

# Altersbedingte Veränderungen des Farbmusters während des Imaginalstadiums von *Leucorrhinia pectoralis* (Odonata: Libellulidae)

Hansruedi Wildermuth

Haltbergstrasse 43, CH-8630 Rüti, hansruedi@wildermuth.ch

## Abstract

**Age-related changes of the colour pattern during the imaginal stadium of *Leucorrhinia pectoralis* (Odonata: Libellulidae)** – In dragonflies, changes during the imaginal stadium become mainly manifest in the colour pattern of the thorax and abdomen. Based on photographs of *L. pectoralis* that were taken during 12 years of flight seasons, the sequence of age-related changes in colouration was judged and reconstructed. After emergence, males and females are deep black with large bright yellow spots on thorax and abdomen. By maturation the males additionally turn red on the dorsum of the thorax and the first abdominal segments. In the course of the reproductive period the spots darken in both genders, turning brown. Only the spot on the seventh abdominal segment, characteristic for the species, remains bright yellow. Maturing and aging in Libellulidae are discussed in respect to their presumptive physiological and genetic causes.

## Zusammenfassung

Bei den Libellen manifestieren sich altersbedingte Änderungen im Verlauf des Imaginalstadiums vorwiegend im Färbungsmuster an Brust und Hinterleib. Anhand zahlreicher Fotos von *Leucorrhinia pectoralis*, die während 12 Jahren jeweils über die ganze Flugperiode entstanden, wurde der Verlauf der altersbedingten Verfärbung beurteilt und rekonstruiert. Männchen und Weibchen sind nach dem Schlupf leuchtend gelb gefleckt. Mit der Reifung kommt bei den Männchen auf der Oberseite von Brust und Hinterleibsbasis eine dunkle Rotfärbung hinzu. Im Verlauf der Fortpflanzungszeit verdüstert sich die Fleckung bei beiden Geschlechtern zusehends bis zu einem dunklen Braun. Lediglich das artbezeichnende Merkmal, der helle gelbe Fleck auf dem siebten Hinterleibssegment, bleibt bestehen. Reifung und Alterung bei Libelluliden werden im Zusammenhang mit deren mutmaßlichen physiologischen und genetischen Ursachen diskutiert.

## Einleitung

Die Entwicklung der Libellen verläuft wie bei allen hemimetabolen Insekten vom Embryonal- über die Larval- bis zur Imaginalphase dreistufig. Während sich Ge-

stalt und Größe im Verlauf der Embryonal- und Larvalentwicklung enorm verändern, bleiben die Imagines diesbezüglich im Wesentlichen gleich. Dennoch ergeben sich auch im Imaginalleben von der Reifungs- über die Reproduktionsperiode bis zum altersbedingten Tod morphologische Veränderungen (CORBET 1999: 264 ff.). Am auffälligsten zeigt sich dies in der Körperfärbung bei bestimmten Libelluliden. In Libellenbüchern mit Farbfotos als Bestimmungshilfe werden Altersveränderung höchstens teilweise (SMALLSHIRE & SWASH 2010) oder nur am Rand berücksichtigt (BELLMANN 2013; WALDHAUSER & ČERNÝ 2014; GALLIANI et al. 2017; SIESA 2017); abgebildet sind im Allgemeinen die beiden Geschlechter meistens im Zustand der frühen Reproduktionsphase, wenn die Tiere reif, aber noch jung und die Farben frisch sind.

