

Färbungsvarianten bei den Weibchen von *Coenagrion puella* (Odonata: Coenagrionidae)

von Hansruedi Wildermuth

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

Abstract

Colour variants in female *Coenagrion puella* (Odonata: Coenagrionidae) – In general, two colour forms of *C. puella* are distinguished: the common green (gynochromatypic or heteromorph) and the usually rare blue (androchromatypic or homeomorph) form. A field study based on photographs of tandems and copulation wheels in the eastern Swiss Plateau revealed that various transitional forms exist, whereby green, blue and rarely also yellow as ground colour occur in different combinations and the black patterns vary as to their extension and shape. It is discussed to what certainty the females of *C. puella* can be identified and assigned to one of the variants on the basis of photographs only.

Zusammenfassung

Allgemein werden bei *Coenagrion puella* zwei Varianten unterschieden: die gewöhnlich häufige grüne (gynochrome oder heterochrome) und die vielerorts seltene blaue (androchrome oder homoeochrome) Form. Eine Feldstudie anhand fotografischer Dokumente von Tandems und Paarungsrädern im östlichen Schweizer Mittelland hat ergeben, dass zwischen den beiden Extremformen verschiedene

Übergangsformen existieren, bei denen als Grundfarbe Grün und Blau und selten auch Gelb in unterschiedlicher Kombination auftreten und die schwarzen Zeichnungsmuster in Ausdehnung und Form variieren. Es wird diskutiert, mit welcher Sicherheit die Weibchen von *C. puella* anhand von Fotos bestimmt und einer der Varianten zugeordnet werden können.

Einleitung

Wie die meisten Libellenarten variieren auch die Vertreter der Schlanklibellen (Coenagrionidae) in der Färbung und im Zeichnungsmuster. Besonders deutlich ausgeprägt ist dies bei den Weibchen der Pechlibellen (Gattung *Ischnura*), bei denen verschiedene, genetisch fixierte Farbvarianten existieren (CORDERO 1990; SANCHEZ-GUILLEN et al. 2005; CORBET 1999: 278; WILDERMUTH & MARTENS 2019: 253–288). Hinzu kommt, dass sich die Imagines im Verlauf der Reifung deutlich umfärben (z. B. PARR 1973), womit sich das Spektrum der im Feld anzutreffenden Variationen ausweitet. Bei den Männchen der Azurjungfern (Gattung *Coenagrion*) variiert insbesondere die schwarze Zeichnung auf dem blauen Grund, während sich die Weibchen vorwiegend in der Färbung und Ausdehnung der hellen Partien an Thorax und Abdomen unterscheiden (SCHMIDT 1929: 22 und 27–29; SCHIEMENZ 1953: Taf. 27 und 28; LEHMANN & NÜB 2015: 74 und 75).

Die Weibchen von *Coenagrion puella* werden in der Bestimmungsliteratur einheitlich behandelt. Allgemein wird zwischen zwei Farbformen unterschieden: eine grüne bzw. gelblichgrüne (gynochrome bzw. heterochrome) und eine blaue (androchrome bzw. homoeochrome) Variante (z. B. in SCHIEMENZ 1953: 71; ASKEW 1988:

86; DIJKSTRA & LEWINGTON 2014: 107 f.; MARAVALHAS & SOARES 2013: 132 f.). Während MAY (1933) nur eine [die gynochrome] Form mit sehr lichter, weißlichblauer bis grüner Grundfärbung erwähnt, geben SCHMIDT (1929), CONCI & NIELSEN (1956) und AGUESSE (1968) zwei Formen mit unterschiedlicher Ausdehnung der schwarzen Zeichnungen auf der Oberseite der Abdominalsegmente an; dabei kann die helle Grundfärbung blau oder grün sein. Nach SMALLSHIRE & SWASH (2010: 107) sind S3–S7 bei der gynochromen Variante auf der Oberseite bis auf einen dünnen basalen Ring durchgehend schwarz, bei der blauen Form sind S4 und S5 im hinteren Teil schwarz und vorn bis höchstens zu einem Drittel der Segmentlänge blau. Bei genauerem Hinsehen zeigt sich jedoch, dass die helle Grundfarbe sowie deren Ausdehnung und Verteilung auf dem ganzen Körper stärker variieren als in der Literatur angegeben, und dass es zwischen den beiden Hauptformen alle Übergänge gibt.

