art. Hinweise auf noch sporadisches Vorkommen im Bereich der N-Arealgrenze gibt es aus Schweden (SAHLÉN 1985) und Finnland (SCHMIDT 1957). Auch für den europäischen Teil der UdSSR gilt ab. *praenubila* als selten bis sehr selten (BARTENEV 1930, BELYSHEV 1973).

Präsenz und Häufigkeit der Morphe *praenubila*

korrelieren offenbar mit der geographischen Breite – ein weiteres Indiz für die eingangs geäußerte These der Abhängigkeit ihrer Existenz vom Temperaturregime der Brutgewässer.

4. Geschlechterverhältnis

BARTENEV (1930) und auch BELYSHEV (1973) verweisen mit Nachdruck auf einen erheblichen Weibchenüberschuß resp. die Seltenheit von Männchen bei der Form *praenubila*, desgl. bei *L. relictata*. Daß dies nicht in jedem Falle zutrifft, zeigen die Relationen zwischen Männchen und Weibchen in Tab. 1. Von den insgesamt gefangenen 77 *praenubila*-Individuen waren 38 männlichen und ebensoviele weiblichen Geschlechtes (1 sex indet.). Das zu seiner Mehrzahl an subadulten Individuen ermittelte Ergebnis paßt auch gut zu dem durch Exuvienaufsammlungen für *L. quadrimaculata* gewonnenen Bild (Männchenanteil 33,3–52 %). Ein geringfügiger Weibchenüberschuß scheint bei dieser, wie auch bei anderen Anisopterenarten, die Regel zu sein. Ein mögliches Geschlechterungleichgewicht kann lokal und ausnahmsweise in einer 1 2-Relation zwischen Männchen und Weibchen gipfeln. Damit scheint ein Grenzwert erreicht zu sein, der den zur Begattung minimal erforderlichen Männchenanteil markiert (BEUTLER, i. Dr.).

Unter diesen Gesichtspunkten ist kaum zu verstehen, daß es eine Libellulidenart geben könnte, die nahezu ausschließlich im weiblichen Geschlecht existieren sollte (*L. relictata*, s. BELYSHEV 1973).

Die eingangs genannte These für die Seltenheit von *praenubila*-Männchen wird erst dann verständlich, wenn man in Rechnung stellt, daß die diese Aberration kennzeichnenden Merkmale (rauchbraune Flecke der Flügelmembranen) bei den Männchen insgesamt viel schwächer ausgeprägt sind als bei den Weibchen. Ein Parallellfall dazu findet sich in der sexualdimorphen Ausprägung des Flügelspitzenfleckes bei *Libellula fulva* MÜLLER. Dieser Unterschied ist bei der Betrachtung größerer Serien von *L. quadrimaculata* sehr augenscheinlich. Der große Teil der *praenubila*-Männchen mit nur schwach brauner Wölkung weniger Zellen im Pterostigmabereich ist im Fluge nicht von der Form *typica* zu unterscheiden. Beim visuell orientierten Fang ad. *praenubila*-Imagines ist im Felde die Chance daher groß, daß selektiv die in den Flügeln meist auffälliger pigmentierten Weibchen (regelmäßiger mit größeren Flecken!) erbeutet werden, was ihren Anteil überdimensional hoch erscheinen lassen kann.

	n	♂♂	♀♀	sex indet.
Grubenteich b. Annahütte/NL (Kr. Senftenberg) 19.–22. 6. 1984				
	adult			
ab. <i>praenubila</i>	1	1	—	—
f. <i>typica</i>	4	3	1	—
	subadult			
ab. <i>praenubila</i>	41	16	25	—
f. <i>typica</i>	5	3	2	—
	51	23	28	—
Grubenteich b. Annahütte/NL (Kr. Senftenberg) 25. und 30. 7. 1984				
	subadult			
ab. <i>praenubila</i>	19	12	7	—
f. <i>typica</i>	2	2	—	—
	21	14	7	—
NSG Degensmoor b. Wesenberg (Kr. Neustrelitz) 22. 6. 1977, leg. G. STÖCKEL				
	adult			
ab. <i>praenubila</i>	6	4	2	—
f. <i>typica</i>	6	5	1	—
	subadult			
ab. <i>praenubila</i>	10	5	4	1
f. <i>typica</i>	—	—	—	—
	22	14	7	1

Tab. 1. Anteil der Aberration *praenubila* NEWMAN unter Sommerfängen von *Libellula quadrimaculata* L. aus Südostrandenburg und Mecklenburg.

5. Schlußfolgerungen und Diskussion

Bezüglich des Farbpolymorphismus von *L. quadrimaculata* sprechen alle erörterten Faktoren für einen ökologisch auslösenden Mechanismus. Die Möglichkeit zu dieser Form intraspezifischer Variabilität setzt Fixierung im Genom der Art voraus.

Offensichtlich besteht ein ursächlicher Zusammenhang zwischen der Einwirkung einer höheren Wassertemperatur auf die Larven im Brutgewässer und der phänotypischen Manifestierung aberranter Morphen bei den Imagines. Ob hierbei einzig und allein das letzte Larvenstadium die sensible Phase repräsentiert, eine über einen gewissen Zeitraum wirksame Temperatursumme oder nur ein einmalig zu erreichender bzw. kurzfristig zu überschreitender Grenzwert der Wassertemperatur physiologischer Auslöser ist, wird im Detail durch gezielte Experimente zu erkunden sein.