Zum Verlauf der Farbänderungen während der Imaginalphase existieren nur wenige Untersuchungen. Genauer ist von *Erythemis simplicollis* bekannt, einer nordamerikanischen Libellulide, deren Männchen anfänglich wie die Weibchen grün und schwarz gemustert, später aber vollständig hellblau bereift sind (MCVEY 1985). Zu den Libelluliden, bei denen sich das Färbungsmuster im Verlauf des Imaginallebens – wenn auch weniger auffällig – verändert, gehört auch *Leucorrhinia pectoralis*. Als Hauptbestimmungsmerkmal ist in Feldführern der gelbe Fleck auf dem siebten Hinterleibssegment angeführt (z.B. DIJKSTRA & LEWINGTON 2014). Auf farbliche Veränderungen während der Imaginalphase wird in der Literatur jedoch höchstens am Rande hingewiesen (STERNBERG et al. 2000; GALLIANI et al. 2017: 290; WILDERMUTH & MARTENS 2019: 641). In diesem Beitrag wird versucht, die Abfolge der morphologischen Entwicklung bei beiden Geschlechtern während des Imaginalstadiums anhand von Fotodokumenten zu rekonstruieren und zu beschreiben.

## Untersuchungsorte und Methoden

Die Untersuchung erfolgte ausschließlich an zwei 7,4 km auseinander liegenden Populationen von *L. pectoralis* des Zürcher Oberlandes im östlichen Schweizer Mittelland: (1) Ambitzgi/Böndlerriet bei Wetzikon ZH (47.365278° N, 8.759167° O, 537 m ü. NHN) und (2) Torfriet bei Pfäffikon ZH (47.365278° N, 8.759167° O, 540 m ü. NHN). Bei beiden Gebieten handelt es sich um weitgehend abgetorfte, nun aber regenerierende Hochmoore, in denen ehemalige verwachsene Torfstiche in den vergangenen Jahren wieder freigelegt worden sind. Die Populationen von *L. pectoralis* und ihre Entwicklung sind hier gut bekannt, sowohl für das offen liegende Ambitzgi/Böndlerriet (WILDERMUTH 1992, 1994, 2008) als auch für das in aufgelockertem Moorwald stehende Torfriet (WILDERMUTH 2016).

Grundlage dieser Studie bildeten rund 200 auswertbare Digitalfotos, die zwischen 2007 und 2018 jeweils während der ganzen Flugperiode von Mai bis Juli an den Fortpflanzungsgewässern und deren unmittelbaren Umgebung entstanden. Sämtliche Bilder wurden im natürlichen Habitat aufgenommen, d.h. ohne die Libellen zu fangen. Es wurden auch keine Tiere markiert, um die Altersveränderun-

gen individuell zu verfolgen. Die phänotypische Entwicklung ließ sich anhand von Einzelbeobachtungen an beiden Geschlechtern rekonstruieren.

## Ergebnisse

### Weibchen

Bereits nach dem Schlupf, kurz vor oder nach dem Jungfernflug, zeichnet sich die definitive Körperfärbung und Musterung deutlich ab (Abb. 1a). Die Grundfärbung ist zunächst noch grau, dunkelt dann rasch nach und wird schwarz. Die hellen Flecken an der Brust und auf dem Hinterleib ändern sich von weißlich-gelb zu dottergelb. Der Hinterleib ist noch schlank, die Höcker an der Flügelbasis und zwischen den Flügelgelenken sind gelb (Abb. 1b). Was sich während der Reifungsperiode ändert, ließ sich nicht ermitteln, da unbekannt ist, wo sich die Tiere in dieser Zeit aufhalten. Die maturen Weibchen erscheinen nur zur Paarung und Eiablage am Gewässer. Der Hinterleib ist jetzt infolge herangereifter Eier etwas stärker angeschwollen und die hellen Flecken auf dem Hinterleib sind alle gleich kräftig gelb, derjenige auf S7 nur sehr wenig heller als die übrigen (Abb. 1c). Die drei Intersegmentalhäute zwischen S7 und S10 haben dieselbe Farbe wie die Dorsalflecken. Später verfärben sich die gelben Flecken auf S2 bis S6, vorne beginnend, über hellbraun zu satt braun, ebenso die Brust und die abdominalen Intersegmentalhäute. Lediglich der Fleck auf S7 bleibt gelb, wird aber fahler bis weißlich-gelb (Abb. 1d). Weibchen in dieser Altersfärbung sind noch fortpflanzungsaktiv. Ob sich in der postreproduktiven Phase weitere Veränderungen ergeben, ließ sich nicht feststellen. Vermutlich erreichen die meisten Weibchen diese Altersphase gar nicht; tote alte Weibchen wurden keine gefunden.

