

Weibchenpolymorphismus, Geschlechterverhältnis und Größenunterschiede in französischen Populationen von *Boyeria irene* (Odonata: Aeshnidae)

Dirk Johannes Mikolajewski, Dirk Miksche,
Klaus Guido Leipelt und Frank Suhling

eingegangen: 2. November 1999

Summary

Female polymorphism, sex ratio and size differences in French populations of Boyeria irene (Fonscolombe) (Odonata: Aeshnidae) – In July 1999 exuviae were collected at three river systems in southern and southwestern France. Females were polymorphic in regard to cercus length. Whereas at the Gardon de Mialet the ratio of females with long and females with short cerci was about 50 %, we found 41 % females with long cerci at the Gardon de St. Jean and only 12 % at the Aveyron-system. The sex ratio was slightly female biased at all sites. The size (labium length) was significantly different between males and females at all rivers, but did not differ between the two female forms. The ratio of the female forms is compared with results from other parts of the range.

Résumé

En juillet 1999, on a pris plusieurs essais de *B. irene* au Sud et Sudouest de la France. Les femelles étaient polymorphes à l'égard de longueur des cerci. Pendant qu'on a trouvé des relations relativement égales concernant des femelles des cerci longs et courts au Gardon de Mialet, 41 % respectivement 12 % des femelles au Gardon de St. Jean respectivement Aveyron avaient des cerci longs. A tous les endroits d'essai, la relation du sexes était déplacée un peu en faveur des femelles. Il y avait une grande différence entre la grandeur (longueur des labiums) des femelles et mâles des trois endroits d'essai mais il n'y avait pas de différence importante entre la longueur des labiums des femelles entre eux. Des relations numériques ont été comparées avec autres statistiques d'autres endroits.

Dirk Johannes Mikolajewski, Dirk Miksche, Klaus Guido Leipelt, Dr. Frank Suhling,
Zoologisches Institut, Technische Universität Braunschweig, Fasanenstraße 3,
D-38092 Braunschweig
E-mail: d.mikolajewski@tu-bs.de, k.leipelt@tu-bs.de, f.suhling@tu-bs.de

Zusammenfassung

Im Juli 1999 wurden an mehreren Probestellen an drei Flußsystemen im Süden und Südwesten Frankreichs Exuvien von *Boyeria irene* gesammelt. Die Weibchen waren polymorph in Hinsicht auf die Länge der Cerci. Während am Gardon de Mialet noch ein ausgeglichenes Verhältnis von Weibchen mit langen und Weibchen mit kurzen Cerci vorgefunden wurde, hatten am Gardon de St. Jean 41 % und am Aveyron nur 12 % der Weibchen lange Abdominalanhänge. Das Geschlechterverhältnis war an allen Probestellen leicht zu Gunsten der Weibchen verschoben. Es wurde ein signifikanter Größenunterschied (Labiumlänge) zwischen Weibchen und Männchen der drei Probestellen festgestellt, allerdings bestand nirgendwo ein signifikanter Unterschied zwischen der Labiumlänge der beiden Weibchenformen. Die Zahlenverhältnisse der Weibchenformen wurden mit anderen bereits vorliegenden Daten aus anderen Teilen des Verbreitungsgebietes verglichen.

Einleitung

Bei Libellen tritt Weibchen-Polymorphismus recht häufig auf (CORBET 1999). Am bekanntesten ist der Farbpolymorphismus bei Arten der Familie Coenagrionidae (CORDERO & ANDRÉS 1996). Weniger bekannt ist der Weibchenpolymorphismus bei Anisopteren. Bei *Boyeria irene* gibt es zwei Formen, die sich in der Länge der Abdominalanhänge unterscheiden, zwischen denen es keine Übergänge gibt: forma typica mit langen und forma brachycerca mit kurzen Cerci (NAVAS 1919). Bereits bei den Larven der letzten Stadien und bei den Exuvien läßt sich erkennen, ob sich Weibchen der langen oder der kurzen Form entwickeln (WENGER 1959). Auch bei der nordamerikanischen *Boyeria vinosa* (Say) ist bekannt, daß zwei unterschiedliche Formen existieren (WENGER 1959, PETERS 1987). Bei *B. grafiana* Williamsom und *B. cretensis* Peters haben alle Weibchen kurze Cerci (WENGER 1959, PETERS in lit.), während bei der asiatischen *B. maclachani* (Sély) nur lange Cerci auftreten. Von der asiatischen *B. sinensis* Asahina ist lediglich das Typus-Männchen bekannt. Der Anteil der beiden Weibchenformen in Populationen von *B. irene* variiert geographisch (WENGER 1959, VICK 1984). Nach WENGER (1959, 1963) ist die Form mit kurzen Anhängen in Nordost-Spanien als die Regel anzusehen, während die Form typica seltener auftritt. BILEK (1964) hat in Südfrankreich überwiegend Weibchen mit langen Abdominalanhängen gefangen. In Marokko hat JACQUEMIN (1985) etwa 60 % Weibchen mit kurzen Anhängen gefunden.

Während eines Aufenthaltes in Südfrankreich im Sommer 1999 sammelten wir an mehreren Flüssen Exuvien von *B. irene* und bestimmten den Anteil der

beiden Weibchen-Formen in den Populationen. Unter Zuhilfenahme der Literaturdaten wollen wir ein geographisches Verbreitungsbild der Weibchen-Formen darstellen. Zusätzlich werden biometrische Daten vorgestellt sowie das Geschlechterverhältnis betrachtet.

