



宁馨，程铖，于昕，卜文俊. 黄纹长腹扇蟌胸部色斑变异研究 [J]. 环境昆虫学报, 2019, 41(3): 566–573.

## 黄纹长腹扇蟌胸部色斑变异研究

宁 馨<sup>1</sup>, 程 铖<sup>1</sup>, 于 昕<sup>2,1,\*</sup>, 卜文俊<sup>1</sup>

(1. 南开大学生命科学学院昆虫学研究所, 天津 300071; 2. 重庆师范大学生命科学学院, 重庆 401331)

**摘要:** 不同种群的雄性黄纹长腹扇蟌胸部色斑存在较大的变异, 主要表现在前胸背板斑纹的有无、合胸背面及侧面斑纹的面积大小、形状及数量等方面。本文通过几何形态学方法, 以及对前胸背板斑纹的观察比较, 对34个地里样点共319头雄性黄纹长腹扇蟌的胸部斑纹变异情况进行分析。几何形态学分析显示, 依据合胸斑纹轮廓形状可将黄纹长腹扇蟌划分为东南(Southeast)与西北(Northwest)两群组, 且在分布重叠区的种群中同时存在两种特征的个体; 对前胸背板斑纹的观察统计显示, 几乎所有分布于西北群组的样本前胸背板具一对蓝色斑纹, 而东南群组的样本几乎都缺失这对斑纹。本研究使用的两方面证据所揭示的变异趋势相吻合, 均证明雄性黄纹长腹扇蟌胸部斑纹随地理分布存在明显的变异规律。研究结果显示雄性黄纹长腹扇蟌胸部斑纹存在明显变异多样性, 几何形态学可用于蜻蜓目昆虫色斑变异规律的研究, 也为该物种的演化与地理格局的形成等后续研究提供证据支持。

**关键词:** 黄纹长腹扇蟌; 几何形态学; 主成分分析; 变异; 中国

中图分类号: Q964; S433 文献标识码: A

文章编号: 1674-0858(2019)03-0566-08

### Aresearch of color pattern variation on thorax of *Coelliccia cyanomelas* (Odonata: Coenagrionoidea: Platycnemididae)

NING Xin<sup>1</sup>, CHENG Cheng<sup>1</sup>, YU Xin<sup>2,1,\*</sup>, BU Wen-Jun<sup>1</sup> (1. Institute of Entomology, College of Life Sciences, Nankai University, Tianjin 300071, China; 2. College of Life Sciences, Chong Qing Normal University, Chongqing 401331, China)

**Abstract:** The color pattern on thorax of male *Coelliccia cyanomelas* varied obviously between populations. This was mainly reflected in whether a pair of spots on the pronotum or not, as well as the size, shape and quantity of the marks on dorsal and lateral surface of synthorax. The geometric morphometrics, and observation of spots on the pronotum, were conducted based on 319 individuals of male *C. cyanomelas* from 34 populations. Almost all individuals from northwest region had a pair of spots on the pronotum, while those in the southeast were missing. The analyses of geometric morphometrics reflected that all samples can be divided into northwest and southeast types based on the shape of marks on lateral synthorax. Individuals of both types occurred in the overlapping area. Results from two methods in this study were coincident, which indicated a significant variation on color pattern of male *C. cyanomelas*. Geometric morphometric is very useful in analysis of the variation tendency of color pattern of Odonata, and can provide evidences for the evolutionary history and the formation of geographical pattern of species.

**Key words:** *Coelliccia cyanomelas*; geometric morphometric; principal component analysis; variation; China

基金项目: 国家自然科学基金(31572299); 《中国动物志》编研(2015FY210300)

作者简介: 宁馨, 女, 1989年生, 博士, 研究方向为昆虫分子系统学, E-mail: ningxin1229@126.com

\* 通讯作者 Author for correspondence, 于昕, 博士, 副教授, 研究方向为昆虫系统学, E-mail: lannysummer@163.com