Auslöser dieser Notiz war der Fund eines eierlegenden *C. puella*-Weibchens mit ungewöhnlicher Farbkombination und schwarzer Zeichnung, was zu weiteren Beobachtungen von Farbvarianten der Art anregte. Anhand von Bilddokumenten aus einer kleinen Region des Schweizer Mittellandes wird im Folgenden auf einige dieser Varianten eingegangen und die Bestimmungssicherheit der *Coenagrion*-Weibchen anhand von Fotos diskutiert.

Untersuchungsgebiet und Methoden

Untersucht wurden kleine Populationen von *Coenagrion puella* an verstreut liegenden Wiesenweihern und regenerierten Torfstichen im südlichen Teil des Kantons Zürich (Gemeinden Bubikon, Wetzikon,

Hinwil und Pfäffikon im östlichen Schweizer Mittelland). Dabei wurden in den Jahren 2017 und 2018 zwischen Mitte Mai und Ende Juli an 13 Tagen 16 Stichproben genommen. Sämtliche Gewässer lagen in Naturschutzgebieten, weshalb ich auf den Fang von Libellen verzichtete. Zur Beobachtung benutzte ich ein Fernglas mit Nahfokussierung (Pentax Papilio II, 6x21) und zur Dokumentation eine Fotokamera mit Makrozoom-Objektiv (Olympus EM5II mit M.Zuiko Digital 14–150 mm). Insgesamt wurden 582 geschlechtsreife Weibchen nach ihrer Färbung beurteilt und einer der drei Kategorien „Grün“, „Blau“ oder „Übergangsform“ zugeordnet. Genaueres zu den Färbungsmustern der intermediären Formen ließ sich anhand von Fotos ermitteln. Von den 16 Probenahmen wurden 14 an Gewässern ohne gleichzeitiges Vorkommen von *Coenagrion pulchellum* durchgeführt. An den beiden Stellen mit syntopem Vorkommen von *C. puella* und *C. pulchellum* achtete ich besonders darauf, dass es zu keiner Verwechslung der beiden Arten kam. Aus diesem Grund wurden bei den Beobachtungen von Auge und bei der Auswertung der Fotos ausschließlich Weibchen in Tandems oder Paarungsrädern beurteilt, bei deren Männchen es sich eindeutig um *Coenagrion puella* handelte.

Ergebnisse

Grundsätzlich ließen sich zwei Extremformen unterscheiden:

(1) Variante mit rein grüner Grundfarbe. Helle Teile satt grün, schwarze Zeichnung auf der Oberseite der Abdominalsegmente S3–S9 durchgehend, an den Segmentgrenzen sehr schmale grüne Ringe (Abb. 1a und 4).

