

## Morphologische Differenzierung bei der Rassenbildung von *Anax parthenope* Selys (Odonata, Aeschnidae)

Von

KARL F. BUCHHOLZ, Bonn

(Mit 17 Abbildungen)

Am 1. Juli 1953 sah ich über der kleinen mit *Macchia* bedeckten Insel Louloudi, die der Westküste von Euböa vorgelagert ist, ein *Anax*-♂ fliegen. Da das leuchtende Hellblau des Abdomens selbst auf größere Entfernung deutlich war, hielt ich das Stück für *A. imperator*. Diese Art hatte ich bereits 1952 für die griechischen Inseln nachgewiesen und bemühte mich daher nicht, es zu erlangen. Aber während meiner Suche nach Eidechsen zwischen Felsblöcken und Gesträuch kreuzte dieses ♂ noch mehrmals meinen Weg und machte mir, je häufiger ich es sah, einen immer befremdlicheren Eindruck. Das Warum war mir zunächst nicht klar, bis ich deutlich erkannte, daß der Thorax taubengrau gefärbt war, mit einem Stich ins Bräunlich-Violette. Nun war mein Interesse geweckt. Hatte ich doch bisher weder ein *Anax*-Exemplar gesehen, noch davon gehört, bei dem die schlichte Thoraxfarbe von *parthenope* mit der leuchtenden Abdomenfarbe von *imperator* vereint gewesen wäre. Mit dem Netz war dem scheuen Tier nicht beizukommen, so erlegte ich es schließlich mit einem Schrotschuß. Als ich es dann in der Hand hielt, zeigten die ausgeprägten distallateralen Dornen der Appendices superiores, daß es zu *parthenope* zu stellen ist.

Am Nachmittag des gleichen Tages sah ich auf der Insel Euböa noch eine ganze Anzahl gleichgefärbter ♂ über dem Quellsumpf der Stoura-Quelle fliegen; dort hatte sich das von mir auf der nahegelegenen Insel Louloudi erbeutete wohl auch entwickelt. Die völlige Übereinstimmung aller hier von mir gesehenen Exemplare in der von mitteleuropäischen *parthenope* abweichenden Färbung ließ mich damals bereits an das Vorhandensein einer bisher unbekanntes Subspecies von *parthenope* in diesem Teil Südosteuropas denken. Doch war es mir leider nicht möglich, noch ein weiteres Exemplar zu erbeuten, da die Tiere meist sehr hoch flogen.

Meine damalige Vermutung veranlaßte mich, bei der Bearbeitung meiner Odonatenausbeute der Rassenfrage bei *A. parthenope* nachzugehen. Meine Feldbeobachtung bestätigte sich: das in den Farben tadellos erhaltene ♂ von Louloudi unterscheidet sich in den Abdomenfarben ganz augenfällig von *parthenope*-♂ verschiedenster Herkunft. Alte Sammlungstücke sind — wegen der meist schlechten Farberhaltung — für Farbvergleiche nur bedingt brauchbar, darum bat ich Herrn Kollegen Schiemenz, Berlin, und Herrn Bilek, München, für die *parthenope* eine gewohnte Erscheinung ist, mir die Abdomenfarbe lebender Tiere anzugeben. Sie bestätigten mir übereinstimmend, daß die Abdomenfarbe mitteleuropäischer *parthenope* trüb violett-blau, oder besser noch, grau-violett ist. Dafür und für die Überlassung von Messungsergebnissen an

Ihrem Sammlungsmaterial sage ich beiden Herren meinen herzlichen Dank. Gleichermassen danke ich Herrn Dr. Erich Schmidt, Bonn, für die Überlassung von Material seiner Sammlung aus Kleinasien und einem nahe der terra typica der Nominatform gelegenen Fundort. Dieses Material war mir für meine Untersuchung von großem Wert.

Obwohl ich meiner Sache bereits sicher war, in dem ♂ von Louloudi den Vertreter einer neuen Rasse vor mir zu haben, war ich doch im Zweifel, ob es richtig sei, eine neue Subspecies mit nur einem nachprüfbaren Exemplar zu begründen. Das um so mehr, als es erstaunlich scheint, daß einer der besten Flieger unter den europäischen Libellen auf verhältnismäßig kleinem Raum Rassen ausbildete. Um meine Auffassung trotz des Materialmangels beweiskräftig unterbauen zu können, suchte ich daher nach weiteren Unterscheidungsmerkmalen. Sie fanden sich in überraschender Fülle.

Nachdem ich morphologische Unterschiede zwischen italienischen Exemplaren und dem ♂ von Louloudi gefunden hatte, dehnte ich meine Untersuchung aus. Es zeigte sich hierbei, daß sich die ♂ verschiedener geographischer Herkunft in morphologischer Beziehung allgemein recht deutlich unterscheiden. Wenn ich „deutlich“ sage, so ist damit nicht gemeint, daß große Unterschiede vorhanden sind. Sie sind im Gegenteil recht klein und versagen sich oberflächlicher Betrachtung. Sie wiegen aber um so schwerer, da es sich durchweg um Modifikationen des sehr konservativen Copulationsorgans oder anderer Anhänge handelt, die, wie die Appendices anales, bei der Copulation eine Rolle spielen. Außer bei den Analanhängen fanden sich Unterschiede auch in der Gestaltung des 2. Abdominalsegments der ♂. Am überraschendsten war die Feststellung, daß sich der Penis bei ♂ verschiedener Herkunft in Form und Größe wesentlich unterscheidet. Zwar lagen mir von Griechenland und Kleinasien nur je ein ♂ vor, doch dürfte das Ergebnis dadurch nicht beeinträchtigt werden, da Reihenuntersuchungen am Penis mitteleuropäischer, spanischer und chinesischer Serien zeigten, daß die individuelle Variation dieses Organs — wie erwartet — bei Stücken gleicher Herkunft praktisch bedeutungslos ist. Es darf daher geschlossen werden, daß sich eine entsprechende Übereinstimmung innerhalb der Populationen auch an griechischen oder kleinasiatischen Serien ergeben würde.