收稿日期 Received: 2018-02-13; 接受日期 Accepted: 2018-11-07

黄纹长腹扇蟌 (*Coeliccia cyanomelas* Ris, 1912) (图 1) 隶属于蜻蜓目 Odonata 均翅亚 Zygoptera 扇蟌科 Platycnemididae 长腹扇蟌属 *Coeliccia*。本属种类为中型豆娘, 体色艳丽, 多以黄、蓝、绿等与黑色杂合成形状丰富的斑纹。目前长腹扇蟌属世界已记录 66 种 (Schorr, 2017); 中国记录 10 种, 且大部分种类分布在中国西南地区 (Yu, 2017)。黄纹长腹扇蟌可见于几乎整个东洋区, 为该属中已知分布最广的物种。主要栖息于溪流、山间湖泊等清洁水环境周边幽暗的植被下部, 且对于生存环境的需求较高, 是一种适合水、陆环境评价的理想指示生物。根据多年来对本种标本的大量观察, 我们发现雄性黄纹长腹扇蟌胸部浅色斑纹的有无、大小、形状等存在很大的变异, 而雌性变异不明显。这些色斑的变异曾令许多学者将本种误定为其他种类, 如 Asahina (1997) 发表新种 *Coeliccia onoi* 时提出该种与黄纹长腹扇蟌的主要区别为合胸侧面斑纹形状不同。但由于作者当时仅依据一头采自越南的雄性标本对比产于中国大陆东部的模式种, 未能充分意识到其胸部斑纹的变异情况, 后被定为黄纹长腹扇蟌的次异名 (Steinhoff et al., 2015)。Steinhoff 等 (2015) 对长腹扇蟌属雄性的阳茎及肛附器形态特

征进行了研究, 并提到雄性黄纹长腹扇蟌胸部斑纹存在变异, 但未对变异规律进行深入研究。

由于色斑常存在连续变异, 传统形态描记和人为观察难免产生较多主观因素, 也不易察觉变异规律, 而几何形态学比较适合对这类科学问题进行分析。目前蜻蜓的几何形态学研究多集中于翅脉、翅形方面 (Hassall et al., 2008; Johansson et al., 2009; Sadeghi et al., 2009; Yu et al., 2015), 而对色斑变异规律的研究未有报道。本文运用几何形态学方法对雄性黄纹长腹扇蟌胸部色斑在不同地理种群间的变异进行了分析和描述, 揭示了该色斑型变异的规律, 对明晰该物种的形态多样性方面有重要的意义, 也为日后有关该物种谱系演化与地理分布格局等研究提供了数据。

## 1 材料与方法

### 1.1 标本整理

本研究选取采自中国与越南的 34 个地理样点的 319 头雄性黄纹长腹扇蟌标本, 用 GPS 工具准确记录采集地点经纬度等信息并将标本编号整理备用。样本选取时, 数量较多的种群选取 30 头, 若数量不足 30 头, 则全部选取 (表 1)。种群分布图使用 ArcGIS v10.2 软件绘制 (图 2)。

### 1.2 标本图像采集

将虫体侧放于泡沫板上整姿, 选取适当的焦平面, 在保证选取色斑边界清晰的前提下进行拍照。为了减少拍摄误差, 所有样本由同一人使用同一部尼康 D700 数码相机拍摄。

### 1.3 数据的标准化处理

黄纹长腹扇蟌胸部斑纹有 4 处变异极为明显, 分别为: 前胸背板背侧面一对蓝色斑纹 (图 3 中斑纹 I); 合胸脊处的两对蓝色披针形斑纹, 靠近头部的一对较大 (图 3 中斑纹 II), 靠近腹部的一对较小 (图 3 中斑纹 III); 合胸侧面的蓝色斑纹 (图 3 中斑纹 IV)。其中斑纹 I 和 III 在部分样本中不存在, 因此对这两处斑纹仅进行比较记录, 不做数字化处理; 对另两处边缘清晰, 且所有样本都具有的斑纹 (斑纹 II 和 IV) 进行几何形态学分析。



图 1 黄纹长腹扇蟌生态照, 雄性以肛附器夹持雌性

Fig. 1 Field photo of *Coeliccia cyanomelas*,  
the male holds the female with caudal appendages

