

Saisonale Einnischung von *Paragomphus genei* in Tunesien (Odonata: Gomphidae)

Reinhard Jödicke

eingegangen: 29. Oktober 2000

Summary

Seasonality of Paragomphus genei in Tunisia (Odonata: Gomphidae) – On the basis of the seasonal pattern of emergence and the flying season the sp. can be best considered to be bivoltine. This life cycle is supposed to be typical of the West-Mediterranean populations; univoltinism may partly occur. In the southern oases a continuous emergence throughout the year was recorded, indicating a facultative multivoltinism.

Zusammenfassung

Die jahreszeitliche Verteilung von Emergenz- und Flugzeitendaten läßt sich am besten durch Annahme eines bivoltinen Jahresrhythmus erklären. Vermutlich können alle westmediterranen Populationen der Art zwei Generationen im Jahr ausbilden; gelegentliche univoltine Entwicklungszyklen sind nicht ausgeschlossen. In den südlichen Oasen erstreckte sich die Emergenz auf das gesamte Jahr, was als fakultativ multivoltine Einnischung interpretiert wird.

Einleitung

Das Areal von *Paragomphus genei* (Selys) erstreckt sich von Süd- bis Nordafrika und die Arabische Halbinsel bis zur Levante und reicht im Norden bis ins mediterrane Europa (SUHLING & MÜLLER 1996). In Afrika gilt die Art als häufigste Gomphide, die ein breites Spektrum stehender und fließender Savannengewässer besiedelt (PINHEY 1985). Wie ausgeprägt die ökologische Plastizität ist, beweisen so unterschiedliche Fundorte wie ein Fluß im geschlossenen liberischen Regenwald, dessen Ufervegetation durch Brandrodung degradiert war (LEMPERT 1988), oder ein nur gelegentlich wasserführender Wüstenfluß in der Namib (PRINSLOO 1990). Es ist unbekannt, mit welchen Regulationsmechanismen sich *P. genei* an die verschiedenen Klimazonen der Aethiopsis anpaßt.

Für das westmediterrane Teilareal – Maghreb, Südwest-Iberien und Sardinien, auch Korsika, Sizilien und Kalabrien – liegen nur wenig Daten zur Phänologie vor, die allerdings ein uneinheitliches Bild der Saisonalität ergeben. So hat TESTARD (1975) eine andalusische Population untersucht, die von Ende April bis Anfang August mit Maximum im Juni schlüpfte und bis Ende August flog. In Verbindung mit einer Analyse von Larvengrößen schließt Testard auf einen unvoltinen Zyklus. Vom benachbarten Portugal ist eine längere Flugzeit bekannt: Hier wurde die Art bereits Mitte April angetroffen (MALKMUS 1998), zeigte schon am 20. April Eiablage (F. WEIHRACH in litt.) und war Mitte September noch häufig (JAHN 1996). Von Sardinien ist eine Flugzeit von Ende Mai bis Ende September belegt; auch hier schlüpft die Art mindestens bis Anfang August (BUCCIARELLI et al. 1983). Noch länger fliegt *P. genei* in Marokko; JACQUEMIN & BOUDOT (1999) geben Beobachtungsdaten vom 17. Mai bis 22. Oktober. Als mögliche Ursache für eine solch lange Flugzeit schließen sie eine Aestivation (Übersommerung im Imaginalstadium) nicht aus. Im Gegensatz dazu wird *P. genei* in Nordostalgerien als eine späte Art eingeschätzt, die nicht vor der zweiten Junihälfte bis Ende Oktober fliegt und erst im September ihr Emergenzmaximum hat (SAMRAOUI & CORBET 2000). Der Schlupf im September wird als Signal für einen bivoltinen Zyklus in Algerien interpretiert. Damit korrespondierende Schlupfnachweise einer Frühjahrs-generation fehlen allerdings (SAMRAOUI & CORBET 2000). Wir haben bei unseren Tunesienreisen den Eindruck gewonnen, die Art sei bivoltin (JÖDICKE et al. 2000). Diese Hypothese soll hier vertieft werden.