Untersuchungsgebiete

Alle Daten wurden in der Zeit vom 12.07. - 24.07.1999 an jeweils mehreren Probestellen in zwei Flußsystemen Frankreichs erhoben:

Flußsystem des Gardon

Der Gardon gehört zum Einzugsgebiet der Rhône und entwässert die Cévennes in das Mittelmeer. Der Gardon weist eine Reihe von Quellflüssen auf, die alle nach den jeweils größten anrainenden Orten benannt sind. An folgenden Probestellen wurden Exuvien gesammelt:

Gardon de Mialet und Gardon de St. Croix (im folgenden zusammenfassend Mialet genannt), 12. - 16.07.1999. (Probestelle 1) etwa 4 km nordwestlich des Ortes Mialet (44°07' N, 3°55' E), (2) bei Malmeillas (44°08' N, 3°52' E), (3) bei la Clède (44°09' N, 3°50' E), (4) bei la Pélucarie (44°10' N, 3°48' E) und (5) bei Moissac (44°10' N, 3°47' E). Es handelte sich bei der ersten Probestelle um einen ca. 500 m langen Flußabschnitt, der etwa 160 m über NN liegt. Die umliegenden Berge erreichen 500 m über NN. Der im Sommer 10 - 20 m breite Fluß fließt in einem 50 bis 100 m breiten Tal. Das Hauptsubstrat wird von faustgroßen Steinen gebildet; nur an einigen Stellen ist ein sandiger Untergrund mit Laubdetritus zu finden. Flache, schnell fließende Abschnitte wechseln sich mit bis zu 1,5 m tiefen, strömungsberuhigten Bereichen ab. Der Fluß wird von 5 bis 20 m hohen Steilwänden oder von mit Büschen bewachsenen Kiesbänken begleitet. Die Strukturen der zweiten Probestelle waren identisch mit der erstgenannten, lediglich die hohen Steilwände fehlten. Die Probestellen 3 bis 5 lagen am Gardon de St. Croix, der den Oberlauf des Mialet bildet. Diese Flußabschnitte ähnelten in ihrer Struktur dem Abschnitt bei Malmeillas, mit zunehmender Nähe zur Quelle wurden die Abschnitte flacher und schmaler; außerdem lagen die gemessenen Wassertemperaturen unter denen des Gardon de Mialet.

Gardon de St. Jean (= St. Jean), 15. - 16.07.1999. (1) Brücke der D907 zwischen St. Jean und Anduze (44°04' N, 3°56' E), (2) Massiès (44°05' N, 3°55' E), (3) l'Arènes (44°04' N, 3°50' E) und bei (4) La Pradelle (44°07' N,

3°47' E). Der Gardon de St. Jean fließt parallel zum Gardon de Mialet. Drei Kilometer nördlich vor Anduze münden die beiden Flüsse ineinander und bilden den Gardon d'Anduze. Auch beim Gardon de St. Jean handelt es sich um einen relativ naturbelassenen Fluß. Das Hauptsustrat wird von Kies bis faustgroßen Steinen gebildet und Kiesbänke wechseln sich mit bis über das Ufer ragenden Erlen und Weidengebüschen ab. Flußbreite und Umgebung ähneln denen des Gardon de Mialet. Die einzelnen Probestellen unterschieden sich hinsichtlich der vorherrschenden Strukturen kaum voneinander. Allerdings war das Wasser 1999 deutlich stärker verschmutzt als im Gardon de Mialet, worauf ausgeprägte Algenüberzüge auf dem Flußgeröll des Gardon de St. Jean hinwiesen.

Flußsystem des Aveyron

Der Aveyron ist ein Nebenfluß des Tarn und entwässert somit das südwestliche Massif Central über die Garonne in den Atlantik. Im Aveyron selbst fanden wir nur sehr wenige Exemplare von *B. irene*; die Daten stammen von zwei Nebenflüssen:

Vère, 20. - 23.07.1999 (44°05' N, 1°39' E). Der Vère ist ein ca. 50 km langer kleiner Fluß, der etwa 10 km nördlich von Albi, Département Tarn, entspringt. Unsere Probestelle lag am Campingplatz von Bruniquel, einem kleinen Ort 1 km vor der Mündung des Vère in den Aveyron. Der an dieser Stelle max. 8 m breite Fluß wird von überhängenden Erlen intensiv beschattet. Seine Tiefe variiert zwischen 0,3 und 0,5 m, nur einige kleine Teilbereiche erreichen eine Tiefe von ca. 0,8 m. Trotz einer relativ schwachen Strömung kommt es nur an den tieferen Stellen zu einer Sedimentation von Sand und Detritus. Das Hauptsustrat wird von größerem Kies gebildet. Das etwa 2 m hohe, steile Ufer ist durch Erlenwurzeln befestigt, die bis ins Wasser reichen. Das Ufer wurde auf der gesamten Höhe in einem 80 - 100 m langen Flußabschnitt gründlich abgesucht.

Viaur, 24.07.1999 (44°08' N, 1°43' E): Beim Viaur handelt es sich um einen Zufluß in den Aveyron, der einen großen Anteil an der Gesamtmenge des vom Aveyron geführten Wassers mitbringt. Unsere Probestelle befand sich nahe des Ortes Garde Viaur unterhalb einer Staustufe. Der Fluß besaß eine Breite von ca. 40 m und im Randbereich eine Tiefe von ca. 80 cm. Das Ufer war leicht unterspült und wurde durch Baumwurzeln befestigt. Wir untersuchten den Fluß auf einer Länge von ca. 100 m am rechten Ufer.