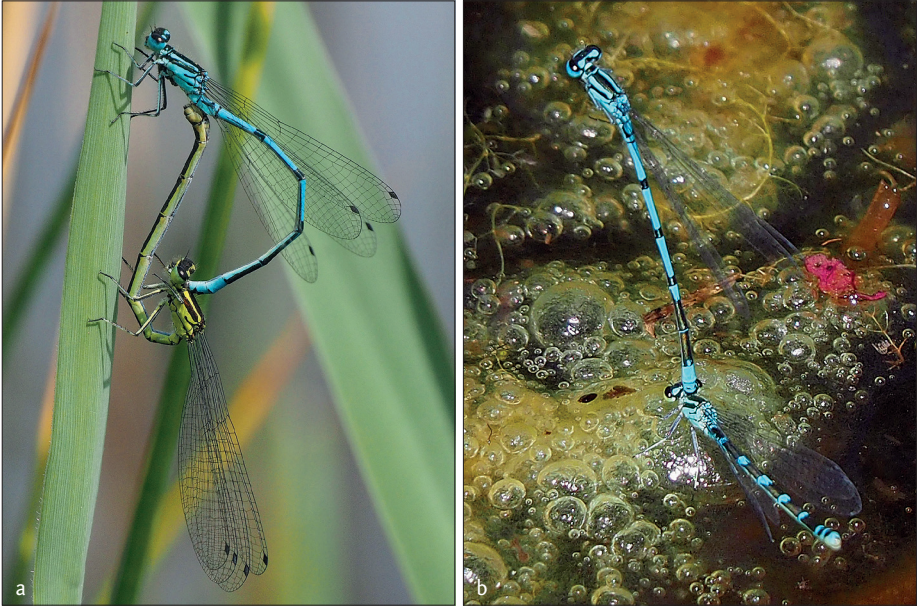


Abb. 1: Die beiden extremen Färbungsvarianten der Weibchen der *Coenagrion puella*. (a) Die häufige grüne Variante im Paarungsrund, (b) die seltenere blaue Variante in Tandemstellung während der Eiablage. – **Figure 1.** The two extreme colour variants of the females in *Coenagrion puella*. (a) The common green variant in copulation wheel. (b) The rather rare blue variant in tandem position during oviposition. Fotos HW.

(2) Variante mit rein blauer Grundfarbe. Helle Teile satt blau, schwarze Zeichnung bedeckt Abdominalsegmente S3–S9 zu einem Drittel bis zu fünf Sechsteln (Abb. 1b).

(3) Zwischen den beiden Extremen fanden sich alle Übergänge, von denen sieben Varianten in Tabelle 1 aufgeführt sind. Diese unterschieden sich durch die Verteilung und Ausdehnung der Grundfarben Blau und Grün, wobei in einigen Fällen auch Gelb oder Gelbbraun hinzukamen (Abb. 2 und 3).

Der Anteil der grünen Variante betrug insgesamt 86,3%. Die Übergangsformen machten 10,1% aus, 3,6% der Weibchen waren rein blau. Dabei schwankten die

Anteile der intermediären Formen und androchromen Variante je nach Lokalität und Erhebungsdatum zwischen 0 und 18,6% bzw. zwischen 0 und 8,1% bei zum Teil kleiner Stichprobenzahl.

Diskussion

Voraussetzung für eine Untersuchung der Farbvarianten von *Coenagrion puella*-Weibchen ist die sichere Zuordnung jedes beurteilten Individuums zur Art. Bestes Merkmal zur Unterscheidung der verschiedenen *Coenagrion*-Weibchen ist die Form des Pronotum-Hinterrandes. Dazu müssen die Tiere allerdings gefangen und in