Methode, Material, Fundorte

Diese Untersuchung basierte ausschließlich auf der Interpretation von Daten zum Schlupf und zur Flugzeit; Erkenntnisse zur larvalen Entwicklungsdauer fehlten. Sämtliche mir bekannt gewordenen tunesischen Funde fanden Berücksichtigung, soweit eindeutige Hinweise auf Schlupf oder Reproduktionsverhalten vorlagen. Die vorhandenen Daten deckten schwerpunktmäßig die Zeiträume Frühling/Frühsummer und vor allem Herbst ab; Mittsommerdaten fehlten bis auf eine Angabe von DUMONT (1977), und vom Winter lagen nur Beobachtungen aus dem Süden vor. Die geographische Situation Tunesiens mit erheblichen Unterschieden hinsichtlich Topographie, Klima und Wasserhaushalt machte eine gesonderte Betrachtung zweier Landschaftsräume sinnvoll: des mediterranen Nordens und des vom Saharaklima geprägten Südens (vgl. Abb. 1). Letzterer umfaßte alle Steppen-, Halbwüsten- und Küstenlandschaften südlich vom Tell-Atlas, der als Klimabarriere wirksam ist. Im hier definierten Norden waren die Verhältnisse denen des Untersuchungsgebietes von SAMRAOUI & CORBET (2000) vergleichbar.

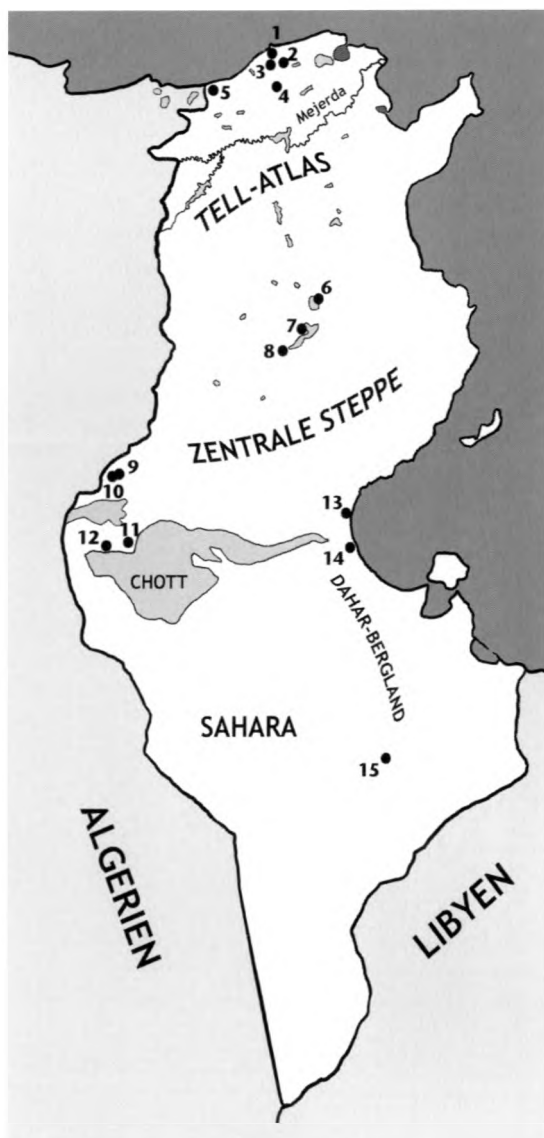


Abb. 1: Karte von Tunesien mit den wichtigsten Landschaftsräumen und den 15 Fundorten von *Paragomphus genei*. – Fig. 1: Map of Tunisia with the main regions and the 15 record localities of *Paragomphus genei*.

Alle Fundorte wurden von Norden nach Süden aufgelistet:

Der Norden: nordwestliche Küstenzone

- I. Oued Ziatine 5 km S Cap Serrat (37°11'N, 9°13'E)
- II. Staubecken 45 km SW Bizerte (37°11'N, 9°26'E)
- III. Oued Sejenane (37°07'N, 9°16'E)
- IV. Staubecken 3 km E Sejenane (37°04'N, 9°17'E)
- V. Oued el Kebir 5 km S Tabarka (36°55'N, 8°45'E)

Der Süden: zentraltunesische Steppe, Sahara-Nordrand und Südküste

- I. Barrage Marguellil (35°33'N, 9°43'E)
- II. Barrage Sidi Saad (35°19'N, 9°39'E)
- III. Oued el Hajeb (35°15'N, 9°33'E)
- IV. Bergoase Tamerza (34°24'N, 7°58'E)
- V. Bergbach bei Tamerza (34°23'N, 7°57'E)
- VI. Oued Akarit 30 km WNW Gabès (34°07'N, 9°59'E)
- VII. Oase Tozeur (33°55'N, 8°09'E)
- VIII. Oase Nefta (33°52'N, 7°53'E)
- IX. Gabès (33°52'N, 10°05'E)
- X. Quelle 40 km N Remada (32°37'N, 10°18'E)