Material und Methoden

Erfassung

Zum Auffinden der Exuvien von *Boyeria irene* wurden bei Probestellen ohne Längenangabe (s.o.) ein Bereich zwischen 50 bis 100 m abgegangen. An beiden Uferseiten wurden auf einem ca. 1,5 m breiten Streifen, gründlich bis in eine Höhe von ca. 2 m, alle Strukturen abgesucht. Die Länge der Strecke richtete sich nach der Dichte der Exuvien. Ziel war es, mindestens 100 Larvenhäute pro Fluß zu sammeln. Die Exuvien wurden eingesammelt und das Geschlecht bestimmt. Bei den Weibchen wurde die Zugehörigkeit zur *forma typica* oder *brachycerca* festgestellt (WENGER 1959). Als Maß für die Größe der Individuen wurde die Fangmaskenlänge bei den Exuvien mittels einer Schieblehre (Genauigkeit: 0,01 mm) gemessen. Die Fangmaskenlänge setzt sich aus der Länge des Prämentums und der Labialpalpen zusammen, gemessen vom Gelenk des Prämentums. Die Messung war nicht bei allen Exuvien möglich, da einige beim Absammeln oder beim Transport zerstört wurden.

Um Daten über die Zusammensetzung von Populationen zu erhalten, ist es im Falle von Exuvienerfassungen erforderlich, während der gesamten Schlupfperiode in möglichst kurzen Abständen die Exuvien abzusammeln (vgl. CORBET & HOESS 1998). Da sich unser Aufenthalt an den einzelnen Probestellen nur über wenige Tage erstreckte, müsste die folgende Fehlerquellen in Betracht gezogen werden: Es wäre möglich, daß die beiden Weibchen-Formen unterschiedliche Schlupfperioden haben und somit von einer Form ein Großteil erst nach unserer Abreise geschlüpft ist. Dem können wir allerdings entgegenhalten, daß wir relativ spät – gegen Ende der Schlupfperiode – die Exuvien erfaßt haben. Bei parallel durchgeführten Larvenerfassungen fanden wir lediglich am Vère noch 2 ausgewachsene Larven. Die Exuvien der früh im Jahr geschlüpften Individuen könnten andererseits bereits zerstört sein. Dies halten wir aber ebenfalls für wenig wahrscheinlich, da *B. irene* an gut geschützten Plätzen bis in Höhen von einigen Metern über dem Wasser schlüpft (z.B. WENGER 1963) und zudem nur wenige heftige Regenfälle auftraten.

Statistische Auswertung

Um Häufigkeitsunterschiede der Weibchenformen bzw. im Geschlechterverhältnis festzustellen, wurden Kontingenztafeltests verwendet. Dazu wurden die Abundanzen aller Probestellen an Mialet, St. Jean und Aveyron jeweils zusammengefaßt. Um Unterschiede in der Größe (= Fangmaskenlänge) der Weibchenformen bzw. der Geschlechter zwischen den Flußsystemen zu

testen, verwendeten wir zweifaktorielle Varianzanalysen (ANOVA). Vom Flußsystem des Aveyron wurde nur bei Exuvien vom Vère die Labiumlänge gemessen. Bei Tieren vom Viaur erfolgte lediglich die Bestimmung des Geschlechts und die Formenbestimmung bei den Weibchen. Die wenigen am Aveyron gefundenen Exuvien wurden nicht weiter in die Auswertung mit einbezogen.

Ergebnisse

Polymorphismus der Weibchen

Die Verteilung der Formen *typica* und *brachycerca* unterschied sich signifikant zwischen den drei Probestellen (Tab. 1; Kontingenztafel: $DF = 2$; $\chi^2 = 46,02$; $p < 0,001$). Die Weibchen der forma *typica* wurden vom Gardon de Mialet nach Westen hin zum Aveyron anteilmäßig deutlich weniger. Während am Mialet knapp über 50 % der Weibchen lange Abdominalanhänge hatten, waren es am St. Jean 41 % und am Aveyron nur 12 %. Am Aveyron ist zu berücksichtigen, daß die Daten von zwei Flüssen zusammengefaßt wurden. Am Viaur besaßen rund 25 % der Weibchen lange Cerci und am Vère etwa 10 % der Weibchen. Dadurch, daß am Vère knapp das Fünffache an Exuvien im Vergleich zum Viaur gefunden wurde, ist der Viaur im Gesamtergebnis des Aveyron unterrepräsentiert.

Die Geschlechterverhältnisse in unseren drei ausgewählten Flußsystemen waren hingegen nicht signifikant unterschiedlich (Tab. 1; Kontingenztafel: $DF = 2$; $\chi^2 = 0,03$; $p = 0,984$): In allen Fällen war das Geschlechterverhältnis in etwa ausgeglichen mit einem leichten Übergewicht zu Gunsten der Weibchen.

Biometrische Unterschiede zwischen den Populationen

Die Weibchen unterschieden sich in der Labiumlänge signifikant zwischen den drei Populationen. Kein Unterschied bestand hingegen in der Labiumlänge zwischen den Formen *typica* und *brachycerca* innerhalb einer Population (Abb. 1A). Setzt man die Labiumlänge der Weibchen mit langen und kurzen Abdominalanhängen in Beziehung zum Fundort, so ist auch hier ein signifikanter Unterschied festzustellen: Während am Gardon de Mialet und am Vère Weibchen der Form *brachycerca* größer waren, verhielt es sich am Gardon de St. Jean entgegengesetzt (Abb. 1A).

