

# Variation des Analdreiecks bei *Cordulegaster bidentata* (Odonata: Cordulegastridae)

Andreas Pix

Mönchehofstraße 1, D-34127 Kassel, <andreas.pix@t-online.de>

## Abstract

Variation of the anal triangle of *Cordulegaster bidentata* (Odonata: Cordulegastridae) – In 208 anal triangles of male *C. bidentata* that were photographed between 2004 and 2010 in the Weser Hills in Hesse, Germany, cell numbers varied from two to six cells. The most frequent forms were those with three and four cells. Furthermore, between forms of similar cell number topologically different types were observed.

## Zusammenfassung

Unter 208 anhand von Digitalfotos ausgewerteten Analdreiecken von *Cordulegaster-bidentata*-Männchen, die von 2004 bis 2010 im Oberweser-Bergland fotografiert worden sind, fanden sich Dreiecke mit zwei bis zu sechs Zellen, am häufigsten jene mit drei und vier Zellen. Formen identischer Zahl traten darüber hinaus in topologisch unterscheidbaren Varianten auf.

## Einleitung

Das Analdreieck der Männchen von *Cordulegaster bidentata* ist als im Wesentlichen dreiteilig untergliedert beschrieben (z.B. ASKEW 1988; VAN PELT 2006). Fotoserien rastender Männchen aus dem Oberweser-Bergland zeigen eine breite intraspezifische Variation in der Zahl der Zellen. Häufig unterscheidet sich die Zahl der Zellen des Analdreiecks bei linkem und rechtem Flügel desselben Individuums. Das Phänomen soll hier eingehender betrachtet werden.

## Methode

In den Jahren 2004 bis 2010 wurden im Bereich der Oberweser zwischen Hann. Münden und Bad Karlshafen (ca. 51,5°N, 09,5°E), hauptsächlich links des Stroms im Reinhardswald (Nordhessen), 528 Rast-Aufenthalte patrouillierender und ja-

Tabelle 1. Zahl der Teilungszellen des Flügeldreiecks, des Analdreiecks sowie weiterer Flügelsektoren bei fünf Männchen von *Cordulegaster bidentata* aus dem Oberweser-Bergland. – Table 1. Number of cells in the triangle, the anal triangle and other wing sectors of five *Cordulegaster bidentata* males from the Weser Hills, Germany. v vorn, front wing; h hinten, hind wing; l links, left; r rechts, right; M3, M4, Cu1 Adern gemäß Comstock-Needham-Nomenklatur, veins following Comstock-Needham nomenclature.

Ind.-Nr.	Flügeldreieck				Anal-dreieck		Postnodalzellen bis Pterostigma				Zellen zwischen M3 und M4				Zellen zwischen Cu1 und M3			
	vl	vr	hl	hr	hl	hr	vl	vr	hl	hr	vl	vr	hl	hr	vl	vr	hl	hr
0016	2	2	2	2	3	4	17	14	15	15	40		34	34	77	79	80	78
0026	2	2	2	2	3	3	14	15	14	15	36	37	27	29	76		69	71
0042	1	2	1	1	3	4	14	13	14	15	39	43	30	31	79		74	71
0066	2	2	1	2	3	3	15	15	14	15	42	47	34	36	81	72	76	81
0105	1	1	1	1	4	3	13	15	14	16	35	36	33	28	76	75	61	68

gender *Cordulegaster bidentata*-Männchen dokumentiert. Dabei wurden jeweils Fotoserien der Flügelpaare gewonnen.

Auf Fang und Markierung wurde verzichtet. Die Auszählung der beteiligten Individuen erfolgte über den Vergleich der Flügelnetzmuster am stationären Monitor. Tabelle 1 zeigt für fünf zufällig herausgegriffene Individuen die konkreten Zählergebnisse einiger Flügelfelder.

Die gewählten Flügelsektoren ließen sich bei dieser Spezies in der Regel klar abgrenzen. Unterschiedliche Zellzahl-Kombinationen repräsentieren unterschiedliche Individuen und lassen eventuellen Rückschluss auf mehrfach fotografierte Tiere zu.