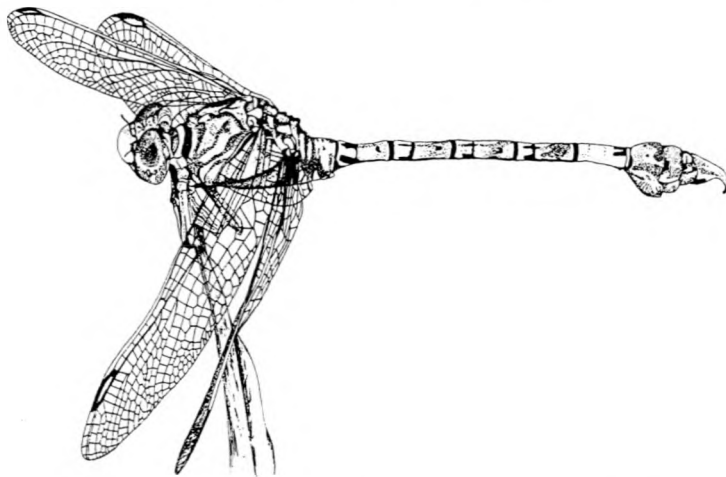


Abb. 2: Männchen von *Paragomphus genei* in der Oase Tozeur am 11. Oktober 1998. Zeichnung: H. von Hagen nach einem Foto des Verfassers. – Fig. 2: Male *P. genei* at Tozeur oasis, 11 October 1998. Drawn by H. von Hagen after a photo by the author.

Ergebnisse

Im mediterranen Norden Tunesiens konnte *Paragomphus genei* (Abb. 1) bereits im Mai bei Paarung und Eiablage beobachtet werden. Im gleichen Zeitraum schlüpfte die Art an einem anderen Gewässer. Diese Schlupfwelle hielt mindestens bis Mitte Juni an. Im Oktober waren nur geschlechtsreife Imagines zu beobachten. Im Süden war die Flugzeit noch länger. In den Oasen am Chott-Rand trat die Art ganzjährig auf. Beobachtungen von Schlupf und Jungtieren gelangen einerseits in den Monaten Januar, März und Mai sowie September, Oktober und November. Im Herbst waren geschlechtsreife Imagines häufig (vgl. Tab. 1).

Tab. 1: Funddaten schlüpfender und geschlechtsreifer *Paragomphus genei* im Norden und Süden Tunesiens. Die Aufeinanderfolge der Ergebnisse folgt dem Jahresablauf. Indizes hinter der Ortsgabe verweisen auf die folgenden Quellen. – Tab. 1: Data of emerging and mature *P. genei* from northern and southern Tunisia. The order of results follows the annual course. Indices in the column of the localities (Ort) denote the ff. sources: ¹LIEFTINCK 1966, ²DUMONT 1977, ³JÖDICKE et al. 2000, ⁴Busse, Jödicke & Werzinger unveröff., ⁵Jödicke unveröff., ⁶Kunz unveröff., ⁷Arlt, Ruddek & Schröter unveröff., ⁸R. Ketelaar unveröff.

Saison	Datum	Ort	Beobachtungen	
Vorkommen im mediterranen Norden				
Mai	25-V-1988	3 ³	-	matur
	30-V-2000	1 ⁶	viele Exuvien	-
	31-V-2000	5 ⁶	-	Paarung, Eiablage
	31-V-2000	1 ⁶	viele Exuvien	-
Juni	10-VI-2000	1 ⁶	viele Exuvien, Schlupf	-
	11-VI-1996	4 ³	Exuvien	-
	12-VI-1996	4 ³	Exuvien	-
	12-VI-1996	3 ³	-	matur
	Oktober	14-X-1998	5 ³	-
15-X-1998		2 ³	-	matur

Tab. 1 (Fortsetzung)