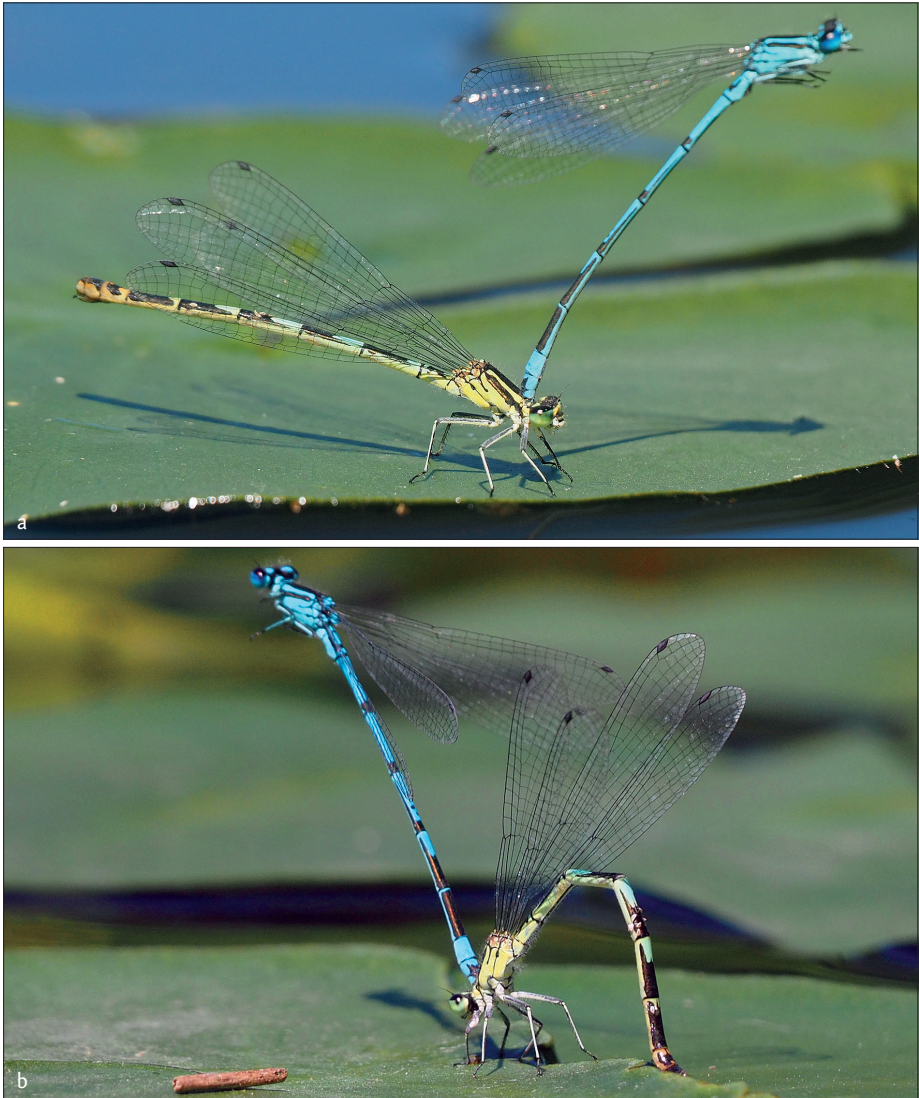


Abb. 2: Im Untersuchungsgebiet nur einmal angetroffene Färbungsvariante eines Weibchens von *Coenagrion puella* mit hauptsächlich hell gelbgrüner Grundfarbe und hohen Blauanteilen an den Abdominalsegmenten S3–S6. Grundfarbe von S8–S10 ist hellbraun. – **Figure 2.** This colour variant of a female *Coenagrion puella* with mainly bright yellow-green basic colour and large proportions of blue on the abdominal segments S3–S6 was encountered only once in the study area. S8–S10 are basically light brown. Fotos HW

Tab. 1: Färbungsvarianten der Weibchen von *Coenagrion puella*. Neben den beiden Extremformen mit grüner oder blauer Grundfarbe existieren mehrere intermediäre Formen. – **Table 1.** Colour variants in females of *Coenagrion puella*. Besides the two extreme forms with green and blue colour a number of intermediate variants exist.

Kopf	Thorax	Abdomen	Abdomen	Abdomen
Helle Färbung von Stirn (S), Postokularflecken (P), Augenunterseiten (A)	Helle Grundfarbe auf Antehumeralstreifen (AH) und Thoraxseiten (TS)	Helle Grundfarbe auf der Unterseite Segmente S3–S9	Schwarzanteil auf der Oberseite Segmente S3–S9	Farbe der Basalringe auf S3–S7 und der Apikalalringe auf S8 und S9
grün	grün	grün	9/10–1/1	grün
grün	grün	grün	3/4–5/6	S2 grün, S3–S8 blau
blaugrün	blaugrün	bläulich bis blaugrün	9/10	blau
S und P blau, A grün	blass blau	S3–S7 hellblau, S8–S9 blaugrün	9/10–1/1	blau
S und P blau, A grün	blaugrün	hell grünlich	S2–S6 2/3–1/2 S7–S8 5/6–9/10	blau
S und P blau, A grün	blau	blau	2/3–5/6	blau
S und P hellgrün, A blaugrün	AH hellgrün, TS blaugrün	TS blaugrün	9/10	blau
S gelb, P gelb, A bläulich und gelblich	gelb	vorn gelb, hinten braungelb	S4–S6 1/2 S3 und S7 3/4–5/6	S3–S6 hellblau, S7–S9 braungelb
blau	blau	blau	1/3–5/6	blau

der Hand mit der Lupe untersucht werden. Da ich in dieser Studie auf den Fang verzichtete, wurde auf eine einfache und fast ebenso sichere Methode ausgewichen, indem ich nur Weibchen beurteilte, die an *C. puella*-Männchen angekoppelt waren, d. h. solche im Tandem oder Paarungsrad. Bei syntopem Vorkommen mit *C. pulchellum* besteht allerdings Verwechslungsgefahr zwischen den *C. puella*- und den sehr ähnlich gefärbten *C. pulchellum*-Weibchen, dies sowohl für die *C. puella*-Männchen als auch für den menschlichen Betrachter. Da die *C. puella*-Männchen ihre Weibchen anhand von Gestalt und Färbung erkennen (GORB 1998), ist damit