Die Diagnosen der neu zu benennenden Rassen stelle ich an den Schluß der Arbeit. Ich halte es für richtiger, zunächst die strukturellen Abwandlungen, die bei den geographischen Formen auftreten, Merkmal für Merkmal zu besprechen. Dadurch werden Wiederholungen vermieden und die Übersichtlichkeit erhöht. Außerdem wird durch diese Reihenfolge das Verständnis dafür zwangloser, daß die neu benannten Formen tatsächlich als Rassen von *parthenope* aufgefaßt werden müssen. Beginnen wir die vergleichend-morphologische Betrachtung mit den Appendices anales der ♂:

Calvert (Proc. Acad. nat. Sc. Philad., 1898) hat als erster gefunden, daß gewisse morphologische Unterschiede zwischen *p. parthenope* und *p. julius* bestehen. Er untersuchte die Struktur des Occiput-Hinterrandes der ♀ und gibt gute Abbildungen der deutlichen, wenn auch kleinen Unterschiede. Doch der an sich naheliegenden Überlegung, daß auch die Analanhänge der ♂ — entsprechend dieser Differenzierung der ♀ — Abweichungen aufweisen müssen, ist meines Wissens noch niemand nachgegangen. Da diese Teile gerade bei *parthenope* nicht nur während der Copulation, sondern auch bei der gemeinsamen Eiablage des Pärchens die sichere Verbindung der Partner herzustellen haben, ist ein gutes Ineinandergreifen unerlässlich.

Wenn auch nicht als solche erkannt, so sind die bei den Rassen von *parthenope* auftretenden Formunterschiede der männlichen Analanhänge schon mehrfach abgebildet worden. Die Abbildung bei Martin (Coll. Zool. Selys, 1908, Fig. 15) scheint nach einem typischen ♂ von *p. parthenope* hergestellt zu sein. Fraser (Fauna Brit. India, III., 1936, Fig. 44c) bildet ein indisches Exemplar ab, bei dem nicht die Dornen, sondern die medianen Lappen der Appendices superiores am weitesten distal vorspringen. Beide Abbildungen zeigen eine kleine Konkavität des App. inferior. Dagegen hat der App. inf. bei Needham (Zoologia Sinica, XI, Fasc. 1, 1930, Pl. 8, Fig. 4a) die für *julius* typische Gestalt: eine gleichmäßige Rundung des Hinterrandes; nicht gut dargestellt scheint mir dagegen der Verlauf des dorsalen Kiels der App. sup. Die Abbildung, die Martin (ibid. Fig. 16) für *julius* gibt, ist nicht typisch. Da er Bengalen als zum Verbreitungsgebiet gehörend rechnet, habe ich den Eindruck, daß der Abbildung ein indisches Exemplar zugrunde lag. Der am Hinterrand etwas konkave App. inf. und der Verlauf des dorsalen Kiels der App. sup. sprechen für diese Annahme.

Im einzelnen unterscheiden sich die hier besprochenen Formen folgendermaßen:

*parthenope parthenope* Selys, Italien (Abb. 1). Ein Überblick der Abbildungen 1—6 zeigt, daß die Appendices superiores der Nominatform absolut größer als die der anderen Formen sind. Die untersuchten italienischen ♂ sind aber nicht größer als z. B. griechische Exemplare, ihre Appendices superiores sind also relativ länger. Das trifft übrigens auch für die unteren Analanhänge zu. Der dorsale Kiel der App. sup., der einen flacheren, median gerichteten Ast absendet, läuft in dem nach hinten gerichteten Dorn aus. Er ist der lateralen Kante nahegerückt, wodurch das Feld zwischen dieser Kante und der lateralen Flanke des Kieles schmal wird. Die Lateralansicht zeigt, daß der Abfall von der höchsten Erhebung des Kiels zum Enddorn ein allmählicher ist: er verläuft flacher als bei den übrigen Formen. Außerdem sind die App. sup. im basalen Drittel in dorsoventraler Richtung eingeschnürt, wodurch der basal-dor-

sale Tuberkel markant hervortritt. Der App. inf. ist verhältnismäßig lang, am Hinterrand breit gerundet und in der Mitte mit kleiner Kerbe versehen. Die am Hinterrand der Oberseite stehenden Zähnnchen sind klein, von unten gerade noch sichtbar.

Die Gestaltung der medianen Kante der App. sup., welche die laterale Kante stets unterscheidet (Seitenansicht), weist bei den verschiedenen Formen verhältnismäßig große Differenzierungen auf. Von allen Merkmalen der App. sup. ist sie den größten individuellen Schwankungen unterworfen. Es wird deswegen auf eine Hervorhebung ihrer aus den Abbildungen ersichtlichen Abwandlungen verzichtet. Desgleichen wird die bei den verschiedenen Formen unterschiedlich kräftige Gestaltung des basal-ventralen Zahns nicht besonders beschrieben.

