

# Westpaläarktische Verbreitungsmuster von Libellen – Zeugnisse einer kaltzeitlichen Libellenfauna? Die Beispiele *Sympecma paedisca* und *Somatochlora metallica* (Odonata: Lestidae, Corduliidae)

Thomas Brockhaus

An der Morgensonne 5, D-09387 Jahnsdorf/Erzgebirge, <t.brockhaus@t-online.de>

## Abstract

Western Palaearctic distribution patterns of dragonflies – evidence of glacial faunal relicts? The examples of *Sympecma paedisca* and *Somatochlora metallica* (Odonata: Lestidae, Corduliidae) – The western range margins of the transpalaearctic species, *S. paedisca* and *S. metallica*, have a particular shape and populations disjunct from the main range. Current theory suggests that these distribution patterns arose from a recolonisation after the Pleistocene. In this study I propose that these patterns are better explained by processes that happened during, rather than after, the Pleistocene. Specifically, *S. paedisca* probably recolonised the western range during the warmer interglacial periods. *Somatochlora metallica* probably is a eurythermic glacial species whose historic Doggerland range was divided during the last glacial period in a southern and a northern part. The testing of these hypotheses will be possible by genetic studies.

The colonisation hypotheses of the two species are supported by a number of shared ecological characters:

- They have a transpalaearctic distribution with clearly disjunct populations at the range margins.
- They are cold stenothermic, or eurythermic. None are habitat specialists in their main range but become habitat specialists towards the range margins.
- These species are also able to survive under current, often anthropogenical, large-scale landscape changes and to colonise new habitats within their range.
- The species have reduced dispersal ability on their western palaearctic range margins, though the reasons are unknown.

## Zusammenfassung

*Sympecma paedisca* und *Somatochlora metallica* sind transpaläarktisch verbreitet und haben markante, disjunkte westpaläarktische Arealränder. Im Vergleich zu bisherigen Erklärungsversuchen postpleistozäner Wiederbesiedlungsszenarien in der Westpaläarktis sind diese Teilareale schlüssiger mit kaltzeitlichen Geschehnissen in Verbindung zu bringen.

Während *S. paedisca* wahrscheinlich in den Abtauphasen zweier Kaltzeiten in ihr westliches Teilareal vordrang, ist *S. metallica* offenbar eine eurytherme Kaltzeitart, deren historisches Doggerland-Areal bereits zum Höhepunkt der vergangenen Kaltzeit in nördliche und südliche Teilareale zerfiel.

Für die hier behandelten Libellenarten lassen sich einige Gemeinsamkeiten erkennen:

- Sie sind transpaläarktisch verbreitet und haben deutlich ausgeprägte Disjunktionen.
- Sie sind bezüglich der Temperaturansprüche kaltstenotherm oder eurytherm, bezüglich ihrer Habitatpräferenzen euryök, können jedoch an Arealrändern regionale Stenotopien ausbilden.
- Auch rezent sind diese Arten in der Lage, großräumige Landschaftsveränderungen, die jetzt meist anthropogen verursacht sind, zu überdauern und innerhalb des Areals neu entstehende Lebensräume zu besiedeln.
- Sie besitzen jedoch am westpaläarktischen Arealrand ein reduziertes Ausbreitungspotenzial, dessen Gründe unbekannt sind.

Eine Überprüfung der dargelegten Hypothesen durch genetische Analysen lässt interessante Ergebnisse erwarten.

## Einleitung

Zoogeografen betonen für die Arealgenese rezenter Tiere immer wieder die Zusammenhänge zwischen deren kaltzeitlicher und warmzeitlicher Verbreitung (REINIG 1937; THIENEMANN 1950; DE LATTIN 1957, 1967; BĂNĂRESCU 1990; SEDLAG 1995). Für die Libellen werden die rezenten Verbreitungsbilder generell mit nachkaltzeitlichen Ausbreitungsprozessen im Holozän erklärt (ST. QUENTIN 1960; LOHMANN 1981, 1992; STERNBERG 1998; KOSTERIN 2005). Nachfolgend soll am Beispiel der markanten westpaläarktischen Arealränder zweier Libellenarten gezeigt werden, dass deren merkwürdiges Verbreitungsbild schlüssig mit einer hier existierenden kaltzeitlichen Libellenfauna (BROCKHAUS 2007a, b) erklärt werden bzw. im Ergebnis kaltzeitlicher Vorgänge entstanden sein können.

## Methode und Definitionen

Die skizzierten Areale sind das Resultat faunistischer Forschungen, die in Europa im 18. Jahrhundert begannen und seit dem 20. Jahrhundert zunehmend systematisiert wurden. In den vergangenen Jahrzehnten können durch elektronische Datenträger und Geografische Informationssysteme immer mehr Informationen verarbeitet und damit die Verbreitungsbilder immer genauer dargestellt werden. Die gut belegten westpaläarktischen Arealränder der beiden Arten *Sympecma paedisca* und *Somatochlora metallica* werden in ihrer Genese unter Bezug auf die aus der Pleistozänforschung bekannten kaltzeitlichen Vorgänge interpretiert. Hypothesen über die Entstehung der markanten disjunkten Areale dieser beiden Arten werden sowohl für ihre zeitliche als auch räumliche Genese entwickelt. Be-

wusst wird der Begriff Kaltzeit gewählt, da die häufig verwendete Bezeichnung „Eiszeit“ eine Unwirtlichkeit und Lebensfeindlichkeit suggeriert, die – wie gleich dargelegt wird – so undifferenziert nicht vorhanden war. Der verallgemeinernde Begriff Lebensräume ist ebenfalls absichtlich gewählt, um Habitatnutzung in einen landschaftlichen Kontext zu bringen.

### **Kaltzeitliche Vorgänge in Zeit und Raum**

Die rezente Pleistozänforschung liefert uns sowohl zeitlich als auch räumlich ein deutlich differenziertes Bild kaltzeitlicher Vorgänge, die uns zumindest ab dem Mittelpleistozän gut und für die vergangene Kaltzeit auch sehr gut bekannt sind. Für das Verständnis der nachfolgenden Arealgeschichten ist eine kurze Darstellung relevanter kaltzeitlicher Vorgänge notwendig. Gegen Ende des Pliozäns kam es nach einer allgemeinen Abkühlphase zu sich periodisch abwechselnden Kalt- und Warmzeiten. Diese halten bis heute an; gegenwärtig erleben wir eine etwa 11.500 Jahre andauernde Warmzeit (KÜSTER 2010; DEUQUA 2008). Von den über 100 für die vergangenen 2,6 Millionen Jahre nachgewiesenen Kalt- und Warmzeiten (LOWE & WALKER 1997; FAGAN 2009) wissen wir nur über die letzten, seit dem Mittelpleistozän stattgefundenen, Ereignisse etwas Genaueres (z.B. KURTÉN 1972; NILSSON 1983; LANG 1994; EISSMANN 1997; LOWE & WALKER 1997; NOWEL 2004; FAGAN 2009). In dieser Arbeit sollen nur die zeitlichen Abläufe skizziert werden, die allen Ereignissen gemeinsam waren oder für die nachfolgend darzustellenden Arealgeschichten von Bedeutung sind. Seit dem Mittelpleistozän dauern die Kaltzeiten (Glaziale) etwa 100.000 Jahre an, während die Warmzeiten (Interglaziale) 15.000 bis 20.000 Jahre andauern; die Warmzeiten sind seit mehreren hunderttausend Jahren also deutlich kürzer als die Kaltzeiten. Beide Perioden werden durch kältere und wärmere Phasen wiederum klimatisch differenziert. In den Kaltzeiten bezeichnet man die wärmeren Phasen als Interstadiale und die Kaltphasen als Stadiale. Aus der jetzigen Warmzeit kennen wir historisch dokumentiert die „Kleine Eiszeit“ zwischen dem 15. und 19. Jahrhundert. Die Vergletscherungsphasen zu Beginn der Kaltzeiten verliefen langsam und dauerten um die 80.000 Jahre an, während das Abtauen und der Wechsel in eine Warmzeit innerhalb von 4.000 Jahren fast schon rasant verliefen (FAGAN 2009). Die kontinentalen Eisschilder ragten während des Höhepunktes der Vereisung bis zu 2 km über die Grundmoränen hinaus (LOWE & WALKER 1997). Die Gletscher waren so schwer, dass allein durch ihren Druck das unter dem Gletscher liegende Lockergebirge deformiert und nach vorn gequetscht wurde (BÖRNER 2012). So entstand etwa während der Elstereiszeit der markante Muskauer Faltenbogen (KUPETZ et al. 2004), in dessen Senken sich im Holozän Moore entwickelten, die rezent wertvolle Lebensräume für Libellen sind (BROCKHAUS 2011).