Tab. 1: Anzahl der Weibchen von *Boyeria irene* mit langen (typica) und kurzen (brachycerca) Cerci, der prozentuale Anteil der Form typica, die Anzahl der Männchen und das Geschlechterverhältnis in der jeweiligen Population mehreren Flußsystemen Südwestfrankreichs. Hervorgehobene Zahlen sind immer Gesamtsummenangaben für die jeweilige Population. – Tab. 1 Number of females of *Boyeria irene* with long (typica) and short Cerci (brachycerca), percent share of the form typica, number of males and sex ratio from three river system in SW France.

Fundort	Anzahl ♀♀ mit		♀♀	Anzahl ♂♂	Verhältnis ♂ : ♀
	kurzen Cerci	langen Cerci	% lang		
Gardon de Mialet	49	50	50,5	98	0,99
La Pélucarie	6	8		13	
La Clède	14	12		18	
Moissac	9	9		12	
Malmeillas	4	9		20	
l'Affenadou	16	12		35	
Gardon de St. Jean	36	25	41,0	58	0,95
La Pradelle	5	6		13	
Massiès	9	5		8	
L'Arénas	2	2		3	
Brücke D907	20	12		34	
Aveyron	131	18	12,1	144	0,97
Viaur	21	5		25	
Vère	110	13		119	

Da zwischen den Weibchen beider Formen innerhalb einer Population keine signifikanten Größenunterschiede auftraten, wurden sie zum Vergleich mit den Männchen zusammengefaßt (Abb. 1B). Die Männchen waren an allen drei Flüssen signifikant kleiner als die Weibchen. Insgesamt gesehen gab es aber deutliche Unterschiede in der Labiumlänge zwischen den drei Untersuchungsgebieten: Am Vère waren sowohl die Weibchen als auch die Männchen signifikant kleiner als an den beiden anderen Flüssen (Tab. 2). Die Individuen beider Geschlechter vom Mialet waren wiederum signifikant größer als die vom St. Jean (Abb. 1B).

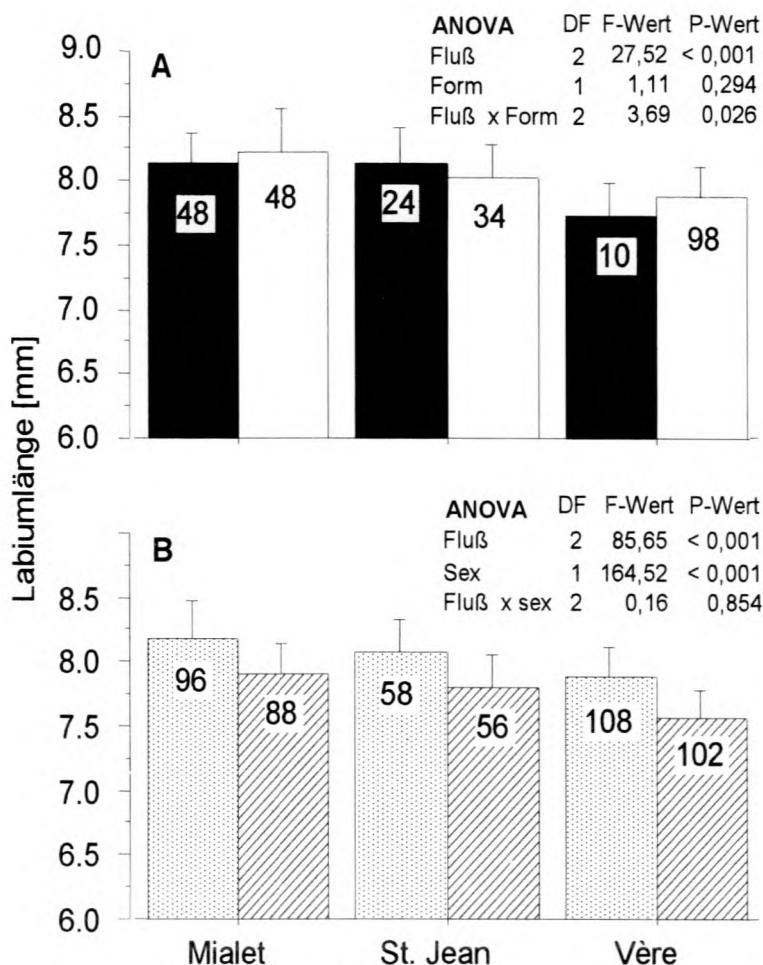


Abb. 1: Mittlere Labiumlängen ($\pm$ SD) bei *Boyeria irene*. (A) Weibchen mit langen Cerci (forma typica; graue Balken) und Weibchen mit kurzen Cerci (forma brachycerca; weiß); (B) Weibchen (beide Formen zusammen, hellgrau) und Männchen (schwarz). Die Zahlen in den Balken geben die Anzahlen vermessener Exuvien an. – Fig. 1: Average labium-lengths ($\pm$ SD) of *Boyeria irene*. (A) Females with long Cerci (shaded bars) and females with short cerci (open bars); (B) females (both forms together, lightly shaded) and males (black). The digits in the bars indicate the number of measured exuviae.