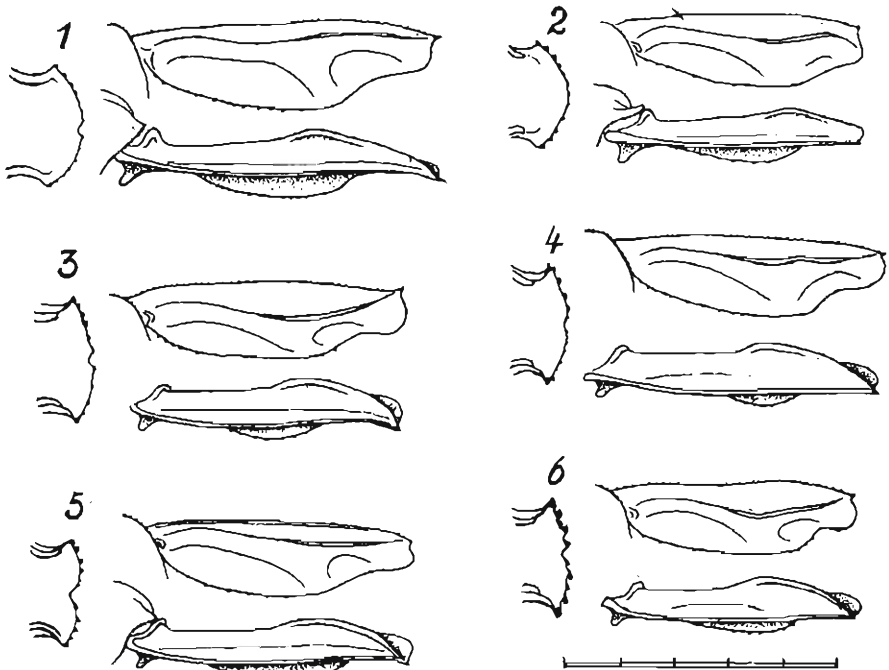


Abb. 1-6, Analanhänge der ♂ geographischer Formen von *Anax parthenope* Selys. Linke Figuren = Appendices inferiores ventral; obere rechte Figuren = rechte Appendices superiores dorsal; rechte untere Figuren = linke Appendices superiores lateral. Alle Figuren in gleichem Maßstab gezeichnet, dieser unter Abb. 6 in mm angegeben. 1) *A. p. parthenope* Selys, Forlo, Westküste von Ischia, Süditalien (Coll. Dr. E. Schmidt). 2) *A. parthenope julius* Brauer, Kwangtseh, Prov. Fukien, China. 3) *A. parthenope jordansi* ssp. n., Holotypus, Insel Louloudi bei Euböa, Griechenland. 4) *A. p. parthenope* Lagow, Mark Brandenburg. 5) *A. parthenope* ssp.?, aff. *jordansi* ssp. n., Tschiflik, Kleinasien (Coll. Dr. E. Schmidt). 6) *A. parthenope geyri* ssp. n., Holotypus, Linares de Riofrio, Prov. Salamanca, Spanien.

*parthenope julius* Brauer, China (Abb. 2). Alle Teile relativ viel kleiner als bei der Nominatform. Von allen übrigen Formen dadurch unterschieden, daß der dorsale Kiel nicht zum Enddorn hin ausläuft, sondern zu dem

median des Kiels und distal der Einschnürung gelegenen Endlappen abbiegt. So ergibt sich auch in der Seitenansicht ein ganz anderes Bild als bei *p. parthenope*: im Gegensatz zu dieser und allen anderen Formen erscheint der Endlappen als Teil des breit endenden Kiels selbst. Der App. inf. ist am Hinterrand in engerem Kreisbogen gerundet als bei der Nominatform, dazu ohne Einkerbung in der Mitte, etwas kürzer und an der Basis schmaler.

*parthenope jordansi* ssp. n., Griechenland (Abb. 3). App. sup. relativ kürzer als bei der Nominatform. Der dorsale Kiel verläuft in lateral offenem Bogen zu dem kräftigen Enddorn, der, entsprechend dieser Verlaufsrichtung, seitlich nach hinten weist. Durch den Verlauf des dorsalen Kiels haben sich die Proportionen der App. sup. gegenüber *p. parthenope* geändert: das Feld zwischen lateraler Kante und Kiel ist wesentlich breiter geworden, der Abfall von der höchsten Erhebung des Kiels zum Enddorn steiler und der Endlappen mehr aufgerichtet. Der App. inf. ist kürzer als bei *p. parthenope*, am Ende flacher gerundet, mit deutlicher Mittelkerbe und mit kräftigen Zähnen besetzt.

*parthenope parthenope*, Mitteleuropa (Abb. 4). Das ganze Gebilde relativ viel kleiner. App. sup. dadurch von den italienischen Exemplaren deutlich unterschiedlich, daß sie, lateral gesehen, basal nicht in dorsoventraler Richtung eingeschnürt sind und außerdem der Abfall von der höchsten Erhebung des Kiels zum Enddorn steiler verläuft. App. inf. am Ende flacher gerundet, dadurch kürzer, mit kräftigen Zähnen besetzt.

*parthenope* ssp.?, Kleinasien (Abb. 5). Von der Nominatform dadurch abweichend, daß der den Enddorn überragende Endlappen der am weitesten distal vorgeschobene Teil der App. sup. ist. In der Lateralansicht fällt besonders die hohe Aufwölbung dieses Endlappens auf. App. inf. bedeutend kleiner und in der Mitte stark eingekerbt.

*parthenope geyri* ssp. n., Spanien-Nordafrika (Abb. 6). Gleichfalls wesentlich kleiner als bei der Nominatform, von dieser außerdem dadurch unterschieden, daß der dorsale Kiel der App. sup. — ähnlich der griechischen Form — mehr in die Mitte gerückt ist und in lateral offenem Bogen zum Enddorn verläuft. Der median des dorsalen Kiels liegende Endlappen ist vom mittleren Teil der App. sup. bedeutend schärfer abgesetzt, kleiner, stärker aufgewölbt und überragt den Enddorn nach hinten. Am auffälligsten ist die abweichende Gestaltung des App. inf., der bedeutend kürzer, am Ende flach gerundet und mit sehr kräftigen Zähnen besetzt ist.

Das an ♀ vorliegende Material ist zu lückenhaft, um die entsprechenden Verhältnisse des Occipitaldreiecks und der Hinterhauptskante zu untersuchen. Daß sie sich bei *p. parthenope* und *p. julius* unterscheiden, ist bereits erwiesen. Es darf angenommen werden, daß derartige Unterschiede

auch noch bei anderen Formen, z. B. der spanisch-nordafrikanischen, vorhanden sind. Aber wir können auf die Merkmale morphologischer Differenzierung bei den ♀ verzichten. Schon die bisher dargestellten Unterschiede der männlichen Analanhänge kennzeichnen, daß das Erbgut der Rassen weit unterschiedlicher ist, als es die bisher zur Kennzeichnung gebräuchlichen Färbungsmerkmale erkennen ließen. Das wird noch deutlicher, wenn weitere biologisch wichtige Körperteile zum Vergleich herangezogen werden. Ich erwähnte bereits, daß sich die verschiedenen geographischen Formen auch im Bau des 2. Abdominalsegments unterscheiden.

