1066

ZUR TAXONOMIE EINIGER CROCOTHEMIS-ARTEN, NEBST BESCHREIBUNG EINER NEUEN ART VON MADAGASKAR (ANISOPTERA: LIBELLULIDAE)

H. LOHMANN

Untere Dorfstr. 16, D-7888 Rheinfelden, Bundesrepublik Deutschland

Eingegangen am 8. Dezember 1980 / Angenommen am 5. Januar 1981

THE TAXONOMY OF SOME CROCOTHEMIS SPECIES, WITH A DESCRIPTION OF A NEW SPECIES FROM MADAGASCAR (ANISO-PTERA: LIBELLULIDAE) — C. striata sp. n. (d holotype: Ranohira, Fianarantsoa prov., Madagascar) is described and illustrated. All known members (d) of the genus are keyed, and 3 groups of species are tentatively proposed on the basis of prophallic features, viz. servilia (servilia, nigrifrons, striata), sanguinolent taxa, and erythraea a. C. erythraea stands apart from all other taxa, hence, as far as the structure of the prophallus is concerned, servilia and erythraea should be considered as distinct species.

EINLEITUNG

Das Kapitel "Crocothemis" in der Libellulinen-Monographie von RIS (1911) kann sicher als eine der Schwachstellen dieses Monumentalwerkes betrachtet werden. Vor allem die systematischen Unterschiede zwischen Crocothemis erythraea (Brullé), C. sanguinolenta (Burm.) und C. servilia (Drury) wurden aufgrund strukturell wenig relevanter Merkmale aufgestellt, wie z.B. die relative Breite der Flügel, die Breite der Analschleifenspitze, die Braunfärbung der Flügelspitzen, die Färbung des Abdomens, die Zähnelung der Abdominalkante oder die Schwärzung der dorsalen abdominalen Carina. So kommt Ris selbst zu dem Schluß (p. 540):

"Die Behandlung der C. servilia als eigene Art gegenüber ervihraea ist eine Sache der Konvenienz. Die Vereinigung liesse sich sehr wohl rechtfertigen, da im Grenzgebiet der Formen (Himalaya) Zwischenformen existieren und die Unterschiede ja überhaupt geringe sind. Zur Abtrennung bewog mich hauptsächlich die geringe Homogenität der servilia, welche wahrscheinlich einst zu ihrer Aufteilung in geographische Formen führen

wird....; ferner die Aussicht, durch die Abtrennung etwas bessere Uebersicht in die verworrene Nomenklatur zu bringen."

Obwohl viele Autoren in der Folgezeit Schwierigkeiten hatten, die beiden Formen C. erythraea und C. servilia insbesondere im vorderasiatischen und kontinentalindischen Raum anhand der Risschen Beschreibung unterscheiden zu können, blieb es zunächst bei deren interspezifischer Trennung (zusammenfassend siehe MORTON, 1919). Erst MORTON (1920) gelang es, einige strukturelle Unterschiede als systematisch brauchbare Kriterien zu erarbeiten. So stellte er Unterschiede in der Gestalt des Hamulus-Außenastes sowie in der Form der Prophallus-Spitze fest (letztere bildete er unglücklicherweise in der Ventralansicht ab). Diese Unterschiede erlaubten ihm eine problemlose Zuordnung beider Formen in Mesopotamien und ermöglichten ihm sogar die Beschreibung einer neuen Subspecies Crocothemis erythraea chaldaeorum aus diesem Gebiet. Leider fand diese Arbeit nicht die ihr zustehende Beachtung. Insbesondere FRASER (1936) vernachlässigte ihre Bedeutung, obwohl seine Ansicht zu diesem Problem von einiger Tragweite werden sollte, war er es doch, der zum ersten Mal taxonomische Konsequenzen zog:

".... the differences are so fine that I consider racial or subspecific rank more appropriate to meet the case, and *servilia* takes priority as having been first described."