Bedingt durch Ader-Störstellen, Missbildungen, Verletzungen oder unklare Sektorlokalisation sowie durch unzureichende Fotoperspektive waren bei einem Teil der Bildserien nicht alle Sektoren auswertbar. Andererseits boten gerade Störstellen und Verletzungen weitere Möglichkeit, Individuen zu unterscheiden bzw. wiederzuerkennen. Der Vergleich fotografierter Tiere war auf jeweils eine Saison beschränkbar.

## Ergebnisse

Die Auswertung der Flügelmuster identifizierte 115 männliche Individuen von *Cordulegaster bidentata*, die sich wie folgt auf die Jahre verteilen: 2004: 14;

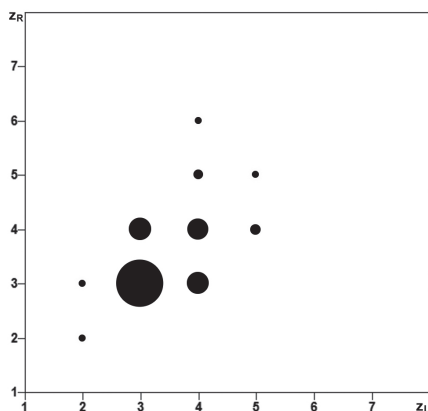
Tabelle 2. Varianten der Zellzahl des Analdreiecks bei Männchen von *Cordulegaster bidentata* aus dem Oberweser-Bergland (n = 208). – Table 2. Variation in the cell number of the anal triangles in *Cordulegaster bidentata* males from the Weser Hills, Germany (n = 208).

Variante	Form	n linker Flügel	n rechter Flügel	n gesamt
I	2 Zellen	2	1	3
II	3 Zellen	76	71	147
III	4 Zellen	27	24	51
IV	5 Zellen	3	3	6
V	6 Zellen	0	1	1

2005: 16; 2006: 29; 2008: 8; 2009: 27; 2010: 21. Von damit prinzipiell 230 auswertbaren Analdreiecken kamen einige nicht zur Auswertung – vor allem solche, die nicht hinreichend gut dokumentiert bzw. nicht hinreichend makelfrei waren.

Die verbleibenden 208 Analdreiecke traten mit fünf verschiedenen Zellzahlen auf (Tab. 2), deutlich gehäuft diejenigen mit je drei oder vier Zellen. Abbildung 1 zeigt ihre bilaterale Relation als nicht streng symmetrisch: Die Zellzahlen der Analdreiecke waren bei 34 Individuen, d. h. fast genau einem Drittel, in den Flügeln links und rechts unterschiedlich. Über die Variation der Zellenzahlen hinaus waren neben geometrischen auch topologische Varianten zu finden. Abgebildet sind zwei topologische Varianten der vierzelligen Form (Abb. 2): Das rechts außen gezeigte Analdreieck kann mit den beiden Linken nicht zur Spiegeldeckung gebracht werden, auch nicht unter denkbarer Zuhilfenahme geometrisch stetiger Verzerrung.

Abbildung 1: Zellzahlen-Kombinationen im Analdreieck bei Männchen von *Cordulegaster bidentata* aus dem Oberweser-Bergland (n = 208) des rechten Hinterflügels ( $z_R$ ) gegen den linken Hinterflügel ( $z_L$ ). Die relative Häufigkeit der gefundenen  $z_R$ - $z_L$ -Kombinationen wird durch den jeweiligen Flächeninhalt der Kreise symbolisiert. – Figure 1: Frequency distribution of different cell numbers in the anal triangle of *Cordulegaster bidentata* males from the Weser Hills, Germany (n = 208) with regard to the relation of cells in the anal triangle of the right and left hind wing.