Ehe wir die in den Abbildungen 7—10 dargestellten Genitalsegmente der ♂ verschiedener *parthenope*-Formen vergleichen, sei zum besseren Verständnis kurz auf den allgemeinen Bau des Copulationsorgans eingegangen: Das Copulationsorgan ist auf der Ventralseite des 2. Abdominalsegments eingelagert. Dabei hat das Sternit, um es aufzunehmen, eine sehr komplizierte Umformung durchgemacht. Der aus 4 gelenkartig miteinander verbundenen Gliedern bestehende Penis gehört dem 3. Segment an und inseriert mit zwei Spangen seines Basalgliedes (Penisschale) an der Grenze des 2. und 3. Segments. Dem freien Ende des Basalgliedes (Ba)\* ist das 2., stark gebogene und nahe seinem distalen Ende mit einem Haken versehene Penisglied (2.Gl) angefügt. Der Haken (Hk) ragt etwas über eine weichchitinisierte Membran (Me) hinaus, welche die Grenzlinie zwischen dem 2. und 3. Penisglied (3.Gl) überspannt und eine spaltförmige Öffnung (Sp) trägt, durch die das Sperma in den Peniskanal gelangt. Das 3., gerade gestreckte Penisglied, liegt in Ruhestellung ventral vom 2. Glied. An das 3. schließt sich — wiederum gelenkig verbunden — das 4. Glied, die Glans (Gla), an, zwischen deren weich chitinisierten Loben der Peniskanal ausmündet. In Ruhestellung liegt die Glans in einer Höhlung des Basalgliedes eingebettet, während das 2. und 3. Glied von der Ligula (Li) umfaßt werden. Die übrigen, im 2. Abdominalsegment eingebettet liegenden Teile, spielen bei der Spermaübertragung selbst keine Rolle; sie dienen der Verankerung der Partner während der Copulation. Beiderseits der Ligula liegen die Hamuli posteriores (Hp), weiter nach vorn die Hamuli anteriores (Ha), deren auf breitem Basalstück sitzende trichterförmige Endstück die weiblichen Stilette aufnehmen. Den Abschluß zum 1. Abdominalsegment hin bildend, schließt sich nach vorn die Lamina anterior (La) an. Sie ist median tief ausgeschnitten und trägt zwei kräftige Dornen (Do), die nach hinten bis zur Mitte der Hamuli anteriores reichen.

Ein Überblick über die Abbildungen 7—10 läßt die zum Teil recht weitgehenden Abänderungen der basalen Abdominalsegmente gut erkennen. Sie gehen bei einzelnen Formen so weit, daß sie bereits habituelle Veränderungen hervorrufen.

\*) Die beigefügten, in Klammern gesetzten Abkürzungen weisen auf die Beschriftung der Abbildungen 7 und 11 hin.

*p. parthenope* (Abb. 7). Das 2. Abdominalsegment ist an seiner breitesten Stelle breiter als das erste und vor der Querfalte (Qf) deutlich eingeschnürt. Die Querfalte verläuft vor ihrer ventralen Auflösung fast senkrecht zur Körperachse. Die Spitzen der Hamuli posteriores gerade eben sichtbar.

*p. julius* (Abb. 8). Erstes Segment breiter als das zweite, dieses zudem relativ länger als bei der Nominatform und nach hinten gleichmäßig verjüngt. Die Querfalte von der Segmentmitte nach hinten gerückt. Hamuli posteriores in Ventralansicht nicht sichtbar.

*p. jordansi* ssp. n. (Abb. 9). Erstes Segment breiter als das zweite, dieses durch die tiefeingeschnittene, von hinten dorsal nach vorn ventral verlaufende Querfalte und seine relativ große Breite besonders markant. Hamuli posteriores nicht sichtbar. Die langen Dornen der Lamina anterior sind im Gegensatz zu den übrigen Formen mit zahlreichen Zähnen besetzt.

*p. parthenope*, Mitteleuropa (Nicht abgebildet). Von der Nominatform dadurch unterschieden, daß das 1. Segment breiter als das 2. ist. Das 2. Segment verjüngt sich allmählich nach hinten, die Querfalte hat einen ähnlichen Verlauf wie bei *p. jordansi* ssp. n., ist jedoch weniger tief eingeschnitten. Hamuli posteriores nicht sichtbar.

*parthenope* ssp.?, Kleinasien (Nicht abgebildet). Erstes Segment breiter als das zweite. Querfalte wie bei der Nominatform in der Segmentmitte. Hamuli posteriores nicht sichtbar.

*p. geyri* ssp. n. (Abb. 10). Erstes Segment breiter als das zweite, dieses vor der in Segmentmitte liegenden Querfalte stark verjüngt. Hamuli posteriores ragen medianwärts weit vor.

Ich habe mich bei der Beschreibung darauf beschränkt, wenige Merkmale hervorzuheben. Es wäre wenig sinnvoll, die Darstellung mit taxonomisch minder wichtigen Dingen zu belasten. Andere Merkmale, wie z. B. die Form des medianen Ausschnittes der Lamina anterior, oder die Gestaltung der von Dornenleisten eingefassten Ventralfelder des 2. Segments, sind aus den Abbildungen ersichtlich.

Wir kommen nun zum Hauptgegenstand der Untersuchung, der Abänderung des Penis bei den geographischen Formen. In großen Zügen habe ich den Bau des Penis bereits dargestellt. Ehe wir uns den bei den geographischen Formen auftretenden Modifikationen zuwenden, ist noch eine Vorbemerkung nötig, um volle Klarheit über die Bedeutung der Formänderungen zu schaffen.