Diese Herabstufung der beiden Formen auf infraspezifischen Rang war die Ursache einer nomenklatorischen Konfusion, die sich bis heute erhalten hat. Typisch für diese Situation ist die Darstellung von DUMONT (1977):

"The use of the name erythraea is a matter of convenience, since no structural differences exist with C. servilia (Drury) which has priority. In view of the enormous range of the servilia-erythraea complex, and the current feeling that East Asiatic populations form an entity, it is customary to apply the name erythraea to mediterranean populations, and servilia to East Asiatic populations. It is, however, clear, that this argument is rather weak in terms of present-day taxonomy and that, if no new evidence for a specific distinction between both groups can be found, the name erythraea will ultimately be reduced to a synonym?

Neuerdings hat sich PINHEY (1979) noch einmal mit dem Problem auseinandergesetzt. Er bildete zum ersten Mal die Prophalli von *C. sanguinolenta* and *C. erythraea* in Seitenansicht ab und fand klare morphologische Unterschiede hinsichtlich dieses Organs bei beiden Arten. Der Vergleich eines vermeintlichen Tieres von *C. servilia* aus Assam brachte jedoch eine völlige Übereinstimmung mit *C. erythraea*. Daraus folgerte er:

"It appears that *erythraea* should be regarded as a subspecies of *servilia*, and not a synonym, chiefly because the latter develops the dark wing margins and the abdomen is more regularly marked with black on the dorsal carina: *Crocothemis servilia erythraea* (Brullé) stat. conf.".

Nach Vorlage der Publikation von PINHEY (1979) untersuchte ich das Crocothemis-Material des Naturhistorischen Museums Basel (Schweiz), wo alle Arten der Gattung mit Ausnahme von C. saxicolor Ris vertreten sind.

Neben meiner eigenen Sammlung stand mir außerdem noch Material aus Südpersien vom Zoologisk Museum Kopenhagen (Dänemark) zur Verfügung, das *Crocothemis erythraea chaldaeorum* Morton sowie *C. servilia* enthielt. Schließlich erhielt ich aus dem Museum van Natuurlijke Historie, Leiden (Niederlande) zwei Tiere einer *Crocothemis* aus Madagaskar, von denen sich ein Männchen als Paratypus einer neuen Art erwies.

MATERIAL UND METHODE

Es standen folgende Taxa zur Verfügung:

Crocothemis divisa Karsch, 1898: 1 d Madagaskar.

C. e. erythraea (Brulle, 1832): Serien aus Südeuropa, Nordafrika, Angola und Madagaskar.

C. erythraea chaldaeorum Morton, 1920: Serie aus Südpersien (transiens ad erythraea) sowie 1 9 von Iranchar, Belutschistan, Persien (irrtümlich von SCHMIDT [1954] als C. servilia bestimmt; östlichster Fundort der Subspecies).

C. nigrifrons (Kirby, 1894): 3 d, 2 9 aus Nordaustralien.

C. sanguinolenta (Burmeister, 1839): Serie aus Angola.

C. s. servilia (Drury, 1770): 3 d, 1 9 China, 1 d 9 Japan.

C. servilia novaguineensis (Förster, 1898): 1 & 9 Neuguinea.

C. servilia ssp.?: Serien aus Ceylon, Sumba, Sumbawa, Celebes, Java.

C. striata sp. n.: 3 & Madagaskar.

Die Tiere wurden in einem geschlossenen Gefäß über einem mit Wasser getränkten Wattebausch eingeweicht. Der distale Teil der Vesica spermalis des Männchens wurde mit einer feinen Insektennadel herausgezogen, in möglichst senkrecht abstehender Haltung fixiert, under dem Stereo-Mikroskop bei 50-facher Vergrößerung betrachtet und in Seitenansicht gezeichnet. Ebenso wurden die Genitalanhänge des Männchens sowie die Valvula vulvae des Weibchens untersucht und ggf. gezeichnet.

CROCOTHEMIS STRIATA SPEC. NOV.

Abbildungen 1b. 2c

Material. – Holotypus o (Naturhistorisches Museum Basel, Schweiz), 2 o Paratypen (1 o Naturhist. Museum Basel, 1 o Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden, Niederlande). Typuslokalität: Ranohira, Provinz Fianarantsoa, Madagaskar; 7. März 1958, leg. F. Keiser. Paratypen: topotypisch.

Männchen. — Hinterflügel 27,5-28,0 mm; Abdomen mit Appendices 21,8-23,8 mm; Pterostigma 3,0-3,6 mm.