Vorkommen im Süden				
Januar	27-I-2000	13 ⁴	viele Exuvien	-
	27-I-2000	12 ⁴	Schlupf	-
	28-I-2000	13 ⁴	neue Exuvien	-
März	08-III-2000	13 ⁵	Exuvien	-
Mai	06-V-1998	12 ³	Schlupf	-
Juni	VI-1976	12 ²	Exuvien	
	VI-1976	14 ²	-	matur
	02-VI-1976	15 ²	-	matur
Juli	28-VII-1962	12 ²	-	matur
September	29-IX-1999	13 ³	-	matur
	29-IX-1999	12 ³	-	matur
	30-IX-1999	10 ³	Exuvie	matur
Oktober	X-1923	12 ¹	-	matur
	02-X-1999	8 ³	-	matur, häufig
	02-X-1999	7 ³	-	matur
	03-X-1999	11 ³	Schlupf	-
	10-X-2000	11 ⁷	-	matur
	11-X-1998	12 ³	-	matur, häufig
	12-X-1998	10 ³	juvenil	matur, häufig
	12-X-2000	12 ⁷	-	matur
	13-X-2000	10 ⁷	-	matur
	13-X-2000	9 ⁷	-	matur
	14-X-2000	7 ⁷	-	matur
	14-X-2000	6 ⁷	-	matur
	14-X-2000	12 ⁸	-	matur
November	05-XI-1999	13 ³	viele Exuvien	-
	05-XI-1999	12 ³	-	matur
	06-XI-1999	10 ³	abseits Wasser	-
	06-XI-1999	9 ³	-	matur

Diskussion

Obwohl den hier präsentierten Ergebnissen nicht der Wert einer kontinuierlichen, ganzjährigen Untersuchung beigemessen werden kann, zeichnet sich doch ein aufschlußreiches Bild ab: Im mediterranen Norden des Landes herrscht eine lange Flugzeit, die sich mindestens von Mai bis Oktober erstreckt. In den südlichen Oasen, die ein ganzjähriges Wasserdargebot bei subtropischem Klima bieten, scheint die Flugzeit ganzjährig anzuhalten.

Die Präsenz im Mai schlüpfender und geschlechtsreifer Imagines im Norden korrigiert zunächst die Auffassung einer nur spät im Jahr aktiven Art, wie es für Nordost-Algerien diskutiert wird (SAMRAOUI & CORBET 2000). Damit kann unter Einbezug der marokkanischen Verhältnisse (JACQUEMIN & BOUDOT 1999) eine mindestens sechsmonatige Flugzeit im nördlichen Maghreb postuliert werden.

Es ist theoretisch nicht ausgeschlossen, daß das Flugzeitenmuster im Maghreb durch einen univoltinen Zyklus zustande kommt, wie das TESTARD (1975) für andalusische Verhältnisse postuliert hat. SUHLING & MÜLLER (1996) schätzen *Paragomphus genei* als Art ohne synchronisierten Schlupf ein; es gibt keine Beobachtung, die das widerlegt. Folglich wären zwei Mechanismen denkbar, die für eine lange Flugzeit einer univoltinen Art sprächen: zum einen eine verlängerte Emergenzperiode als Folge individuell unterschiedlicher embryonaler und larvaler Entwicklungszeiträume. SUHLING (1994) hat am Beispiel von *Onychogomphus uncutus* gezeigt, daß sich bei hoher Larvendichte deren Wachstumsrate verringert und dadurch der Schlupfzeitpunkt eines Larvenjahrgangs zeitlich weit auffächern kann. Zum anderen eine präreproduktive Aestivation, wie das für *Sympetrum striolatum*, *S. meridionale* und *Aeshna mixta* modellhaft nachgewiesen (SAMRAOUI et al. 1998) und auch für *P. genei* in Erwägung gezogen wurde (JACQUEMIN & BOUDOT 1999). Nach dieser Vorstellung würde die Art vor dem Sommer schlüpfen und die trocken-heiße Jahreszeit ohne Erlangung der Geschlechtsreife als Imago überdauern. SAMRAOUI & CORBET (2000) haben bei einigen Arten mit langer Flugzeit auf einen Rückgang der Reproduktionsaktivität im Hochsommer aufmerksam gemacht, z. B. bei *Anax imperator* und *A. parthenope*. Sie halten es für möglich, daß diese Arten dann in die kühleren Berge ausweichen, um im Herbst zur weiteren Reproduktion zurückzukommen. Bei dieser Hypothese würden die Individuen einer Jahresgeneration eine zweigipfelige Kurve der Reproduktionsaktivitäten zeigen, was mit einem hohen Individualalter und einer langen Flugzeit einherginge.

Bei *P. genei* kann die Möglichkeit einer präreproduktiven Aestivation aufgrund der bereits im Mai beobachteten Eiablage wohl ausgeschlossen werden. Es gibt auch sonst keine Hinweise auf eine verlängerte Reifephase. Ebenso fehlen kontinuierliche Schlupfbeobachtungen zwischen Frühjahr und Spätsommer oder Indizien für ein hochsommerliches Ausweichen in andere Biotope. Viel wahrscheinlicher ist daher die Annahme eines bivoltinen Zyklus im Maghreb, also die Abfolge zweier Generationen im Jahr.