Auf den ersten Blick scheint die Glans bei *Anax* einen recht komplizierten Bau zu haben. Das ist aber nur scheinbar der Fall. Legt man den Penis nämlich für einige Zeit in Wasser, so quellen die weichchitinisierten

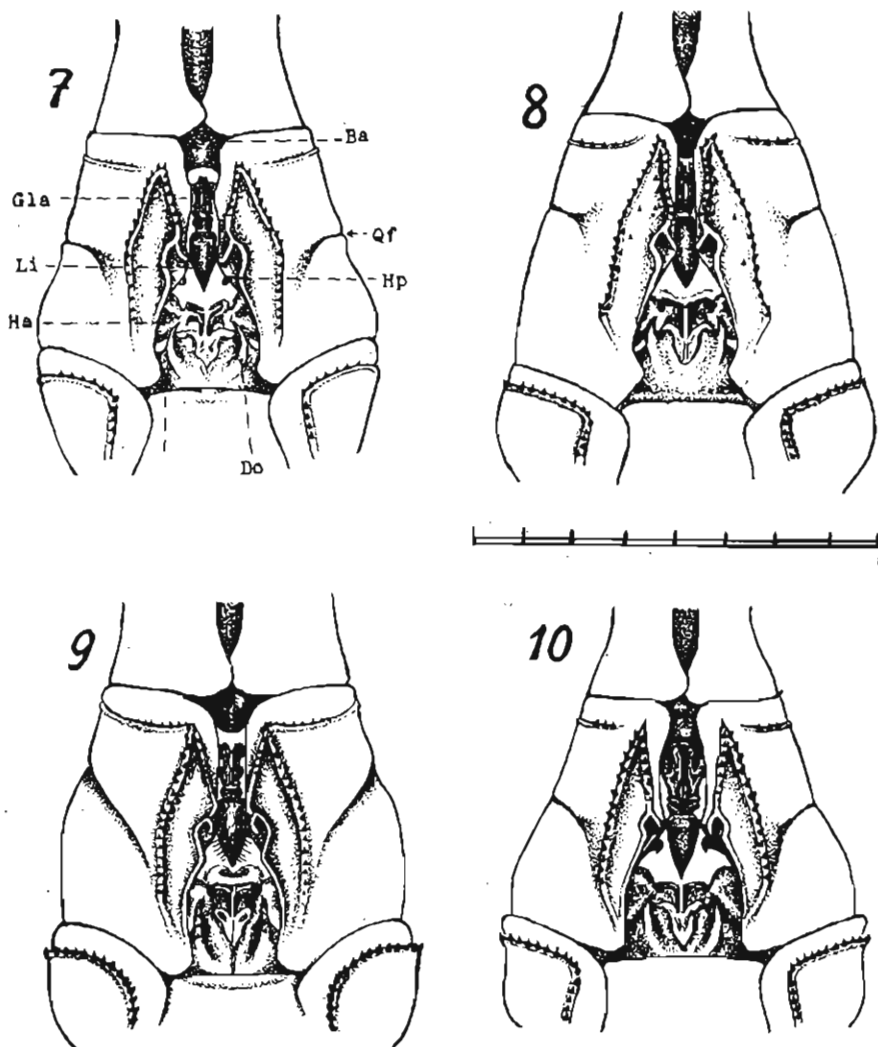


Abb. 7-10. basale Abdomensegmente der ♂ geographischer Formen von *Anax parthenope*, ventral. 7) *A. parthenope parthenope* Selys, Italien. 8) *A. parthenope julius* Brauer, China. 9) *A. parthenope jordansi* ssp. n., Holotypus, Griechenland. 10) *A. parthenope geyri* ssp. n., Holotypus, Spanien. Alle Figuren in gleichem Abbildungsmaßstab gezeichnet, dieser in mm unter Abb. 8.

Teile auf und lassen dann erkennen, daß die durch mehrfache Faltung vorgetäuschte Vielzahl von Loben gar nicht vorhanden ist. Durch das Aufquellen verschwinden alle Falten, und man sieht dann, daß die Glans tatsächlich nur aus zwei großen, median getrennten Loben besteht. Nur die basalen, am Gelenk zum 2. Segment gelegenen, helmartigen, hartchitinierten Kappen bleiben dabei unverändert. Läßt man das aufgequollene Organ nun wieder trocknen, so erhält es seinen normale Gestalt zurück.



Dabei nehmen die einzelnen Falten wieder genau die Lage ein, die sie vor dem Aufquellen innehatten. Physiologisch wird der Quellbarkeit der weichen Chitinteile kaum eine Bedeutung zukommen. Schon bei eben geschlüpften ♂, die den Penis während des Erhärtens ausstülpen, hat die Glans die gleiche Form wie bei den adulten. Auch nach dem Tode tritt keine Formveränderung ein. Diese Befunde stellen klar, daß die abweichende Gestalt der Glans bei den geographischen Formen nicht durch mehr oder weniger zufällige Faltung der Loben zustandekommt. Dafür spricht außer dem vorstehend Gesagten noch die stets vollständige Symmetrie beider Seiten und die Übereinstimmung in der Faltenanordnung bei ♂ gleicher Herkunft. Weiterhin kommt dazu, daß auch am hartchitinisierten 3. Penisglied einige, konstant auftretende Unterschiede vorhanden sind. Größe und Gestalt des bei der Copulation wichtigsten Teiles, der Glans, sind also charakteristisch für die einzelnen Rassen.

Daß das Copulationsorgan bei Rassen von Insektenarten abändert, ist bekannt. Es ließen sich dafür eine Unzahl von Beispielen aus verschiedenen Ordnungen anführen. Bei den Odonata sind diese Verhältnisse aber noch nicht genügend bekannt und an Rassenkreisen durchgearbeitet.

Die Form- und Größen-Unterschiede des Penis sind bei den Rassen von *parthenope* erstaunlich groß. So verhalten sich z. B. die größten Breiten der Glans von *julius* und *jordansi* ssp. n. zueinander wie 4:3. Ganz ähnlich ist das Zahlenverhältnis bei *geyri* ssp. n. und der kleinasiatischen Form. Würden wir uns darauf beschränken, Form- und Größen-Unterschiede des Penis bei den verschiedenen Rassen zu betrachten, so würde uns zur Beurteilung des Ausmaßes dieser Abänderungen ein Fixpunkt fehlen. Wir könnten nämlich kaum ermessen, ob die Variationsbreite innerhalb des Rassenkreises groß oder gering ist. Den Fixpunkt für diesen Vergleich soll der Penis von *A. imperator imperator* Leach (Abb. 11) abgeben. Selbstverständlich finden sich bei beiden Arten die gleichen Bauelemente wieder, denn der „Gattungsbauplan“ dieses konservativen Organs wird von allen Arten einer Gattung strikte innegehalten. Nur die Gestaltung der einzelnen Bauelemente und ihre Anordnung zueinander weisen artcharakteristische Unterschiede auf. Der Penis von *imperator* ist dem von *parthenope* sehr ähnlich. Bei *imperator* ist lateral gesehen das 2. Glied mächtiger; an der Glans fallen in dieser Sicht Besonderheiten nicht auf, wenn man die ganze Variationsbreite der bei *parthenope* recht unterschiedlich geformten seitlichen Lappen berücksichtigt. Erst die Ventralansicht offenbart das Kriterium des Artunterschiedes: die bei *parthenope* weit ausladenden, ohrmuschelförmigen seitlichen Anhänge sind bei *imperator* so gering entwickelt, daß sie nur eine Leiste bilden, die nicht über die seitliche Begrenzung der ventralen Lobenfläche hinausragen. Damit kann man wohl die im Penis zum Ausdruck kommenden Artunterschiede