Kopf. — Labium und Labrum braun (Labrum dunkler gefärbt); Clypeus, Genae, Frons und Occiput glänzend rotbraun; Vertex dunkel rotbraun, mit kurzen schwarzen Haaren besetzt; Antennae schwarz; Postgenae hellbraun. Prothorax braun.

Synthorax dorsal rotbraun, lateral braun bis gelbbraun, ventral gelbbraun; Thorax und erstes Abdominalsegment dicht bräunlich behaart. Beine. — Coxae und Trochanter braun; Femora und Tibiae schwarz mit gelbem bis braunem Streif auf den Streckseiten, der in seiner Ausdehnung etwas variiert; Tarsi und Praetarsi ganz schwarz; Dornen schwarz.

Flügel (Terminologie nach LONGFIELD, 1960). — Aderung mit Ausnahme eines kleinen proximalen Teils der Costae und des Basisflecks schwarz; Pterostigma braun; Basisfleck groß, goldgelb, reicht im Vorderflügel bis zur Ac, im Hinterflügel bis halbwegs zwischen Ac und t (bei einem Paratypus bis zur 2. Anq, Arc und proximalen Begrenzung von t); Aderung des Basisflecks goldgelb; $10\frac{1}{2}-12\frac{1}{2}$ Anq im Vorderflügel, 9-10 Anq im Hinterflügel; 1 Zellreihe IR₃-Rspl; Arc der 2. Anq genähert; Cu₂ im Hinterflügel sehr wenig von der analen Ecke des t getrennt; t im Hinterflügel frei.

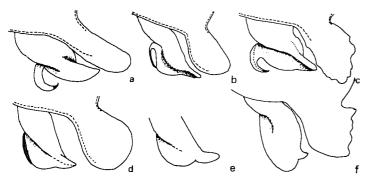


Abb. 1. Linker Hamulus und Lobus posterior (Seitenansicht, leicht schräg von vorne) von Crocothemis d: (a) sanguinolenta (Burm.), Angola; — (b) striata sp. n., Ranohira, Madagaskar; — (c) divisa Karsch, Sakavondro, Prov. Tuléar, Madagaskar; — (d) erythraea erythraea (Brullé), Tananarive, Madagaskar; — (e) e. erythraea (Brullé), Ambalabonga, Prov. Majunga, Madagaskar; — (f) nigrifrons (Kirby), Adelaide River, Australien.

Abdomen. — Färbung beim getrockneten Männchen dunkelrot; 4. Segment mit sehr feiner Quernaht; Breite am 4. Segment 3 mm; Seitenkante relativ fein gezähnelt; Genitalanhänge: Hamulus (Außenast) nach hinten gerichtet, Struktur siehe Abb. 1b; Vesica spermalis (Prophallus) mit medianem Vesikel, siehe Abb. 2c; Appendices anales rot.

Weibchen unbekannt.

UNTERSUCHUNGSERGEBNISSE ANHAND DER VESICA SPERMALIS

Die Vesica spermalis (siehe PFAU 1970, 1971; hier "Prophallus" benannt) zeichnet sich bei den meisten Crocothemis-Arten durch ein charakteristisches

medianes Vesikel aus, das aus dem distalen Teil ein gutes Stück herausragt. Lediglich bei *C. erythraea* sind die Kapselwände so weit vorgezogen, daß dieses Vesikel im inneren Teil des Prophallus-Endstückes verschwindet. Dadurch ist die Art sofort von *C. servilia* zu unterscheiden. Dann muß jenes Tier aus Assam, das PINHEY (1979) für eine *C. servilia* hielt, in Wirklichkeit eine *C. erythraea* gewesen sein. Der Fundort Assam liegt in der Tat noch an der östlichen Verbreitungsgrenze von *erythraea*.