### Männchen

Die Entwicklung des Farbmusters verläuft nach dem Schlupf ähnlich wie bei den Weibchen, indem die Tiere beim Jungfernflug mit dottergelben Brust- und Hinterleibsflecken schon weitgehend, wenn auch noch nicht vollständig, ausgefärbt sind (Abb. 2a). Nach der Reifung, wenn die Männchen zur Fortpflanzung am Gewässer erscheinen, haben sich die hellen Flecken auf S4 bis S6 dunkelgelb, auf S2 und S3 dunkel orangerot und auf der Brust gelbbraun verfärbt. Die Höcker an den Flügelbasen und auf dem thorakalen Dorsum sind dunkelrot, die Intersegmentalhäute zwischen S7 und S10 gelbbraun (Abb. 2b). In einem Fall wurde ein Männchen – wohl als Ausnahme – in einem Paarungsrad beobachtet, das überall nur gelb gefleckt und damit noch nicht ganz vollständig ausgefärbt war. Die orangeroten Partien wandeln sich zu kräftigem Blutrot, was den sonst schwarzen Tieren mit dem weißen Gesicht insgesamt ein leuchtend buntes Aussehen verleiht. Diese Farbphase dauert relativ kurz. Die roten Stellen auf S1 und S2 sowie die gelben Flecken auf S4 bis S6 werden braun, ebenso die Intersegmentalhäute zwischen S7 und S10. Nur die Basalhöcker an den Flügelwurzeln behalten ihre blutrote

Färbung weiterhin (Abb. 2c). Schließlich verdüstern sich die ursprünglich hellen Stellen zu dunklem Purpurbraun, das aus Distanz betrachtet mit der schwarzen Grundfarbe nahezu verschmilzt. Nur der helle Zwillingfleck auf S7, der gegen hellgelb bis weißlich ausbleichen kann, bleibt bestehen, dies vermutlich bis zum Alterstod (Abb. 2d). Ob bei den Männchen eine postreproduktive Phase existiert, ließ sich nicht ermitteln.

## Diskussion

Um die morphologischen Veränderungen samt deren Variabilität während der ganzen Imaginalphase lückenlos und detailliert zu ermitteln, wären Markierungs-



**Abbildung 1:** Weibchen von *Leucorrhinia pectoralis* in verschiedenen Altersstadien. (a) nach dem Schlupf, 10.05.2016, (b) junges Weibchen nach wetterbedingt verspätetem Jungferflug, 17.05.2017, (c) junges Weibchen kurz nach der Eiablage, 18.05.2017, (d) altes Weibchen bei der Eiablage, 10.06.2017. – **Figure 1.** Females of *L. pectoralis* at various age stages. (a) after emergence, 10-v-2016, (b) young female after delayed maiden flight, caused by unfavourable weather conditions, 17-v-2017, (c) young female after oviposition, 18-v-2017, (d) old female during oviposition, 10-vi-2017. Photos HW

experimente nötig. Dies ist jedoch bei kleinen Vorkommen mit relativ geringer Individuenzahl aus verschiedenen Gründen nicht möglich. Andererseits lassen sich durch jahrelange Beobachtungen über die Flugzeit hinweg auch an kleinen Populationen partielle Erkenntnisse zusammentragen und zu einem Ganzen mit logischer Abfolge zusammenfügen.