zwischen *imperator* und *parthenope* als gering bezeichnen. Daran gemessen sind die Rassenunterschiede bei *parthenope* groß. Durch den Vergleich der beiden Arten wird aber auch schlagend demonstriert, daß der Penis der Rassen von *parthenope* stets ohne weiteres als zu dieser Art gehörend erkennbar ist, so weitgehend die Abänderungen im einzelnen auch sind.

Beim Vergleich des Penis der verschiedenen *parthenope*-Formen kann ich mich ganz kurz fassen. Die Abbildungen sprechen eine deutlichere Sprache, als es die beste Beschreibung könnte. Es werden deswegen auch nur die wesentlichsten Modifikationen des 3. und 4. Penisgliedes kurz charakterisiert:

*parthenope parthenope* Selys (Abb. 12). In den Abmessungen, besonders der Breite der Glans, das Mittelmaß der Art charakterisierend. Doch die Glans dorsoventral flacher, als bei den meisten anderen Formen und die Ventralflächen ihrer Loben auffällig skulpturiert. Die seitlichen ohrmuschelförmigen Lappen der Loben verhältnismäßig wenig hervortretend.

*parthenope julius* Brauer (Abb. 13). In dorsoventraler Richtung hat die Glans weit größere Ausdehnung, als bei der Nominatform. Die Loben der Glans sind an der gelenkigen Verbindung zum 3. Penisglied viel schmaler angesetzt, als bei *parthenope*, distalwärts weit voluminöser, mit einfacher gestalteter Ventralfläche und lateral sehr viel weiter ausladenden Lappen.

*parthenope jordansi* ssp. n. (Abb. 14). Das ganze Gebilde wesentlich kleiner als bei den vorgenannten Formen, was um so mehr auffällt, als das vorliegende ♂ von *jordansi* ssp. n. das größte des behandelten Materials ist.

*parthenope parthenope*, Mitteleuropa (Abb. 15). Glans in den Abmessungen etwa der Nominatform entsprechend, in der einfacheren Gestaltung der Loben dagegen Anklänge an *julius* zeigend.

*parthenope* ssp.?, Kleinasien (Abb. 16). Das ganze Gebilde wesentlich kleiner, als bei allen anderen, aufgeführten Formen; dazu die Faltung der Loben auffällig modifiziert. Besonders die Ansatzstellen der lateralen, ohrmuschelförmigen Anhänge sehr viel einfacher gestaltet und die Anhänge selbst seitlich nicht weit ausladend.

*parthenope geyri* ssp. n. (Abb. 17). Die Ventralseite der beiden Glansloben einfach gestaltet; die Loben im distalen Teil sehr voluminös und die seitlichen, ohrmuschelförmigen Anhänge weiter als bei den übrigen westpaläarktischen Formen ausladend; darin *julius* am ähnlichsten.

Mit der Aufdeckung weitgehender morphologischer Differenzierungen bei den Rassen von *Anax parthenope*, stellen sich automatisch folgende Fragen: 1. Wie kam es zu der Ausbildung dieser Formen? 2. Wie lassen

sich ihre verwandtschaftlichen Beziehungen deuten? Beide Fragen hängen eng zusammen und führen auf die Ausbreitungsgeschichte von *parthenope* zurück. Sie lassen sich vorläufig nicht beantworten, denn zu der vorliegenden Untersuchung war mir nur Material aus einem kleinen Teil des Verbreitungsgebietes zugänglich. Vor allem fehlten Exemplare aus dem Gebiet, das die Verbindung zwischen den westlichen Formen und *julius* in China herstellt. Über die westliche Verbreitungsgrenze von *julius* wurde schon fruchtlos diskutiert und Hagen (Verh. zool.-bot. Ges. Wien, 1867) beschrieb *A. bacchus* nach einem ♀ vom Himalaya, der wahrscheinlich als Rasse zu *parthenope* zu stellen ist. Es ist hiermit lediglich ein Anfang gemacht, die interessanten Zusammenhänge im Rassenkreis von *A. parthenope* zu klären. Erst eingehendere Kenntnis indischer, vorder- und zentral-asiatischer Formen würde es erlauben, die Verbreitungs- und Stammes-Geschichte mit Aussicht auf eine annehmbare Lösung zu behandeln.

