

Überlegungen zur Faunengeschichte der Libellen in Europa während des Weichselglazials (Odonata)

Thomas Brockhaus

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

Abstract

Reflections on the faunal history of Odonata in Europe during the Weichsel Glacial Stage (Odonata) — In contrast to other aquatic insect groups, no relevant discussion on the faunal history of the Odonata during the Ice Age exists. In the present paper I examine previous hypotheses regarding the postglacial settlement of dragonflies in Europe. I include a short overview of the processes during the Ice Age. Especially I write about the present state of knowledge of the climate, countryside and habitats during the Weichsel Glacial Stage. There are in East Germany extensive findings from about 33,000 years ago. But there is no fossil evidence of dragonflies from that time. In addition, in the context of present knowledge of the ecology, morphology, physiology and dispersal of Odonata, I develop a hypothesis regarding the possible dragonfly fauna of the tundra of that time. It is possible that both coldstenothermic and eurythermic species belong to this periglacial fauna. I offer further suggestions regarding the treatment of this question that may contribute to a better understanding of ecological findings and to the history of dispersion and zoogeography of Palaearctic dragonflies.

Zusammenfassung

Im Gegensatz zu anderen aquatischen Insektengruppen gibt es bisher keine aktuelle Diskussion zur Faunengeschichte der Libellen während des Quartärzeitalters. Im vorliegenden Artikel wird nach der Darstellung bisheriger Vorstellungen zur postglazialen Besiedlungsgeschichte der Libellen in Europa und nach einem kurzen Abriss zu den eiszeitlichen Vorgängen speziell auf den aktuellen Kenntnisstand zu Klima, Landschaft und Lebenswelt der Weichsel-Eiszeit eingegangen. Hierzu liegen besonders aus einer Zeit vor ca. 33.000 Jahren umfangreiche Befunde aus Ostdeutschland vor. Es gibt keine fossil überlieferten Libellennachweise aus dieser Zeit. Anhand heutiger Kenntnisse zur Ökologie, Physiologie und Verbreitung der Libellen wird eine Hypothese über eine mögliche Libellenfauna der tundralen Landschaften jener Zeit entwickelt. Zu dieser hypothetischen Periglazialfauna können sowohl kaltstenotherme als auch eurytherme Arten gehört haben. Für die weitere Untersuchung dieser Fragestellung werden Vorschläge unterbreitet. Diese können zu einem besseren Verständnis ökologischer Befunde und zur Klärung der Ausbreitungsgeschichte und Zoogeografie paläarktischer Libellenarten beitragen.

Einleitung

Das Pleistozän hatte durch die periodisch auftretenden extremen Klimaschwankungen ganz erhebliche Einflüsse auf die Faunen- und Florengeschichte der letzten Jahrhunderttausende. Während dies für Wirbeltiere und Pflanzen teilweise gut untersucht, in vielen Details bekannt und in ihrer wechselvollen Geschichte dargestellt ist (z.B. BENECKE et al. 1990, HEINRICH 1991, HANTKE 1993, LANG 1994, VAN KOLFSCHOTEN 1999, RABEDER et al. 2000, KAHLKE & GAUDZINSKI 2005, MOL et al. 2005, KAHLKE 2006), gibt es für wirbellose Tiere vergleichsweise sehr wenig Informationen. Das liegt wohl besonders daran, dass von ihnen aus dieser Periode kaum Fossilien überliefert sind. Von einigen Schmetterlingsarten (Lepidoptera) wird angenommen, dass sie Eiszeitrelikte darstellen (KURTÉN 1972). Für Köcherfliegen (Trichoptera) postulieren MALICKY et al. (1983) und MALICKY (1990) mitteleuropäische Refugien während der Glazialphasen. Zur Zoogeographie und glazialen Faunengeschichte der Eintagsfliegen (Ephemeroptera) gibt es seit einiger Zeit eine hoch interessante Diskussion (JACOB 1979, 1997, HAYBACH 1998, 2003). Doch für die Libellen Europas gilt nach wie vor das von ST. QUENTIN (1960) entwickelte postglaziale Besiedlungskonzept, das von STERNBERG (1998) aufgegriffen und für den südwestdeutschen Raum differenziert wurde. Ein Überdauern von Libellenarten in Mitteleuropa während der Glazialphasen wird ausgeschlossen. Es verwundert, dass die Odonatologie, die doch auf vielen anderen Gebieten dynamisch und innovativ ist, mit diesem Thema so konservativ umgeht und beharrlich am Wissensstand der 1960er-Jahre festhält. Seit mehreren Jahrzehnten werden trotz immer tieferer Kenntnisse der Geschehnisse und der Lebensverhältnisse im Pleistozän (z.B. REINIG 1937, THIENEMANN 1950, KURTÉN 1972, NILSSON 1983, BĂNĂRESCU 1990, HANTKE 1993, LANG 1994, EISSMANN 1997) keine neuen Fragestellungen entwickelt. Doch gerade diese können uns einen ungleich tieferen Einblick in die Verbreitungs- und historische Ausbreitungsgeschichte der Libellen geben und so manche ökologischen Befunde in einem neuen Licht erscheinen lassen. Den Mittelpunkt der Betrachtungen in dieser Arbeit soll die Diskussion um eine mögliche Präsenz von eurythermen Libellenarten – d.h. Arten, die innerhalb eines weiten Temperaturbereiches leben und große Temperaturdifferenzen ertragen können – in der Weichsel-Eiszeit (auch Würm-Eiszeit genannt) vor etwa 33.000 Jahren bilden. Diese können gemeinsam mit kaltstenothermen Arten eine an die Kältesteppe angepasste über mehrere Jahrtausende bestehende Periglazialfauna gebildet haben.

Kenntnisse zu präglazialen Libellenfaunen des Känozoikums

Fossilfunde von Libellen aus der Spätphase des Tertiärs sind selten. Aus dem oberen Messinian bei Pesaro in Italien beschreiben GENTILINI & PETERS (1993) Aeshniden, die vor ca. 6 Millionen Jahren lebten. Neben heute ausgestorbenen Arten der Gattungen *Anax* und *Aeshna* lebten zu dieser Zeit bereits *Anax imperator* und *A. parthenope*. Außer Aeshniden sind in der „Insektenschicht“ von

Monte Castellaro auch Teile von Individuen der Libellulidae, Corduliidae sowie Zygoptera in versteinerten Abdrücken erhalten. Der damalige Lebensraum mit Bäumen wie *Thuja*, *Sequoia*, *Pinus* und *Cinnamomum* wird von DIJKSTRA (2002: 47) skizziert.

Die sich nach dem Pliozän anschließenden periodischen Kälte- und Wärmeperioden brachten für die Arten erhebliche Änderungen ihrer Lebensbedingungen mit sich.