**Abbildung 2:** Männchen von *Leucorrhinia pectoralis* in verschiedenen Altersstadien. (a) nach dem Jungfernflug, Flügel noch glänzend und Hinterleibsfleckung blass gelb, 31.05.2016, (b) junges Männchen nach der Reifung, 27.05.2013, (c) älteres Männchen, 27.05.2013, (d) altes Männchen mit milchigen, teils ausgefransten Flügeln, 19.06.2017. Alle Bilder entstanden an den Fortpflanzungsgewässern. – **Figure 2.** Males of *L. pectoralis* at various age stages. (a) after the maiden flight, the wings still shiny and the abdominal spots pale yellow, 31-v-2016, (b) young male after maturation, 27-v-2013, (c) elderly male, 27-v-2013, (d) aged male with opaque and partly worn wings, 19-vi-2017. All images were taken at reproduction waters. Photos HW

Die morphologischen Altersveränderungen vollziehen sich bei *L. pectoralis* in beiden Geschlechtern ähnlich, indem zunächst ein leuchtend gelbes Farbmuster entsteht, das sich bis auf den Fleck auf S7 langsam verdüstert und schließlich nur noch schwach erkennbar ist. Die kräftige rote Färbung auf der Brustoberseite und auf S1–S3 der Männchen ist bei den Weibchen durch Gelb ersetzt. Es scheint, dass die gelben Flecken auf S1–S6 bei den Weibchen etwas länger bestehen bleiben als bei den Männchen, denn in allen geprüften Paarungsrädern war kein einziges braunfleckiges Weibchen beteiligt. Andererseits wurden aber auch braunfleckige Weibchen bei der Eiablage dokumentiert, allerdings jeweils ohne bewachende Männchen, und B. von Blanckenhagen (pers. Mitt.) fotografierte ein Tandem mit braunfleckigem Weibchen; ob es zuvor oder nachher zur Paarung kam, blieb jedoch ungewiss. Im Gegensatz dazu wurden sich paarende Männchen mit dunkler Färbung oft beobachtet, insbesondere in der zweiten Hälfte der Fortpflanzungsperiode. Nach früheren Ermittlungen an der Population im Ambitzgi/Böndlerriet dauert die Reifungszeit  $16,4 \pm 7,7$  Tage, die Fortpflanzungsperiode  $51 \pm 8,9$  Tage (WILDERMUTH 1994), wobei die individuelle Lebensdauer nicht bekannt ist.

In sehr ähnlicher Art wie bei *L. pectoralis* verdüstert sich die Hinterleibsfärbung im Verlauf der Reifung und Alterung bei der nordamerikanischen *L. intacta*. Alte Männchen sind tiefschwarz, nur der gelbe Zwillingsfleck auf S7 bleibt bestehen. Dieser ist jedoch deutlich kleiner als bei *L. pectoralis* (z.B. CURRY 2001: 224–225).

Bei vielen Libelluliden-Arten wie zum Beispiel *Libellula depressa* oder *Orthemtrum brunneum* entwickelt sich auf der Oberseite des Hinterleibs der Männchen, manchmal auch am ganzen Körper, eine blaue bis blaugraue Bereifung, die durch mikroskopisch kleine Wachslamellen verursacht wird (GORB 1995). Bei den Weibchen von *L. depressa* kann eine solche Pruinosität im Alter ebenfalls auftreten (HORNE 2012), und bei maturen Weibchen von *O. albistylum* ist sie ventral sogar ausgeprägt (FUTAHASHI et al. 2019). Auch *L. pectoralis*-Weibchen weisen eine derartige dorsale Bereifung auf, allerdings nur schwach und nur bei alten Individuen (Abb. 3h). Selbst bei den Männchen kann diese andeutungsweise vorhanden sein (Abb. 3p; B. von Blanckenhagen pers. Mitt.). Dabei entwickeln einige *Leucorrhinia*-Arten durchaus kräftige Bereifungen, so zum Beispiel die Männchen von *L. albifrons* und *L. caudalis*. Bei den Weibchen der letztgenannten Art kann sich die stets vorhandene ventrale Hinterleibsbereifung im Alter nach dorsal auf S4 und S5 ausweiten (siehe Fotos von B. Schneider in WILDERMUTH & MARTENS 2019: 629). Ähnliche Veränderungen gibt es bei den Männchen nordamerikanischer *Leucorrhinia*-Arten, z.B. bei *L. frigida*: Die anfänglich gelb gefleckten ersten Hinterleibssegmente werden rasch vollständig von einer hellgrauen Wachsbereifung überdeckt, damit gleichen sie *L. albifrons*. Auch die Weibchen können diese Färbung annehmen (DUNKLE 2000: 229).