eine Verwechslung mit den sehr variablen *C. pulchellum*-Weibchen – insbesondere der blauen Form – durchaus möglich; bei der visuellen Erkennung passiert dies auch. Jedoch kommt es wohl nur ausnahmsweise zu einer heterospezifischen Ankopplung (vgl. JÖDICKE 2001; Foto von A. Chovanec in WILDERMUTH & MARTENS 2019: 214), da die Abdominalanhänge des Männchens mechanisch und möglicherweise auch chemisch nicht zum Pronotum des Weibchens passen (vgl. CORBET 1999: 487 ff.). Wiederholt wurden auch erfolglose Ankopplungsversuche von *C. puella*-Männchen mit *C. scitulum*-Weibchen beobachtet (WILDERMUTH &



Abb. 3: Zwei Färbungsvarianten (intermediäre Formen) der Weibchen von *Coenagrion puella*. (a) Grundfarbe an Kopf, Thorax und Abdomenunterseite grün, Abdomenoberseite blau, schwarze Zeichnung auf S3–S7 durchgehend. (b) Grundfarbe an Kopf und Thoraxoberseite grün mit Übergang zu blau-grün, Abdomen blau, schwarze Zeichnung auf S3–S7 durchgehend. – **Figure 3.** Two colour variants (intermediate forms) of female *Coenagrion puella*. (a) basic colour on head, thorax and underside of abdomen green, upside of abdomen blue, black marks on S3–S7 continuous. (b) basic colour on head and upside of thorax green with transition to blue, abdomen blue, black marks on S3–S7 continuous. Fotos HW.

MARTENS 2019: 226). Eine weitere Absicherung gegen Fehlbestimmungen ergibt sich, wenn *C. puella* an Lokalitäten ohne syntopes Vorkommen von *C. pulchellum* untersucht wird. Diese Art ist – jedenfalls im Schweizer Mittelland – seltener als *C. puella* und fehlt im Untersuchungsgebiet an vielen Gewässern (WILDERMUTH 2008, 2016, 2017). Ebenso wenig ist in der Region eine Verwechslung der blauen Variante von *C. puella* mit den sehr ähnlichen Weibchen von *C. ornatum* möglich; diese Art ist in der Ostschweiz nie vorgekommen (MEIER 2005).

Die verschiedenen Farbvarianten bei den Weibchen von *Coenagrion puella* sind

im Detail bislang kaum untersucht. MAY (1933: 47) schreibt dazu lediglich: „Helle Färbung sehr licht; weißlichblau bis grün“, erwähnt aber nicht explizit, dass verschiedene Farbvarianten vorkommen. SCHMIDT (1929: 29) unterscheidet zwei Formen: die „häufigere (gynochrome)“ Form mit gelblichgrünem Thorax und Abdomen (dieses auf S3–S7 oberseits durchgehend schwarz) und die „seltener“ mit blauer oder grüner Färbung (S3–S7 oberseits jeweils basal hell gefärbt). SCHIEMENZ (1953: 71) übernimmt diese Beschreibung: „Die ♀♀ in 2 Farbformen, eine gelblichgrün, die andere (seltener) blau oder grün“. Dasselbe tun CONCI & NIELSEN (1956)



Abb. 4: Gruppen-Eiablage von *Coenagrion puella*. In diesem Fall sind nur Weibchen der grünen Variante beteiligt. – **Figure 4.** Aggregation behaviour of *Coenagrion puella* during oviposition. In this case only females of the green variant are involved. Fotos HW.

und AGESSE (1968). In FINCKE et al. (2005: 194) wird erstmals – in einer Fußnote – darauf hingewiesen, dass mehr als zwei Farbvarianten existieren: „More than two mature color morphs with at least one real andromorph“.