Tab. 2: Ergebnisse (P-Werte) von a posteriori Analysen (Fischer's PLSD post hoc-Test) zum paarweisen Vergleich der Labiumlängen von *Boyeria irene* zwischen den drei Untersuchungsgebieten. – Tab. 2: Results (P values) of a posteriori analyses for pairwise comparisons of labium length of *Boyeria irene* between the sample sites.

Vergleich	P-Wert	
	Weibchen	Männchen
Mialet : St. Jean	0,015	0,007
Mialet : Vère	< 0,001	< 0,001
St. Jean : Vère	< 0,001	< 0,001

Diskussion

Dem Phänomen Weibchenpolymorphismus wird in letzter Zeit wieder mehr Aufmerksamkeit geschenkt. Besonders Augenmerk unterliegt hier die Familie Coenagrionidae, in der bei einigen Arten zwei bis mehrere Weibchenformen auftreten, wie z.B. bei *Ischnura*-Arten und bei *Ceriagrion tenellum* (CORDERO & ANDRÉS 1996). In allen Fällen tritt jeweils eine Farbvariante auf, die der Färbung des Männchens sehr ähnlich ist, während sich die anderen Varianten in der Farbe deutlich vom Männchen unterscheiden. Weniger bekannt ist, daß auch bei einigen Anisoptera mehrere Weibchenformen auftreten können, vor allem bei den Aeshnidae (z.B. PETERS 1987). So gibt es bei *Aeshna subarctica* sowohl Variationen in der Thoraxzeichnung als auch bei den Weibchen das Phänomen der „Männchenfarbigkeit“. Auch bei *Aeshna affinis* treten homeochrome, also blauleibige Weibchen auf (BILEK 1964). Bei *Boyeria irene* sind ebenfalls zwei Formen bekannt, die sich in der Länge der Abdominalanhänge unterscheiden (s.o.).

Für die Existenz von Weibchenpolymorphismus sind bereits verschiedene Erklärungsansätze publiziert worden (vgl. CORBET 1999). So könnte der Fortpflanzungserfolg der einzelnen Formen unterschiedlich sein oder der Selektionsdruck wirkt sich auf die einzelnen Formen unterschiedlich aus (FINCKE 1994). Allerdings stellte FORBES (1994) keine unterschiedliche Prädation auf andromorphe und gynomorphe Farbformen von *Enallagma boreale* fest. VAN GOSSUM et al. (1999) untersuchen die Hypothese, daß die sich die Männchen von *Ischnura elegans* unterschiedlich häufig mit den

heterochromen oder androchromen Farbformen der Weibchen paaren, fanden dafür jedoch keine Bestätigung. CORDERO & ANDRÉS (1996) stellen weitere Hypothesen auf. Unterschiedliche Überlebenschancen sowohl der Larven als auch der Imagines, unterschiedliche Habitatbevorzugung der Larven und/oder der adulten Tiere, verschiedene Lebensraumnutzung und Fruchtbarkeitsunterschiede werden aufgeführt. CORBET (1999) verweist zusätzlich auf mögliche Unterschiede in der Thermoregulation (vgl. auch STERNBERG 1995, 1996). Insgesamt gesehen gibt es noch keine befriedigenden Erklärungen für Polymorphismus. Morphologischer Polymorphismus – wie er bei *B. irene* auftritt – wurde in dieser Hinsicht noch gar nicht untersucht. Möglicherweise sind die oben genannten Erklärungen in diesem Zusammenhang nicht relevant. Auffällig ist, daß alle europäische Aeshniden-Weibchen, außer *Caliaeschna microstigma*, lange Abdominalanhänge besitzen (PETERS 1987). Kurze Abdominalanhänge der Weibchen sind allerdings durchaus noch bei anderen Aeshnidengattungen, z.B. *Remartinia*, verbreitet (z.B. FRASER 1936).

Bei den von uns gefundenen prozentualen Anteilen der Weibchenformen *typica* bestehen deutliche Unterschiede zwischen den Probestellen (Tab. 2). Am Gardon de Mialet gab es ein ausgeglichenes Verhältnis von *typica* und *brachycerca*, doch bereits am benachbarten Fluß St. Jean lag der Anteil von *typica* um 10 % niedriger. Am Aveyron lag der Anteil der Form *typica* sogar nur noch bei etwa 12 %. Wenn man die bereits früher publizierten Daten miteinbezieht (Abb. 2), scheinen nach Westen die prozentualen Anteile der Form *typica* stark abzunehmen. WENGER (1959) hat in Gerona von 32 Weibchen nur zwei mit langen Cerci vorgefunden. Allerdings berichtet JACQUEMIN (1985) von einem relativ hohen Anteil an Weibchen mit langen Abdominalanhängen aus Marokko. Die scheinbare Zunahme der Form *brachycerca* nach Westen könnte daher auch täuschen, zumal bei einigen Probestellen nur ein kleiner Stichprobenumfang vorliegt (Abb. 2) und insgesamt bisher nur wenige Populationen daraufhin untersucht worden sind. Auf der anderen Seite ist auffällig, daß es selbst Unterschiede zwischen benachbarten Flüssen gibt, die in Abständen zueinander liegen, welche von Großlibellen durchaus überwunden werden können, wie im Fall des Gardon de Mialet und des Gardon de St. Jean. So kann man eventuell davon ausgehen, daß es einen eingeschränkten Individuenaustausch zwischen den Populationen dieser beiden Flüsse und damit verbunden genetische Unterschiede gibt. CORBET (1962) nimmt an, daß es bei Fließgewässerarten nur zu einem geringen genetischen Austausch zwischen Flußsystemen kommt (s.u.). Sollte es sich bei Unterschieden in der Appendixlänge um eine genetische Determination handeln (vgl. PETERS 1987),