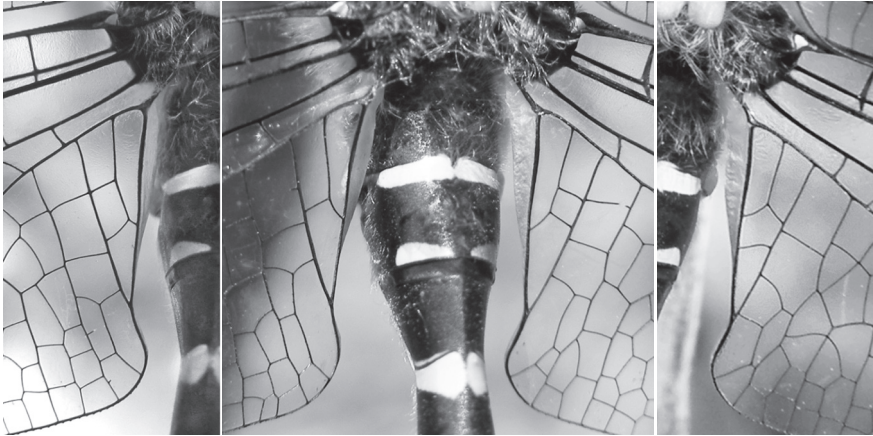


Abbildung 2: Vier Analdreiecke von *Cordulegaster bidentata*-Männchen aus dem Oberweser-Bergland. Die äußeren Dreiecke gehören zu verschiedenen Individuen, das rechte repräsentiert eine seltener topologische Variante unter den gefundenen vierzelligen Formen. – Figure 2: Four different anal triangles in *Cordulegaster bidentata* males from the Weser Hills, Germany. The exterior triangles pertain to different individuals; the one to the right represents a rare topologic type of four-celled anal triangles.

## Diskussion

### Methode

Um die fünf Individuen aus Tabelle 1 zu unterscheiden, wäre der Vergleich der Flügel- und Analdreiecke hinreichend gewesen. Spalten weiterer Sektoren wurden angefügt, um einen repräsentativeren Blick auf die für *Cordulegaster bidentata* gefundene Variationsbreite zu geben. Eine so dimensionierte Tabelle erlaubt bereits die Unterscheidung einer Vielzahl an Individuen. Schließlich die volle Flügelfläche betrachtend, eröffnet sich ein immenses Spektrum denkbarer Zahlenkombinationen. Theoretisch könnten verschiedene Individuen identische Kombinationen aufweisen. Dann wären die identifizierten 115 Individuen nicht korrekt. Pix (2008) schlägt den Ansatz eines Näherungsmodells vor, mit dem sich die Unwahrscheinlichkeit, jemals zwei identische Flügelmuster zu finden, quantifizieren lässt. Dieser Aspekt bleibt aber weitgehend theoretisch, da die Methodik des Zellenzählens für die Praxis aus diversen Gründen ohnehin ungeeignet ist. Die vorliegende Ausnahme einer Spezies, deren Männchen auf ihrer Sonnenwarte unter Normalbedingungen vergleichsweise wenig Scheu vor Nahfotografie zeigen, ist so speziell wie ihre dünn gesäten Sonnenhabitate selbst; und erst recht liegt sie fern jeder Repräsentativität für die Libellen im allgemeinen.

Eine Gegenkontrolle über Gestalt und Anordnung der Zellen bestätigte die individuelle Identifikation. Die topologisch-geometrische Begutachtung per Augenschein ist stets der erste und entscheidende Schritt gewesen; der Versuch seiner formalen Darstellung würde einen rechtfertigbaren Rahmen allerdings sprengen. Insofern ist die schlichte Zellenzählung nur Kompromiss im Sinne praktikablerer Formalisierung – in ihrem reduzierten Informationsgehalt dem faktisch realen des Netzusters bei weitem unterlegen.

### **Stichprobe**

Die Zahl 115 identifizierter Individuen ist mit geringem Vorbehalt exakt. Sie ergibt sich aus 528 Fotoserien, in denen 413 Wiederfunde identifiziert wurden und die insofern zum Teil auch gehabte ähnliche Ergebnisse (FRÄNZEL 1985) prinzipiell nachzeichnen.