Die periglazialen kaltzeitlichen Lebensräume waren aride Tundren, Steppen und Steppentundren (z.B. BÜDEL 1951; KURTÉN 1972; LITT 1990; LANG 1994;

DE NOBLET-DUCOUDRÉ et al. 2006; HEMPEL 2009), in klimatisch begünstigten Flussniederungen auch mit eingestreuten Gehölzinseln („Parktundra“, EISSMANN 1997). Neueste Untersuchungen belegen die Existenz von Nunataks mit Nadelwaldbeständen an der Nordwestküste Norwegens (PARDUCCI et al. 2012; für die Alpen siehe auch LANG 1994). Der atlantische Meeresspiegel lag durch die Unmengen des im Eis gebundenen Wassers ca. 115 bis 130 m niedriger als heute (BÖRNER 2012). Zwischen dem britischen Eisschild und dem nordischen Inlandeis bestand eine ausgedehnte Festlandsmasse auf dem Gebiet der jetzigen Nordsee, das sogenannte Doggerland (FLEMMING 2002), und der Kanal war eine große Flussniederung (Channel river), die das Wasser der Flusssysteme von Rhein, Seine und Themse in den Atlantik führte (FAGAN 2009). Während der relativ schnell verlaufenden Abschmelzphasen entstanden Eisstauseen und breite Urstromtäler, die während der Zeiten der abschmelzenden Eismassen über mehrere Jahrhunderte, vielleicht über Jahrtausende riesige Flusslandschaften bildeten (HANTKE 1993; SEMMEL 1996; KÜSTER 2010; BÖRNER 2012). Für nachfolgende Betrachtung ist schließlich noch von Bedeutung, dass während des Abschmelzprozesses nach der letzten Kaltzeit vor ca. 9.500 Jahren im Bereich der jetzigen Ostsee ein riesiger Süßwassersee entstand, der Ancylussee, der vor etwa 8.000 Jahren wieder eine Verbindung zum Atlantik bekam, aussalzte und sich zur heutigen Ostsee entwickelte. In einer späten Phase seiner Existenz entwässerte der deutlich über dem damaligen Meeresspiegel gelegene Ancylussee in den Atlantik; innerhalb von 500 Jahren sank der Seespiegel um 10 m und weite Teile fielen trocken (BJÖRCK 1995).

## Areale, Lebensräume und Phylogeografie

### Sibirische Winterlibelle *Sympecma paedisca*

#### Rezentes Areal und Lebensräume

*Sympecma paedisca* besiedelt ein riesiges transpaläarktisches Areal, wobei der Verbreitungsschwerpunkt in Mitteleuropa liegt (Abb. 1). Die östlichsten und südlichsten asiatischen Fundorte liegen auf den Japanischen Inseln Honshu und Hokkaido sowie in Korea und in Kaschmir am Fuße des Himalaya (Zusammenfassung in JÖDICKE 1997). Das nahöstliche und westpaläarktische Areal ist ebenfalls durch JÖDICKE (1997) detailliert beschrieben worden. Über die Vorkommen im europäischen Teil Russlands ist wenig bekannt, jedoch gibt es sowohl hier als auch in der Ukraine Nachweise (SCHORR 1996). Aus der Slowakei sind zwei Funde aus dem Südosten bekannt (BULÁNKOVÁ & DAVID 2003), zu dem ein jüngst entdecktes Vorkommen in der nördlichen Slowakei hinzu kommt (ŠÁCHA 2011). In Weißrussland wurde die Art in den südlichen und westlichen Oblasten gefunden (BUCZYŃSKI et al. 2006), aber auch aus den Baltischen Republiken ist die Art bekannt (JÖDICKE 1997). Bis nach Polen scheint es nach derzeitigem Kenntnisstand westlich des Urals ein zusammenhängendes Areal zu geben.

Dieses kompakte, große Teile der Paläarktis umfassende Areal besitzt drei Arealausläufer. Der ostpaläarktische Ausläufer führt vom Südrural über mehr als

tausend Kilometer nordwärts nach Jakutien. BELYSHEV (1973: 523) räumte die Möglichkeit ein, dass diese Angabe aus der Umgebung von Jakutsk einem Irrtum unterlag: «Наконец возможна и ошибка в этикетках, что всего вероятнее». Jedoch bestätigten KOSTERIN & SIVTSEVA (2009) jüngst dieses nördliche Areal deutlich über dem 60. Breitengrad mit mehreren Funden im Flusstal der Lena in Jakutien. Die beiden westpaläarktischen Ausläufer wurden erstmals von Erich SCHMIDT (1929) skizziert: «2 voneinander getrennte Areale, Holland bis Westfalen u. deutsche Nordseeküste bei Bremen einerseits, Alpengebiet (Schweiz u. Nordtirol) bis Oberbayern u. Bodensee andererseits». Er nahm an, dass es sich um von dem östlichen Areal isolierte Vorkommen handelt, notierte in einer Fußnote jedoch selbst schon Funde aus den Masuren, die wegen der Drucklegung nicht mehr berücksichtigt werden konnten (SCHMIDT 1929: IV, 8). Diese sonderbare Disjunktion wurde in den folgenden Jahrzehnten durch immer genauere faunistische Kenntnisse präzisiert (SCHORR 1996; JÖDICKE 1997, 2006). Mit dem Verbreitungsatlas der Libellen Polens (BERNARD et al. 2009) haben wir nunmehr die aktuellsten Informationen zum räumlichen Ursprung der Arealaufspaltung vorliegen. Das geschlossene Verbreitungsgebiet reicht westlich etwa bis zum Unterlauf der Weichsel bei Torún bzw. bis Wielkopolskie. Von hier aus spalten sich die beiden Areale auf, die im Norden bzw. im Süden weit in die Westpaläarktis hinein führen.