Verglichen mit anderen Vertretern der europäischen Libelluliden kommt es bei *L. pectoralis* während der Imaginalperiode nur zu geringen morphologischen Veränderungen. Weit deutlicher und auffälliger verhält sich dies bei den Männchen der *Sympetrum*- und *Orthemtrum*-Arten sowie bei *Libellula depressa* (z.B. HORNE 2012) und *L. fulva* (vgl. Fotos in WILDERMUTH & MARTENS 2019: 665–669). Ande-

rerseits verändert sich *L. quadrimaculata* sehr wenig; selbst bei alten Individuen mit völlig ausgefransten Flügeln ist der Körper nur wenig nachgedunkelt, eine Bereifung tritt nicht auf (vgl. Foto in WILDERMUTH & MARTENS 2019: 672).



**Abbildung 3:** Abfolge der Altersveränderungen im Fleckenmuster des Hinterleibs von *Leucorrhinia pectoralis*. Obere Reihe: Weibchen, (a) kurz nach dem Schlupf, nach dem Öffnen der Flügel, (b) vor dem Jungfernfflug, (c–e) nach dem Jungfernfflug, (f) nach der Reifung, bei der Eiablage, (g, h) alte Weibchen bei der Eiablage. Untere Reihe: Männchen, (i, k) vor dem Jungfernfflug, (l–n) junge Männchen nach der Reifung, (o–q) alte, reproduktiv noch aktive Männchen. – **Figure 3.** Sequence of the age changes of the spot pattern on the abdomen of *L. pectoralis*. Upper row: females, (a) shortly after emergence, after opening of the wings, (b) before maiden flight, (c–e) after maiden flight, (f) after maturation, during oviposition, (g, h) elder females during oviposition. Lower row: males, (i, k) before maiden flight, (l–n) young males after maturation, (o–q) elder males, still reproductively active. Photos HW

Zur Frage, welche physiologischen und genetischen Ursachen den farblichen Altersveränderungen zugrunde liegen, gibt es nur indirekte Hinweise. Bekannt ist, dass die Umfärbung von *Sympetrum*- und *Crocothemis*-Männchen während der Reifung von Gelbbraun zu Rot auf Farbstoffen (Ommochrome) beruht, die vom oxidierten in den reduzierten Zustand überführt werden (FUTAHASHI et al. 2012). Dieselben Farbstoffe liegen bei den Weibchen und jungen Männchen im oxidierten Zustand vor; die Tiere sind deshalb gelbbraun. Die Reduktion der Farbstoffe ist vermutlich eine geschlechts- und zellspezifische Antwort auf hormonelle Signale, die ihrerseits eine genetische Grundlage haben. Wahrscheinlich beruht die geschlechtlich unterschiedliche Wachsbereifung bei *Orthetrum*- und *Leucorhina*-Arten prinzipiell auf ähnlichen Grundlagen, wie FUTAHASHI et al. (2019) an *O. albistylum* explizit gezeigt haben. Die Verdüsterung der gelben Farben im Verlauf des Alterns könnte auf Veränderungen der Ommochrome zurückzuführen sein, während das schwarze Melanin unverändert bleibt.