Ab. *praenubila* und die ihr ähnlichen Aberrationen (*contacta*, *dittrichi*) sind Temperatormorphen des Vierflecks, *L. quadrimaculata*. Nach den sie kennzeichnenden Merkmalen verkörpern sie nichts anderes als subjektiv ausgewählte Fixpunkte einer kontinuierlichen Va-

riationsreihe. Zumindest zwischen den Formen *typica*, *praenubila* und *contacta* zeigt das gesichtete Material nach der Quantität der Membranpigmentierung fließende Übergänge (siehe auch Abb. 3. Umschlagseite).

Ein in diesem Zusammenhang nicht von der Hand zu weisender individueller Alterspolymorphismus scheidet aus, da die aberanten Imagines bereits kurz nach Vollendung des Schlupfes mit der ersten Entfaltung ihrer Flügel eindeutig als solche kenntlich sind. Im übrigen schließen völlige morphologische Identität mit *L. quadrimaculata* f. *typica*, auch der Exuvie resp. Larve von ab. *praenubila* und die Paarung aberranter mit typischen Individuen eine evtl. noch nicht erkannte sibling species aus.

Ab. *praenubila* ist somit weder die atavistische Form einer jungen (glazialen) progressiven Art (*L. quadrimaculata*), noch deckt sich die Häufigkeit ihrer Erscheinung mit dem Alter irgendeiner Fauna, wie BELYSHEV (1973), im wesentlichen auch BARTENEV (1930) und SCHMIDT (1957) ihren Status deuten. Selbst der Fakt weitestgehender Kongruenz der Regionen, aus denen sie besonders häufig gemeldet ist, mit Reliktzentren der südlichen Palaearktis ist allein aus den ökologischen Beziehungen und von der geographischen Situation her erklärbar, ohne zwangsläufig eine (imaginäre!) „urähnliche Form“ (BARTENEV, 1930) als ihren Vorgänger annehmen zu müssen.

Man könnte nun vorerst geneigt sein, in *Libellula relictata* BELYSHEV sei eine solche fortlebende Stammart gefunden. Dem stehen aber die Artbeschreibung selbst (BELYSHEV 1973) und in Beziehung zu dieser auch alle o. g. Befunde entgegen, die eher eine Identität von *L. relictata* mit *L. quadrimaculata* ab. *praenubila* augenscheinlich werden lassen.

Nach ihrer Morphologie werden beide ausdrücklich als völlig identisch bezeichnet. Einzig und allein soll das beide kennzeichnende Merkmal in den Flügeln bei *L. relictata* einheitlicher und prägnanter sein. Jedoch entspricht das bei BELYSHEV (1973, S. 193, Abb. 46) abgebildete rechte Flügelpaar einer *L. relictata* ganz und gar dem einer ab. *praenubila*, bei der aber insbesondere die Verdunkelung um den Nodalpfleck oft noch eine größere Ausdehnung erreicht. Auch hinsichtlich der mutmaßlichen Selten-

heit der Männchen von *L. relictata* drängen sich – wie oben gezeigt – Parallelen zu den aberanten Morphen von *L. quadrimaculata* förmlich auf. Es gibt somit auch keinen stichhaltigen biologischen Grund für die Berechtigung des in Rede stehenden Taxons. Schließlich und endlich bleibt festzustellen, daß sich die wenigen bekannten „reliktären“ Vorkommen der *L. relictata* im südlichen Bereich des Areals von *L. quadrimaculata* befinden. In Hinblick auf ihre geographische und klimatische Situation stellt sich zwangsläufig die Frage, weshalb *L. quadrimaculata* nicht auch hier – noch eher als anderswo – dazu befähigt sein sollte, neben der typischen auch aberrante Morphen, z. B. ab. *praenubila* hervorzubringen.

Dank sagung

Für die Möglichkeit der Auswertung der Imaginalfänge aus dem Degensmoor danke ich den Herren G. STÖCKEL (Neustrelitz) und Prof. Dr. G. PETERS (Berlin) sehr herzlich, meiner Frau für Ihre Unterstützung bei den Feldstudien sowie für die Anfertigung der Fotos.

Literatur

- BARTENEV, A. N. (1930): Über die Aberrationen von *Libellula quadrimaculata* L. – Zool. Anz., 87, 191–198.
 BELYSHEV, B. F. (1973): Strekozy sibirii (Odonata), Vol. I/1. – Novosibirsk.
 BEUTLER, H. (i. Dr.): Zur Schlupfrate und zum Geschlechterverhältnis einheimischer Großlibellen (Anisoptera). – Ent. Abh. Mus. Tierk. Dresden.
 GEIJSKES, D. C., & J. van TOL (1983): De libellen van Nederland (Odonata). – Hoogwood (N. H.).
 KIAUTA, B. (1981): Annotated catalogue and bibliography of taxa introduced in Odonata from 1971–1980. – Utrecht.
 SAHLÉN, G. (1985): Sveriges Trollsländor (Odonata), Fältbiologerna. – Sollentuna.
 SCHARLEMAN, E. V., & G. ARTOBOLEVSKII (1915): Materialy po faune strekoz okrestnostey kiev. – Kiev.
 SCHMIDT, E. (1957): Ist unser Vierfleck (*Libellula quadrimaculata* LINNÉ 1758) eine homogene Art (Odonata)? – Ent. Zeitschr., 67, 91–96. – Stuttgart.

Anschrift des Verfassers:
 Horst Beutler
 Frankfurter Straße 23/63-13
 Beeskow
 DDR - 1230

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Entomologische Nachrichten und Berichte](#)

Jahr/Year: 1986

Band/Volume: [30](#)

Autor(en)/Author(s): Beutler Horst

Artikel/Article: [Was ist Libellula quadrimaculata ab. praenubila Newman, 1833? 97-100](#)