Das nördliche Teilareal reicht etwa 800 km nach Westen. Es führt über Kaschubien und das Pommersche Seengebiet (BERNARD 1992; BROCKHAUS & REINHARDT 1996) in den Norden Brandenburgs (Schorfheide, MAUERSBERGER 1988, 1993) und nördlich davon nach Vorpommern und Mecklenburg (KÜHLMANN 1957; JACOB 1969). Über Schleswig-Holstein (Kreis Herzogtum Lauenburg, BROCK et al. 1997), Niedersachsen (West-Niedersachsen, ZIEBELL & BENKEN 1982; Heiliges Meer, Westfalen, z.B. RUDOLPH 1984; Landkreis Cloppenburg, TESKE 2011), Bremen (JÖDICKE 1997) bis in die Niederlande (neueste Verbreitungsübersicht hier in KETELAAR et al. 2007). Ebenfalls Bestandteil dieses Areals sind die erst kürzlich erfolgten Nachweise im Süden Finnlands (KARJALAINEN 2007) und auf Gotland (BURKART & BURKART 2001). Ob es sich um ein geschlossenes Areal oder um auf Landschaftsräume (z.B. Schorfheide) beschränkte, jeweils isolierte Populationen handelt, ist ungewiss.

Das südliche Teilareal erstreckt sich über ca. 1.500 km in die Westpaläarktis. Es beginnt mit den südlichen Ausläufern der Verbreitung in Polen im Flusstal des San am Fuße der polnischen Waldkarpaten (DARAŻ 2009) bzw. im Flusstal des Dunajec, nordöstlich der Hohen Tatra (ŁABĘDZKI 2002). Die noch südlicher gelegenen Vorkommen in der Slowakei im Tal der Slaná bei Plešiwec und Vojka im Donautal, südöstlich von Bratislava (STRAKA 1990) bzw. in der Spiš-Region in der Nordslowakei (ŠÁCHA 2011) liegen wiederum etwas abseits. Erst 500 km westlich der Vorkommen im Süden Polens sind die nächsten Nachweise aus dem Egertal (Ohře, Tschechische Republik) bekannt. Von den slowakischen Vorkommen sind es ebenfalls etwa 500 km bis zum Siedlungsgebiet im Inntal in Oberösterreich. Die Vorkommen im Egertal liegen sowohl zum polnischen als auch zum

Alpenareal isoliert. Entdeckt wurden sie von Alfred Schöttner, der bei Karlovy Vary (Karlsbad) und Kadán (Kaden) zwei Nachweisgebiete kannte (SCHÖTTNER 1937). Aktuell sind aus dem Egertal sechs Vorkommen bekannt, die zwischen Chomutov (Komotau) im Osten und Frantiskovy Lázně (Franzensbad) im Westen liegen (HARABIŠ & JISKRA 2008). Dieses Areal setzt sich ins Bayerische Vogtland bzw. nach Oberfranken fort (PRÖSE 1954; BÖNISCH & KRAUS 1998). Etwas isoliert hiervon beginnt im nördlichen Alpenvorland ein relativ geschlossenes Siedlungsareal. Neben Vorkommen in den Alpentälern des Inn (LANDMANN et al. 2005), der Rhône und des Rheins (HOSTETTLER & KEIM 2005) gibt es eine Reihe von Nachweisen im Bodenseegebiet und im nördlichen Alpenvorland, östlich bis zum Chiemsee (BÖNISCH & KRAUS 1998; SCHMIDT & STERNBERG 1999). Die südöstlichen Alpenränder sind offenbar nicht besiedelt, während aus der Lombardei und dem Trentino historische Vorkommen (CONCI & NIELSEN 1956) und aus dem Piemont mehrere aktuelle Nachweise bekannt sind (BOANO et al. 2007; RISERVATO 2009).

Die Art entwickelt sich in stehenden Gewässern jeglicher Art, selbst in Gewässern mit Brackwasser, z.B. in Westsibirien «on the banks of all stagnant water bodies» (KOSTERIN et al. 2001: 27), in Jakutien in Altwässern der Flusstäler und Seen (KOSTERIN & SIVTSEVA 2009), in Zentralasien in Altarmen, Tümpeln und Pfützen sowie «in den Auen der Flüsse und Uferzonen der Seen, auch im brackigen Wasser» (PETERS 1985: 16). Eutrophe Altwässer, ebenfalls in Flussauen, werden in Mittelasien besiedelt (z.B. REINHARDT & GERINGHAUSEN 2001). MAUERSBERGER (1993: 105) konnte in der Schorfheide «keine Habitatbeziehungen in Bezug auf Trophiestufe, Wasser- oder Sichttiefe, pH-Wert» finden. In den Niederlanden werden mesotrophe und eutrophe Gewässer in Niedermooren besiedelt (KETELAAR et al. 2007). Die Vorkommen im Tiroler Inntal reproduzieren in Stillgewässern mit Verlandungsmooren und Kleingewässern mit Verlandungsbereichen (LANDMANN et al. 2005). Im nördlichen Alpenvorland sind Stillgewässer mit bult- und schlenkenreichen Pflanzengesellschaften in See-Rieden besiedelt (SCHMIDT & STERNBERG 1999). Wie flexibel die Art auf ganze Landschaftsveränderungen reagieren kann, zeigt das seit mehr als 70 Jahren bekannte Vorkommen im Egertal in Böhmen (Tschechien). SCHÖTTNER (1937: 87) beschrieb das von ihm entdeckte



Abbildung 1: Westpaläarktisches Areal von *Sympecma paedisca*. – Figure 1: Western Palearctic distribution range of *Sympecma paedisca*.

Vorkommen im Egertal wie folgt: «Bei Neudau ist diese Art an stark verschilften, frei zwischen Wiesen gelegenen Teichen mit Reinwasser häufig». Heute finden sich die Vorkommen im gleichen Areal überwiegend in Gewässern der Braunkohlefolgelandschaften (HARABIŠ & JISKRA 2008). Alle besiedelten Lebensräume zeichnen sich durch vegetationsreiche Entwicklungsgewässer, ausgeprägte, oft verschilfte Verlandungszonen, mit Gräsern und Stauden strukturierte Landhabitats mit Gebüsch und/oder lichten Waldbeständen aus. Diese Strukturen finden sich sowohl in Alpentälern, im Alpenvorland, in Flussauen, im Vorland der Küsten von Nord- und Ostsee als auch in den Waldsteppen Mittelasiens. Die Überwinterung der Imagines erfolgt kryptisch unter Vegetationsteilen oder frei an der Vegetation hängend. Obligatorische Verhaltensanpassungen zum Schutz vor Kälte, Nässe, Schnee und Frost sind offenbar nicht vorhanden (JÖDICKE 1997; HIEMEYER et al. 2001; RUITER & MANGER 2007).