Glazialrelikte und postglaziale Besiedlung sensu ST. QUENTIN

Glazialrelikte sind Arten, von denen man annimmt, dass sie als kaltstenotherme Tiere in Mitteleuropa während der Vergletscherungsphasen überdauerten („Gletscherrand-Arten“ sensu THIENEMANN 1950: 336). Unter diesen sollen z.B. Kiemenfußkrebse (Branchiopoda: *Lepidurus arcticus*), Wasserwanzen und Wasserkäfer gewesen sein (THIENEMANN 1950: 722, BĂNĂRESCU 1992: 850). Die Wassermilbe *Hygrobatas albinus* wird aufgrund ihrer Verbreitung in einigen tiefen Seen der Alpen und Seen und Bächen Nordeuropas von THOR (1926) als kaltstenotherme «Eistümpel»-Art zu den Glazialrelikten gestellt. KURTÉN (1972) beschreibt ein mögliches Überdauern der Tigermotte *Acerbia alpina* und des Bläulings *Albulina orbitula* in nicht vereisten Refugien der Atlantikküste Skandinaviens während des letzten Glazials.

Bereits für THIENEMANN (1950) ist die rezent boreomontan verbreitete *Somatochlora alpestris* ein Glazialrelikt. Auch MÜLLER (1988: 56) bezeichnet sie als «echtes Eiszeitrelikt», welches in den periglazialen Tundren überdauerte. Demgegenüber nimmt LOHMANN (1981) an, dass *S. alpestris*, genau wie *Aeshna caerulea* im Präboreal vor ca. 10.300 Jahren Europa postglazial (wieder?) besiedelte und ihr Areal sich im Atlantikum vor ca. 7.500 Jahren aufgrund klimatischer Änderungen in ein nördliches boreales und in ein mitteleuropäisches montanes, d.h. in den Gebirgen liegendes Siedlungsgebiet aufspaltete. STERNBERG (1998: 332) glaubt, dass ein Überdauern der Arten während «des Höhepunkts der Vereisung» unwahrscheinlich ist und postuliert eine postglaziale westwärts gerichtete Expansion der beiden eurasiatisch verbreiteten Arten «bereits während des Abschmelzens der Eiskappe».

ST. QUENTIN (1960) entwickelte für Libellen ein bis heute in Europa angewandtes System, nach dem sich bestimmte Arten in den Kaltzeiten in Refugialgebiete (Mittelmeerraum, pontisches Steppengebiet) zurückzogen und nacheiszeitlich eine Wiederbesiedlung der nördlich gelegenen Regionen durchführten – die Refugialfauna. Ihr sollen Gattungen mit meist wenigen Arten angehören (z.B. *Calopteryx*), deren Artenzahl durch die «vielen Veränderungen» (ST. QUENTIN 1960: 305) während der Vereisungsphasen dezimiert wurde. Der postglazial weitgehend libellenfreie Lebensraum Mitteleuropas soll von aus dem Osten kommenden Arten neu besiedelt worden sein – der Invasionsfauna. Zu dieser zählen Arten, deren Verbreitungsgebiet im wesentlichen nördlich der Alpen von Europa bis weit nach Asien hinein reicht. Abgeleitet wird dieses Sy-

stem von den rezent bekannten Verbreitungszentren. Mit diesen lässt sich die oben genannte Zuordnung jedoch nach unserem heutigen Kenntnisstand oft nicht eindeutig belegen. So kommen fast alle in Mitteleuropa vorkommenden Libellenarten auch in Osteuropa vor, viele von ihnen sowohl auf dem Balkan, im Kaukasus als auch in Westsibirien ein beträchtlicher Teil sogar noch weiter östlich. Die auch im Mittelmeerraum verbreiteten Arten (z.B. *Aeshna cyanea*, *Platycnemis pennipes*) kann man rezent kaum von einer möglichen Refugialfauna unterscheiden, wie ST. QUENTIN (1960: 308) selbst betont, wenn er schreibt: «die insofern eine Mittelstellung einnehmen». Über die Faunen möglicher Refugien im asiatischen Teil Eurasiens im armenisch-persischen Raum, inselartig in Innerasien, z.B. in Afghanistan, sowie im ostasiatisch-pazifischen Raum (REINIG 1937: Fig. 13) sind wir erst unzureichend informiert. Andererseits zeigt BĂNĂRESCU (1992: Fig. 11/44), dass marine Glazialrelikte (sieben Crustaceen und die Fischart *Myoxocephalus quadricornis*) aus periglazialen Schmelzwasserseen postglazial sowohl nach Ostsibirien als auch nach Europa bis hin nach England migrierten, d.h. postglaziale Ausbreitungen einer hypothetischen Invasionsfauna von Ost nach West nicht generell festzulegen sind.

Das Pleistozän bis zur Weichseleiszeit in Europa

Ein Grund zum zurückhaltenden Umgang mit Alternativen zu den bisherigen Auffassungen mag wohl darin zu suchen sein, dass das Pleistozän mit einer zumindest für Insekten generell lebensfeindlichen Zeit gleichgesetzt wird. Nun verliefen sowohl Glaziale als auch die Interglaziale wesentlich differenzierter, als in den meisten Darstellungen vorausgesetzt wird, und zwar in Zeiträumen, die die vergangenen 10.000 Jahre seit dem Beginn der letzten Warmzeit (= Holozän) weit übertreffen. Am Ende des Tertiär, einer langen relativ milden Periode, kam es zu einer starken Temperaturabsenkung auf der Erde. Seit ca. 2,3 Millionen Jahren lösen sich seitdem Eiszeiten und Warmzeiten ab. Die stärkste Abkühlung in Mitteleuropa brachte die Saale-Eiszeit (auch Riß-Eiszeit genannt) mit zwei Kaltphasen vor etwa 220.000 Jahren und dann noch einmal vor 160.000 bis 140.000 Jahren, als die Gletscher über zwei Drittel der Fläche Europas bedeckten und die mittleren Juli-Temperaturen um 0°C betragen.

Die darauf folgende Eem-Warmzeit dauerte 15.000 Jahre und war durch etwas höhere Durchschnittstemperaturen gegenüber heute geprägt. Die mittleren Juli-Temperaturen betragen 20°C (ERD 1991). In den europäischen Misch- und Laubwäldern lebten neben inzwischen ausgestorbenen Arten, wie der Elefantenart *Elephas antiquus*, dem Höhlenlöwen und dem Höhlenbär mit Elch, Bison, Ur und Braunbär auch Arten, wie sie aus dem Holozän bekannt sind (BENECKE et al. 1990, EISSMANN 1990, LANG 1994, RABEDER et al. 2000). Fossil sind aus dieser Zeit auch Käfer überliefert. Es handelt sich um Vertreter der Schilfkäfer (Chrysomelidae: Donaciinae), Laufkäfer (Carabidae) und Kurzflügler (Staphylinidae) (HIEKE 1991). Sehr wenige fossile Reste von Libellen sind aus den Warmzeiten Europas erhalten. Der Fund des Abdruckes eines *Sympetrum* aus dem Travertin von Stuttgart-Bad Cannstatt wird dem Holstein-Interglazial (vor ca. 300.000 Jahren zwi-



Abbildung 1: Europa während der maximalen Vereisung (Saale- oder Riß-Eiszeit) und der letzten Vereisung (Weichsel- oder Würm-Eiszeit). — Figure 1: Europe during the maximum glaciation (Saale or Riß Glacial Stage) and during the last glaciation (Weichsel or Würm Glacial Stage). Nach/after FLINDT aus/from NILSSON (1983).

schen Elster- und Saale-Kaltzeit) zugeordnet (STERNBERG 1999). Aus Thüringen sind zwei Abdrücke aus dem Travertin von Burgtonna bekannt geworden, die aus der Eem-Warmzeit stammen (ZIMMERMANN et al. 2005). Es handelt sich um eine Exuvie von *Cordulegaster* sowie um larvale Abdominalsegmente von *Boyeria* (PETERS in ZIMMERMANN et al. 2005). Ein im Seeton des Chiemsees eingebettetes Weibchen von *Aeshna cyanea* ist mit einem Alter von 2.000 Jahren (BURMEISTER 1991) demgegenüber jung und lange nach der letzten Kaltzeit dem älteren Subatlantikum zuzuordnen. Damit erschöpfen sich bereits unsere aus Fossilfunden stammenden Kenntnisse über die Libellenfauna jener Periode.