Einiges spricht sogar für die Möglichkeit, daß auch der südeuropäischen Flugzeit ein bivoltiner Zyklus unterliegt. TESTARD (1975) hat nämlich in Andalusien ab Ende Juni keine älteren Larvenstadien mehr gefunden. Er betonte, daß zu diesem Zeitpunkt eine völlige Erneuerung der Larvenpopulation stattfindet. Diese Aussage könnte durchaus im Sinne eines bivoltinen Zyklus interpretiert werden: Sämtliche überwinterten Larven würden nach dieser Vorstellung bis Ende Juni geschlüpft sein. Ab diesem Zeitpunkt würden sich nur noch Larven aus solchen Eiern entwickeln, die von der ersten Jahresgeneration frühzeitig im selben Jahr (Mai) abgelegt wurden. Auf den sich aus der Larvenphänologie ergebenden Widerspruch zum univoltinen Zyklus hat bereits JAHN (1996) aufmerksam gemacht. Nach dessen portugiesischen Beobachtungen fliegen dort subadulte Imagines bereits am 1. Mai und – allerdings ohne Fangbeleg – noch Mitte September, also 18 Wochen später. Er vermag sich indes mit der Idee zweier Jahresgenerationen nicht anzufreunden, weil seine Aufzuchtversuche ein eher langsames Larvenwachstum andeuten. Zur Entwicklungsgeschwindigkeit der Larven von *P. genei* im Freiland gibt es keine Erkenntnisse, doch kann a priori davon ausgegangen werden, daß eine Art, die selbst in ephemeren Gewässern arabischer Wadis (WATERSTON 1984) oder der Namib (PRINSLOO 1990) vorkommt, die Larvalphase in deutlich weniger als sechs Monaten abschließen kann. Um die iberischen Verhältnisse im Sinne eines bivoltinen Zyklus zu erklären, müßte die vollständige Ei- und Larvalentwicklung einer zweiten Jahresgeneration im Zeitraum April/Mai/Juni bis August/September – also in reichlich drei Monaten – abgeschlossen sein. Eine Präzisierung dieser Annahme durch Larvenuntersuchungen im Freiland ist dringend erforderlich.

Die phänologischen Verhältnisse im Süden Tunesiens stützen ganz deutlich die Annahme, daß *P. genei* mehr als eine Jahresgeneration hintereinander schalten kann. Hier könnte sogar durchaus das Potential zu einem multivoltinen Zyklus bestehen. In den Oasen Tozeur und Nefta deutet die fast lückenlose Emergenz im Jahresablauf in Richtung einer kontinuierlichen Entwicklung, bei der sämtliche saisonalen Regelungsmechanismen entfallen. Tatsäch-

lich gibt es durch die Bewässerungssysteme keinen Engpaß im Wasserdargebot, bei diesen Breitengraden sorgt auch im Winter eine hohe Sonnenscheindauer für beträchtliche Tagestemperaturen, und das Nahrungsangebot für die Larven dürfte auch uneingeschränkt sein. Vorläufige Befunde haben gezeigt, daß etwa ein Dutzend Libellenarten in Südtunesien ihre Flugzeit auch auf den Winter ausdehnen (unveröff.), doch erweist sich deren Individuendichte im Winter als sehr niedrig. Die südtunesischen Oasen liegen somit offenbar in einer Zone, in der sich der Winter hemmend, aber nicht hindernd auf das dann noch flugaktive Artenspektrum ausgewirkt. Für *P. genei* gilt allerdings, daß im Januar und März zwar Schlupf erfolgte, aber im selben Zeitraum keine Imagines am Wasser flogen. Andere Autoren haben die Art jedoch aus Biskrah, einer Oase am Nordrand der algerischen Sahara, für die Monate April (MCLACHLAN 1897) sowie März und sogar Februar (RIS 1913) gemeldet. Diese Zeiten korrespondieren mit den Frühjahrsbeobachtungen in der klimatisch vergleichbaren Levante (z.B. MORTON 1924, SCHMIDT 1939). Erst jenseits des nördlichen Wendekreises gehören die Wintermonate zur normalen Flugzeit, wie das z.B. SCHNEIDER & DUMONT (1997) für die südliche Arabische Halbinsel zeigen.