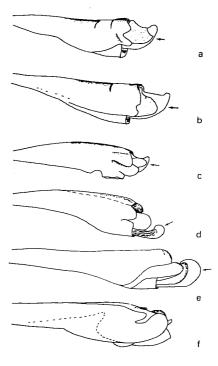


Abb. 2. Distaler Teil der Vesica spermalis (rechte Seitenansicht) von Crocothemis d: (a) servilia servilia (Drury), China; — (b) nigrifrons (Kirby), Darwin, Australien; — (c) striata n. sp., Ranohira, Madagaskar; — (d) divisa Karsch, Sakavondro, Prov. Tuléar, Madagaskar; — (e) sanguinolenta (Burm.), Angola; — (f) erythraea erythraea (Brullé), Camargue, Süd-frankreich. — (a-e) Die Pfeile zeigen auf das mediane Vesikel; (a-c) Weit punktiert: Chitin-plättchen am Vesikel.

Beim Vergleich der Morphologie der Prophalli ergab sich darüber hinaus, daß selbst eine nähere Verwandtschaft zwischen erythraea und servilia nicht besteht. Letztere steht vielmehr der nigrifrons sehr nahe; auch C. striata läßt sich hier anschließen. Eine genealogische Einteilung anhand des Prophallus ist damit problemlos möglich (C. saxicolor ist noch nicht untersucht):

SERVILIA - GRUPPE

Diese Gruppe umfaßt servilia (Mesopotamien und Himalaya über den gesamten südasiatischen Raum bis nach Australien und Neuguinea), nigrifrons (Australien, Neuguinea) und striata (Madagaskar).

Der Prophallus ist durch ein ziemlich hohes, vorne aufgebogenes, blattförmiges medianes Vesikel gekennzeichnet, dem an jeder Seite ein Chitinplättchen angefügt ist (siehe Abb. 2a-c; Chitinplättchen weit punktiert). Die Prophalli von nigrifrons und servilia sind darüber hinaus einander so ähnlich, daß man sie fur conspezifisch halten könnte.

C. servilia ist offenbar sehr inhomogen und muß mit Sicherheit in mehrere Formen aufgeteilt werden. Bisher konnten signifikante Strukturunterschiede des Prophallus zwischen Tie-

Taxonomie von Crocothemis

ren aus verschiedenen Gebieten noch nicht mit Sicherheit von möglichen Trocknungsartefakten getrennt werden. Schon KRÜGER (1902) wies jedoch darauf hin, daß die Art in eine nördliche (chinesisch-japanische) und eine südliche ("indomalayische") Rasse zu unterteilen sei und erkannte dies anhand bedeutender Größenunterschiede. In die gleiche Richtung weisen Untersuchungen von KIAUTA (1971), KIAUTA & KIAUTA (1980) und OMURA (1955), sowie zusammenfassend YADAV (1979) und BOYES et al. (1980). Die zytotaxonomischen Analysen der Autoren beweisen erhebliche Unterschiede zwischen japanischem und übrigem asiatischem Material. Leider ist bis heute kein chinesisches Material für Chromosomen-Untersuchungen verfügbar. Dies ist von entscheidender taxonomischer Bedeutung, denn China ist die Typuslokalität von servilia.

Auffällig sind auch Unterschiede in der Form der Valvula vulvae der Weibchen. Sie ist bei den riesigen chinesisch-japanischen sowie den kontinental-asiatischen Tieren kleiner als die von C. erythraea erythraea (siehe Abb. 3c), während Exemplare aus dem indonesischen Raum sowie die ssp. novaguineensis eine deutlich größere Scheidenklappe aufweisen. Völlig unnormal in Größe und Form ist die Valvula eines Weibchens aus Lai Rundi (Langgai, Ostsumba). Sie ist dreimal so groß wie die der Nominatform und zieht sich in einem mächtigen konkaven Bogen abwärts. Außerdem ist der untere Tergitrand des achten Segmentes ähnlich wie bei vielen Orthetrum-Weibchen nach unten ausgezogen, so daß eine zusätzliche Naht sichtbar wird (siehe Abb. 3b).

SANGUINOLENTA - GRUPPE

Hierhin gehören sanguinolenta (beinahe ganz Afrika bis zum Atlas; Totes Meer, pers. Mitt. Dr. H.J. Dumont) und divisa (Zentral- und Äquatorialafrika).

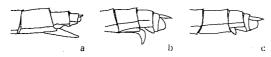


Abb. 3. Hinterleibsende mit Valvula vulvae (von links) bei *Crocothemis* 9: (a) *sanguinolenta* (Burm.), Angola; — (b) *servilia* ssp.?, Lai Rundi, Langgai, Ostsumba; — (c) *servilia servilia* (Drury), Soochow, China.