Im Gegensatz zu Krebstieren, Weichtieren und einigen Wirbeltieren haben Insekten kaum Spuren aus den quartären Kaltzeiten Europas hinterlassen. Libellenfunde sind nicht bekannt.

Das Weichselglazial Mitteleuropas

Vor 110.000 Jahren begann das Weichselglazial (auch Würm-Eiszeit genannt) mit einer Abkühlung der mittleren Juli-Temperaturen auf etwa 9°C (NILSSON 1983, Fig. 13.13). Untersuchungen aus Großbritannien (NILSSON 1983), den Niederlanden (DE JONG in LANG 1994) und Ostdeutschland (EISSMANN 1997) belegen fünf bis acht Kaltphasen (Stadiale) und vier bis sechs Warmphasen (Interstadiale) in dieser Eiszeit. Diese unterschieden sich in ihren mittleren Juli-Temperaturen von 3°C vor ca. 20.000 Jahren und 10°C vor etwa 40.000 Jahren um bis zu 7°C (NILSSON 1983, LANG 1994)! Zur Zeit der stärksten Vereisung vor 20.000 Jahren erreichten die Gletscher das norddeutsche Tiefland und Nordpolen bis hin zu den jetzigen Masuren. Island war vollständig, Irland fast völlig und England zu etwa drei Viertel seiner Fläche mit Eis bedeckt. Die Alpen bedeckte ein Eispanzer; in den meisten europäischen Mittelgebirgen herrschte in den höheren Lagen Dauerschnee. Danach begann eine zunehmende Erwärmung und die Gletscher tauten nach und nach ab. Mit dem Übergang von der Dryaszeit zum Präboreal vor etwa 10.000 Jahren und der allgemeinen Ausbreitung von Nadelwäldern in Europa wurde das letzte Glazial von der dann folgenden Warmzeit abgelöst, welche bis heute andauert.

Befunde aus Ostdeutschland

Die ausgedehnten Braunkohletagebaustätten im Süden Sachsen-Anhalts, im Osten Thüringens, im Nordwesten Sachsens und in Südbrandenburg bildeten während der Erkundung der Abraumschichten aufschlussreiche Studienobjekte für die europäische Quartärforschung. Hinzu kommen Befunde aus anderen Aufschlüssen und von den Niederterrassen der Flüsse Mulde, Elbe und Neiße. Besonders die Eemwarmzeit und das Weichselglazial standen hier im Mittelpunkt der Forschungen (EISSMANN 1990, 1997, STRIEGLER & STRIEGLER 1991). Die nachfolgende Beschreibung von Landschaft, Klima und Lebenswelt bezieht sich

überwiegend auf einen Zeitabschnitt des Weichselglazials, der etwa 33.000 Jahre zurückliegt. Sie soll einen Eindruck von den Lebensräumen vermitteln, die sich an den Gletscherrändern auf einer ungeheuren Fläche mit einer Nord-Süd-Ausdehnung von 300 bis 500 km und einer mehrere 1000 km langen West-Ost-Ausdehnung von England bis nach Sibirien erstreckten (LANG 1994: Abb. 6.2-3).

Die Landschaft und das Klima

Vor etwa 33.000 Jahren herrschte im mittleren Abschnitt der Weichseleiszeit (Pleniglazial) ein bis zum südlichen Mitteleuropa waldfreies Interstadial (Hengelo-Interstadial). Die Gletscher des nördlichen Inlandeises befanden sich etwa auf einer Linie vom heutigen Schweriner See über den Plauer See bis hin zur Müritz (LANG 1994: Tab. 6.1-2, HANTKE 1993: Abb. 5.2). Südlich davon schlossen sich Kältesteppen an. Die mittleren Juli-Temperaturen schwankten während des gesamten Weichselglazials zwischen 3 und 10°C. Für die betrachtete Zeit gibt es keine Angaben. Nach NILSSON (1983, Fig. 13.11) könnten sie zwischen 5 und 8°C gelegen haben. Die Temperaturamplituden zwischen Tag und Nacht dürften ähnlich heutigen stark kontinentalen Verhältnissen hoch gewesen sein. Die Vegetationsperiode dauerte drei bis fünf Monate. Die Winter waren ca. 18°C kälter als heute (LITT 1990). Im Mai beginnend, taute bis maximal September der obere Dauerfrostboden auf «und es bildeten sich Legionen kleiner Wasserflächen, unter denen noch Frost herrschte» (L. Eissmann pers. Mitt., siehe auch MOL et al. 2006). Die jährlichen Niederschläge waren sehr niedrig und lagen wohl bei nur 200 mm pro Jahr. Das bedeutet, dass auch in den langen Wintermonaten Schneefall selten war. Westwinde brachten riesige Staubmengen vom damals trocken gefallenem Nordseeboden (HANTKE 1993). Sie lagerten sich periglazial ab und schufen über Jahrtausende die späteren Lösslehm-Gebiete.

Die Lebensgemeinschaften

Die Kältesteppen bot über Permafrostboden extreme Lebensräume. Vom nördlichen Gletschereis ausgehend, entstanden in den kurzen Sommermonaten Flüsse aus Schmelzwasser. In geschützten Lagen stockten inelartig Birken und Kiefern (EISSMANN 1997). Pollenanalytische Untersuchungen belegen einen hohen Anteil an *Artemisia*-Pollen in den Proben, so dass wohl großflächige Beifuß-Steppen ausgebildet waren (LANG 1994: 123). In diese war eine ungeheure Vielzahl von Kleingewässern eingebettet, die sich in den kurzen Sommermonaten über Dauerfrostboden schnell erwärmten: «Das Wasser der Tümpel erwärmte sich wie in der heutigen Tundra im Hochsommer rasch, bis über 20, vielleicht 30°. Ab Ende August wieder Frost, meine ich, in Sibirien ein Segen: das Ende der Mückenplage.» (L. Eissmann pers. Mitt.). Pollenanalytische Untersuchungen belegen einen erstaunlichen Pflanzenreichtum. Neben Stachelspitziger Simse, Teichsimse, Gelber Segge, Gemeinem Tannenwedel und Ästigem Igelkolben war mit dem Durchwachsenen Laichkraut, Nixkraut, Krebschere