### Dank

Benno von Blanckenhagen und Michael Frank danke ich herzlich für die kritische Durchsicht des Manuskripts, für Verbesserungsvorschläge und zusätzliche Literatur.

### Literatur

- BELLMANN H. (2013) Der Kosmos Libellenführer. Kosmos, Stuttgart
- CURRY J.R. (2001) Dragonflies of Indiana. Indiana Academy of Science, Indiana
- CORBET P.S. (1999) Dragonflies – behaviour and ecology of Odonata. Harley Books, Colchester
- DIJKSTRA K.-D.B & R. LEWINGTON (Ed.) (2014) Libellen Europas – Der Bestimmungsführer. Haupt-Verlag, Bern
- DUNKLE S.W. (2000) Dragonflies through binoculars. A field guide to dragonflies of North America. Oxford University Press, New York
- FUTAHASHI R., R. KURITA, H. MANO & T. FUKATSU (2012) Redox alters yellow dragonflies into red. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109: 12626–12631
- FUTAHASHI R., Y. YAMAHAMA, M. KAWAGUCHI, N. MORI, D. ISHII, G. OKUDE, Y. HIRAI, R. KAWAHARA-MIKI, K. YOSHITAKE, S. YAJIMA, T. HARIYAMA & T. FUKATSU (2019) Molecular basis of wax-based color change and UV reflection in dragonflies. *eLife* 2019;8:e43045. DOI: <https://doi.org/10.7554/eLife.43045>
- GALLIANI C., R. SCHERINI & A. PIGLIA (2017) Dragonflies and Damselflies of Europe. WBA Handbooks 7, Verona
- GORB S. (1995) Scanning electron microscopy of pruinosity in Odonata. *Odonatologica* 24: 225–228
- HORNE J. (2012) The occurrence of the Broad-bodied Chaser *Libellula depressa* L. at a nature reserve in Hampshire over a period of 25 years and a description of pruinescence in females. *Journal of the British Dragonfly Society* 28: 37–4

- MCVEY M.E. (1985) Rate of color maturation in relation to age, diet, and temperature in male *Erythemis simplicicollis* (Say) (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica* 14: 101–114
- SIESA M.E. (2017) *Le libellule delle Alpi*. Blu Edizioni srl, Torino
- SMALLSHIRE D. & A. SWASH (2010) *Britain's dragonflies*. WildGuides, Old Basing, Hampshire
- STERNBERG K., F.-J. SCHIEL & R. BUCHWALD (2000) *Leucorrhinia pectoralis* (Charpentier, 1825) Große Moosjungfer. In: STERNBERG K. & R. BUCHWALD (Ed.) *Die Libellen Baden-Württembergs*. Band 2: 415–427. Ulmer, Stuttgart
- WALDHAUSER M. & M. ČERNÝ (2014) *Vážky České republiky. Český svaz ochránců přírody Vlašim*
- WILDERMUTH H. (1992) Habitate und Habitatwahl der Großen Moosjungfer (*Leucorrhinia pectoralis*) Charp. 1825 (Odonata, Libellulidae). *Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz* 1: 3–21
- WILDERMUTH H. (1994) Populationsdynamik der Großen Moosjungfer *Leucorrhinia pectoralis* Charpentier, 1825 (Odonata, Libellulidae). *Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz* 3: 25–39
- WILDERMUTH H. (2008) Konstanz und Dynamik der Libellenfauna in der Drumlinlandschaft Zürcher Oberland. Rückblick auf 35 Jahre Monitoring. *Vierteljahrsschrift der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich* 153: 57–66
- WILDERMUTH H. (2016) Auswirkungen der Hochmoorregeneration auf die Libellenfauna (Odonata) des Torfrieds Pfäffikon (ZH). *Entomo Helvetica* 9: 41–51
- WILDERMUTH H. & A. MARTENS (2019) *Die Libellen Europas*. Quelle & Meyer, Wiebelsheim

Manuskripteingang: 20. Februar 2019