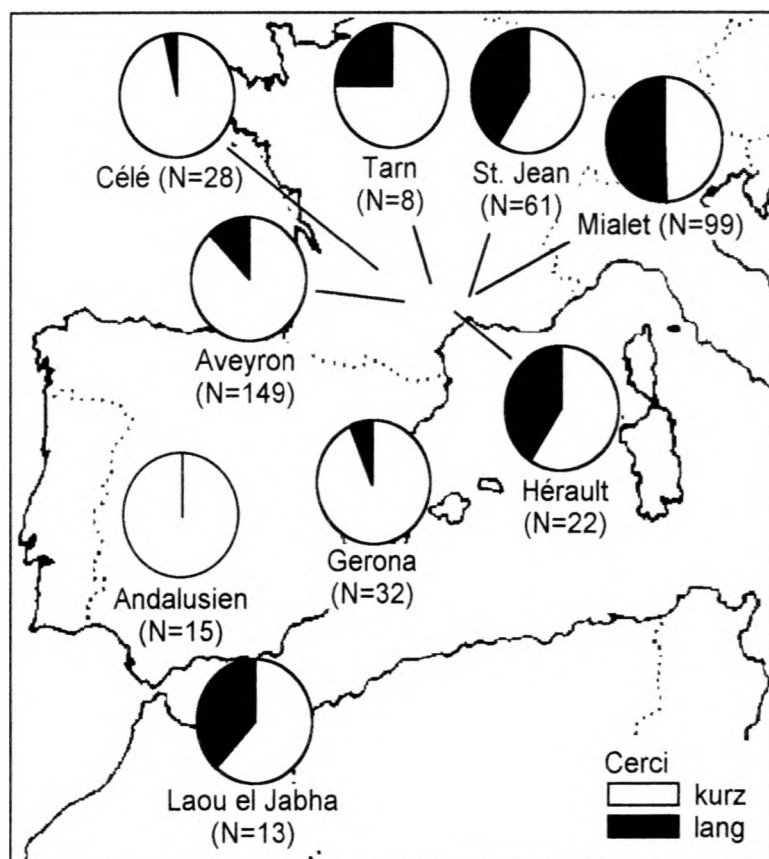


Abb. 2: Prozentualer Anteil der Weibchenformen *typica* (grau) und *brachycerca* (weiß) in Populationen von *Boyeria irene* in verschiedenen Regionen Europas und Nordafrikas. Frankreich: Hérault und Vis sowie Célé (VICK 1984), Gardon de Mialet, Gardon de St. Jean und Aveyron (diese Studie), Tarn (SUHLING unpubl.); Spanien: Sierra Morena (FERRERAS-ROMERO in VICK 1984), Gerona (WENGER 1959); Marokko: Laou el Jabha (JACQUEMIN 1985). – Fig 2: Percent share of females of *Boyeria irene* with long (shaded) and short (open) cerci in populations from different European regions and Morocco.

ist die Frage zu stellen, warum das Verhältnis der beiden Formen zueinander nicht in allen Populationen gleich groß ist. Interessant wäre auch zu prüfen, in welchem Umfang das Verhältnis der Formen zueinander über die Jahre konstant bleibt.

Bei den drei von uns untersuchten Populationen in Frankreich stellten wir ein leicht zu Gunsten der Weibchen verschobenes Geschlechterverhältnis fest. Die Werte (Männchen : Weibchen) schwankten zwischen 0,95 am Gardon de St. Jean und 0,99 am Gardon de Mialet (Tab. 1). Dies stimmt mit Werten aus Südspanien überein, wo ein Männchenanteil von 46,5 % festgestellt worden ist (FERRERAS-ROMERO 1995). Dieses Geschlechterverhältnis kommt bei Anisoptera allgemein recht häufig vor (CORBET & HOESS 1998). Das errechnete Geschlechterverhältnis ist allerdings abhängig von der Stichprobengröße, welche möglichst hoch liegen sollte, und variiert in unterschiedlichen Populationen auf Artebene teilweise erheblich (z.B. *Anax imperator* mit 46,5 - 64,4 % Männchenanteil, CORBET & HOESS 1998). Auf Basis des Erbganges (XO) sollte man bei Libellen ein generell ausgeglichenes Geschlechterverhältnis erwarten, wie es bei den Zygoten auch noch vorliegt. Erst durch unterschiedliche Sterblichkeiten der Eier und/oder der jungen Larven wird das Geschlechterverhältnis hauptsächlich festgelegt (CORBET & HOESS 1998). Ab dem fünften Larvenstadium kommt es nicht mehr zu einer signifikanten Änderung des Geschlechterverhältnisses (LAWTON 1972). Allerdings sind die gesamten Zusammenhänge noch nicht hinreichend untersucht bzw. verstanden worden.