und Großer Mummel auch eine üppige Tauchblatt- und Schwimmblattvegetation ausgebildet (LITT 1990, LANG 1994, EISSMANN 1997, NOWEL et al. 1997). Eine Begründung für dieses scheinbare Paradoxon von Klimaextremen und Pflanzenartenvielfalt findet sich in LANG (1994: 299 ff): «Im Norden des nicht vereisten Europas herrschte – wie aus den Untersuchungen artenreicher pflanzenführender Ablagerungen pleniglazialen Alters auf den britischen Inseln hervorgeht (GODWIN 1975 u. dort zit. Lit.) – eine Tundravegetation, die aus Ericaceen-armen Zwergstrauchgesellschaften und offenen Schutt- und Geröllfluren bestand Auffallend in diesem Vegetationsmosaik ist aber daneben das Vorkommen zahlreicher Pflanzen, die heute in Unkraut- und Ruderalgesellschaften, sowie in Hochstauden-, Feucht- und Wasservegetation verbreitet sind, allesamt aber die gegenwärtige polare oder alpine Waldgrenze kaum überschreiten. Die klassische Erklärung für diese seit langem bekannte Erscheinung geht auf WESENBERG-LUND (1909) zurück, der auf den höheren sommerlichen Sonnenstand im pleniglazialen Mitteleuropa gegenüber der heutigen Arktis hinwies und daraus eine stärkere Erwärmung insbesondere der Wasser- und Feuchflächen im Sommer ableitete». In den Gewässern lebten eine Unzahl von Kleinkrebsen (Ostracoda) wie z.B. *Ilyocypris bradyi* und *Eucypris clavata* (EISSMANN 1997).

Vergleich mit rezenten subarktischen Tundren

Subarktische bzw. alpine Kältesteppen finden sich heute in einigen Hochgebirgen unserer Erde sowie zwischen dem 60. und 70. Grad nördlicher und südlicher Breite. Die nördlichen Kältesteppen sind durch Tundren geprägt. Das wärmste Monatsmittel der Temperaturen liegt bei +6°C und +10°C. Die Vegetationszeit beträgt zwei bis vier Monate. Vegetation und Gewässer liegen über Permafrostboden. Die gering entwickelte Gehölzvegetation besteht aus Zwergformen wie der Zwergbirke. Die Wasservegetation ist wesentlich einförmiger als jene der weichselglazialen Gewässer. Es fehlen viele Submers-, Emers- und Verlandungspflanzen, wie z.B. das Nixkraut, welches rezent bei weitem nicht diese nördliche Verbreitung erreicht (LANG 1994: Abb. 4.4.3-7).

Der nördlichste Fundort der zirkumpolar verbreiteten *Somatochlora sahlbergi* in Schweden liegt 50 km westlich des Ortes Karesuando, nördlich des 68. Breitengrades (SAHLÉN 1994). In Karesuando liegen die mittleren Temperaturen des kältesten Monats Januar bei -16,1°C, die wärmsten mittleren Temperaturen im Juli bei 12,8°C. Von Oktober bis April liegen die mittleren Temperaturen im Frostbereich. Leichter Frost von -1,0 bis -4,6°C an einzelnen Tagen ist auch von Juni bis August möglich (KARESUANDO 2007). SAHLÉN (1994) fand neben *S. sahlbergi* noch die Libellenarten *Aeshna caerulea*, *A. juncea* und *Leucorrhinia dubia*. Die Vegetation der Tundragewässer bestand neben Torfmoosen lediglich aus drei Wollgras- und drei Seggenarten.

Aus der subarktischen Region Nordamerikas sind 37 Libellenarten bekannt (GLOYD 1939, WALKER 1943). Unter diesen sind die holarktische *Aeshna subarctica*, die zirkumboreal verbreiteten *Aeshna juncea*, *Enallagma cyathigerum*, *Lestes dryas*, *Libellula quadrimaculata*, *Sympetrum danae* und die holarktisch-tundral verbreitete *Somatochlora sahlbergi*. Die Libellen leben hier jedoch nicht nur in offenen Tundrenlandschaften, da große Teile Alaskas, der nördlichen Regionen Kanadas einschließlich Neufundlands und Labradors neben Tundren mit Waldtundren und ausgedehnten borealen Nadelwäldern bedeckt sind.

Libellen über dem glazialen Permafrost?

An dieser Stelle müssen wir die auf Fakten beruhenden Befunde verlassen. Fossil überlieferte Libellen aus den Glazialen sind nicht bekannt. Nach vorsichtigem Ermessen auf Grundlage unserer heutigen Kenntnisse über die Verbreitung und Lebensweise der Libellen ist es jedoch denkbar, dass so manche Libelle im kurzen Glazialsommer ihre Kreise über den vegetationsreichen Gewässern zog. Es können dies etwa Vertreter der heute boreomontan verbreiteten Arten gewesen sein. Im hohen Norden ihres rezenten Verbreitungsgebietes, d.h. in den Wäldern und Tundren Skandinaviens und Russlands sowie in den hohen Gebirgen der montanen Teilareale haben sowohl *Somatochlora alpestris* als auch *Aeshna caerulea* kaum Präferenzen für bestimmte Habitatstrukturen und gelten hier als euryök (z.B. BELYSHEV 1973, SAHLÉN 1996, STERNBERG & BUCHWALD 2000: 27, 240). Bestimmte Entwicklungsphasen sind jedoch von relativ niedrigen Durchschnittstemperaturen abhängig (s.u.). Die beiden Arten sind kaltstenotherm und können somit bereits vor 33.000 Jahren in den Periglazialgebieten gelebt haben.

«Ich habe in meine Definition des Glazialreliktes ... nichts über ein Kältebedürfnis der betreffenden Formen aufgenommen Denn ich bin mit HARNISCH (1925a) davon überzeugt, dass man mit Fug und Recht auch von „eurythermen“ Glazialrelikten sprechen kann» (THIENEMANN 1950: 559). Folgt man dieser Hypothese Thienemanns und Harnischs, dann ist es möglich, dass neben kaltstenothermen auch eurytherme Libellenarten Bestandteil der weichelglazialen Fauna waren. Wie erkennen wir aber mögliche eurytherme Glazialarten? Nachfolgend soll hierzu mit aller gebotenen Vorsicht eine Indizien-Diskussion geführt werden.

Womit mussten Organismen unter den damaligen klimatischen Bedingungen zurechtkommen? Im Sommer müssen die Temperaturschwankungen zwischen Tag und Nacht erheblich gewesen sein. Zu Beginn und zum Ende der kurzen Vegetationsperiode wird es teilweise Frostnächte und Schnee gegeben haben. Mit diesen Bedingungen hatten sich die Imagines auseinander zu setzen. Eier oder Larvenstadien mussten in den Gewässern lange, harte Winter überdauern.

Rezente Befunde

Physiologische Anpassungen bei Eiern, Larven und Imagines an Kälte

Es gibt Untersuchungen und Beobachtungen, dass sowohl die Eier und Embryonen als auch die Larven und Imagines von Libellen Frost ertragen können.

Für *Aeshna juncea* und *A. subarctica* gibt STERNBERG (1990: 51, 55) eine Toleranzgrenze der Eiletalität von -10°C an. Bei -5°C entwickelten sich die Embryonen in den Eiern normal. Aus den über 150 Tage bei -5°C gehälterten Eiern schlüpften die Larven nach Überführung in 16°C warmes Wasser nach 307 (*A. juncea*) bzw. 310 (*A. subarctica*) Tagen.

