T. BROCKHAUS, Jahnsdorf/Erzgebirge

Wie kam Somatochlora alpestris (SÉLYS) in die zentraleuropäischen Gebirge? Der Lebensraumwechsel einer stenothermen transpaläarktisch verbreiteten Kaltzeitart am Beispiel des Erzgebirges (Sachsen) (Odonata, Anisoptera, Corduliidae)¹

Zusammenfassung Somatochlora alpestris ist eine kaltstenotherme Art mit rezent transpaläarktisch boreomontaner Disjunktion. Das nördliche Areal reicht bis in das subarktische Permafrostgebiet Nordeurasiens, während die eurasiatischen Gebirge bis in die alpine Zone hinein besiedelt werden. Anhand des Vergleiches rezenter ökologischer Bedingungen in den nördlichen Permafrostgebieten Skandinaviens mit kaltzeitlichen Verhältnissen während des Weichsel-Hochglazials vor ca. 21.0000 Jahren wird dargestellt, dass S. alpestris kaltzeitlich ein riesiges transpaläarktisches Areal besiedelt haben kann, welches auch die Periglazialgebiete Zentraleuropas zwischen nördlichem Eisschild und Gebirgsvergletscherung mit einschloss. Zum Ende der letzten Kaltzeit besiedelte die Art die eisfrei werdenden borealen Gebiete bzw. zog sich in die eurasiatischen Gebirge zurück. Anhand der Genese der Erzgebirgsmoore, die wir aus pollenanalytischen Untersuchungen kennen, wird der Lebensraumwechsel von der spätkaltzeitlichen Tundra in die rezenten Hochmoore über eine Zeitspanne von etwa 14.000 Jahren skizziert.

Summary How arrived Somatochlora alpestris in the mountains of Central Europe? The habitat change of a stenothermal ice-age species. The case of the Erzgebirge Mts. (Saxony) as an example (Odonata, Anisoptera, Cordulidae). – Somatochlora alpestris is a cold-stenothermal species exhibiting recent transpalaearctic boreo-montane disjunction. The north of the area extends into the subarctic permafrost region of North Eurasia, while mountains in Eurasia were colonised into the Alpine regions. By comparing recent ecological conditions in the northern Permafrost regions of Scandinavia with the conditions during the coldest period of the Weichselian, 21.000 years BP, it is shown that S. alpestris may have inhabited an enormous transpalaearctic area during the last cold time. It included the periglacial areas of Central Europe between the northern ice core and the ice cores of the European mountains. At the end of the last cold time the species inhabited those boreal areas which became ice-free, or it withdrew into the Eurasian mountains, respectively. From pollen analyses much is known about the genesis of the bogs in the Erzgebirge. On the basis of this example it is outlined, how the habitat change from the periglacial cold-time tundra into the recent bogs took place during a time interval of approximately 14.000 years.

daß die so verschiedenartigen, oft ganz merkwürdig gestalteten Areale vieler Tiere einer rein ökologischen Erklärung ihrer Begrenzung spotten. Das Areal eines Organismus ist daher auch nicht einfach das Abbild all derjenigen Stellen der Erdoberfläche, an der dieser dank seiner spezifischen ökologischen Valenz zu existieren vermag, sondern zwischen diesem "potentiellen" Areal einer Art und deren tatsächlichem Verbreitungsgebiet besteht eine Divergenz, Die Ursachen dieser Divergenz sind – darüber dürfte Einmütigkeit bestehen – größtenteils historischer Natur." Gustav de Lattin (1956)

1. Einleitung

Am Beginn des 20. Jahrhunderts waren die faunistischen Kenntnisse in der Entomologie soweit fortgeschritten, dass auf Grundlage der zoogeografischen Verbreitung der Arten erste Hypothesen über ihre Herkunft entwickelt wurden. Dabei standen besonders auch Arten mit disjunkten Arealen im Blickpunkt, gaben diese doch der Wissenschaft mit ihren oft mehrere tausend Kilometer entfernten Teilarealen besondere Rätsel auf.

Für die boreoalpin bzw. boreomontan verbreiteten Arten erstellte erstmals Holdhaus (1912) ein kritisches Verzeichnis. Die Arten galten ihm als Glazialrelikte, die sich nacheiszeitlich in nördliche Regionen und in die hohen Gebirge Europas zurückzogen. Weitere Arbeiten beschäftigten sich bis zur Mitte des 20. Jahrhundert mit diesem Thema (z. B. Thor 1926, St. Quentin 1938, Ander 1949, 1950, Janetschek 1954). Die zeitgenössischen Zoogeografen folgten diesen Auffassun-

¹ Diese Arbeit widme ich meinem Lehrer und Freund Prof. Dr. EBERHARD SCHMIDT.

gen (REINIG 1937, THIENEMANN 1950), wobei letzterer zwischen kaltstenothermen und eurythermen "Periglazialarten" unterschied.