Bei diesen Arten ist das mediane Vesikel ebenfalls deutlich sichtbar, nimmt jedoch nur den ventralen Teil der Prophallus-Spitze ein. Es sieht mehr stielförmig aus, ist am Ende knaufförmig erweitert und nach oben gebogen (siehe Abb. 2 d-e).

Das Weibchen von sanguinolenta ist leicht an seiner Valvula vulvae zu erkennen (siehe Abb. 3a).

CROCOTHEMIS ERYTHRAEA

Ganz Afrika, Südeuropa, Vorderasien bis Assam.

Der Prophallus dieser von allen anderen abzutrennenden Art zeichnet sich durch die stark vorgezogenen Kapselwände aus, wodurch das mediane Vesikel fast verdeckt wird (siehe Abb. 2f). Im Überschneidungsgebiet mit *C. servilia* ist die Art außerdem an den ausgeprägten Zipfeln der Hamulus-Außenäste des Männchens zu unterscheiden (siehe Abb. 1 d, e). Solche Zipfel zeigen sich — freilich in anderer Ausprägung — bei *servilia* erst im indonesischen Raum und auf Ceylon.

Die von RIS (1909) als "Zwischenformen" bezeichneten Stücke aus Nepal, Assam (Cherra Punji) sowie Nordpakistan (Campbellpure) zählen wahrscheinlich zu C. erythraea.

BESTIMMUNGSSCHLÜSSEL DER MÄNNCHEN VON CROCOTHEMIS

1 Thorax und Abe	domen deutlich bunt gescheckt. Südafrikasaxicolor
 Thorax und Abe 	domen im ausgefärbten Stadium einheitlich rot oder schwarz gefärbt 2
	nallus mit hellem medianem, aufwärts gerichtetem Vesikel, das auf jeder Seite
	nplättchen versehen ist (Abb. 2a-c)
	t wie Abb. 2a-c gestaltet5
	dult schwarz gefärbt (zuweilen mit heller Bereifung). Prophallus siehe Abb.
2b	nigrifrons
 Körper adult ein 	heitlicht rot gefärbt4
4 Beine: Femora u	nd Tibien schwarz mit hellen Streckseiten. Prophallus siehe Abb. 2c striata
 Sämtliche Beine 	ganz bräunlich gefärbt. Prophallus siehe Abb. 2a servilia
5 Flügel: 1R3-Rsp	l mit zwei Zellreihen. Prophallus mit medio-ventralem Vesikel, dessen
distaler Teil kna	ufförmig erweitert ist (Abb. 2d)
— Flügel: IR ₃ -Rspl	mit einer Zellreihe6
	medio-ventralem Vesikel, dessen distaler Teil knaufförmig erweitert ist.
	utlich größer als bei divisa (Abb. 2e). Pterostigma meist rot sanguinolenta
	e solches Vesikel; Kapselwand seitlich stark vorgezogen (Abb. 2f).
Pterostigma gelb) erythraea

DANKSAGUNG

Herrn Dr. C. BARONI URBANI (Basel, Schweiz) danke ich für die großzügige Unterstützung, ohne die meine Arbeit keine Früchte getragen hätte. Herr Dr. P.H. VAN DOESBURG (Leiden, Niederlande) gewährte mir Einblick in die Sammlung des Rijksmuseums, wofür ich ihm herzlich danke.

LITERATUR

- BOYES, J.W., J.M. VAN BRINK & B. KIAUTA, 1980. Sixteen dragonfly karyotypes from the Republic of South Africa and Swaziland, with evidence on the possible hybrid nature of Orthetrum julia falsum Longfield (Anisoptera: Libellulidae). Odonatologica 9 (2): 131-145.
- DUMONT, H.J., 1977. A review of the dragonfly fauna of Turkey and adjacent mediterranean islands (Insecta Odonata). Bull. Ann. Soc. r. belge Ent. 113: 119-171.