STERNBERG (1989a) fror in einem Versuch Larven von *Somatochlora arctica* über mehrere Wochen auf -20°C ein, «ohne dass die Larven Schaden nehmen». Gleiches vermutet er für die Larven von *S. alpestris*. JOHANSSON & NILSSON (1991) beobachteten, dass Larven von *S. alpestris* in temporären Gewässern Nordschwedens über sechs Monate im Eis oder dem gefrorenen Sediment überlebten. Ihre Entwicklungszeit betrug drei bis vier Jahre. Ältere Larven von *Libellula depressa* überwinterten semiterrestrisch an «frostgemilderten Stellen ... erfolgreich» (BEUTLER 1989: 38).

Neben anderen Insekten fand REINHARDT (1994) Ende Juli 1991 auch Imagines von *A. subarctica* und *S. arctica* auf Schneefeldern in Kamtschatka. Während die Individuen von *A. subarctica* alle tot waren, überlebten einzelne Individuen von *S. arctica* und ein Tier flog davon, nachdem es etwa zehn Stunden auf dem Schnee verbracht hatte. WOJTUSIAK (1974) fand zwei tote Tiere von *A. juncea mongolica* auf einem Eisgletscher im Hindukusch Afghanistans. Bei meinen eigenen Versuchen zur Frostresistenz von Zygopteren-Imagines überlebten einzelne Individuen von *Enallagma cyathigerum* und *Ischnura elegans* kurzfristige Frosteinwirkungen von bis zu -8°C (TB unpubl.).

Einige Libellenarten sind zu einem reversiblen, temperaturabhängigen Farbwechsel fähig. Das betrifft neben kaltstenothermen Arten (*A. caerulea*, STERNBERG 1987) auch andere, meist weit verbreitete Arten (*A. mixta*, SCHMIDT 1986, *Sympetrum* spp., STERNBERG 1989b). Während die Körperfarben unter kühlen Temperaturen verdüstern, hellen sie bei Erwärmung wieder auf. STERNBERG (1989b) vermutet hierin eine Form der Wärmeregulierung.

Verhaltensbiologische Anpassungen

Hierzu gibt es erst sehr wenige Befunde. Von Libellenlarven ist bekannt, dass sie in Abhängigkeit ontogenetischer Entwicklungsstadien, Individuendichten, Prädationsdruck und Nahrungsangebot unterschiedliche Mikrohabitate besiedeln (CORBET 1999: 161 ff.). Kälteadaptierte Verhaltensmuster wurden bisher nicht untersucht.

BROCKHAUS (1999: 44 f, Abb. 5.7) stellte fest, dass Libellenlarven, die im Unterlauf eines Flusses untersucht wurden, sich in strengen Wintern in Hohlräumen der Uferböschung aufhielten. Bei Lufttemperaturen von 3°C (20.01.1996) war

die Wasserfläche ufernah mit Eis bedeckt. Später froh der ganze Fluss zu. Die Wassertemperatur betrug 0°C. In Höhlungen der Uferböschung unterhalb der Eisdecke wurden Aggregationen von Libellenlarven gefunden. Die Höhlungen waren im Mittel 52 cm tief. Die Temperaturen in neun solcher Höhlungen waren mit +0,6°C ($\pm 0,2^\circ\text{C}$) erstaunlich konstant. Die maximale Individuenzahl betrug in zwei Höhlungen 22 bzw. elf Larven von *Platycnemis pennipes*. Hinzu kamen jeweils einzelne Larven von *Calopteryx splendens*, *Ischnura elegans*, *Pyrrhosoma nymphula*, *Somatochlora metallica* sowie Exemplare der Wasserassel *Asellus aquaticus*, der Schnauzenschnecke *Bithynia tentaculata* und von Egel (Hirudinae).

Flexible Entwicklungszyklen

Seit einigen Jahren gibt es zunehmend Befunde dafür, dass die Entwicklungszyklen vieler Libellenarten sehr flexibel sind (z.B. CORBET 1958, NORLING 1984, JOHNSON 1986, BEUTLER 1987, BROCKHAUS 1999, BURBACH 2000, MÜLLER et al. 2000, MIKOLAJEWSKI et al. 2004). Es ist denkbar, dass v.a. bei euryöken Arten temperatursummenabhängig determinierte relativ große Zeitspannen vielleicht ein bis mehrere Jahre für die individuelle Entwicklung möglich sind (BROCKHAUS 1999). Arten mit nach Norden reichender Verbreitung sind durch komplexe Entwicklungszyklen mit 'cohort splitting' (NORLING 1984) gekennzeichnet. Dadurch haben sie einen flexiblen Schlupfzeitpunkt und variable Flug- und Fortpflanzzeiten.

Zoogeographische Aspekte

Setzt man voraus, dass einer periglazialen Libellenfauna während der Kaltzeiten riesige Kältesteppen entlang der Gletscherränder zur Verfügung standen, sollte die heutige Verbreitung deutlich von pleistozänen Geschehnissen geprägt worden sein. Vergleicht man rezente Verbreitungsbilder mit pleistozänen bzw. postpleistozänen Ereignissen, so findet man für einige Arten beachtliche Konvergenzen.

Die nördliche Verbreitungsgrenze von *Platycnemis pennipes* in England stimmt in etwa mit der Eisrandlage während der stärksten Vereisungsphase des Weichselglazials vor etwa 20.000 Jahren überein. Damals bestand zwischen der jetzigen Insel und Festlandeuropa eine breite Landverbindung, die durch den wesentlich niedrigeren Meeresspiegel bedingt war. Die Siedlungsgebiete könnten mit jenen im heutigen Frankreich und den Beneluxstaaten korrespondiert haben (BROCKHAUS 2005) und sich postglazial am äußersten Westrand des Gesamtareales nicht mehr wesentlich verändert haben. Ein ähnliches Verbreitungsbild haben *Erythronema najas* und *Aeshna mixta* (MERRITT et al. 1996).

Vielleicht führten Libellenarten aus ihrem europäischen tundralen Überdauerungsgebiet postglazial während der Süßwasserphase der Ostseentstehung ihre Nordexpansion nach Skandinavien durch. Vor 9.500 Jahren entstand infolge des Abschmelzens der nördlichen Gletscher im Bereich der jetzigen Ost-

see ein großer Süßwassersee, der Ancylussee. Der Baltische Schild hob sich durch das Abtauen des Eises und die Verbindung zur Nordsee blieb mehrere Jahrhunderte lang verschlossen. Der riesige flache See erstreckte sich im Westen bis zu den heute in Südschweden liegenden Seen Vänern und Vättern und im Osten weit in das heutige finnische Seengebiet hinein (LEMKE 2005). Entlang den Ufern dieses Sees konnten Arten über eine Zeitspanne von ca. 700 Jahren Nordeuropa besiedeln, bis vor etwa 8.800 Jahren der See durch Einströmen von Meereswasser aussalzte und sich zur heutigen Ostsee entwickelte. Damit wäre das Verbreitungsbild mancher Libellen in Skandinavien vielleicht das Ergebnis ihrer nach Norden gerichteten Wanderbewegung entlang des Ancylus-sees, welche zum Erliegen kam, als dieser aussalzte.