### Kaltzeitliche Areale und Arealynamik

Nach den vorliegenden Befunden zur rezenten Verbreitung von *S. paedisca* in der Paläarktis liegt das Arealzentrum der Art in Mittel- und Zentralasien und nicht in Sibirien, wie es der deutsche Name impliziert. Von hier aus erfolgten offensichtlich im Zuge mehrerer Kaltzeiten Expansionen, die nordöstlich bis Jakutien und westlich bis in den Alpenraum führten. Folgendes Szenario ist für die Entstehung der disjunkten Teilareale in der Westpaläarktis vorstellbar: Während der Abschmelzphase der Elster-Kaltzeit (= Mindel-Kaltzeit in den Alpen) oder einer früheren Glazialperiode erreichte die Art den Alpenraum. Eine solche Wanderung wäre entlang der abschmelzenden Gletscherrandströme und den dabei einige Jahrhunderte bestehenden Gewässerlandschaften in den Urstromtälern vorstellbar. So könnte die Population im Egertal entlang eines riesigen Eisstausees, der in dieser Zeit zwischen dem jetzigen Prag und dem Erzgebirge bestand (SEMMELE 1996: Abb. 10), ins Egertal eingewandert sein. Nach Abschmelzen der Gletscher setzte sich die Art in den Alpen und südlich der deutschen Mittelgebirge sowie möglicherweise auch an anderen, rezent nicht mehr besiedelten Orten fest. Die stärkste uns heute bekannte Vergletscherung großer Teile der Westpaläarktis erfolgte im Mittelpleistozän während des Saale-Komplexes vor ca. 250.000 Jahren. Während dieser im Alpenraum als Riss-Kaltzeit bezeichneten Phase musste *S. paedisca* zeitweilig aus den vergletscherten Alpen in die Vorländer ausweichen. Da die Gletscher des Inlandeises auch durch die Mährische Pforte reichten (VALOCH 2004) wurden in der Westpaläarktis alle bis dahin nördlich des Karpatenbogens vorhandenen Lebensräume vernichtet. Die Population im Egertal blieb von diesen Ereignissen weitgehend verschont. Der zweite Vorstoß von *S. paedisca* in die Westpaläarktis begann dann zum Ende der letzten Kaltzeit, dem Weichselglazial (= Würm-Kaltzeit in den Alpen). Hier folgte die Art offenbar wieder den Schmelzwasserströmen, im Norden wohl der Südküste des Baltischen Eisstausees entlang und erreichte in den heutigen Niederlanden die Nordseeküste. Die in ihrem Areal stark begrenzten rezenten Vorkommen in der Schorfheide (MAUERSBERGER 1993) deuten darauf hin, dass die Zuwanderung hier durch das



Eberswalder Urstromtal erfolgt sein könnte. Südfinnland und Gotland wurden entlang des Ancylus-Sees erreicht, ehe die spätere Ostsee soweit aussalzte, dass ihre Ufergewässer keine geeigneten Lebensräume für Libellen boten (siehe aber LINDBERG 1948). Der ostsibirische Ausläufer entstand vielleicht während des Abschmelzens der nordostsibirischen Gletscher, welches zeitiger einsetzte als die Abschmelzphase in der Westpaläarktis (DUBATOLOV & KOSTERIN 2000).

Wenn die letzte Wanderung in der Abschmelzphase vor ca. 15.000 bis 12.000 Jahren erfolgte, liegen zwischen den beiden in die Westpaläarktis hineinreichenden Arealerweiterungen mehrere 100.000 Jahre. Unter der Maßgabe, dass spätestens im Saale- (Mindel-) Glazial die Verbindung zwischen der Alpen- und Egeralpopulation zu den anderen Populationen der Paläarktis abbricht, sind die Tiere, die im südlichen Teilareal in der Westpaläarktis überdauerten, etwa seit 250.000 Jahren vom Hauptareal isoliert. Ob es irgendwann einmal eine Verbindung zwischen Alpen- Egeral- und der in der Slowakei isoliert liegenden Population gab, ist ungewiss. Ähnliche Expansionen aus dem mittelasiatischen oder zentralasiatischen Raum, aber nach Nordosten, haben zur Besiedlung Jakutiens geführt. Somit hat sich *S. paedisca* einerseits in der Westpaläarktis Areale mit gemäßigt atlantischem Klima und in der Ostpaläarktis solche mit extrem kontinentalem Klima erobert.

### Glänzende Smaragdlibelle *Somatochlora metallica*

#### Rezentes Areal und Lebensräume

*Somatochlora metallica* zeigt ebenfalls eine transpaläarktische Verbreitung. Es werden mehrere Unterarten unterschieden, deren Status unklar ist (BELY-SHEV 1973; WILDERMUTH 2008). Die westpaläarktische Verbreitung reicht vom 70. Breitengrad in Nordskandinavien durch ganz Europa, in Osteuropa bis zum Schwarzen Meer, über die Karpaten bis zum Balkan und in Westeuropa bis hin zu Einzelvorkommen in den Pyrenäen. Auch in Nordostsibirien sind Nachweise

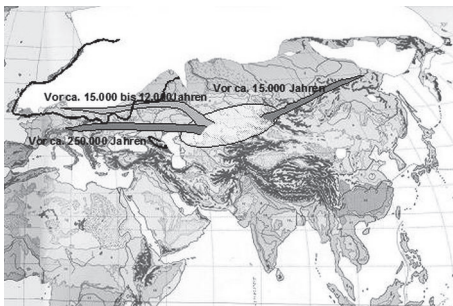


Abbildung 2: Schematische Darstellung der hypothetischen Expansionen von *Sympecma paedisca* während verschiedener Kaltzeiten aus einem Mittelasiatischen Arealzentrum. Starke schwarze Linien: Maximalvergletscherungen in der Westpaläarktis während des Saale-Glazials; weiße Flächen: Maximale Vergletscherungen in der Paläarktis während des Weichsel-Glazials. – Figure 2:

Schematic figure of the hypothetical expansion of *Sympecma paedisca* during different ice ages from a Middle Asian distribution center. Intense black lines: Maximum glaciation in the Western Palaeartic during the Saale glaciation; white areas: Maximum glaciation in the Palaeartic during the Weichselian glaciation.



nördlich bis über den Polarkreis bekannt (*S. metallica exuberata*, BELYSHEV 1973). Allerdings nennt KOSTERIN (2004) *S. exuberata* als eigene Art, welche an mehreren Lokalitäten in Jakutien gefunden wurde (KOSTERIN & SIVTSEVA 2009).

Gegenstand genauerer Interpretation soll in dieser Arbeit lediglich der westlichste Arealrand auf den Britischen Inseln sein. In Großbritannien gibt es zwei kleine Teilareale, die etwa 700 km voneinander entfernt sind. Das südliche Teilareal umfasst Vorkommen in den Grafschaften Sussex und Kent im Südosten Englands. Das nördliche Areal liegt im Norden Schottlands im Great Glenn Fault, einem von Nordost nach Südwest durch Schottland reichenden Bruchgrabensystem mit langen Rinnenseen. Vorkommen sind für den Glen Affric und den Glen Mor bekannt (MERRITT et al. 1996; SMALLSHIRE & SWASH 2010). In Irland fehlt die Art (NELSON & THOMPSON 2004).

*Somatochlora metallica* gilt als euryöke Art mit einer breiten Skala besiedelter Lebensräume. Diese reicht von den verschiedensten Typen stehender Gewässer, einschließlich offener Moorgewässer bis hin zu Fließgewässern (WILDERMUTH 2008). In dicht beschatteten, sommerkalten Waldteichen bildet die Art manchmal gemeinsam mit *Pyrrhosoma nymphula* und *Aeshna cyanea* eine artenarme Libellengemeinschaft. Im südlichen Teil des westpaläarktischen Areals werden wohl nur noch Gebirgsseen besiedelt (WILDERMUTH 2006).