Schon die europäischen Formen stellen uns vor Probleme. Eine engere Zusammengehörigkeit lese ich aus der Gestalt des Penis für *parthenope* und *jordansi* ssp. n. ab. Diese Formen haben sich wahrscheinlich erst in erdgeschichtlich jüngerer Zeit durch Aufspaltung aus gemeinsamem Stamm gesondert. Keinesfalls möchte ich die von der Nominatform etwas unterschiedliche mitteleuropäische *parthenope* systematisch abtrennen, noch dazu bayerische Exemplare den Übergang herstellen. Eine so weitgehende Aufspaltung würde, anstatt die stammesgeschichtlichen Erkenntnisse zu fördern, die Nomenklatur unnötig belasten. Die Copulationsorgane von *parthenope* und *jordansi* ssp. n. haben gemeinsam, daß sich die Loben der Glans dem Ende zu verjüngen (Ventralansicht) und die seitlichen ohrmuschelförmigen Anhänge nicht weit ausladen. Eine ganz überraschende Übereinstimmung zeigt der Penis des spanisch-nordafrikanischen *geyri* ssp. n. mit dem von *julius* aus China. Die sie geographisch trennenden, abweichenden Formen lassen es naheliegend erscheinen, hierbei eher an Konvergenz als an nahe verwandtschaftliche Beziehungen zu denken. Sie kann aber auch durchaus als Merkmale nächster Verwandtschaft gewertet werden, wenn man vergleichsweise die disjunkte Verbreitung einiger Rassenkreise von Wirbeltieren aus Europa und Asien heranzieht (cf. Rensch, Verbreitung der Tierwelt im Raum, in Handb. d. Biologie, 5: 159, Abb. 117). Solche Auslegung würde bedeuten, daß *parthenope julius* und *parthenope geyri* ssp. n. der voreiszeitlichen Ausgangsform, die das ganze Verbreitungsgebiet homogen bewohnte, näherstehen, als die Formen, die das Zwischengebiet ihrer Areale nacheiszeitlich wiederbesiedelten. Aber diese Fragen sind — wie gesagt — noch nicht reif zur Diskussion. Eigenartig ist auch die kleinasiatische Form. Sie hat wie *jordansi* ssp. n. einen relativ sehr kleinen Penis, der sich in der Gestaltung der Loben so sehr von allen bekannten Formen unterscheidet, daß sich verwandtschaftliche

Beziehungen nicht mutmaßen lassen. Mit Sicherheit läßt sich vorläufig also nur sagen, daß sowohl die spanisch-nordafrikanische, wie auch die kleinasiatische Form, seit langer Zeit von den übrigen westlichen Formen isoliert sein müssen.

Als die klimatischen Verhältnisse der Nacheiszeit für *parthenope* wieder eine Ausweitung des Lebensraumes ermöglichten, hat offenbar eine Vermischung mit *geyri* ssp. n. nicht mehr stattgefunden. Dafür können verschiedene Gründe angeführt werden: Spanien bietet einer Invasion von Norden und Osten nur eine schmale Basis, außerdem hätte sie gegen das Druckgefälle in den bereits von *geyri* ssp. n. besiedelten Raum hinein stattfinden müssen. Auch halte ich die Copulation eines *geyri*-♂ mit einem *parthenope*-♀ kaum für möglich; zwischen einem *geyri*-♂ und einem *jordansi*-♀ hielte ich sie — falls ihre Areale sich berührten — bereits für ausgeschlossen. Ich denke, daß die Penisabbildungen diese Auffassung bestätigen. Man muß sich ja vergegenwärtigen, daß der Penis zur Genitalöffnung der ♀ passen muß.

*Anax parthenope jordansi* ssp. n. (Abb. 3, 9 und 14)

Holotypus ♂, Insel Louloudi vor der Westküste von Euböa, 1. 7. 1953, Buchholz leg., im Zool. Forschungsinst. u. Museum Koenig, Bonn.

Von der Nominatform durch die leuchtend blaue Abdomenfarbe, geringere Einschnürung des 3. Abdominalsegments, bedeutend abweichende Penisform (Abb. 14) und weitere Strukturunterschiede des 2. Segments (Abb. 9) und der Analanhänge (Abb. 3) unterschieden.

Frons wie bei der Nominatform; Thorax taubengrau, etwas nach bräunlich-violett; die hellen Lateralbinden des Abdomens von der Farbe der *A. imperator*. Ventralseite des Thorax und Dorsalseite der Appendices superiores bläulich-grau bereift. Der scharf begrenzte und intensiv gelbe Flügelfleck reicht von t bis zum distalen Ende des Pt.

Abd. † App. 53 mm; Hfl. 50,5 mm; Pt. 4,5 mm.

Herrn Professor Dr. Adolf von Jordans, dem Förderer meiner Ägäisforschungen in Dankbarkeit gewidmet.

*Anax parthenope geyri* ssp. n. (Abb. 6, 10 und 17)

Holotypus ♂, Linares de Riofrio, Prov. Salamanca, Spanien, H. Grün leg.; Paratypoiden: 1 ♂, Akudia, Mallorca, Juni 1921, A. von Jordans leg.; 1 ♂, Idelès (1400 m), algerische Sahara, 30. 3. 1914, H. Frh. von Geyr leg.; alle im Zool. Forschungsinst. u. Museum Koenig, Bonn.

Farbangaben lassen sich nach dem vorliegenden Material nicht machen, da keines der Exemplare gut präpariert ist und daher alle mehr oder minder weichen Formen lassen e naheliegender erscheinen, hierbei eher an der verfärbt sind. Durch die Strukturunterschiede des Penis (Abb. 17), des 2. Abdominalsegments (Abb. 10) und der App. sup. (Abb. 6) von der Nomi-