Im äußersten Osten kann während der Maximalvergletscherung in der Saaleeiszeit (REINIG 1937: Fig. 8, NILSSON 1983: Fig. 14.2) im Bereich des Jenissei eine Faunengrenze für eine hypothetische Periglazialfauna entstanden sein, die bis in die heutige Zeit fortbesteht. Bereits BARTENEV (1912: 274) vermutete, «dass die Eiszeit in einer oder der anderen Weise verderblich auf seine Fauna einwirkte». REINIG (1937: 46) greift diesen Gedanken wieder auf und leitet hieraus eine starke Dezimierung einer präglazialen nordischen Fauna ab. Für den eurythermen Teil einer möglichen Periglazialfauna (s.u.) bestätigen aktuelle Faunen ein Verbreitungsmuster, welches bereits von BELYSHEV (1973) vorgezeichnet wurde. Während diese Arten rezent westlich des Jenissei, z.B. im Südural (YANYBAEVA et al. 2006) am Obfluss bei Novosibirsk (KOSTERIN et al. 2001) bis hin zum Kusnezkecken (M. Dronzhikova pers. Mitt.) und ebenfalls weit nach Mittelasien hinein (BORISOV 2001, CHAPLINA 2001) anzutreffen sind, fehlen sie südlich (KOSTERIN 1999) und östlich davon (HARITONOV & MALIKOVA 1998, IVANOV 2001).

Eine mögliche periglaziale Libellenfauna

Nachfolgend wird versucht, eine periglaziale Libellenfauna zu skizzieren, die sowohl im Weichselglazial als auch in den vorausgegangenen Eiszeiten die riesigen Kältetundren und -steppen Eurasiens besiedelt haben könnte. Neben rezent nördlich bis subarktisch verbreiteten Arten (*Coenagrion armatum*, *Somatochlora sahlbergi*), Arten mit boreomontaner Disjunktion (*Aeshna caerulea*, *Somatochlora alpestris*), zirkumboreal verbreiteten Arten (z.B. *Libellula quadrimaculata*, *Sympetrum danae*) und eventuell einigen holarktisch (*Aeshna juncea*) bzw. paläarktisch (*Coenagrion hastulatum*, *Somatochlora arctica*) verbreiteten kälteverträglichen Arten könnten dieser Fauna eurytherme Arten wie *Platycnemis pennipes*, *Coenagrion puella*, *Erythromma najas*, *Aeshna cyanea*, *A. mixta*, *Somatochlora flavomaculata*, *Orthetrum cancellatum* und *Sympetrum sanguineum* angehört haben. Wahrscheinlich war die Artenzahl dieser Periglazialfauna sogar deutlich höher als jene der heutigen subarktischen Gebiete.

Ausblick

Es scheint möglich, eurytherme Libellenarten identifizieren zu können, die eventuell im weichselglazialen Mitteleuropa überdauern konnten. Intensive Untersuchungen zu nachfolgenden Themenkomplexen können zur Klärung der aufgeworfenen Fragestellung beitragen:

- Kälteverträglichkeit der Entwicklungsstadien eurythermer Libellenarten, wie *Platycnemis pennipes*, *Erythromma najas* oder *Coenagrion puella*,
- Experimente zur Verhaltensökologie der Larvalstadien unter extremen Kältebedingungen,
- weiterführende Untersuchungen zur Flexibilität von Entwicklungszyklen in Abhängigkeit von der geographischen Lage,
- molekulargenetische Untersuchungen an ausgewählten Arten zur Rekonstruktion möglicher spätglazialer/postglazialer Ausbreitungen in verschiedenen europäischen Regionen.

Vor allem molekulargenetische Untersuchungen, wie an der Gattung *Enallagma* von TURGEON & MCPEEK (2002) und TURGEON et al. (2005) durchgeführt, können weitere Informationen liefern und den Einfluss glazialer und postglazialer Ereignisse auf die Verbreitungsgeschichte der Arten verstehen helfen.

Die hierbei zu gewinnenden Erkenntnisse werden uns einen ungleich tieferen Einblick in die ökologischen Bedürfnisse mancher Arten gewähren. Evolutive Prozesse werden besser zu verstehen sein. Nicht zuletzt wird bei einer annähernden Verifizierung dieser Hypothese so manch aktuelle zoogeographische Verbreitung und ihre sich dahinter verbergende Ausbreitungsgeschichte neu zu interpretieren sein.

Dank

Ich möchte jenen danken, die mir bei der Strukturierung dieses schwierigen und durchaus kontrovers zu diskutierenden Themas halfen. Prof. Lothar Eissmann, Leipzig, Prof. Günther Peters, Panketal, Prof. Hans Malicky, Lunz, Dr. Udo Jacob, Cuxhaven, Dr. Arne Haybach, Mainz, und Dr. Klaus Sternberg, Stutensee, bin ich für die intensive Diskussion und für kritische Anregungen während der Erarbeitung des Themas dankbar. Zu einer ersten Fassung des Manuskriptes gaben Martin Schorr, Zerf, Dr. Reinhard Jödicke, Westerstede, und Dr. Florian Weihrauch, Wolnzach, viele wichtige Hinweise. Florian Weihrauch, Martin Schorr und Dr. Ralf-Dietrich Kahlke danke ich für die Überlassung umfangreicher Literatur. Prof. Horst Aspöck, Wien, und Prof. Günther Peters besorgten die Durchsicht der letzten Manuskriptfassung.