### **Variation**

Bei Individuen mit gleicher Zellenzahl sind geometrische Abweichungen mehr oder weniger immer vorhanden; diese werden hier nicht weiter behandelt. Auch sonst ist die Variabilität im Inneren des Analdreiecks verglichen mit Feinstrukturen des übrigen Flügels (Tab. 1) nicht besonders herauszustellen, selbst wenn sie hier einen relativ ausgezeichneten, lokalisierten Sektor des Flügels betrifft. Vergleichbare Befunde für geringer ausgezeichnete Strukturen mögen leichter plausibel wirken – ebenso dann auch die Forderung (vgl. DE JONG 1999), entsprechende Hinweise auf Merkmale, soweit sie in manchen Kriterienkatalogen der Systematik noch enthalten sind, zu löschen.

Von den konstanten, genetisch vorbestimmten Hauptstrukturen unterscheiden KOCH & MEINHARDT (1994) die variablen Bereiche durch den Mechanismus, erst während der Entwicklung sich selbst zu optimieren – etwa zu bestimmter Zelldichte hin. Die Stichprobe zeigt in annähernd drei Viertel der Fälle dreifach unterteilte Analdreiecke, in einem knappen weiteren Viertel vier Zellen. Mit größeren Zellzahlen scheinen die Anteile asymptotisch zu Null auszulaufen. Dass die Zellzahlen sich dabei nicht normalverteilen können, wird an einer so kleinen Strukturreinheit wie dem Analdreieck, deren Zellzahlen nahe am konkreten unteren Limit „1“ rangieren, unmittelbar klar.

Mit Blick auf obige Deutung kann die eventuell grundsätzlich angelegte bilaterale Symmetrie (Winkelhalbierende als Spiegelachse des Graphen in Abb. 1) allenfalls eine indirekte Konsequenz des Bauplans sein. Bei der gefundenen Variabilität handelt es sich vermutlich um dasselbe Phänomen, das vielfach unter dem Stichwort ‚Fluktuierende Asymmetrie‘ diskutiert wird (z.B. RAHMEL & RUF 1994; HARDERSEN & WRATTEN 1998). ‚Fluktuierende Asymmetrie‘ deutet sich als Folge genetischer oder ökologischer Störeinflüsse und kann ihrerseits wieder Folgen nach sich ziehen – zumal wenn funktional wichtige Merkmale betroffen sind, etwa die Ausmaße der Flügel. Leichter erfassbar als kontinuierliche Merkmale, wurden bei

den Libellen aber auch Zellzahlen als ‚Fluktuierende Asymmetrie‘ gedeutet bzw. untersucht. Dies liegt vor allem nahe, falls oder soweit die Zellzahl eines Flügel-sektors stellvertretend für dessen metrische Ausdehnung gesehen werden darf bzw. deutlich mit dieser korreliert ist, wofür z.B. HARDERSEN (2006) Hinweise nennt. Auch BONN et al. (1996) analysierten sowohl Zellzahlen als auch metrische Parameter, wobei sie biologisch wertende Befunde nur letzteren konstatierten. Unerwartete Ergebnisse (vgl. CARCHINI et al. 2005) scheinen unter Umständen weniger überraschend, wenn den Zellzahlen eine größere Unabhängigkeit zugesprochen wird – vielleicht mit universeller gültigen Prinzipien der Strukturbildung (z.B. KOCH & MEINHARDT 1994) vereinbar. Gegen eine Überbewertung der Zellenanzahl wenden sich auch die vorliegenden Befunde. Exemplarisch scheint Abbildung 2 sogar die vermeintlichen Bedeutungen von Zellzahl und Topologie gegenseitig ad absurdum zu führen: Gemessen an der Zahl der Zellen, ist das äußere Paar der vier gezeigten Analdreiecke symmetrisch, das innere asymmetrisch. Dagegen befindet eine topologische Wertung beide Paare als asymmetrisch. Die Paradoxie schiene allenfalls auflösbar anhand eines Nachweises, ob eines der beiden nicht generell gleichsinnigen Kriterien morphologisch ausgezeichnet ist oder wenigstens den höheren Rang hätte – zu suchen vielleicht auf entwicklungs- oder evolutionsbiologischer Ebene. Zudem zeigt die Abbildung aber nur ein simples Beispiel vielfältiger Dimensionen von struktureller Symmetrie auf, wie sie in so komplexen Netzwerken herrschen, wie sie aber auch – vgl. GARRIDO (2011) – Perspektiven ihrer formalen Erfassung bieten können.