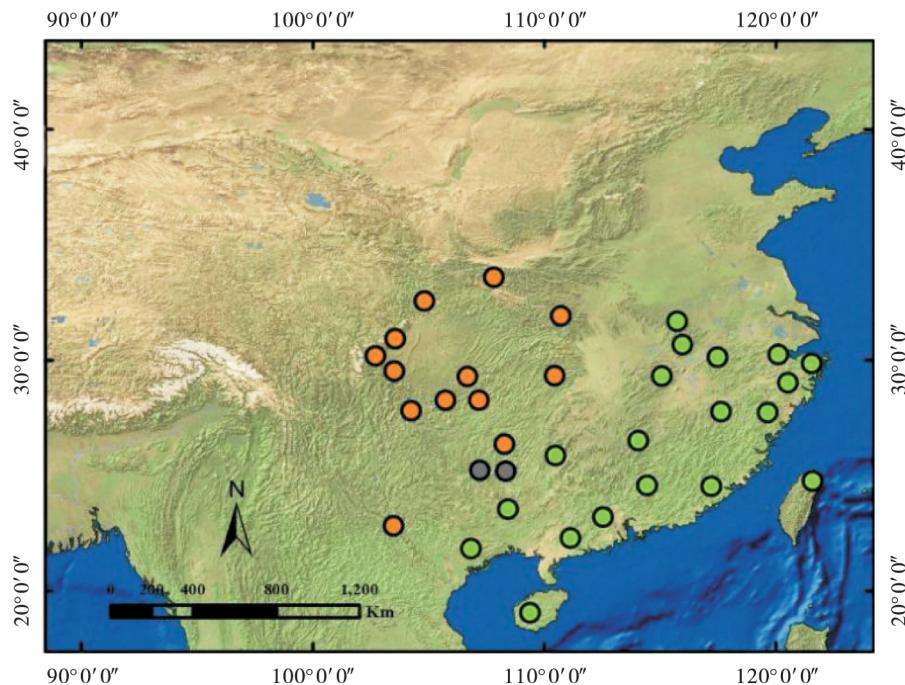


图 2 样本分布信息

Fig. 2 Geographic sampling locations

注：每个圆圈代表一个采样点（共 34 个），不同颜色分别代表西北群组、东南群组，以及重叠区域。

Note: Solid dots represent different populations (a total of 34). Different colors denote Northwest group, Southeast group and Overlap region.

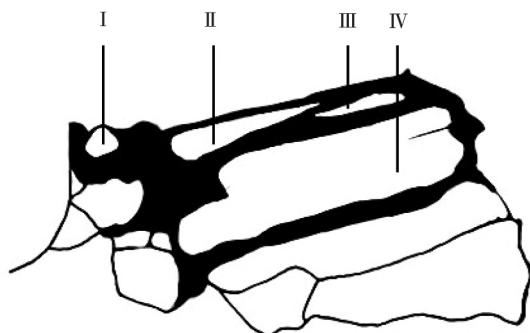


图 3 雄性黄纹长腹扇蟬胸部斑纹示意图

Fig. 3 Sketch of color pattern on thorax of male  
*Coelliccia cyanomelas*

本研究数据采集采取先画出色斑的轮廓线，再将其转化为标点的方法。使用 TpsUtil64 v1.74 (Rohlf, 2017) 将所获取的相片转化成 tps 格式文件，用 TpsDig v2.30 (Rohlf, 2017) 中的封闭曲线工具画出两个色斑的轮廓线，并将其转化为等距离的标点，根据实际情况将斑纹Ⅱ和Ⅳ分别设定 30 个和 70 个标点（图 4）。

#### 1.4 胸部斑纹轮廓变异分析

将经过标准化处理的形态信息数据输入 MorphoJ v1.06d 软件 (Klingenberg, 2011)，进行

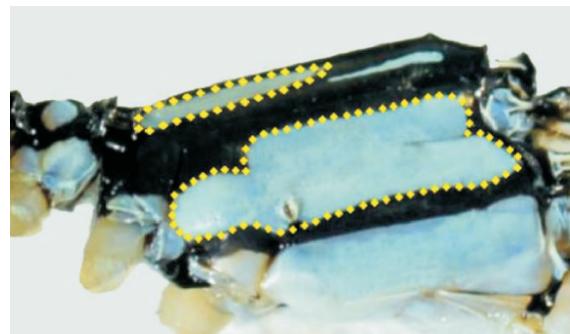
图 4 雄性黄纹长腹扇蟬图像采集角度及  
几何形态学分析标点示意

Fig. 4 The photographing angle of male *Coelliccia cyanomelas* and the landmarks used in geometric morphometric analysis

