

Naturhistorisches Museum Wien
Zoologische Abteilung
Wien (Österreich)

DOUGLAS ST. QUENTIN

Probleme des Wachstums und der Körpergröße an zwei Libelluliden vergleichend untersucht

(Odonata: Libellulidae)

Mit 2 Textfiguren

Das Wachstum der beiden Libelluliden *Nannothemis bella* (UHLER) und *Pantala flavescens* (FABRICIUS) ist eingehend untersucht worden; ihre phylogenetische Stellung ist annähernd genau bestimmt; so kann hier versucht werden, Zusammenhängen von Ontogenese und Phylogenese nachzugehen. *N. bella* wurde von CALVERT (1929) vom Ei zur Imago gezogen; im System steht die Gattung *Nannothemis* BRAUER, seit FRASER, 1957, in der Unterfamilie Tetratheminae, der (um einige Gattungen erweiterten) „I. Gruppe“ von RIS (1909 bis 1916), welche, wie allgemein angenommen wird, die ursprünglichsten Libelluliden umfaßt. In der Körpergröße ist *N. bella* (Abd.: 13, Hfl.: 14 mm) wohl nicht die kleinste Libellulide — das dürfte *Nannophyopsis chalcosoma* LIEFTINCK (Abd.: 10, Hfl.: 10.3 mm) sein —, aber doch eine der kleinsten.

P. flavescens wurde wiederholt (WARREN, 1913; LAMB, 1925) vom Ei zur Imago gezogen; im System steht die Gattung *Pantala* HAGEN in der „X. Gruppe“ von RIS (l. c.) welche, wie allgemein angenommen wird, die am höchsten entwickelten Libelluliden vereinigt. In der Körpergröße ist *P. flavescens* (Abd.: 32, Hfl.: 39 mm) wohl nicht die größte Libellulide — das dürfte *Camacinia gigantea* (BRAUER) (Abd.: 36, Hfl.: 47 mm) sein —, aber eine der größten.

Es kann demnach das Wachstum einer sehr ursprünglichen und zugleich sehr kleinen Libellulide mit dem einer hochentwickelten und zugleich sehr großen verglichen werden.

Die kleinere Art, *N. bella*, erreichte in den Zuchten von CALVERT das Imaginalstadium nach elf bis zwölf Häutungen in 674—1037 Tagen; die größere Art, *P. flavescens*, in den Zuchten von WARREN und LAMB nach zehn bis zwölf Häutungen in 55—101 Tagen.

Die Anzahl der Häutungen ist bei beiden Formen gleich, die Unterschiede in der Larvendauer sind beträchtlich. Es scheinen zwei grundverschiedene Entwicklungstypen vorzuliegen; bei der kleinen und primitiven Form ein langsames, diskontinuierliches, außer von Häutungen auch von Diapausen unterbrochenes Wachstum; bei der großen, hochentwickelten Form ein rasches, kontinuierliches, außer von Häutungen von keinerlei Ruhestadien unterbrochenes Wachstum.

Was das Wachstum während des Larvenlebens betrifft, erreichte *N. bella* (im ersten Larvenstadium ca. 0,9, im letzten ca. 9,4 mm lang) etwa das Zehnfache der ursprünglichen Körperlänge, *P. flavescens* (im ersten Larvenstadium ca. 1,4, im letzten ca. 24,8 mm lang) gut das Siebzehnfache der ursprünglichen Körperlänge. Fig. 1 bringt die Körperlänge (in der Ordinate) und Wachstumsdauer (in der Abszisse) nach Zuchtexemplaren von *N. bella* (A) und *P. flavescens* (B) und Fig. 2 das Wachstum der beiden Formen in den einzelnen Häutungsstadien.

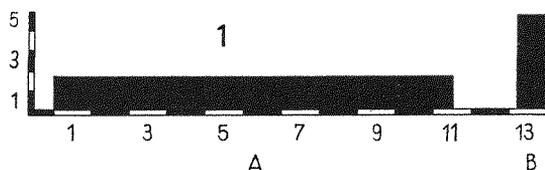


Fig. 1. Körperlänge (Ordinate; 1 Teilstrich = 5 mm) und Dauer des Larvenlebens (Abszisse; 1 Teilstrich = 100 Tage) von A — *Nannothemis bella* und B — *Pantala flavescens*

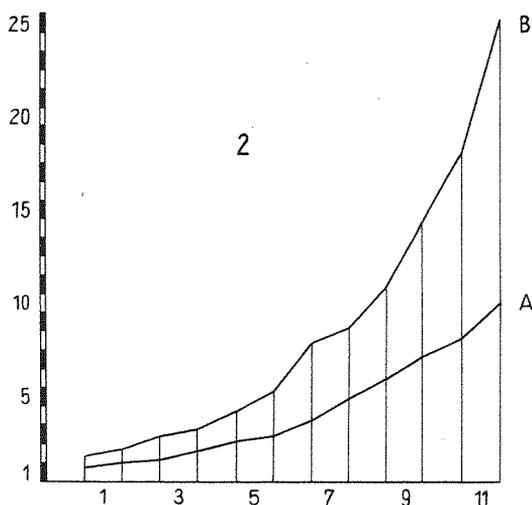


Fig. 2. Körperlänge (Ordinate; 1 Teilstrich = 1 mm) in den einzelnen Häutungsstadien (Abszisse) von A — *Nannothemis bella* und B — *Pantala flavescens*