Die Labiumlängen – von uns als Maß für die Größe der Larven betrachtet – der von uns untersuchten *B. irene*-Exuvien unterschieden sich signifikant zwischen Männchen und Weibchen. Zwischen den beiden Weibchenformen konnten wir hingegen keine Unterschiede in der Labiumlänge feststellen, so daß wir davon ausgehen, daß sich zumindest im Merkmal Größe die Weibchenformen nicht unterscheiden. Die Unterschiede in der Größe zwischen Männchen und Weibchen sind durchaus keine Besonderheit. Bei einigen Anisopteren wie z.B. *Cordulegaster*-Arten sind die Weibchen größer als die Männchen (ROBERT 1958), was sich auch in den letzten Larvenstadien bereits feststellen läßt (z.B. DONATH 1988). Für *B. irene* wird von ROBERT (1958) allerdings angegeben, daß die Weibchen eher kleiner sind als die Männchen. Möglicherweise läßt sich diese Diskrepanz aber durch die verwendeten unterschiedlichen Maße erklären. Wenn auch Weibchen von *B. irene* kürzer sein mögen als die Männchen, so sind sie doch wohl voluminöser, was sich dann – wie von uns gefunden – in der Größe der Larven von Weibchen widerspiegeln könnte.

Wie bei der Verteilung der beiden Weibchenformen fanden wir auch in der Labiumlänge – sowohl der Weibchen als auch der Männchen – Unterschiede zwischen den verschiedenen Probestellen. Unterschiede in der Größe von Exemplaren einer Libellenart zwischen verschiedenen Regionen (WILLIAMS 1979) und verschiedenen Gewässern einer Region (BANKS & THOMPSON 1987, SCHÜTTE et al. 1998) sind schon mehrfach beschrieben worden. Die Größe der letzten Larvenstadien korreliert mit dem Nahrungsangebot und vor allem mit der Individuendichte der Larven (BANKS & THOMPSON 1987, SCHÜTTE et al. 1998). Larven aus Gewässern mit hoher Individuendichte sind meist kleiner. Obwohl wir keine quantitativen Untersuchungen zur Larvendichte vornahmen, war unser Eindruck, daß sich zumindest die Larvendichten in den bevorzugten Substraten wie z.B. Erlenwurzeln am Vère und Mialet ähnelten. Auf der anderen Seite kommen auch Temperaturunterschiede als Erklärung der Größenunterschiede in Frage. Bei Ephemeroptera, Plecoptera und Trichoptera wurde festgestellt, daß Individuen aus kühleren Gewässern größer sind als solche aus wärmeren (SWEENEY & VANNOTE 1978, HOGUE & HAWKINS 1991). Zwar haben wir keine genauen Daten über das Temperaturregime der von uns beprobten Flüsse, aber im Untersuchungszeitraum war das Wasser mit 18,8 °C zur Mittagszeit im stark beschatteten Vère am kühlichsten; wärmer war es im Mialet mit 21,8 °C bei Malmeillas und mit 24,2 °C bei Affenadou. Da wir am Vère die kleinsten Exuvien von *B. irene* fanden, widerspricht unser Ergebnis der Temperatur-Hypothese.

Bezieht man in die Überlegungen mit ein, daß wir deutliche Unterschiede in der Populationszusammensetzung – bezogen auf die Weibchenformen – zwischen dem Gardon-System einerseits und dem Aveyron-System andererseits fanden, könnte man aber auch vermuten, daß es sich hier einfach um klar voneinander getrennte Populationen mit sehr geringem Genfluß untereinander handelt. Die Individuen der Population im Aveyron-System könnten also generell aufgrund ihrer genetischen Präadaptation kleiner bleiben. Geringer Austausch zwischen Populationen kann zu deutlichen morphologischen Unterschieden und zur Bildung von Unterarten führen (BEGON et al. 1991). Gerade bei Fließwasserarten scheint es oft einen geringen Austausch zwischen Populationen zu geben, da die Individuen zwar entlang des Flusses fliegen, das Flußtal aber möglicherweise nur selten verlassen (CORBET 1962, CORBET 1999). Entsprechend lassen sich bei vielen Fließwasserarten unterschiedliche Formen und Unterarten unterscheiden, z.B. bei *Cordulegaster boltonii* (z.B. BOUDOT & JACQUEMIN 1995), *Calopteryx splendens* (z.B. MAIBACH 1986) und *Onychogomphus forcipatus* (BOUDOT et al. 1990). Einen Trend zur teil-

weisen Separation – vielleicht sogar zwischen den benachbarten Gardontälern vom St. Jean und Mialet – kann man auch für *B. irene* vermuten.

Danksagung

Wir danken Annegret Wiermann für ihre Hilfe beim Sammeln der Exuvien. Günther Peters, Klaus Reinhard und Andreas Martens machten kritische Anmerkungen zum Manuskript. Hannes Beinhoff übersetzte die Zusammenfassung ins Französische.