主成分分析 (Principal Component Analysis, PCA)，提取形变贡献率最大的前 2 个主成分做散点图，并进行薄板样条 (Thin plate spline, TPS) 分析，解析胸部斑纹Ⅱ和Ⅳ轮廓的变异，以可视化图示展示斑纹的变异部位。同时，运用典型变量分析 (Canonical Variate Analysis, CVA)，对各种群的样本胸部斑纹Ⅱ和Ⅳ的变异程度进行分析。

## 2 结果与分析

### 2.1 雄性黄纹长腹扇蟌胸部斑纹 II 和 IV 的主成分分析 (PCA)

斑纹 II 与 IV 主成分分析结果显示: 主成分 1 和 2 的贡献率分别是 51.53% 和 22.90%, 累积贡献率达到了 74.43%, 能够说明不同个体的斑纹 II 和 IV 存在变异。将所有样本按照其种群分布进行划分, 可分为东南群组和西北群组, 且两群组在二维散点图上各自集聚, 分化明显。两群组重叠地带种群(广西河池、贵州茂兰)的样本, 散点图较为分散(图 5)。

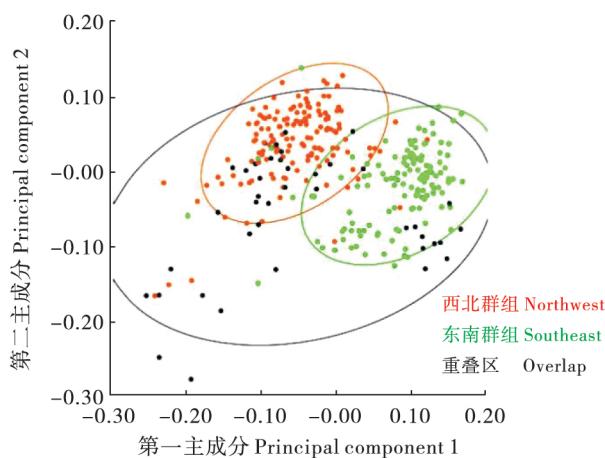


图 5 雄性黄纹长腹扇蟌胸部斑纹 II 与 IV 主成分分析散点图

Fig. 5 The scatter diagram based on the PCA for the contour of mark II and IV on synthorax of male *Coelicia cyanomelas*

### 2.2 雄性黄纹长腹扇蟌胸部斑纹 II 和 IV 薄板样条分析 (TPS)

对东南群组、西北群组分别做薄板样条分析, 得到斑纹轮廓形状的相对扭曲图, 结果显示: 两群组的主要变异部位集中在斑纹 IV 上方轮廓的转折处(图 6 与图 7 中箭头所指位置)。西北群组, 斑纹 IV 轮廓呈现两级阶梯状, 且“上下两级”的高度一致, 两处转折棱角几乎呈 90°, 转折之间的轮廓水平(图 6、图 9); 东南群组, 斑纹 IV 呈现两头窄, 中间宽的“流线型”, 其转折处较为平缓, 转折之间的轮廓呈弧形(图 7、图 9); 斑纹 II 轮廓形状在两群组间的变异不显著;

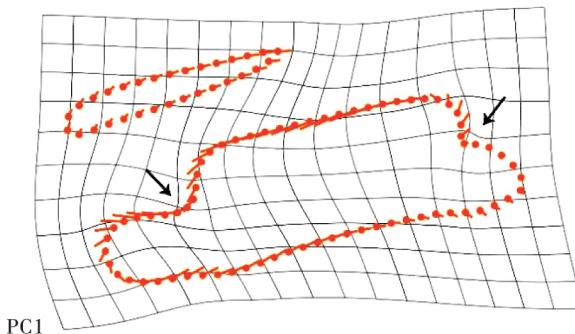


图 6 西北群组样本胸部斑纹 II 与 IV 的平均轮廓 (PC1)

Fig. 6 Average contour of mark II and IV on synthorax of samples in Northwest group (PC1)