Dass bei *C. puella* die grüne (gynochrome/heterochrome) Variante – wie in der Bestimmungsliteratur meist angegeben – zumindest in der untersuchten Region weitaus häufiger ist als die blaue

(androchrome) Form, wurde mit dieser Studie bestätigt; der Anteil der rein blauen Variante betrug lediglich 3,6%. THOMPSON (1989a) fand in einer Population im Norden Englands 11% adulte androchrome Weibchen, wobei er nur zwei Formen unterschied. Wären darin auch die intermediären Formen eingerechnet (was aus der Arbeit nicht hervorgeht), käme ihr Anteil nahe an die 13,7%, die in dieser Studie für die beiden selteneren Variantenklassen

gefunden wurden. Joop et al. (2007) unterschieden für ihre Untersuchungen zur Gelege- und Eimorphologie zwar drei Farbvarianten, machen aber keine Angaben über deren Häufigkeit. Diese kann, wie oben erwähnt, je nach Lokalität und Jahr ziemlich variieren (s.a. STERNBERG 1999: 278; MCKEE et al. 2005).

Das Blau bei Coenagrioniden und anderen Libellen ist eine nicht irisierende Strukturfarbe und entsteht durch eine besondere Art von Lichtstreuung an dicht gepackten kugelförmigen Nanopartikeln in der Epidermis (PRUM et al. 2004). Grün als häufigste Farbe bei *C. puella*-Weibchen kommt vermutlich durch Mischung von Blau und Gelb zustande. Den gelben oder gelbbraunen Farbtönen, wie sie in seltenen Fällen bei *C. puella*-Weibchen an bestimmten Körperstellen fast rein vorkommen (vgl. Abb. 2), liegen Farbstoffe (Ommochrome) zugrunde. Es ist vorstellbar, dass die Übergänge von Blau zu Blaugrün durch unterschiedliche Anteile von Strukturfarben und Farbstoffen entstehen.

Die funktionelle Bedeutung der verschiedenen weiblichen Formmorphen allgemein bei den Zygopteren und insbesondere bei *Coenagrion puella* ist nach wie vor unklar. Die Varianten unterscheiden sich weder in der Lebenserwartung noch im Fortpflanzungserfolg (THOMPSON 1989b; JOOP et al. 2007), d. h. ein selektiver Vorteil einer der beiden Varianten lässt sich nicht erkennen. Die Existenz aller möglichen Übergangsformen zwischen extremen Farbvarianten erschwert genetische und evolutionäre Erklärungen zusätzlich.

Die hier beschriebenen Beispiele decken nicht alle möglichen Farb- und Zeichnungsvarianten ab. Zum Beispiel fehlt die grüne Formmorphie mit „androchromem“ Zeichnungsmuster auf S3–S7 (vgl. SCHMIDT

1929: 29); sie wurde in dieser Studie nie beobachtet. Zur Vervollständigung des Variantenspektrums braucht es deshalb weitere Untersuchungen in unterschiedlichen Regionen des Verbreitungsgebiets und in verschiedenen zeitlichen Abschnitten während der Imaginalperiode. Zudem ist eine neue Typisierung bzw. Gliederung der verschiedenen Formmorphen nötig; Vorschläge sind in Arbeit (R. Jödicke und A. Borkenstein, pers. Mitt.).

Dank

Reinhard Jödicke danke ich herzlich für konstruktive Vorschläge und Ergänzungen, die zu einer wesentlichen Verbesserung der ersten Manuskriptfassung beigetragen haben.

Literatur

- AGUESSE P. (1968) Les Odonates de l'Europe Occidentale, du Nord de l'Afrique et des Iles Atlantiques. Masson et Cie, Paris
- ASKEW R. R. (1988) The dragonflies of Europe. Harley Books, Colchester
- CONCI C. & C. NIELSEN (1956) Odonata. Calderini, Bologna
- CORBET P.S. (1999) Dragonflies – behaviour and ecology of Odonata. Harley Books, Colchester
- CORDERO [RIVERA] A. (1990) The inheritance of female polymorphism in the damselfly *Ischnura graellsii* (Rambur) (Odonata: Coenagrionidae). *Heredity* 64: 341-346
- DIJKSTRA K.-D.B & R. LEWINGTON (Hrsg.) (2014) Libellen Europas – Der Bestimmungsführer. Haupt-Verlag, Bern
- FINCKE O.M., R. JÖDICKE, D.R. PAULSON, T.D. SCHULTZ (2005) The evolution and fre-