Die Körpergröße nimmt, wie bei Odonaten die Regel, in jeder Häutung zu; die Zuwachsrates ist bei beiden Formen bis etwa zur vierten Häutung wenig verschieden, divergiert aber von da an immer stärker. Die Wachstumskurve von *N. bella* (A) ist recht gleichmäßig. Eine Vergrößerung der Wachstumsrate tritt zwischen dem achten und neunten Stadium ein; die Wachstumsrate im letzten Stadium ist nur wenig höher als im Stadium vorher.

Die Wachstumskurve von *P. flavescens* (B) ist viel ungleichmäßiger; eine beachtliche Vergrößerung der Wachstumsrate ist im sechsten und im letzten Häutungsstadium zu vermerken.

Was die Dauer der einzelnen Häutungsstadien betrifft, so werden für *N. bella* sieben Tage als das kürzeste und 337 als das längste Stadium angegeben; die Unterschiede sind demnach beträchtlich. Für *P. flavescens* werden sechs Tage als das kürzeste (nach LAMB) und 14 Tage als das längste Häutungsstadium angegeben; die Unterschiede sind demnach gering.

Die lange Dauer des Larvenlebens von *N. bella* ist wohl als ursprünglich zu betrachten. Von mehreren phylogenetisch alten Formen werden extrem lange Zeiträume des Larvenlebens angegeben; so benötigt *Uropetale carovei* WHITE (nach WOLFE, 1955, p. 245) fünf bis sechs Jahre, die Reliktform *Epiophlebia superstes* SELYS (nach ASAHINA, 1954, p. 125) sieben bis acht Jahre zur Imaginalreife.

Das lange, von Diapausen unterbrochene Larvenstadium von *N. bella* wurde an Zuchten beobachtet, die bei Zimmertemperatur gehalten wurden; trotzdem wurden die (winterlichen) Diapausen eingehalten, was für ihren obligatorischen (und nicht fakultativen) Charakter spricht. In ihren natürlichen Wohngewässern dürfte die Entwicklung zumindest ebensolange, wenn nicht noch länger dauern.

Im Gegensatz zu dieser wohl erblich fixierten Länge des Larvenlebens der ursprünglichen Form könnte die auffallend kurze Dauer des Larvenlebens von *Pantala flavescens* vielleicht durch ökologische Faktoren beeinflussbar sein, wie Zuchten von anderen, hochentwickelten Formen wahrscheinlich machen. So erreicht *Anax imperator* LEACH die Imaginalreife in Zuchten bei Zimmertemperatur in einigen Monaten; in England, im natürlichem Biotop, wenn die Eiablage vor Juni (COBBET, 1957) erfolgt, im gleichen Jahr; während die Art in kühleren Gegenden, zum Beispiel in England, wenn die Eiablage nach Juni erfolgt, erst im nächsten Jahr die Imaginalreife, nach Einschaltung einer (fakultativen) Diapause, erreicht.

Das Wachstum der zwei Formen kann zusammenfassend etwa folgendermaßen charakterisiert werden: *Nannothemis bella*, die kleine und ursprüngliche Form, zeigt ein langsames, außer von Häutungen auch noch von obligatorischen Diapausen unterbrochenes Wachstum. Die Wachstumsrate nimmt in den einzelnen Häutungsstadien nur wenig zu; die Dauer des Larvenstadiums ist lang, die Unterschiede in der Dauer der einzelnen Häutungsstadien sind enorm. *Pantala flavescens*, die große und hochentwickelte Form, zeigt ein schnelles, nur von Häutungen unterbrochenes Wachstum. Die Wachstumsrate nimmt in den einzelnen Häutungsstadien stark zu und steigert sich in zwei Wachstums-sprüngen, in der Mitte und am Ende des Larvenlebens, die für die Körpergröße der Imago entscheidend sein dürften. Die Dauer des Larvenlebens ist (relativ) kurz; die Unterschiede in der Dauer der einzelnen Häutungsstadien sind gering.

Abschließend sei noch darauf verwiesen, daß beide Formen auch in ihrer Verbreitung eine Sonderstellung einnehmen, die vielleicht auch durch ihren Larventypus mitbedingt sein könnte.

N. bella, im gemäßigten Nordamerika beheimatet, ist die einzige Tetrathe-
minae, die außerhalb der Tropen angetroffen wird. Die Unterfamilie ist in den
alt- und neuweltlichen Tropen verbreitet; die ursprünglichsten Formen kommen
in der orientalischen und äthiopischen Region vor, während die südamerikani-
schen Formen etwas höher entwickelt zu sein scheinen, was auch RIS (l. c.) be-
wogen haben mag, sie nicht mit den altweltlichen zu vereinigen. Nach Süd-
amerika sind sie, etwa im Fröhertär, über die Nearktis gelangt und hier, viel-
leicht als das Klima kühler wurde, bis auf *Nannothemis* ausgestorben; danach
wäre *Nannothemis* eine Reliktform, die vielleicht, unterstützt durch ihre lang-
same, den Winter mit Diapausen überbrückende Larvenentwicklung, sich auch
in einem kühleren Gebiet erhalten konnte.