Literatur

- BĂNĂRESCU P. (1990) Zoogeography of fresh waters. Vol. 1: General distribution and dispersal of freshwater animals. Aula, Wiesbaden
- BĂNĂRESCU P. (1992) Zoogeography of fresh waters. Vol. 2: Distribution and dispersal of freshwater animals in North America and Eurasia. Aula, Wiesbaden
- BARTENEV A.N. (1912) Odonaten aus Transbaikalien. *Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Systematik, Geographie und Biologie der Tiere* 32: 221-284
- BELYSHEV B.F. (1973) Strekozy Sibiri (Odonata). [Die Libellen Sibiriens (Odonata)] (russisch). Nauka, Novosibirsk
- BENECKE N., G. BÖHME & W.-D. HEINRICH (1990) Wirbeltierreste aus interglazialen Beckensedimenten von Gröbern (Kr. Gräfenhainichen) und Grabschütz (Kr. Delitzsch). In: EISSMANN L. (Ed.) Die Eemwarmzeit und die frühe Weichseleiszeit im Saale-Elbe-Gebiet: Geologie, Paläontologie, Palökologie. Ein Beitrag zum jüngeren Quartär in Mitteleuropa. *Altenburger Naturwissenschaftliche Forschungen* 5: 231-281
- BEUTLER H. (1987) Untersuchungen zur Populationsstruktur und -dynamik mitteleuropäischer Libellen. Dissertation, Humboldt-Universität Berlin
- BEUTLER H. (1989) Terrestrische Überwinterung der Larven von *Platetrum depressum* (Linnaeus, 1758) (Odonata, Libellulidae). *Entomologische Nachrichten und Berichte* 33: 37-40
- BORISOV S.N. (2001) The dragonflies of Middle Asia. Poster, 15th International Symposium of Odonatology, Novosibirsk, Russia
- BROCKHAUS T. (1999) Populationsökologische Untersuchungen an der Federlibelle *Platycnemis pennipes* (Pallas, 1771) an einer regionalen Verbreitungsgrenze (Odonata: Platycnemididae). Dissertation, Universität Leipzig
- BROCKHAUS T. (2005) Evolution und Verbreitungsgeschichte der Libellen. In: BROCKHAUS T. & U. FISCHER (Ed.) Die Libellenfauna Sachsens: 15-20. Natur & Text, Rangsdorf
- BURBACH K. (2000) Nachweis einer zweiten Jahrgeneration von *Enallagma cyathigerum* und *Ischnura pumilio* in Mitteleuropa (Odonata: Coenagrionidae). *Libellula* 19: 217-227
- BURMEISTER E.-G. (1991) Die Blaugrüne Mosaikjungfer *Aeshna cyanea* (Müller, 1764) bereits vor 2000 Jahren am Chiemsee. *Libellula* 10: 105-114
- CHAPLINA I.A. (2001) The dragonfly fauna of Kazakhstan. Poster, 15th International Symposium of Odonatology, Novosibirsk, Russia
- CORBET P.S. (1958) Temperature in relation to seasonal development of British dragonflies (Odonata). *Proceedings 10th International Congress of Entomology* 2, 1956: 755-757
- CORBET P.S. (1999) Dragonflies: Behaviour and ecology of Odonata. Harley, Colchester
- DIJKSTRA K.-D.B. (2002) Diversiteit en naamgeving. In: NEDERLANDSE VERENIGING VOOR LIBELLENSTUDIE (Ed.) De Nederlandse Libellen (Odonata). *Nederlandse Fauna* 4: 43-60. Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis, KNNV Uitgeverij & European Invertebrate Survey – Nederland, Leiden
- EISSMANN L. (1990, Ed.) Die Eemwarmzeit und die frühe Weichseleiszeit im Saale-Elbe-Gebiet: Geologie, Paläontologie, Palökologie. Ein Beitrag zum jüngeren Quartär in Mitteleuropa. *Altenburger Naturwissenschaftliche Forschungen* 5: 1-301
- EISSMANN L. (1997) Das quartäre Eiszeitalter in Sachsen und Nordostthüringen. *Altenburger Naturwissenschaftliche Forschungen* 8: 1-98
- ERD K. (1991) Vegetationsentwicklung und Pollenanalysen im Eem-Interglazial und Weichsel-Frühglazial von Schönfeld. *Natur und Landschaft in der Niederlausitz, Cottbus. Sonderheft Eem von Schönfeld* 1: 71-81
- GENTILINI G. & G. PETERS (1993) The Upper Miocene Aeshnids of Monte Castellaro, central Italy and their relationships to extant species (Anisoptera: Aeshnidae). *Odonatologica* 22: 147-178

- GLOYD L.K. (1939) A synopsis of the odonata of Alaska. *Entomological News* 50: 11-16
- HANTKE R. (1993) Flussgeschichte Mitteleuropas. Skizzen zu einer Erd-, Vegetations- und Klimageschichte der letzten 40 Millionen Jahre. Enke, Stuttgart
- HARITONOV A.Y. & E.I. MALIKOVA (1998) Odonata of the Russian far east: a summary. *Odonatologica* 27: 375-381.
- HAYBACH A. (1998) Die Eintagsfliegen (Insecta: Ephemeroptera) von Rheinland-Pfalz – Zoogeographie, Faunistik, Ökologie, Taxonomie und Nomenklatur. Unter besonderer Berücksichtigung der Familie Heptageniidae und unter Einbeziehung der übrigen aus Deutschland bekannten Arten. Dissertation, Universität Mainz
- HAYBACH A. (2003) Zoogeographische Aspekte der Eintagsfliegenbesiedlung Deutschlands (Insecta, Ephemeroptera). *Verhandlungen Westdeutscher Entomologentag* 2002: 187-209
- HEINRICH W.-D. (1991) Paläoökologische und biostratigraphische Kennzeichnung der pleistozänen Säugetierfauna von Schönfeld. Natur und Landschaft in der Niederlausitz, Cottbus. Sonderheft Eem von Schönfeld I: 190-199
- HIEKE F. (1991) Käferreste aus interglazialen Beckensedimenten von Grabschütz (Kreis Deltitzsch). In: EISSMANN L. (Ed.) Die Eemwarmzeit und die frühe Weichseiszeit im Saale-Elbe-Gebiet: Geologie, Paläontologie, Palökologie. Ein Beitrag zum jüngeren Quartär in Mitteleuropa. *Altenburger Naturwissenschaftliche Forschungen* 5: 228-230
- IVANOV P.Y. (2001) Odonate fauna of the Khanka lake basin. Abstracts of papers, 15th International Symposium of Odonatology, Novosibirsk, Russia: 6-8.
- JACOB U. (1979) Die Ephemeropterenfauna Europas aus zoogeographischer Sicht. In: PASTERNAK K. & R. SOWA (Ed.) Proceedings 2nd International Conference on Ephemeroptera: 21-26. Panstwowe Wydawnictwo Naukowe, Warszawa, Krakow
- JACOB U. (1997) Composition and zoogeographical characteristics of the Fennoscandian mayfly fauna. In: LANDOLT P. & M. SARTORI (Ed.) Ephemeroptera & Plecoptera. Biology-Ecology-Sytematics: 121-126. Mauron + Tinguely & Lachat SA, Moncor, Fribourg
- JOHANSSON F. & A.N. NILSSON (1991) Freezing tolerance and drought resistance of *Somatochlora alpestris* (Selys) larvae in boreal temporary pools (Anisoptera: Corduliidae). *Odonatologica* 20: 245-252
- JOHNSON D.M. (1986) The life history of *Tetragoneura cynosura* (Say) in Bays Mountain Lake, Tennessee, United States (Anisoptera: Corduliidae). *Odonatologica* 15: 81-90
- KAHLKE R.-D. (2006) Nashörner der Kältesteppe. *Natur und Museum* 136: 245-255
- KAHLKE R.-D. & S. GAUDZINSKI (2005): The blessing of a great flood: differentiation of mortality patterns in the large mammal record of the Lower Pleistocene fluvial site of Untermassfeld (Germany) and its relevance for the interpretation of faunal assemblages from archaeological sites. *Journal of Archaeological Science* 32: 1202-1222
- KARESUANDO (2007) Karesuando homepage. Online im Internet (16.01.2007), URL: <http://www.karesuando.se>
- KOSTERIN O.E. (1999) Fauna of Dragonflies (Odonata) of the Daurskii State Nature Reserve and its surroundings. Insects of Dahuria and adjacent territories. *Proceedings of the Dahurskii State Nature Reserve, Novosibirsk*, 2: 5-40
- KOSTERIN O.E., A.Y. HARITONOV & K. INOUE (2001) Dragonflies of the part of Novosibirsk Province east of the Ob' River, Russia. *Symposium Hyogo* 7/8: 24-49
- KURTÉN B. (1972) The Ice Age. Rupert Hart-Davis, London
- LANG G. (1994) Quartäre Vegetationsgeschichte Europas. Methoden und Ergebnisse. Gustav Fischer, Jena