### Kaltzeitliche Areale und Arealodynamik am westlichen Arealrand

Unter der Maßgabe, dass *S. metallica* eine eurytherme Kaltzeitart ist, sah das Verbreitungsbild am westlichen Arealrand vor ca. 20.000 Jahren ganz anders aus als heute. Ein Siedlungsgebiet kann das Tal des riesigen Channel river gewesen sein, der Themse, Rhein und Seine in den Atlantik führte. Das zweite größere Areal lag in den Steppentundren von Doggerland, welches vor ca. 22.000 Jahren seine wahrscheinlich größte Ausdehnung zwischen Großbritannien, Orkney- und Shetland-Inseln und dem nördlichen Gletscher erreichte (COLES 1998). Ein Eisschild, das sich vor 20.000 Jahren im nördlichen Doggerland bildete (WOODCOCK & STRACHAN 2000), könnte bereits zu dieser Zeit ein nördliches Teilareal isoliert haben, welches sich nach dem Abschmelzen des britischen Eisschildes im Great Glenn Fault etablierte. Spätestens vor 10.000 bis 12.000 Jahren war Doggerland soweit durch den ansteigenden Meeresspiegel nach Süden gedrängt, dass die hier lebenden Populationen keinen Kontakt mehr zu den nördlichen, in Schottland lebenden Populationen haben konnten. Das rezente Teilareal im südlichen England könnte entweder aus dem Gebiet des ehemaligen Channel river oder aus dem am längsten überdauernden südlichen Doggerland besiedelt worden sein. Dieses ging vor ca. 8.000 Jahren endgültig unter (LAMBECK 1995 zit. in FLEMMING 2002). Die beiden Teilareale in Großbritannien sind wahrscheinlich längstens über 20.000 Jahre, mindestens aber 10.000 Jahre voneinander getrennt.

### Merkmale kaltzeitlicher Libellenarten?

Nachfolgend wird skizziert, welche Eigenschaften kaltzeitliche Libellenarten charakterisieren könnten. Hierzu werden neben den eben behandelten Beispielen

auch die Darstellungen zur Phylogeografie von *Somatochlora alpestris* als einem Vertreter kaltstenothermer Kaltzeitarten einbezogen (BROCKHAUS 2012). Dies soll ein erster Versuch sein, Gemeinsamkeiten solcher Arten zu erkennen.

### Areal

Die Arten haben wohl überwiegend transpaläarktische Areale, die entweder disjunkt ausgeprägt sind, wie im Fall von *S. alpestris* (WILDERMUTH 2008; BROCKHAUS 2012) oder bei denen, wie für die beiden hier vorgestellten Arten, neben riesigen zusammenhängenden Arealteilen die westpaläarktischen Disjunktionen auffallen. Für beide Arten sind diese separierten Arealteile in ihren Außengrenzen offensichtlich äußerst stabil. Bei *Sympecma paedisca* lässt sich das an zwei Beispielen gut belegen. Das Vorkommen im Egertal wurde von SCHÖTTNER (1937) entdeckt, der die Art «in der Karlsbader Gegend bei Neudau (440 m ü.d.M.) und in der Kaadner Gegend bei Saar (475 m ü.d.M.)» fand (SCHÖTTNER 1937: 87). Über 60 Jahre später fanden HÁJEK & MOCEK (2000) die Art hier wieder in einer durch Braunkohlebergbau nun völlig umgestalteten Landschaft. Im niederländischen Verbreitungsatlas der Libellen (NEDERLANDSE VERENIGING VOOR LIBELLENSTUDIE 2002) sind für drei Zeiträume Verbreitungskarten dargestellt (vor 1950, 1950-1989 und 1990-1997), die immer ein Gebiet zwischen Gelderland im Süden und Friesland bzw. Drenthe im Norden umfassen. *Somatochlora metallica* ist seit 1869 aus Schottland bekannt (MCLACHLAN 1870). Später wurde das südenglische Teilareal gefunden (MERRITT et al. 1996). Nach 150 Jahren intensiver faunistischer Forschung britischer Entomologen hat sich an diesem Verbreitungsbild nichts geändert.

### Dispersal und Migration

Sowohl *S. paedisca* als auch *S. metallica* sind prinzipiell zu größeren Wanderungen fähig. BORISOV (2006) beschreibt saisonale Wanderungen von *S. paedisca* zwischen den Fortpflanzungsgewässern bei Almaty und dem südlich gelegenen Gebirgsfuß des Tien Shan. Für *S. metallica* liegen Beobachtungen auf Helgoland vor (WILDERMUTH 2008). Die Insel ist über 40 km vom Festland entfernt. An den westpaläarktischen Arealrändern beider Arten sind keine Arealerweiterungen durch Wanderung oder Dispersal bekannt. Im Gegenteil, Kenner der Vorkommen von *S. paedisca* betonen die Restriktion ihrer Verbreitung, obwohl ähnliche Habitate aus der weiteren Umgebung bekannt sind (R. Mauersberger pers. Mitt.). Die sächsischen Odonatologen suchten während eines ihrer jährlichen Treffen im Jahr 2010 von einem bei Skalná im Egertal gelegenen Vorkommen ausgehend an den im Vogtland liegenden und von den Habitatstrukturen gut geeigneten Schönberger Teichen (2 km Luftlinie nördlich) erfolglos nach *S. paedisca*, fanden aber wohl *S. fusca* in beiden Gebieten. Im Gegensatz zu einer ganzen Reihe anderer Libellenarten erweiterte sich weder das südliche noch das nördliche Areal von *S. metallica* in den vergangenen 40 Jahren in Großbritannien (HICKLING et al. 2005). Es ist möglich, dass kaltzeitliche Libellenarten rezent an ihren westpaläarktischen Arealrändern nicht zum großräumigen Dispersal oder gar zu Wanderungen neigen. Die Ursachen hierfür sind völlig unklar.

## Ökologie

Die behandelten Arten sind entweder kaltstenotherm (*S. alpestris*, BROCKHAUS 2012) oder eurytherm, bezüglich der besiedelten Habitate wohl euryök oder gar Ubiquisten. Sie sind in der Lage, in sehr unterschiedlichen Landschaften zu leben. Die Spanne reicht von ariden Steppen (*S. paedisca*) bzw. nördlichen Tundren (*S. alpestris*, *S. metallica*) über verschiedenste natürliche oder anthropogen überprägte Landschaften der gemäßigt-klimatischen Zone bis hin zu Extremlandschaften, wie wir sie in den riesigen Braunkohletagebauegebieten und ihren Folgelandschaften im Egertal finden. Die Charakterisierung ihrer ökologischen Präferenzen fällt so naturgemäß in monografisch orientierten Werken schwer und ist deshalb oft auf die Interpretation regionaler Befunde fokussiert.

## Genetische Untersuchungen

Genetische Untersuchungen finden sich für Libellen noch selten. Sie dienen überwiegend der Klärung phylogenetischer Zusammenhänge (z.B. DUMONT et al. 2010). Aber auch Untersuchungen zur Klärung glazialer Radiationen und phylogeografischer Fragen gibt es (z.B. TURGEON & MCPEEK 2002; TURGEON et al. 2005). Untersuchungen an *Nehalennia speciosa* erbrachten eine äußerst geringe genetische Differenzierung zwischen verschiedenen europäischen Populationen (BERNARD & SCHMITT 2010). Bei Vergleichen der genetischen Eigenschaften der oben dargestellten Populationen sollten überraschende Ergebnisse zu erwarten sein.