Besonders unter den Odonatologen geriet diese Sichtweise mit der Arbeit von St. Quentin (1960) über die Zusammensetzung und Herkunft der europäischen Libellenfauna in Vergessenheit. Seither werden die rezenten Areale ausschließlich aus postglazialen Besiedlungsprozessen abgeleitet (z.B. Lohmann 1981, 1992, Sternberg 1998, Kosterin 2005, Wildermuth 2008). Die europäischen periglazialen Gebiete zwischen Fennoskandischem Eisschild und den Gletschern der europäischen Gebirge (Pyrenäen, Alpen, Karpaten, Kaukasus) sollen demnach kaltzeitlich von Libellen unbesiedelt gewesen sein.

Erst Jahrzehnte später stößt Hans Malicky in der Entomologie mit seinem Artikel über die "Spuren der Eiszeit in der Trichopterenfauna Europas" (Malicky 1990) die Diskussion um mitteleuropäische kaltzeitliche Faunen wieder an. Arbeiten zum Thema folgen für die Ephemeridae (Haybach 2003) und Lepidoptera (Schmitt 2007). Die Diskussion um kaltzeitliche Libellenfaunen beginnt gerade erst (Brockhaus 2007a, 2007b) und kommt zögerlich in Gang (Wildermuth 2008; 275, Bernard & Daraz 2010; 54).

Während glaziale Fossilfunde von Wirbeltieren und Pflanzen zahlreich vorliegen, gibt es wenige kaltzeitlich datierte Fossilfunde von Insekten. Bekannt sind einige Funde aus dem Unterpleistozän und dem Elster-Komplex in Thüringen (Keiler 2002) und der Fund einer weichselglazialen Orthopterenfauna in den nordwestlichen Karpaten (ZEUNER 1934). Direkte fossile Belege für die Anwesenheit von Insekten in den kaltzeitlichen Periglazialgebieten sind speziell für aquatische und semiaquatische Insektengruppen auch künftig kaum zu erwarten. Neue Erkenntnisse zur Phylogeografie können aus den Ergebnissen genetischer Analysen resultieren. Da genetische Veränderungsprozesse nach wie vor noch nicht sicher zeitlich datierbar sind, tragen die daraus rekonstruierten zeitlichen Abfolgen von Arealveränderungen weitgehend hypothetischen Charakter (SCHMITT & HABEL 2010). Dies gilt auch für entsprechende Untersuchungen an Libellen (Turgeon & McPeek 2002, Turgeon et al. 2005, Bernard & SCHMITT 2010).

Am Beispiel von Somatochlora alpestris soll der Gedanke der kaltzeitlichen Herkunft rezent boreomontan verbreiteter Insektenarten wieder aufgenommen werden. Hierzu eignet sich der Naturraum des Erzgebirges besonders, da wir gut über dessen Libellenfauna als auch über die hier stattgefundenen Moorbildungsprozesse Bescheid wissen. Durch eine Zusammenführung von Argumentationslinien deskriptiv ermittelter zoogeografischer und ökologischer Aspekte, sowie unserer Kenntnisse zu spätglazialen Moorbildungsprozessen soll die Anwesenheit dieser Art in den zentraleuropä-

ischen Gebirgen als rezente warmzeitliche Refugien begründet werden. Der dabei erfolgte Lebensraumwechsel aus kaltzeitlichen Kältesteppen bzw. Steppentundren in mesoklimatisch kalte Lebensräume der Gebirge wird rekonstruiert. Diese Methode ermöglicht eine genauere Datierung von Siedlungsprozessen, da wir über die zeitlichen Abfolgen, v.a. jene des jüngsten Glazials und seines Überganges in unser jetziges Interglazial sehr genau Bescheid wissen.

2. Material und Methoden

2.1 Rezentes Areal

Für die Darstellung des rezenten Areals von *S. alpestris* werden die verfügbaren Literaturquellen sowie eigene Nachweise in verschiedenen europäischen Gebirgen ausgewertet. Die Gesamtschau der europäischen Verbreitung in WILDERMUTH (2008) wird um aktuelle Informationen zu den Vorkommen in europäischen Mittelgebirgen ergänzt. Der Kenntnisstand zur Verbreitung in der gesamten Paläarktis wird dargestellt.