- FRASER, F.C., 1936. Fauna of British India. Odonata, Vol. 3. Taylor & Francis, London. KIAUTA, B., 1971. Studies on the germ cell chromosome cytology of some cytotaxonomically interesting or hitherto not studied Odonata from the autonomous region Friuli-Venezia Giulia (northern Italy). Atti Mus. civ. Stor. nat. Trieste 27 (2): 65-127.
- KIAUTA, B. & M.A.J.E. KIAUTA, 1980. On a small collection of dragonfly karyotypes from the Philippines. *Odonatologica* 9 (3): 237-245.
- KRÜGER, L., 1902. Die Odonaten von Sumatra. III. Libelluliden. Stett. ent. Z. 63: 58-193.
 LONGFIELD, C., 1960. In: P.S. Corbet, C. Longfield & N.W. Moore, Dragonflies. Collins, London.
- MORTON, K.J., 1919. Odonata from Mesopotamia. Ent. mon. Mag. 55: 143-151, 183-196. MORTON, K.J., 1920. Odonata collected in Mesopotamia by the late Major R. Brewitt-Taylor, R.A.M.C. Ann. Mag. nat. Hist. 9 (5): 293-303, pl. 14.
- OMURA, T., 1955. A comparative study of the spermatogenesis in the Japanese dragonflies. I. Family Libellulidae. *Biol. J. Okayama Univ.* 2 (2/3): 95-135.
- PFAU, H.K., 1970. Die Vesica spermalis von Aeschna cyanea Müll. und Cordulegaster annulatus Latr., ihre Anatomie, Funktion und phylogenetische Bedeutung. Tombo 13 (1-4): 5-11.
- PFAU, H.K., 1971. Struktur und Funktion des sekundären Kopulationsapparates der Odonaten (Insecta, Palaeoptera), ihre Wandlung in der Stammesgeschichte und Bedeutung für die adaptive Entfaltung der Ordnung. Z. Morph. Tiere 70: 281-371.
- PINHEY, E., 1979. The status of a few well-known African anisopterous dragonflies (Odonata). Arnoldia, Rhod. 8 (36): 1-7.
- RIS, F., 1911. Libellulinen monographisch bearbeitet. V. Collns zool. de Selys Longchamps 13: 529-700.
- SCHMIDT, E., 1954. Die Libellen Irans. Sher. öst. Akad. Wiss. (1) 163 (4/5): 223-260.
- YADAV, J.S., 1979. A note on the karyotypic variability in Crocothemis erythraea (Brullé) and C. servilia (Drury) (Anisoptera: Libellulidae). *Notul. odonatol.* 1(4): 77-79.

THE STRUCTURE AND PHYSIOLOGY OF ABDOMINAL PRO-PRIOCEPTORS IN LARVAL DRAGONFLIES (ANISOPTERA)

C.E.J. PILL and P.J. MILL

Department of Pure and Applied Zoology, University of Leeds, Leeds LS2 9JT, United Kingdom

Received August 20, 1980

A pair of lateral chordotonal organs is found in abdominal segments 2 to 8 in larvae of Anax imperator Leach, Aeshna cyanea (Müll.) and Libellula depressa L. The ultrastructure of the chordotonal organs has been determined. Each contains three scolopidia embedded in a connective tissue strand. A single type I cilium from a bipolar neuron innervates each scolopidium and is surrounded by a scolopale cell which forms the intracellular scolopale, extracellular scolopale space and distal cap. Surrounding the distal region of the scolopidium is the attachment cell. Activity from the longitudinal and vertical stretch receptors has been recorded from an intact larva. These receptors behave antagonistically to each other during rhythmic ventilation. Electrophysiological recordings also indicate that the chordotonal organ is active during expiration. This suggests a relaxation sensitive organ, a finding which is discussed in relation to its ultrastructure.

INTRODUCTION

The presence of internal abdominal receptors in arthropods has been known for some time, but not until comparatively recently have their structure and function started to be elucidated. In insects, abdominal stretch receptors and chordotonal organs have been described in representatives of most orders (cf. FINLAYSON, 1976, for references).

Stretch receptors always have a single sensory cell, and in insects they generally occur on the dorsal side of the abdomen above the longitudinal musculature. In some orders there is a pair of longitudinal receptors in most segments; in others, including the Odonata, there is an additional vertical pair. In the larva of *Phormia* there is also a ventral receptor (OSBORNE, 1963). They vary in complexity from the longitudinal receptors of aeshnid