- quency of female color morphs in Holarctic Odonata: why are male-like female typically the minority? *International Journal of Odonatology* 8: 183–212
- GORB S. (1998) Visual cues in mate recognition by males of the damselfly, *Coenagrion puella* (L.) (Odonata: Coenagrionidae). *Journal of Insect Behavior* 11: 73–92
- JOOP G., A. GILLEN & D.J. MIKOLAJEWSKI (2007) Colour polymorphism in female *Coenagrion puella*: differences in egg shape (Odonata: Coenagrionidae). *International Journal of Odonatology* 10: 71–80
- JÖDICKE R. (2001) Die Libellen der Diana-seen (Insecta: Odonata). *Drosera* 2001: 117–125
- LEHMANN A.W. & J. HENDRIK NÜß (2015) Libellen. Bestimmungsschlüssel für Nord- und Mitteleuropa. Deutscher Jugendbund für Naturbeobachtung, Stahnsdorf und Bremen
- MARAVALHAS E. & A. SOARES (2013) As Libé-lulas de Portugal. Booky publisher
- MAY E. (1933) Libellen oder Wasserjungfern (Odonata). Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile nach ihren Merkmalen und nach der Lebensweise Teil 27. *Fischer*, Jena
- MCKEE D., I.F. HARVEY, D.J. THOMPSON & T.N. SHERRATT (2005) Frequency of female colour morphs in populations of four coenagrionid damselflies (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica* 34: 37–49
- MEIER C. (2005) *Coenagrion ornatum*. In: WILDERMUTH H., Y. GONSETH & A. MAIBACH (Ed.) Odonata – Die Libellen der Schweiz. Fauna Helvetica 12, CSCF/SEG, Neuchâtel: 128–129
- PARR M.J. (1973) Ecological studies of *Ischnura elegans* (Vander Linden) (Zygoptera: Coenagrionidae). I. Age groups, emergence pattern and numbers. *Odonatologica* 2: 1139–157
- PRUM R.O., J.A. COLE & R.H. TORRES (2004) Blue integumentary structural colours in dragonflies (Odonata) are not produced by incoherent Tyndall scattering. *The Journal of Experimental Biology* 207: 3999–4009
- SANCHEZ-GUILLEN R. A., H. VAN GOSSUM & A. CORDERO RIVERA (2005) Hybridization and the inheritance of female colour polymorphism in two ischnurid damselflies (Odonata: Coenagrionidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 85: 471–481
- SCHMIDT E. (1929) 7. Ordnung: Libellen, Odonata. In: BROHMER, P., P. EHRMANN & G. ULMER (Ed.) Die Tierwelt Mitteleuropas. Band IV. Quelle & Meyer, Leipzig: 1–66
- SCHIEMENZ H. (1953) Die Libellen unserer Heimat. Urania-Verlag, Jena
- SMALLSHIRE D. & A. SWASH (2010) Britain's dragonflies. WildGuides, Old Basing, Hampshire
- STERNBERG K. (1999) *Coenagrion puella* (Linnaeus, 1758) In: STERNBERG K. & R. BUCHWALD (Ed.) Die Libellen Baden-Württembergs Band 1 278–287. Ulmer, Stuttgart
- THOMPSON D.J. (1989a) A population study of the Azure Damselfly *Coenagrion puella* (L.) in northern England. *Journal of the British Dragonfly Society* 5: 17–22
- THOMPSON D.J. (1989b) Lifetime reproductive success in andromorph females of the damselfly *Coenagrion puella* (L.) (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica* 18: 209–213
- 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 Libellen-

- fauna (Odonata) des Torfrieds Pfäffikon (ZH). *Entomo Helvetica* 9: 41–51
- WILDERMUTH H. (2017) Die Libellenfauna (Odonata) zweier neu angelegter Wiesenweiher – Sukzession, Prädation, Manipulation. *Libellula* 36: 109–134
- WILDERMUTH H. & A. MARTENS (2019) Die Libellen Europas. Quelle & Meyer, Wiebelsheim