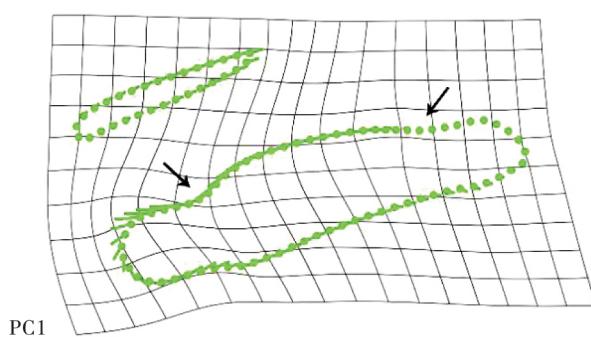


图 7 东南群组样本胸部斑纹 II 与 IV 的平均轮廓 (PC1)

Fig. 7 Average contour of mark II and IV on synthorax of samples in Southeast group (PC1)

### 2.3 雄性黄纹长腹扇蟌胸部斑纹 II 和 IV 典型变量分析 (CVA)

按照种群对所研究样本进行分组, 可划分为 34 组, 典型变量分析显示: CV axis 1 和 CV axis 2 的本征值(Eigenvalues) 分别占总体的 37.62% 和 8.13%, 其余 CV axis 的本征值比例均小于 7.00%。将散点图利用不同颜色表示东南群组、西北群组、重叠群组 3 部分, 结果显示东南与西北两群组样本的散点各自聚集且两者间划分明确, 而重叠区样本的散点图较为分散(图 8)。

### 2.4 雄性黄纹长腹扇蟌胸部斑纹 I 和 III 的统计

对前胸背板斑纹 I 的统计显示: 几乎所有西北群组的个体, 都具有这对斑纹; 东南群组中, 几乎所有的个体都缺失这对斑纹(表 1)。

表 1 雄性黄纹长腹扇蟌本采集地信息及样本前胸背板斑纹情况统计

Table 1 Locality information of studied male *Coelicia cyanomelas* and statistics of samples with a pair of spots on pronotum

种群编号 Populations No.	采集地点 Collecting site	种群分组 Population grouping	数量(头) No. of individuals	前胸背板存在一对蓝斑 的个体数量(头) No. of individuals with a pair of spots on pronotum		前胸背板存在一对蓝斑 个体百分比(%) Percentage of individuals have a pair of spots on pronotum
				前胸背板存在一对蓝斑 的个体数量(头) No. of individuals with a pair of spots on pronotum	前胸背板存在一对蓝斑 个体百分比(%) Percentage of individuals have a pair of spots on pronotum	
1	重庆市巴南区 Banan District, Chongqing	西北群组 Northwest	8	8	8	100.00
2	四川省都江堰青城后山、虹口自然保护区 Back Peak of Qingcheng mountain, Dujiangyan, and Hongkou national nature reserve, Sichuan Province		8	8	8	100.00
3	四川省峨眉山 Emei mountain, Sichuan Province		23	22	22	95.65
4	四川省广元市朝天区、青川县;甘肃省陇南市文县 Qingchuan County and Chaotian District, Guangyuan, Sichuan Province; Wen County, Longnan, Gansu Province		25	25	25	100.00
5	四川省雅安市雨城区、眉山市洪雅县 Yucheng District, Ya'an, and Hongya County, Meishan, Sichuan Province		30	30	30	100.00
6	四川省泸州市古蔺县 Gulin County, Luzhou, Sichuan Province		2	—	—	—
7	云南省金平自治县 Jinping Autonomous County, Yunnan Province		1	—	—	—
8	云南省昭通市彝良县 Yiliang County, Zhaotong, Yunnan Province		9	9	9	100.00
9	陕西省汉中市佛坪县 Fuoping County, Hanzhong, Shaanxi Province		1	—	—	—
10	贵州省榕江县 Rongjiang County, Guizhou Province		1	—	—	—
11	贵州省遵义市绥阳县 Suiyang County, Zunyi, Guizhou Province		10	9	9	90.00
12	湖北省十堰市房县 Fang County, Shiyan, Hubei Province		8	8	8	100.00
13	湖南省张家界自然保护区 Zhangjiajie nature reserve, Hunan Province		18	17	17	94.44
14	广西省河池市环江县 Huanjiang County, Hechi, Guangxi Province	重叠区 Overlap	19	2	2	10.53
15	贵州省茂兰自然保护区 Maolan nature reserve, Guizhou Province and Huangshan District, Huangshan, Anhui Province		22	14	14	63.64
16	安徽省池州市石台县 黄山市黄山区 Shitai County, Chizhou, and Huangshan District, Huangshan, Anhui Province	东南群组 Southeast	3	0	0	0
17	湖北省黄冈市英山县 罗田县 Yingshan and Luodian County, Huanggang, Anhui Province		14	3	3	21.40