Danksagung

Noch unveröffentlichte Beobachtungsdaten steuerten Bernd Kunz (Mai), Jörg Arlt, Jürgen Ruddek und Asmus Schröter (Oktober) bei. Meine Frau Monika, Sabine und Jojo Werzinger sowie Ursel und Rolf Busse ließen sich im Januar zur Feldodonatologie anstiften. Frank Suhling regte die Ausarbeitung an.

Literatur

- BUCCIARELLI, I., P.A. GALETTI & M. PAVESI (1983): Attuali conoscenze sul popolamento odonatologico della Sardegna. *Lav. Soc. it. Biogeogr.* [1980], N.S. 8: 465-544
- DUMONT, H.J. (1977): An analysis of the Odonata of Tunisia. *Bull. Anns Soc. r. belge Ent.* 113: 63-94
- JACQUEMIN, G. & J.-P. BOUDOT (1999): *Les Libellules (Odonates) du Maroc*. Société Française d'Odonatologie, Bois d'Arcy
- JAHN, P. (1996): Libellen im Einzugsgebiet des Guadiana in Südostportugal. *Adv. Odonatol.*, Suppl. 1: 65-76
- JÖDICKE, R., J. ARLT, B. KUNZ, W. LOPAU & R. SEIDENBUSCH (2000): The Odonata of Tunisia. *Int. J. Odonatol.* 3: 41-71
- LEMPERT, J. (1988): *Untersuchungen zur Fauna, Ökologie und zum Fortpflanzungsverhalten von Libellen (Odonata) an Gewässern des tropischen Regenwaldes in Liberia, Westafrika*. Diplomarbeit Univ. Bonn

- LIEFTINCK, M.A. (1966): A survey of the dragonfly fauna of Morocco (Odonata). *Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg.* 42: 1-63
- MALKMUS, R. (1998): Frühjahrsbeobachtungen von Libellen in Portugal. *Libellula* 17: 91-96
- McLACHLAN, R. (1897): Odonata collected by the Rev. A.E. Eaton in Algeria: with annotations. *Ent. mon. Mag.* (Ser. 2) 8: 152-157
- MORTON, K.J. (1924): The dragonflies (Odonata) of Palestine, based primarily on collections made by Dr. P.A. Buxton, with notes on the species of the adjacent regions. *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 1924: 25-44
- PINHEY, E. (1985): A survey of the dragonflies (Odonata) of South Africa. Part 2 Anisoptera. *J. ent. Soc. sth. Afr.* 48: 1-48
- PRINSLOO, G.L. (1990): *Commentary on the insecta fauna of the Lower Kuiseb River, Namib Desert*. In: M.K. Seely (Hrsg.), *Namib ecology: 25 years of Namib research*. Transvaal Museum Monograph No. 7, Transvaal Museum, Pretoria, S. 67-75
- RIS, F. (1913): Expedition to the Central Western Sahara by Ernst Hartert. *Novit. zool. Tring.* 20: 468-469
- SAMRAOUI, B., S. BOUZID, R. BOULAHBAL & P.S. CORBET (1998): Postponed reproductive maturation in upland refuges maintains life-cycle continuity during the hot, dry season in Algerian dragonflies (Anisoptera). *Int. J. Odonatol.* 1: 119-135
- SAMRAOUI, B. & P.S. CORBET (2000): The Odonata of Numidia, northeastern Algeria, Part II: Seasonal ecology. *Int. J. Odonatol.* 3: 27-39
- SCHMIDT, E. (1939): Odonaten aus Syrien und Palästina. *SBer. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. I*, 147 [1938]: 135-150
- SCHNEIDER, W. & H.J. DUMONT (1997): The dragonflies and damselflies (Insecta: Odonata) of Oman. An updated and annotated checklist. *Fauna Saudi Arab.* 16: 89-110
- SUHLING F. (1994): *Einnischungsmechanismen der Larven von Onychogomphus uncatus (Charpentier) (Odonata: Gomphidae)*. Cuvillier, Göttingen. Diss. TU Braunschweig
- SUHLING, F. & O. MÜLLER (1996): *Die Flußjungfern Europas. Gomphidae*. Die Neue Brehm-Bücherei 628. Westarp, Magdeburg & Spektrum, Heidelberg
- TESTARD, P. (1975): Note sur l'émergence, le sex-ratio et l'activité des adultes de *Mesogomphus genei* Selys, dans le sud de l'Espagne (Anisoptera: Gomphidae). *Odonatologica* 4: 11-26
- WATERSTON, A.R. (1984): Insects of southern Arabia. Odonata from the Yemens and Saudi Arabia. *Fauna Saudi Arab.* 6: 451-472