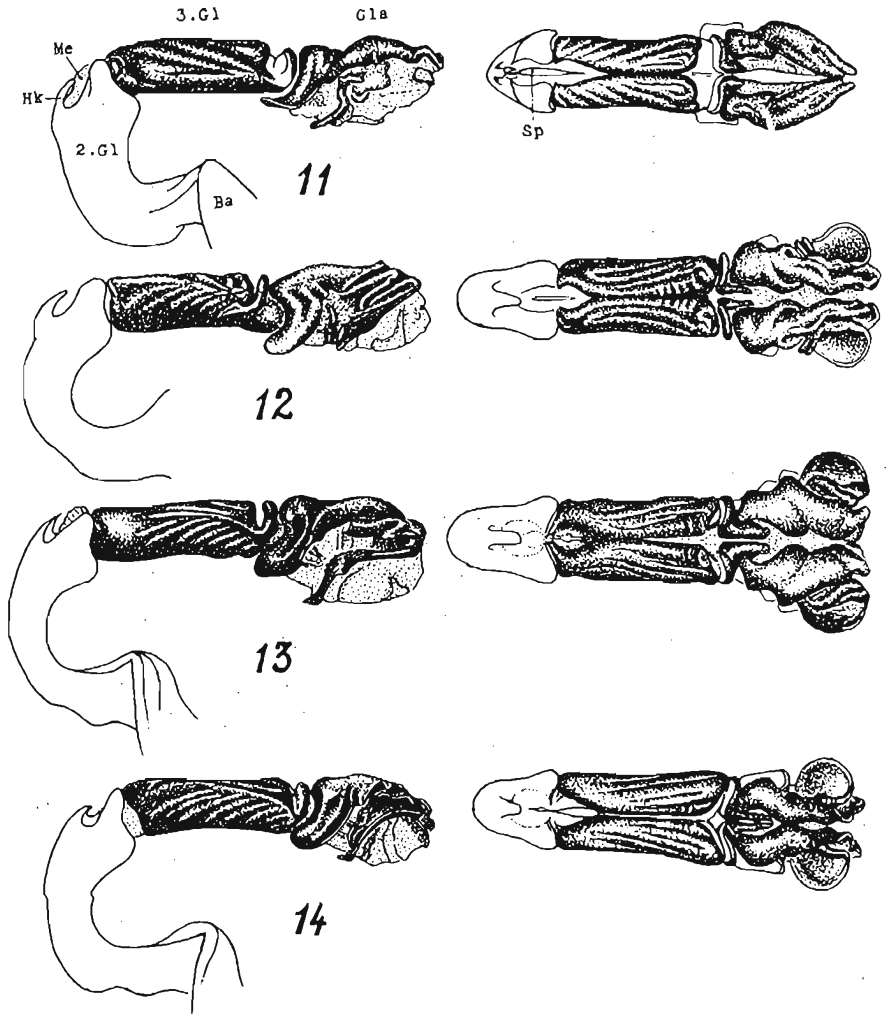


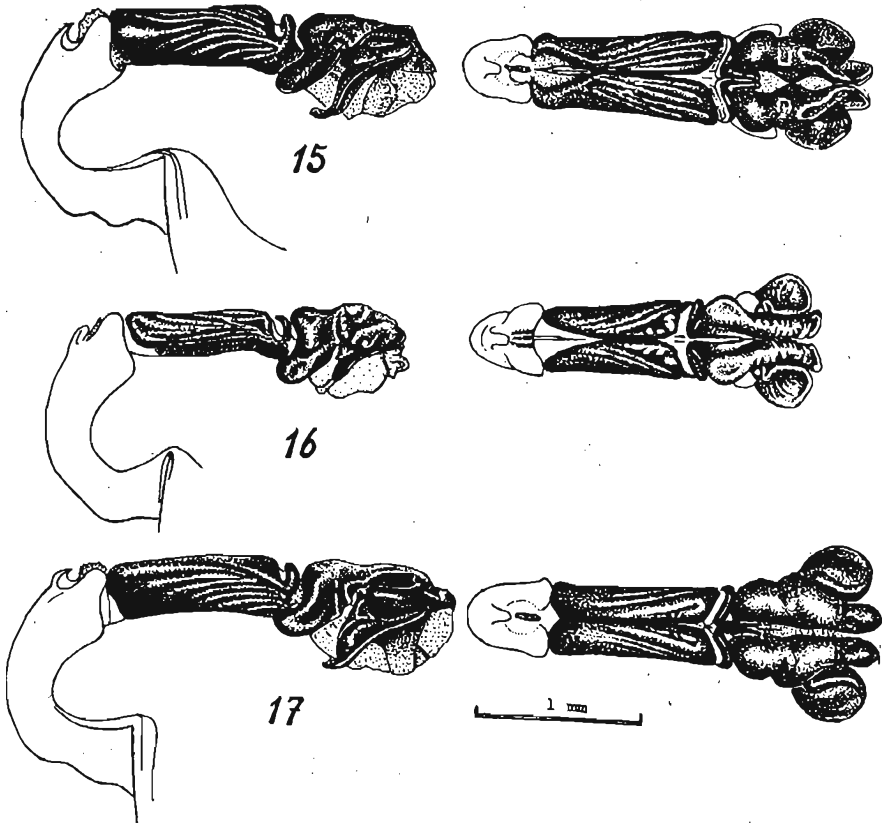
Abb. 11. *Anax imperator imperator* Leach, Hünningen-Elsaß, Penis ventral und lateral. Abbildungsmaßstab wie Abb. 12—17.

Abb. 12—17. Penis geographischer Formen von *Anax parthenope*, linke Figur lateral, rechte ventral. Maßstab für alle Abbildungen gleich, neben Abb. 17 in mm angegeben. 12) *A. parthenope parthenope* Selys, Italien. 13) *A. parthenope julius* Brauer, China. 14) *A. parthenope jordansi* ssp. n., Holotypus, Griechenland. 15) *A. parthenope parthenope*, Mark Brandenburg. 16) *parthenope* ssp.?, aff. *jordansi* ssp. n., Tschiflik Kleinasien. 17) *A. parthenope geyri* ssp. n., Holotypus, Spanien.

natform so sehr verschieden, daß ich ihre Abtrennung als Unterart für richtig halte.

Das ♂ aus der Sahara fällt durch relativ lange Flügel auf, Hfl. 49 mm, Abd. 49 mm. Die Proportionen der ♂ von Spanien und Mallorca sind normal: Hfl. 45 mm, Abd. 50 mm.

Freiherrn Hans Geyr von Schweppenburg zum 70. Geburtstag gewidmet.



*Anax parthenope* ssp.?, aff. *jordansi* ssp. n. (Abb. 5 und 16)

Auch die kleinasiatische Form verdiente wohl, als Rasse abgetrennt zu werden. Von der Nominatform unterscheidet sie sich durch die Form der Analanhänge und den Penis. Ihre Penisform ähnelt am meisten der von *jordansi* ssp. n., doch ist die Form des 2. und 3. Abdominalsegments abweichend.

Da weder über die Grenzen des von dieser Form bewohnten Areals noch über die Feinstruktur der ihr geographisch nächstbenachbarten Formen etwas bekannt ist und nur ein verfärbtes ♂ vorliegt (Coll. Dr. E. Schmidt), dessen 2. Abdominalsegment zudem deformiert ist, konnte ich mich nicht entschließen, einen Namen zu vergeben.

#### Zusammenfassung

Es wurde nachgewiesen, daß sich die ♂ geographischer Formen von *Anax parthenope* Selys sowohl im Bau des Copulationsorgans, als auch in der Form aller Anhänge unterscheiden, die — wie die Appendices anales — bei der Copulation eine Hilfsrolle spielen.