续表1 Continued table 1

种群编号 Populations No.	采集地点 Collecting site	种群分组 Population grouping	数量(头) No. of individuals	前胸背板存在一对蓝斑 的个体数量(头) No. of individuals with a pair of spots on pronotum	前胸背板存在一对蓝斑 个体百分比(%) Percentage of individuals have a pair of spots on pronotum
18 湖北省咸宁市通山县 Tongshan, County, Xianning, Hubei Province			9	1	11.11
19 江西省赣州市龙南县 Longnan County, Ganzhou, Jiangxi Province			1	—	—
20 江西省吉安市井冈山自然保护区 Jinggangshan nature reserve, Jian, Jiangxi Province			16	0	0
21 海南省鹦哥岭自然保护区 Yinggeling nature reserve, Hainan Province			2	—	—
22 广东省茂名信宜市 Xinyi City, Maoming, Guangdong Province			1	—	—
23 广东省肇庆市鼎湖山 Dinghu mountain, Zhaoqing, Guangdong Province			1	—	—
24 广西省南宁市大明山 Daming mountain, Nanning, Guangxi Province			5	0	0
25 广西省桂林市兴安县 Xing'an County, Guilin, Guangxi Province			2	—	—
26 浙江省宁波市余姚市 Yuyao City, Ningbo, Zhejiang Province			13	2	15.38
27 浙江省衢州市江山市 Jiangshan City, Quzhou, Zhejiang Province			10	1	10.00
28 浙江省金华市磐安县 Pan'an County, Jinhua, Zhejiang Province			8	1	12.50
29 浙江省杭州市临安市、西湖区 Xihu District, and Lin'an City, Hangzhou, Zhejiang Province			12	0	0
30 浙江省丽水市景宁县、温州市泰顺县 Jingning County, Lishui, and Taishun County, Zhejiang Province			8	0	0
31 福建省南平市武夷山、建阳市 Wuyi Mountain, and Jianyang City, Nanping, Fujian Province			14	0	0
32 福建省龙岩市新罗区、漳州市南靖县 Xinhuo District, Longyan, and Nanjing County, Zhangzhou, Fujian Province			9	0	0
33 越南 Vietnam			4	0	0
34 台湾 Taiwan			2	—	—
总计 Total			319		

注:少于3头样本的种群,未进行前胸背板蓝斑的统计,表中以“—”表示。Note: The samples with populations less than three, their spots on pronotum were not counted, and shown as “—” in the table.

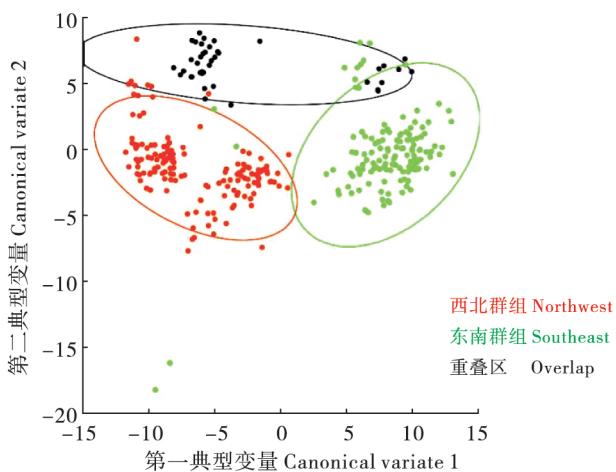


图 8 雄性黄纹长腹扇蟌胸部斑纹 II 与 IV 典型变量分析散点图

Fig. 8 The scatter diagram based on the CVA for the contour of mark II and IV on synthorax of male *Coelliccia cyanomelas*