- LEMKE W. (2005) Die kurze und wechselvolle Entwicklungsgeschichte der Ostsee. Leibnitz-Institut für Ostseeforschung, Warnemünde
- 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 (1): 2-4
- MALICKY H. (1990) Spuren der Eiszeit in der Trichopterenfauna Europas (Insecta, Trichoptera). *Rivista di Idrobiologia* 27 [1988]: 247-297
- MALICKY H., H. ANT, H. ASPÖCK, R. DE JONG, K. THALER & Z. VARGA (1983) Argumente zur Existenz und Chorologie mitteleuropäischer (extramediterran - europäischer) Faunen-Elemente. *Entomologia Generalis* 9: 101-119
- MERRITT R., N.W. MOORE & B.C. EVERSHPAM (1996) Atlas of the dragonflies of Britain and Ireland. Institute of Terrestrial Ecology Research Publication 9. HMSO, London
- MIKOLAJEWSKI D.J., K.G. LEIPELT, A. CONRAD, S. GIÈRE & J. WEYER (2004) Schneller als gedacht: Einjährige Larvalentwicklung und 'slow life style' bei *Leucorrhinia caudalis* (Odonata: Libellulidae). *Libellula* 23: 161-171
- MOL D., A. TIKHONOV, J. VAN DER PLICHT, R.-D. KAHLKE, R. DEBRUYNE, B. VAN GEEL, G. VAN REENEN, J.P. PALS, CH. DE MARLIAVE & J.W.F. REUMER (2006) Results of the CERPOLEX/Mammothus Expeditions on the Taimyr Peninsula, Arctic Siberia, Russian federation. *Quaternary International* 142/143: 186-202
- MÜLLER J. (1988) Ökologisch-zoogeographische Bemerkungen zum rezenten Vorkommen von *Somatochlora alpestris* (Selys, 1840). *Libellula* 7: 53-58
- MÜLLER O., C. SCHÜTTE, C. ARTMEYER, K. BURBACH, D. GRAND, D. KERN, K.G. LEIPELT, A. MARTENS, F. PETZOLD, F. SUHLING, F. WEIHRACH, J. WERZINGER & S. WERZINGER (2000) Entwicklungsdauer von *Gomphus vulgatissimus*: Einfluss von Gewässertyp und Klima (Odonata: Gomphidae). *Libellula* 19: 175-198
- NILSSON T. (1983) The Pleistocene. Geology and Life in the Quaternary Ice Age. Enke, Stuttgart
- NOWEL W., H. NIEDERSTRASSER & K. ERD (1997) Ablagerungen der Eem-Warmzeit und Weichsel-Kaltzeit im Stadtgebiet von Cottbus. *Natur und Landschaft in der Niederlausitz* 18: 37-64
- NORLING U. (1984) Life history patterns in the northern expansion of dragonflies. *Advances in Odonatology* 2: 127-156
- RABEDER G., D. NAGEL & M. PACHER (2000) Der Höhlenbär. Thorbecke, Stuttgart.
- REINHARDT K. (1994) Survival of adult *Somatochlora arctica* (Zetterstedt), a dragonfly summer species, on snowfields (Anisoptera: Corduliidae). *Notulae Odonatologicae* 4: 63-66
- REINIG W.F. (1937) Die Holarktis. Ein Beitrag zur diluvialen und alluvialen Geschichte der zirkumpolaren Faunen- und Florenggebiete. Gustav Fischer, Jena
- SAHLÉN G. (1994) Tundratrollsländan *Somatochlora sahlbergi* funnen i nordligaste Sverige. *Entomologisk Tidskrift* 115: 137-142
- SAHLÉN G. (1996) Sveriges trollsländor (Odonata). 2. Aufl. Fältbiologerna, Stockholm
- SCHMIDT E.G. (1986) Verdüsterung der Blaufärbung nach kühlen Nächten bei von *Aeshna mixta* (Eifel/BRD) und *A. interrupta* (Rocky Mountains/Canada). *Libellula* 5: 70-71
- STERNBERG K. (1987) On reversible, temperature-dependent colour change in males of the dragonfly *Aeshna caerulea* (Ström, 1783) (Anisoptera: Aeshnidae). *Odonatologica* 16: 57-66
- STERNBERG K. (1989a) Ergebnisse quantitativer Exuvienaufsammlungen in einigen Mooren des südlichen Hochschwarzwaldes, Bundesrepublik Deutschland: Eine vorläufige Bewertung (Odonata). *Opuscula Zoologica Fluminensia* 34: 21-26
- STERNBERG K. (1989b) Reversibler, temperaturabhängiger Farbwechsel bei einigen Symptetrum-Arten (Odonata, Libellulidae). *Deutsche Entomologische Zeitschrift* (NF) 36: 103-106

- STERNBERG K. (1990) Autökologie von sechs Libellenarten der Moore und Hochmoore des Schwarzwaldes und Ursachen ihrer Moorbinding. Dissertation, Universität Freiburg i.Br.
- STERNBERG K. (1998) Die postglaziale Besiedlung Mitteleuropas durch Libellen, mit besonderer Berücksichtigung Südwestdeutschlands (Insecta, Odonata). *Journal of Biogeography* 25: 319-337
- STERNBERG, K. (1999) Fossile Libellen in Baden-Württemberg. In: STERNBERG K. & R. BUCHWALD (Ed.) Die Libellen Baden-Württembergs, Band 1: 15-16. Ulmer, Stuttgart
- STERNBERG K. & R. BUCHWALD (2000, Ed.) Die Libellen Baden-Württembergs, Band 2. Ulmer, Stuttgart.
- ST. QUENTIN D. (1960) Die Odonatenfauna Europas, ihre Zusammensetzung und Herkunft. *Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Systematik, Geographie und Biologie der Tiere* 87: 301-316
- STRIEGLER R. & U. STRIEGLER (1991) Allgemeine Angaben zum Eem-Vorkommen Schönfeld, Kreis Calau (S-Brandenburg). Natur und Landschaft in der Niederlausitz, Cottbus. Sonderheft Eem von Schönfeld I: 4-6
- THIENEMANN A. (1950) Verbreitungsgeschichte der Süßwassertierwelt Europas. Versuch einer historischen Tiergeographie der europäischen Binnengewässer. Schweizerbarth, Stuttgart
- THOR S. (1926) Über das glaziale Relikt *Hygrobatas albinus* Sig Thor und die Zeit der Verbreitung des Tieres. *Archiv für Hydrobiologie* 16: 399-416
- 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.
- VAN KOLFSCHOTEN T. (1999) Pleistocene herbivores and their environment. In: GERKEN B. & M. GÖRNER (Ed.) Europäische Landschaftsentwicklung mit großen Weidetieren. *Natur und Kulturlandschaft* 3: 138-145
- WALKER E.M. (1943) The subarctic Odonata of North America. *The Canadian Entomologist* 75: 79-90
- WOJTUSIAK J. (1974) A dragonfly migration in the high Hindu Kush (Afghanistan), with a note on high altitude records of *Aeshna juncea mongolica* Bartenev, and *Pantala flavescens* (Fabricius) (Anisoptera: Aeshnidae, Libellulidae). *Odonatologica* 3: 137-142
- YANYBAEVA V.A., H.J. DUMONT, A.Y. HARITONOV & O.N. POPOVA (2006) The Odonata of South Ural, Russia, with special reference to *Ischnura aralensis* Haritonov, 1979. *Odonatologica* 35: 167-185
- ZIMMERMANN W., F. PETZOLD & F. FRITZLAR (2005) Verbreitungsatlas der Libellen (Odonata) im Freistaat Thüringen. *Naturschutzreport, Jena*, 22: 1-224