Die Diskussion dieser Variabilität erweist sich sicher nicht nur im Kontext der ‚Fluktuierenden Asymmetrie‘ als anschauungssensibel. PETERS (1987) deutet Zahlabweichungen im Analdreieck und in anderen ausgezeichneten Flügelstrukturen bestimmter Aeshniden als Anomalie und konkret als Atavismus: So wäre beispielsweise eine zusätzliche Trennader in dem meist zweizelligen Analdreieck bei *Aeshna grandis* eine rückgerichtete Variation in einer ansonsten modern evolvierten Form dieses Flügel-sektors. Damit ist den Zellzahlen, und in diesen Fällen teils auch topologischen Kriterien, wiederum ein deutliches biologisches Gewicht beigemessen – im Unterschied zur vorliegenden Intention. Allerdings ist hier soweit auch einzuräumen, dass die Analdreiecke bei *Aeshna* und *Cordulegaster* eine unterschiedliche Bestimmtheit haben – ganz in dem Sinn, wie z.B. bei GEIJSKES & VAN TOL (1983) im Detail illustriert: Wesentliche Unterteilungsadern bei *Aeshna* sind verstärkt, in Fällen bis hin zur Stärke der konstanten Umrandungsadern des Analdreiecks selbst. Bei *Cordulegaster* dagegen unterscheiden sie sich kaum von übrigen Feinstrukturen im Flügel, und sie sind auch in größerer Zahl vorhanden. Eine Zelle Differenz ist daher hier als vergleichsweise weniger gravierend einzustufen. Insofern erscheint das Analdreieck des Anisopterenflügels wie ein Belegstück dafür, dass der Übergang von bestimmten bzw. bestimmenden Strukturen hin zu solchen lockerer Variabilität ein interstrukturell und interspezifisch fließender ist. Artspezifische Konstanz des Flügelnetzes im Ganzen ist vielleicht ein in systematischer Hinsicht wünschenswertes Ideal, das immer wieder zu seiner

Suche in der Natur anregt. So spricht PETERS (1972) in Fällen ante- und postnodaler Zellverbände bei bestimmten *Sympetrum*-Arten wenigstens von «Normierung». Parallel weist er dabei aber auch auf eine gravierende Abweichung der Zellzahlen von der Normalverteilung hin, womit sich neben ihrer Variabilität selbst gleichzeitig auch das Problem ihrer formalen Behandlung stellt. Darüber hinaus steht meines Erachtens sogar ihre statistische Kardinalität an sich zu hinterfragen. In einer Gegengewichtung zu dem Idealbild betonen andere Quellen wie DE JONG (1999), PIX (2008) und das Vorliegende die davon abweichende Realität. Damit stets verträglich bleibt der plausible Umstand, dass die statistische Verteilung von Varianten geografisch (vgl. PETERS 1972, 1987) und selbst von Population zu Population (PETERS 1989) wechseln kann bzw. wechselt. So könnten die vorliegenden Ergebnisse durchaus spezielle Gültigkeit für den nördlichen Arealrand von *Cordulegaster bidentata* haben, ggf. auch noch lokaler für den nördlichen Mittelgebirgsraum.

Ein existierendes Analdreieck ist bei verschiedenen Familien der Anisopteren ein geschlechtsspezifisch bestimmendes Merkmal, und dieser Beitrag war insofern festgelegt auf Männchen. HARDERSEN (2006) gibt Belege, dass sich in der Feinstruktur des Flügelnetzes, auch dem der Zygopteren, weitere geschlechtsspezifische Charakteristika verbergen. Waren solche auch zu erwarten, so hätten sie allein am Individuum, d.h. ohne statistische Betrachtung, kaum je entdeckt werden können.