## Dank

Zwischen den Jahren 2006 und 2010 führte ich mit Günther Peters eine intensive Diskussion über das Für und Wider möglicher kaltzeitlicher Libellenvorkommen in den Periglazialräumen der Westpaläarktis. Neben ökologischen standen dabei auch immer wieder zoogeografische Themen im Mittelpunkt. Die vorliegende Arbeit ist ein kleiner Dank an Dich, Günther, dafür dass Du immer wieder Mut machtest, «ein bißchen Bewegung in dieses faszinierende Thema» zu bringen.

Viele KollegInnen unterstützten mich mit Literatur über verschiedene Teilaspekte des behandelten Themas sowie mit Informationen zu konkreten Vorkommen. Mein Dank hierfür gilt Joachim Hoffmann, Rüdiger Mauersberger, Martin Schorr, Asmus Schröter und Ariane Teske. Günter Köhler kommt bei seiner Beschäftigung mit den Orthopteren gelegentlich zu ähnlich interessanten Ergebnissen, und ich bedanke mich bei ihm für den „interdisziplinären“ Meinungsaustausch. Klaus Reinhardt besorgte das englische Abstract. Vier Gutachter ermöglichten eine gründliche Überarbeitung des Textes. Allen nochmals herzlichen Dank!

## Literatur

- BĂNĂRESCU P. (1990) Zoogeography of fresh waters. Vol. 1. General distribution and dispersal of freshwater animals. Aula, Stuttgart
- BELYSHEV B.F. (1973) The Dragonflies of Siberia (Odonata). Nauka, Novosibirsk [russisch]
- BERNARD R. (1992) Nowe stanowiska niektórych rzadkich gatunków ważek (Odonata) w Polsce. *Wiadomości Entomologiczne* 11: 59 [polnisch]
- BERNARD R. & T. SCHMITT (2010) Genetic poverty of an extremely specialized wetland species, *Nehalennia speciosa*: implications for conservation (Odonata: Coenagrionidae). *Bulletin of Entomological Research* 100: 405-413
- BERNARD R., P. BUCZYŃSKI, G. TOŃCZYK & J. WENDZONKA (2009) Atlas rozmieszczenia ważek (Odonata) w Polsce. A distribution atlas of dragonflies (Odonata) in Poland. Bogucki Wydawnictwo Naukowe, Poznań
- BJÖRCK S. (1995) A review of the history of the Baltic Sea, 13.0-8.0 ka BP. *Quaternary International* 27: 19-40
- BOANO G., R. SINDACO, E. RISERVATO, S. FASANO & R. BARBERO (2007) Atlante degli odonati del Piemonte e della Valle d'Aosta. *Memorie dell'Associazione Naturalistica Piemontese* 6: 1-159
- BÖNISCH R. & A. KRAUS (1998) Sibirische Winterlibelle - *Sympecma paedisca* (Brauer 1877). In: KUHN K. & K. BURBACH (Ed.) Libellen in Bayern: 60-61. Ulmer, Stuttgart
- BORISOV S.N. (2006) Summer migrations of species of the genus *Sympecma* Burmeister, 1839 (Odonata, Lestidae) in Northern Tien Shan. *Eurasian Entomological Journal* 4: 256
- BÖRNER A. (2012) Mecklenburgische Eiszeitlandschaft. Quelle & Meyer, Wiebelsheim
- BROCK V., J. HOFFMANN, O. KÜHNAST, W. PIPER & K. VOSS (1997) Atlas der Libellen Schleswig-Holsteins. Landesamt für Natur und Umwelt des Landes Schleswig-Holstein, Flintbek
- BROCKHAUS T. (2007a) Überlegungen zur Faunengeschichte der Libellen in Europa während des Weichselglazials (Odonata). *Libellula* 26: 1-17
- BROCKHAUS T. (2007b) Bildet der Jenseits eine pleistozän entstandene Faunengrenze? Eine Diskussion am Beispiel der paläarktischen Libellenfauna (Odonata). *Entomologica Romanica* 12: 41-59
- BROCKHAUS T. (2011) Beobachtungen zur Libellenfauna des Naturschutzgebietes „Reuthener Moor“, Brandenburg (Odonata). *Naturschutz und Landschaftspflege in Brandenburg* 20: 136-140
- BROCKHAUS T. (2012) Wie kam *Somatochlora alpestris* in die zentraleuropäischen Gebirge? Der Lebensraumwechsel einer stenothermen transpaläarktisch verbreiteten Kaltzeitart am Beispiel des Erzgebirges (Sachsen) (Odonata: Anisoptera: Corduliidae). *Entomologische Nachrichten und Berichte* 56: 17-28
- BROCKHAUS T. & K. REINHARDT (1996) Drei neue Libellenarten für die Tucheler Heide, Bory Tucholskie (Nordpolen). *Entomologische Nachrichten und Berichte* 40: 127
- BUCZYŃSKI P., K.-D.B. DIJKSTRA, R. MAUERBERGER & M.D. MOROZ (2006) Review of the Odonata of Belarus. *Odonatologica* 35: 1-13
- BÜDEL J. (1952) Die Klimazonen des Eiszeitalters. *Eiszeitalter und Gegenwart. Jahrbuch der Deutschen Quartärvereinigung* 1: 16-26
- BULÁNKOVÁ E. & S. DAVID (2003) Die Verbreitung der in den Anhängen II und IV der FFH-Richtlinie aufgeführten Libellen in der