Literatur

- BANKS, M.J. & D.J. THOMPSON (1987): Regulation of damselfly populations: the effects of larval density on larval survival, development rate and size in the field. *Freshwat. Biol.* 17: 357-365
- BEGON, M., J.L. HARPER & C.R. TOWNSEND (1991): *Ökologie: Individuen, Populationen und Lebensgemeinschaften*. Birkhäuser, Basel
- BILEK, A. (1964): Beobachtungen über Odonaten in Südfrankreich mit besonderer Berücksichtigung der Färbungsstadien von *Anax parthenope* Selys. *Nachrichtenbl. bayer. Ent.* 13: 59-64
- BOUDOT, J.-P. & G. JACQUEMIN (1995): Revision of *Cordulegaster boltonii* (Donovan, 1807) in southwestern Europe and northern Africa, with description of *C. b. iberica* ssp. nov. from Spain (Anisoptera: Cordulegastridae). *Odonatologica* 24: 149-173
- BOUDOT, J.-P., G. JACQUEMIN & H.J. DUMONT (1990): Revision of the suspecies of *Onychogomphus forcipatus* (Linnaeus, 1758) in Europe and Asia Minor, and the true distribution of *Onychogomphus forcipatus unguiculatus* (Vander Linden, 1823) (Odonata, Gomphidae). *Bull. Ann. Soc. r. belge Entomol.* 126: 95-111
- CORBET, P.S. (1962): *A Biology of Dragonflies*. Witherby, London
- CORBET, P.S. (1999): *Dragonflies: Behaviour and Ecology of Odonata*. Harley, Colchester
- CORBET, P.S. & R. HOESS (1998): Sex ratio of Odonata at emergence. *Int. J. Odonatol.* 1: 99-118
- CORDERO, A. & J.A. ANDRÉS (1996): Colour polymorphism in odonates: females that mimic males? *J. Br. Dragonfly Soc.* 12: 50-60
- DONATH, H. (1988): Untersuchungen an einer Larvenkolonie von *Cordulegaster boltonii* (Donovan) in der Niederlausitz. *Libellula* 6: 105-116
- FERRERAS-ROMERO, M. (1997): The life history of *Boyeria irene* (Fonscolombe, 1838) (Odonata: Aeshnidae) in the Sierra Morena Mountains (southern Spain). *Hydrobiologia* 345: 109-116
- FINCKE, O.M. (1994): On the difficulty of detecting density-depend selection on polymorphic females of the dragonfly *Ischnura graellsii*: failure to reject the null. *Evol. Ecol.* 8: 328-329
- FORBES, M.R.L. (1994): Tests of hypotheses for female-limited polymorphism in the damselfly *Enallagma boreale* Selys. *Anim. Behav.* 47: 724-726

- FRASER, F.C. (1936): *Fauna of British India including Ceylon and Burma. Odonata Vol 3*. Taylor and Francis, London
- GOSSUM, H. VAN, R. STOKS, E. MATTHYSEN, F. VALCK & L. DE BRUYN (1999): Male choice for female colour morphs in *Ischnura elegans* (Odonata, Coenagrionidae): testing the hypotheses. *Anim. Behav.* 57: 1229-1232
- HOGUE, J.N. & C.P. HAWKINS (1991): Morphological variation in adult aquatic insects: associations with developmental temperature and seasonal growth patterns. *J. Nam. benth. Soc.* 10: 309-321
- JACQUEMIN, G. (1985): Une population de *Boyeria irene* (Fonsc.) dans le Rif, Maroc (Anisoptera: Aeshnidae). *Notul. odonatol.* 2: 102-103
- LAWTON, H.J. (1972): Sex ratios in Odonata larvae, with particular reference to the Zygoptera. *Odonatologica* 1: 209-219
- MAIBACH, A. (1986): Révision systématique du genre *Calopteryx* Leach (Odonata, Zygoptera) pour l'Europe occidentale. II. Analysis morphologiques et synthèse. *Mitt. schweiz. ent. Ges.* 59: 389-406
- NAVAS, L. (1919): Excursiones entomologicas par Catalun durante el verano de 1918. *Mem. R. Acad. Cien. Barcelona* 15: 181-188.
- PETERS, G. (1987): *Die Edellibellen Europas*. Ziemsen, Wittenberg
- ROBERT, P.-A. (1958): *Les Libellules (Odonates)*. Delachaux et Niestlé, Neuchâtel & Paris
- SCHÜTTE, C., P. SCHRIDDE & F. SUHLING (1998): Life-cycle patterns of *Onychogomphus uncatus* (Charpentier) (Anisoptera: Gomphidae). *Odonatologica* 27: 71-86
- STERNBERG, K. (1995): Experimentelle Erzeugung androchromer Weibchen durch Einwirkung hoher Temperaturen bei Arten der Libellen-Gattung *Aeshna* (Anisoptera: Aeshnidae). *Entomol. Gener.* 20: 37-42
- STERNBERG, K. (1996): Colours, colour change, colour patterns and cuticular windows as light traps & their thermoregulatory and ecological significance in some *Aeshna* species (Odonata: Aeshnidae). *Zool. Anz.* 235: 77-88
- SWEENEY, B.W. & R.L. VANNOTE (1978): Size variation and the distribution of hemimetabolous aquatic insects: two thermal equilibrium hypothesis. *Science* 200: 444-446
- VICK, G.S. (1984): An unusual population of *Boyeria irene* (Fonsc.) in Hérault, France (Anisoptera: Aeshnidae). *Notul. odonatol.* 2: 69-70
- WENGER, O.P. (1959): Die beiden Weibchen-Formen von *Boyeria irene* (Odonata-Aeshnidae). *Mitt. schweiz. ent. Ges.* 32: 304-311
- WENGER, O.P. (1963): Libellenbeobachtungen in Südfrankreich und Spanien (Odonata). *Mitt. schweiz. ent. Ges.* 35: 255-269
- WILLIAMS, C.E. (1979): An apparent size difference between northern United States and Texas specimens of *Macromia pacifica* Hag. (Anisoptera: Macromiidae). *Notul. odonatol.* 1: 49-50