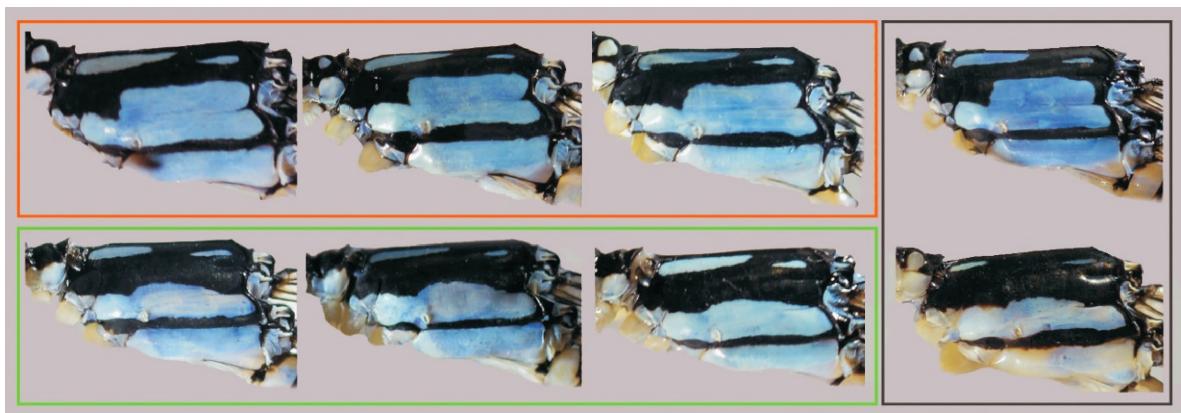


图 9 雄性黄纹长腹扇蟌胸部斑纹变异类型

Fig. 9 The variation types of color pattern on thorax of male *Coelliccia cyanomelas*

注：左上，西北群组（样本从左到右分别来自四川雅安、四川都江堰、云南昭通）；左下，东南群组（样本从左到右分别来自台湾、安徽黄山、浙江金华）；右，重叠区域种群中的 2 种变异类型。Note: Upleft, Northwest group (samples are from Yaan, Sichuan; Dujiangyan, Sichuan; Zhaotong, Yunnan respectively); Downleft, Southeast group (samples are from Taiwan; Huangshan, Anhui; Jinhua, Zhejiang respectively); Right, The two variation types from Overlap region.

蜻蜓的体表及翅上的色斑常被作为重要的分类特征，但是这些特征在部分类群中常存在明显的种内变异，对分类学造成较大干扰。例如前文提到的 *C. onoi* 应属于本研究中西北群组的类型，而 Ris (1912) 描述的黄纹长腹扇蟌模式标本则与东南群组的特征相吻合。因此，针对类似于黄纹长腹扇蟌这样分布比较广泛的种类，分类研究需格外谨慎，应尽量检视多个种群的标本，并对表型特征进行统计分析，使样本的形态数据具有与分子数据同样的客观性及可重复性 (Karanovic *et al.*, 2016)。此外，形态特征在种群之间的规律性变异，虽不一定能作为种群遗传距离的直接证

据，却可以间接反映其种群结构与演化格局 (Campana, 1995; 王贺岷元等, 2017)，并为推测物种演化进程提供佐证。物种在不同种群间存在的形态变异，或许是正在进行中的物种分化过程，现阶段的变异也许说明该物种正处于分化的早期阶段 (Marchiori, 2014)，但这一推测还需要种群遗传学数据的分析验证。

### 3 结论与讨论

羽化之初的雄性黄纹长腹扇蟌体表的浅色斑呈淡黄色，随成熟程度的加深逐渐转变成蓝色；与此同时深色斑纹也从褐色逐渐加深至黑色，直至最终形成稳定的蓝黑相间的色斑。本研究运用几何形态学方法，结合观察记录的方法，对雄性黄纹长腹扇蟌胸部斑纹随地理种群分布的变异规律进行探究，结果证明可将该物种划分为东南群组与西北群组，且两群组存在重叠区域。