## Dank

Wertvolle Sach- und Literaturhinweise zum Thema verdanke ich Sönke Hardersen. Für umfangreiche Literaturbeschaffung und formale Optimierung des Manuskripts sorgte Andreas Martens. Beiden sei hiermit ausdrücklich gedankt.

## Literatur

- ASKEW R.R. (1988) The dragonflies of Europe. Harley, Colchester
- BONN A., M. GASSE, J. ROLFF & A. MARTENS (1996) Increased fluctuating asymmetry in the damselfly *Coenagrion puella* is correlated with ectoparasitic water mites: implications for fluctuating asymmetry theory. *Oecologia* 108: 596-598
- CARCHINI G., M. DI DOMENICO, F. CHIAROTTI, C. TANZILLI & T. PACIONE (2005) Fluctuating asymmetry, body size, reproductive period and life time mating success of males of *Cercion lindenii* (Odonata: Coenagrionidae). *European Journal of Entomology* 102: 707-712
- DE JONG T.H. (1999): Aantal vleugelcellen tegenover het pterostigma bij de Houtpantsejuffer (*Lestes viridis*). *Brachytron* 3: 26-27
- FRÄNZEL U. (1985) Öko-ethologische Untersuchungen an *Cordulegaster bidentatus* Selys, 1843 (Insecta: Odonata) im Bonner Raum. Diplomarbeit, Universität Bonn

- GARRIDO A. (2011) Symmetry in complex Networks. *Symmetry* 3: 1-15
- GEIJSKES D.C. & J. VAN TOL (1983) De libellen van Nederland (Odonata). Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging, Hoogwoud (N.H.)
- HARDERSEN S. (2006): Sexual dimorphism in wing cell patterns in *Xanthocnemis zealandica* McLachlan (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica* 35: 143-149
- HARDERSEN S. & S.D. WRATTEN (1998) The effects of carbaryl exposure of the penultimate larval instars of *Xanthocnemis* [sic] *zealandica* on emergence and fluctuating asymmetry. *Ecotoxicology* 7: 297-304
- KOCH A.J. & H. MEINHARDT (1994) Biological pattern formation: from basic mechanisms to complex structures. *Reviews of Modern Physics* 66: 1481-1507
- PETERS G. (1972) Chorologische und phylogenetische Aspekte in der Variabilität des Flügelgeäders einiger Arten der Symptetrum-Gruppe (Insecta: Odonata). *Deutsche Entomologische Zeitschrift* (NF) 19: 263-286
- PETERS G. (1987) Atavistische Strukturen im Flügelgeäder von *Aeshna grandis* und verwandten Arten (Insecta, Odonata, Aeshnidae). *Entomologische Abhandlungen, Staatliches Museum für Tierkunde Dresden* 51: 1-16
- PETERS G. (1989) Variabilitätsmuster der atavistischen Geäderstrukturen bei *Aeshna grandis*. *Entomologische Abhandlungen, Staatliches Museum für Tierkunde Dresden* 52: 109-112
- PIX A. (2008) Variabilität und Individualität im Feinadernetz des Anisopterenflügels. Tagungsband der 27. Jahrestagung der Gesellschaft deutschsprachiger Odonatologen (GdO e.V.), 07.-09. März 2008 in Potsdam: 49
- RAHMEL U. & A. RUF (1994) Eine Feldmethode zum Nachweis von anthropogenem Streß auf natürliche Tierpopulationen: „Fluctuating Asymmetry“. *Natur und Landschaft* 69: 104-107
- VAN PELT G.J. (2006) *Cordulegaster* Leach, 1815 – Goldenrings. In: DIJKSTRA K.-D.B. & R. LEWINGTON (Ed.) *Field guide to the dragonflies of Britain and Europe*: 211-221. British Wildlife Publishing, Gillingham