- Slowakei und ihr ökologischer Status (Odonata). *Libellula* 22: 127-138
- BURKART W. & G. BURKART (2001) Tvånya trollsländarter för Gotland! *Nordic Odonatological Society Newsletter* 7: 10
- COLES B.J. (1998) Doggerland: a speculative survey. *Proceedings of the Prehistoric Society* 64: 45-81
- CONCI C. & C. NIELSEN (1956) Odonata. Fauna d'Italia, Vol. 1. Calderini, Bologna
- DARAŹ B. (2009) Ważki (Odonata) Pogórze Przemyskiego i przyległych obszarów wzdłuż Sanu. [Dragonflies (Odonata) of the Przemyśl Foothills and adjacent areas along the San River]. *Wiadomości Entomologiczne* 28: 5-32 [polnisch]
- DE LATTIN G. (1957) Die Ausbreitungszentren der holarktischen Landtierwelt. In: KLATT B. & H. PRELL (Ed.) Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft vom 21. bis 26. Mai 1956 in Hamburg [Zoologischer Anzeiger, Supplementband 20]: 380-410. Geest & Portig, Leipzig
- DE LATTIN G. (1967) Grundriss der Zoogeographie. Gustav Fischer, Jena
- DE NOUBLET-DUCOUDRÉ N., A. FOUCAULT, D. LUNT, M. KAGEYAMA & S. CHARBIT (2006) Rätsel der Eiszeit. *Spektrum der Wissenschaft* 1: 36-43
- DEUQUA [Deutsche Quartärvereinigung e.V.] (2008) Subkommission Quartär-Sitzung in Halle/Saale. *GMIT – Geowissenschaftliche Mitteilungen* 33: 57-58
- DUBATOLOV V.V. & O. KOSTERIN (2000) Nemoal species of Lepidoptera (Insecta) in Siberia: a novel view on their history and the timing of their range disjunction. *Entomologica Fennica* 11: 141-166
- DUMONT H.J. & S.N. BORISOV (1993) Three, not two species in the genus *Sympecma* (Odonata: Lestidae). *Bulletin et Annales de la Société Royale Belge d'Entomologie* 129: 31-40
- DUMONT H.J., A. VIERSTRAETE & J.R. VANFLETERN (2010) A molecular phylogeny of the Odonata (Insecta). *Systematic Entomology* 35: 6-18
- EISSMANN L. (1997) Das quartäre Eiszeitalter in Sachsen und Nordostthüringen. *Altenburger Naturwissenschaftliche Forschungen* 8: 1-98
- FAGAN B. (2009, Ed.) Die Eiszeit. Leben und Überleben im letzten großen Klimawandel. Theiss, Stuttgart
- FLEMMING N.C. (2002) The scope of Strategic Environmental Assessment of North Sea areas SEA3 and SEA2 in regard to prehistoric archaeological remains. *DTI-Report Nr. TR\_014*. Department of Trade and Industry, London
- HÁJEK J. & B. MOCEK (2000) Výskyt šidlatki Kroužkované – *Sympecma annulata* (Sélys, 1887), (Odonata: Lestidae) v České Republice [The occurrence of the dragonfly *Sympecma annulata* (Sélys, 1887), (Odonata: Lestidae) in the Czech Republic]. *Sborník referátu III. celostátního semináře odonatologů v CHKO Třeboňsko* 2000: 52-59 [tschechisch]
- HANTKE R. (1993) Flussgeschichte Mitteleuropas. Enke, Stuttgart
- HARABIŠ F. & P. JISKRA (2008) K výskytu druhu *Sympecma paedisca* (Odonata) v Ceske Republice [The occurrence of *Sympecma paedisca* (Odonata) in the Czech Republic]. *Vazky* 2008: 141-144 [tschechisch]
- HEMPEL W. (2009) Die Pflanzenwelt Sachsens von der Späteiszeit bis zur Gegenwart. Weißdorn, Jena
- HIEMEYER F., E. MILLER & J. MILLER (2001) Winterbeobachtungen an *Sympecma paedisca* (Odonata: Lestidae). *Libellula* 20: 103-113
- HICKLING R., D.B. ROY, J.K. HILL & C.D. THOMAS (2005) A northward shift of range margins in British Odonata. *Global Change Biology* 11: 1-5

- HOSTETTLER K. & C. KEIM (2005) *Sympecma paedisca* (Brauer, 1877). In: WILDERMUTH H., Y. GONSETH & A. MAIBACH (Ed.) *Odonata – Die Libellen der Schweiz. Fauna Helvetica* 12: 82-85. CSCF/SEG, Neuchâtel
- JACOB U. (1969) Untersuchungen zu den Beziehungen zwischen Ökologie und Verbreitung heimischer Libellen. *Faunistische Abhandlungen Staatliches Museum für Tierkunde Dresden* 2: 198-239
- JÖDICKE R. (1997) Die Binsenjungfern und Winterlibellen Europas: Lestidae. Die Neue Brehm-Bücherei 631. Westarp Wissenschaften, Magdeburg
- JÖDICKE R. (2006) *Sympecma* Burmeister, 1839 – Winter Damsels. In: DIJKSTRA K.-D.B. & R. LEWINGTON (Ed.) *Field guide to the dragonflies of Britain and Europe*: 87-89. British Wildlife Publishing, Gillingham
- KARJALAINEN S. (2007) Sudenkorentojen (Odonata) uudet maakuntahavainnot 2002-2007 [New provincial records of Finnish dragonflies (Odonata) in 2002-2007]. *Sahlbergia* 13: 13-25 [finnisch]
- KETELAAR R., E.J. RUITER, H.M.G. UILHOORN, R. MANGER & E.P. DE BOER (2007) Habitatkeuze van de Noordse winterjuffer (*Sympecma paedisca*) in Nederland. *Brachytron* 11: 21-33
- KOSTERIN O. (2004) Some odonates collected in Aldan Ulus of Sakha (Yakutia) Republic in late June 2002. *Notulae Odonatologicae* 6: 27-31
- KOSTERIN O. (2005) Western range limits and isolates of eastern odonate species in Siberia and their putative origins. *Odonatologica* 34: 219-242
- KOSTERIN O.E. & L.V. SIVTSEVA (2009) Odonata of Yakutia (Russia) with description of *Calopteryx splendens* njuja ssp. nov. (Zygoptera: Calopterygidae). *Odonatologica* 38: 113-132
- KOSTERIN O.E., A.YU. HARITONOV & K. INOUE (2001) Dragonflies of the part of Novosibirsk Province east of the Ob' River, Russia. *Sympetrum Hyogo* 7/8: 24-49
- KÜHLMANN D. (1957) *Sympecma paedisca* Brauer in Mecklenburg (nebst Bemerkungen zu ihrer Verbreitungsgeschichte). *Beiträge zur Entomologie* 7: 275-280
- KUPETZ A., M. KUPETZ & J. RASCHER (2004) Der Muskauer Faltenbogen. Gesellschaft für Geowissenschaften, Berlin
- KURTÉN B. (1972) *The Ice Age*. Rupert Hart-Davis, London
- KÜSTER H. (2010) *Geschichte der Landschaft in Mitteleuropa*. C.H.Beck, München
- ŁABĘDZKI A. (2002) Ważki (Odonata) Zespołu Zbiorników Wodnych Czorsztyn-Niedzica i Sromowce Wyżne oraz okolic [Odonata dragonflies in the complex of water reservoirs Czorsztyn-Niedzica and Sromowce Wyżne, and surrounding areas]. *Pieniny – Przyroda i Człowiek* 7: 99-103 [polnisch]
- LANDMANN A., G. LEHMANN, F. MUNGENAST & H. SONNTAG (2005) *Die Libellen Tirols*. Berenkamp, Innsbruck
- LANG G. (1994) *Quartäre Vegetationsgeschichte Europas. Methoden und Ergebnisse*. Gustav Fischer, Jena
- LINDBERG H. (1948) Zur Kenntnis der Insektenfauna in Brackwasser des baltischen Meeres. *Commentationes Biologicae* 10 (9): 1-206
- LITT T. (1990) Pollenanalytische Untersuchungen zur Vegetations- und Klimaentwicklung während des Jungpleistozäns in den Becken von Gröbern und Grabschütz. *Altenburger Naturwissenschaftliche Forschungen* 5: 92-105
- LOHMANN H. (1981) Postglaziale Disjunktionen bei europäischen Libellen. *Libellula* 1: 2-4
- LOHMANN H. (1992) Ein Beitrag zum Status von *Coenagrion freyi* (Bilek, 1954) und zur subspezifischen Differenzierung von C.