据，却可以间接反映其种群结构与演化格局 (Campana, 1995; 王贺岷元等, 2017)，并为推测物种演化进程提供佐证。物种在不同种群间存在的形态变异，或许是正在进行中的物种分化过程，现阶段的变异也许说明该物种正处于分化的早期阶段 (Marchiori, 2014)，但这一推测还需要种群遗传学数据的分析验证。

综上所述，本研究证明几何形态学可用于昆虫色斑变异的研究及变异规律的探讨，本文对蜻蜓色斑变异规律采取的研究方法可作为一种模式，用于其他蜻蜓类群色斑变异的研究中。

## 参考文献 ( References)

- Asahina S. Records of the northern Vietnamese Odonata taken by the expedition members from the National Science Museum, Tokyo, 5: Coenagrionidae, Protoneuridae and Platycnemididae [J]. *Bulletin of the National Science Museum (Tokyo) Series A*, 1997, 23 (1): 17–34.
- Campana SE, Gagné JA, McLaren JW. Elemental fingerprinting of fish otoliths using ID – ICPMS [J]. *Marine Ecology Progress Series*, 1995, 122: 115–120.
- Hassall C, Thompson DJ, Harvey IF. Wings of *Coenagrion puella* vary in shape at the northern range margin (Odonata: Coenagrionidae) [J]. *International Journal of Odonatology*, 2008, 11 (1): 35–41.
- Johansson F, Söderquist M, Bokma F. Insect wing shape evolution: Independent effects of migratory and mate guarding flight on dragonfly wings [J]. *Biological Journal of the Linnean Society*, 2009, 97 (2): 362–372.
- Karanovic T, Djurakic M, Eberhard SM. Cryptic species or inadequate taxonomy? Implementation of 2D geometric morphometrics based on integumental organs as landmarks for delimitation and description of copepod taxa [J]. *Systematic Biology*, 2016, 65 (2): 304–327.
- Klingenberg CP, Morpho J: An integrated software package for geometric morphometrics [J]. *Molecular Ecology Resources*, 2011, 11 (2): 353–357.
- Marchiori AB, Bartholomei – Santos ML, Santos S. Intraspecific variation in *Aegla longirostri* (Crustacea: Decapoda: Anomura) revealed by geometric morphometrics: Evidence for ongoing speciation? [J]. *Biological Journal of the Linnean Society*, 2014, 112 (1): 31–39.
- Ris F. Neue libellen von formosa, südchina, tonkin und den Philippinen [J]. *Supplementa Entomologica*, 1912, 1: 44–88.
- Rohlf FJ. TpsUtil64, File Utility Program, Version 1.74 [M]. New York: State University of New York at Stony Brook, 2017.
- Rohlf FJ. TpsDig, Digitize Landmarks and Outlines, Version 2.30 [M]. New York: State University of New York at Stony Brook, 2017.
- Sadeghi S, Adriaens D, Dumont H. Geometric morphometric analysis of wing shape variation in ten European populations of *Calopteryx splendens* (Harris, 1782) (Zygoptera: Odonata) [J]. *Odonatologica*, 2009, 38 (4): 343–360.
- Schorr M, Paulson D. World Odonata list [DB/OL]. [2017-8-20]. <https://www.pugetsound.edu/academics/academic-resources/slater-museum/biodiversity-resources/dragonflies/world-odonata-list2>.
- Steinhoff PO, Uhl G. Taxonomy and nomenclature of some mainland SE-Asian *Coelicia* species (Odonata, Platycnemididae) using micro-CT analysis [J]. *Zootaxa*, 2015, 4059 (2): 257–276.
- Wanghe KY, Tang YT, Li GG, et al. Geometric morphometrics of the cephalic contour and its morphological variations among *Schizopygopsis stoliczkae* (Teleostei: Cyprinidae) [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2017, 41 (1): 182–193. [王贺岷元, 汤永涛, 李国刚, 等. 高原裸裂尻鱼头部轮廓形状及其变异的几何形态测量分析 [J]. 水生生物学报, 2017, 41 (1): 182–193]
- Yu X. China Odonata research [DB/OL]. <http://www.china-odonata.top/>. 2017-6-13.
- Yu X, Xue JL, Hämäläinen M, et al. A revised classification of the genus *Matrona* Selys, 1853 using molecular and morphological methods (Odonata: Calopterygidae) [J]. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 2015, 174 (3): 473–486.