P. flavescens nimmt darin eine Sonderstellung ein, daß sie, wahrscheinlich die
am weitesten verbreitete Odonate, in allen tropischen Gebieten der Erde häufig
ist. Diese Verbreitung verdankt sie vor allem ihrer hochentwickelten Flug-
fähigkeit, einem kräftesparenden und raumfördernden Segelflug, doch wohl
auch ihrem euryöken, mit jedem Biotop vorlieb nehmenden Larventypus mit
rascher Entwicklung, wodurch die für die Verbreitung ungünstigere Lebensphase
auf ein Minimum beschränkt wurde.

Zusammenfassung

Die Larvenentwicklung der kleinen, ursprünglichen *Nannothemis bella* und der großen,
hochentwickelten *Pantala flavescens* wird verglichen: die Anzahl der Häutungen (zehn bis
zwölf) ist gleich; *Nannothemis bella* zeigt ein langsames, von Diapausen unterbrochenes
Wachstum; die Dauer der Häutungsstadien ist sehr verschieden, die Größenzunahme
gleichmäßig. *Pantala flavescens* hat ein schnelles und ununterbrochenes Wachstum; die
Dauer der Häutungsstadien ist wenig verschieden, die Größenzunahme etwa ab der zwei-
ten Entwicklungshälfte sprunghaft, am stärksten im sechsten und letzten Stadium. Der
Entwicklungstypus von *Nannothemis bella* wird, nach Analogie anderer primitiver Odonat-
en, für obligatorisch, der von *Pantala flavescens* für möglicherweise fakultativ angesehen.
Die in der Verbreitung beider Formen zutage tretenden Eigenarten, *Nannothemis bella*
ist die einzige nicht tropische Art einer rein tropisch verbreiteten Unterfamilie, *Pantala*
flavescens die in den Tropen am weitesten verbreitete Odonate, werden mit der Larvenent-
wicklung in Beziehung gebracht.

Summary

The larval development of the small and generalised *Nannothemis bella* and of the big
and specialised *Pantala flavescens* is compared; the number of larval instars (10—12) is the
same; *N. bella* takes 674—1037 days to reach maturity, the development is slow, inter-
rupted by diapauses, the duration of the instars differs greatly, the rates of growth are
proportional. The development of *Pantala flavescens* takes 55—101 days until maturity,
the development is rapid without diapauses; the duration of the instars does not differ
greatly, the growth rate increases and the highest rate occurs in the 6th and last instar.
The peculiarities of distribution of the two species may be related to their development.

Резюме

Сравнивается личиночное развитие маленькой, простой *Nannothemis bella* и большой, высоко развитой *Pantala flavescens*: Количество линяний (10—12) одинаковое; *N. bella* выявляет медленный, прерыванный диапаузами, рост; продолжительность стадий очень различная, прирост объема одномерный. *P. flavescens* имеет быстрый, непрерывный рост; продолжительность стадий мало различная, прирост происходит после второго стадия скачками, особенно после шестого и последнего. Тип развития *N. bella* считается аналогично с другими обыкновенными стрекозами обязательным, у *P. flavescens* наверно факультативным. Связываются особенности распространения, *N. bella* единственный нетропический вид из подсемьи, которая распространена только в тропиках, *P. flavescens* представляет стрекозу, которая распространена в тропиках дальше всех, с личиночным развитием.

Literatur

- ASAHINA, S., A morphological study of a relic dragonfly *Epiophlebia superstes*. Japan Soc. for Promotion Sci, Tokyo, 153 pp., 70 pls; 1954.
- CALVERT, P. P., Different rates of growth among animals with special reference to the Odonata. Proc. Amer. Phil. Soc., 68, 227—274; 1929.
- CORBET, P. S., The life-history of the Emperor dragonfly *Anax imperator* LEACH (Odonata: Aeschnidae). J. anim. Ecol., 26, 1—69; 1957.
- FRASER, F. C., A reclassification of the Order Odonata. Sydney, Publ. by R. Zool. Soc. N. S. W., 133 pp.; 1957.
- LAMB, L., A tabular account of the differences between the earlier instars of *Pantala flavescens* (Odonata Libellulidae). Trans. Amer. Ent. Soc., 50, 289—311; 1925.
- RIS, F., Libellulinen. In: Cat. Coll. Zool. SELYS-LONGCHAMPS, 1278 pp.; 1909—16.
- WARREN, X., Dragonflies and their food. Proc. Hawaiian Ent. Soc., 3, 72—82; 1913.
- WOLFE, L. S., A study of the genus *Uropetala* SELYS (Order Odonata) from New Zealand. Trans. R. Soc. New Zealand, 80, 245—275, pl. 53—57; 1953.