- hyla (Trybom, 1889), *C. johanssoni* (Walengren, 1894) und *C. glaciale* (Sély, 1872) mit Bemerkungen zur postglazialen Ausbreitung ostpaläarktischer Libellen. *Odonatologica* 21: 421-442
- LOWE J.J. & M.J.C. WALKER (1997) Reconstructing Quaternary environments. 2nd Edition. Longman, Harlow
- MAUERSBERGER R. (1988) Erstnachweis der Sibirischen Winterlibelle, *Sympecma paedisca* Brauer, für die brandenburgischen Bezirke der DDR. *Entomologische Nachrichten und Berichte* 32: 121
- MAUERSBERGER R. (1993) Gewässerökologisch-faunistische Studien zur Libellenbesiedlung der Schorfheide nördlich Berlins. *Archiv für Natur- und Landschaftsschutz* 32: 85-111
- MCLACHLAN R. (1870) Occurrence of *Cordulia metallica* vander Lind.: a dragonfly new to Britain. *The Entomologist's Monthly Magazine* 7: 38
- MERRITT R., N.W. MOORE & B.C. EVERS HAM (1996) Atlas of the dragonflies of Britain and Ireland. HMSO, London
- NEDERLANDSE VERENIGING VOOR LIBELLENSTUDIE (2002) De Nederlandse Libellen (Odonata). Nederlandse Fauna, deel 4. Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis, European Invertebrate Survey – Nederland, Wageningen
- NELSON B. & R. THOMPSON (2004) The natural history of Ireland's dragonflies. The National Museums and Galleries of Northern Ireland, Belfast
- NILSSON T. (1983) The Pleistocene. Geology and life in the Quaternary Ice Age. Enke, Stuttgart
- NOWEL W. (2004) Zur Gliederung und klimastratigraphischen Stellung der Glazialfolgen im Saale-Komplex Nordwest- und Ostdeutschlands. *Praehistoria Thuringia* 10: 80-87
- PARDUCCI L., T. JØRGENSEN, M.M. TOLLEFRUD, E. EVERLAND, T. ALM, S.L. FONTANA, K.D. BENNETT, J. HAILE, I. MATETOVICI, Y. SUYAMA, M.E. EDWARDS, K. ANDERSEN, M. RASMUSSEN, S. BOESSENKOOL, E. COISSAC, C. BROCHMANN, P. TABERLET, M. HOUMARK-NIELSEN, N.K. LARSEN, L. ORLANDO, M.T.P. GILBERT, K.H. KJÆR, I.G. ALSOS & E. WILLERSLEV (2012) Glacial survival of boreal trees in northern Scandinavia. *Science* 335: 1083-1086
- PETERS G. (1985) Die Libellenfauna der westlichen und nördlichen Mongolei und einige Phänomene ihrer intrakontinentalen Isolation. *Mitteilungen des Zoologischen Museums Berlin* 61: 11-42
- PRÖSE H. (1954) Die Odonaten des Vogtlandes. *Nachrichtenblatt der Bayerischen Entomologen* 3: 91-96
- REINHARDT K. & U. GERINGHAUSEN (2001) Oviposition site preference and egg parasitism in *Sympecma paedisca* (Odonata: Lestidae). *International Journal of Odonatology* 4: 221-230
- REINIG W.F. (1937) Die Holarktis. Ein Beitrag zur diluvialen und alluvialen Geschichte der zirkumpolaren Faunen- und Florenggebiete. Gustav Fischer, Jena.
- RISERVATO E. (2009) Atlante delle libellule della provincia di Novara. Provincia di Novara [IX Settore: Agricoltura], Novara
- RUDOLPH R. (1994) Neue Nachweise seltener Libellen in Westfalen. *Libellula* 3: 95-96.
- RUITER E.J. & R. MANGER (2007) Overwinteren in Nederland, geen koud kunstje voor de Noordse Winterjuffer (*Sympecma paedisca*). *Brachytron* 11: 42-49
- ŠÁCHA D. (2011) Príspevok k Poznaniu Vážok (Insecta: Odonata) Spiša [Contribution to the knowledge of dragonflies (Insecta: Odonata) of the Spiš region]. *Entomofauna Carpathica* 23: 1-10 [slowakisch]

- SCHMIDT B. & K. STERNBERG (1999) *Sympecma paedisca* (Brauer, 1877). In: STERNBERG K. & R. BUCHWALD (Ed.) *Die Libellen Baden-Württembergs*. Band 1: 440-449. Ulmer, Stuttgart
- SCHMIDT E. (1929) 7. Ordnung: Libellen, Odonata. In: BROHMER P., P. EHRMANN & G. ULMER (Ed.) *Die Tierwelt Mitteleuropas 4 (1b)*: 1-66. Quelle & Meyer, Leipzig
- SCHORR M. (1996) *Sympecma braueri* Bianchi, 1904. In: VAN HELSDINGEN P.J., L. WILLEMSE & M.C.D. SPEIGHT (Ed.) *Background information on invertebrates of the Habitats Directive and the Bern Convention. Part II – Mantodea, Odonata, Orthoptera and Arachnida*. *Nature and Environment*, Strasbourg, 80: 365-378
- SCHÖTTNER A. (1937) Beiträge zur Odonatenfauna Böhmens. *Entomologische Rundschau* 55: 87-88
- SEDLAG U. (1995) *Tiergeographie*. 1. Auflage. Urania-Tierreich. Urania, Leipzig
- SEMMELE A. (1996) *Geomorphologie der Bundesrepublik Deutschland [Erdkundliches Wissen 30]*. Franz Steiner, Stuttgart
- SMALLSHIRE D. & A. SWASH (2010) *Britain's dragonflies. A field guide to the damselflies and dragonflies of Britain and Ireland*. 2nd Edition. WildGuides, Old Basing
- STERNBERG K. (1998) Die postglaziale Besiedlung Mitteleuropas durch Libellen, mit besonderer Berücksichtigung Südwestdeutschlands (Insecta, Odonata). *Journal of Biogeography* 25: 319-337
- ST. QUENTIN D. (1960) Die Odonatenfauna Europas, ihre Zusammensetzung und Herkunft. *Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Systematik, Ökologie und Geographie der Tiere* 87: 301-316
- STRAKA V. (1990) Vazky (Odonata) Slovenská. *Zborník Slovenského Národného Múzea* 36: 121-147 [slowakisch]
- TESKE A. (2011) Herbstlebensräume von *Sympecma paedisca* (Brauer, 1877) und *S. fusca* (Vander Linden, 1820) im Bereich Thüsfelder Talsperre (LK Cloppenburg). *Drosera* 2010: 149-158
- THIENEMANN A. (1950) Verbreitungsgeschichte der Süßwassertierwelt Europas. Schweizerbarth, Stuttgart
- TURGEON J. & M.A. MCPEEK (2002) Phylogeographic analyses of a recent radiation of *Enallagma* damselflies (Odonata: Coenagrionidae). *Molecular Ecology* 11: 1989-2001
- TURGEON J., R. STOKS, R.A. THUM, J.M. BROWN & M.A. MCPEEK (2005) Simultaneous Quaternary radiations of three damselfly clades across the Holarctic. *The American Naturalist* 165: E78-E107
- VALOCH K. (2004) Die Saale-Eiszeit und ihr Mittelpaläolithikum in Tschechien. *Præhistoria Thuringica* 10: 88-96
- WILDERMUTH H. (2006) *Somatochlora* Selys, 1871 – Striped Emeralds. In: DIJKSTRA K.-D.B. & R. LEWINGTON (Ed.) *Field guide to the dragonflies of Britain and Europe*: 224-235. British Wildlife Publishing, Gillingham
- WILDERMUTH H. (2008) Die Falkenlibellen Europas: Corduliidae. Die Neue Brehm-Bücherei 653. Westarp Wissenschaften, Hohenwarsleben
- WOODCOCK N.H. & R. STRACHAN (2000, Ed.) *Geological History of Britain and Ireland*. Blackwell Science, Oxford
- ZIEBEL J. & T. BENKEN (1982) Zur Libellenfauna in West-Niedersachsen (Odonata). *Drosera* 1982: 135-150