2.2 Ökologie und rezente Lebensräume über Permafrost

Neben der Auswertung der umfangreichen Literatur zur Ökologie, speziell zur Kältebedürftigkeit der Art werden Erkenntnisse aus der Permafrostregion Nordeuropas mitgeteilt. Um einen Eindruck von möglichen kaltzeitlichen Lebensräumen zu erhalten, wurden vom Autor im Juli 2010 Permafrostgebiete Skandinaviens besucht. Es handelt sich konkret um ein Waldtundrengebiet mit Palsamooren bei Karesuando (6. bis 7. Juli 2010, beim See Pulsujärvi, Nordschweden, Lappland, 68°41'66.64" N, 21°08'33.32" O), um eine Kleinseen-Landschaft auf der Halbinsel Varangerhalføya (8. bis 9. Juli 2010, Nordnorwegen, Finnmark, 70°17'42.72" N, 30°59'01.33" O) und um ein Aapamoor-Gebiet bei Nuorgam im nördlichen Finnland (10. Juli 2010, 70°03'26.32", 27°53'31.69"). In Nordschweden wurde mit zwei Grabungen untersucht, wieweit der Permafrostboden im Hochsommer auftaut. Ein Gewässer wurde hier in seinen Strukturen genauer erfasst. Im Gewässer wurde getaucht, um Litoral und Benthal zu dokumentieren und die Gewässertiefe zu bestimmen.

2.3 Moorgeschichte des Erzgebirges

Paläobotanische Pollenanalysen in sächsischen Erzgebirgsmooren werden seit den 1930er Jahren durchgeführt, die Genese der Moore ist sehr gut bekannt (HEMPEL 2009). Für diese Arbeit erwiesen sich insbesondere vegetationsgeschichtliche Untersuchungen aus dem etwa 1000 m ü. NN liegenden Pfahlbergmoor am Fichtelberg von Bedeutung (SEIFERT 2000, SEIFERT-EULEN 2005). Die aus dem Permafrostgebiet Nordeuropas und aus den Gebirgen bekannten Lebensräume wurden mit den vegetationsgeschichtlich belegten Lebensräumen des Erzgebirges verglichen.

3. Ergebnisse

3.1 Rezentes Areal von Somatochlora alpestris

Das Areal von *S. alpestris* erstreckt sich von Skandinavien und Nordrussland im Norden über die mitteleuropäischen Mittelgebirge und die Alpen in der Westpaläarktis bis nach Kamtschatka, Hokkaido und Nordkorea in der Ostpaläarktis. Über Vorkommen in weiten Teilen Russlands ist noch wenig bekannt.

Einen Überblick über alle bekannten europäischen Vorkommen gibt Wildermuth (2008). Skandinavien wird nördlich bis über den 70. Breitengrad besiedelt. Weitere nordeuropäische Vorkommen liegen in Karelien beim Onegasee, bei Archangelsk und in der Komirepublik am subpolaren Ural (Wildermuth 2008, Skvortzov 2010).

Außerhalb Nordeuropas sind ausschließlich Nachweise aus Gebirgen bekannt. In den Alpen kommt die Art von den Rhône-Alpes (Deliry 1997) und Seealpen im Südwesten bis zu den Julischen Alpen Sloweniens im Osten (Brockhaus 1999) vor. Der höchstgelegene Entwicklungsnachweis in den Alpen liegt bei 2600 m ü. NN (WILDERMUTH 2008: Tab. 26).

Die westlichsten Vorkommen in den hohen Mittelgebirgen Mitteleuropas sind aus den Vogesen bekannt. Auf der östlichen Rheinseite wird der Schwarzwald in Höhenlagen zwischen 880 und 1280 m ü. NN besiedelt (STERNBERG 1982). Nördlichste Siedlungsinsel in den Mitteleuropäischen Mittelgebirgen ist der Hochharz (Müller 1987, Baumann 2001). Wenige Vorkommen sind aus dem Fichtelgebirge bekannt (NUNNER & STA-DELMANN 1998), während aus Bayerischem Wald und Böhmerwald viele Nachweise vorliegen (WITTMER 1991, Brockhaus 1994, Nunner & Stadelmann 1998). Im Thüringer Wald werden Moore in Höhenlagen über 800 m ü. NN von der Art besiedelt (ZIMMERMANN 1976, 2002). Aus dem Erzgebirge ist die Art sowohl von der sächsischen als auch von der böhmischen Seiten in Höhenlagen von 740 m ü. NN bis zu den Kammhochmooren um 1100 m ü. NN bekannt (Schöttner 1939. SCHIEMENZ 1970, BROCKHAUS 2005, PHOENIX & HENT-SCHEL 2006, 2009, OLIAS & GÜNTHER 2007). In den Sudeten werden Isergebirge (WALDHAUSER & WALDHAU-SEROVÁ 2007), Altvatergebirge (Schubert 1929) und Riesengebirge (Borkowski 1985, Brockhaus 1994) besiedelt. Auch aus dem sich südöstlich anschließenden Glatzer Bergland ist die Art bekannt (Glatzer Schneeberg, Spieglitzer Seefelder, 1200 m ü. NN, Pax 1937). Im Karpatenbogen sind bisher Vorkommen in der Mala Fatra und Hohen Tatra (STRAKA 1990, eigene Funde), Waldkarpaten (WILDERMUTH 2008), Transkarpatien, Ukraine (Holuša 2009), im Bucegi-Gebirge (Ieniștea 1956), im Făgăras-Gebirge (Mancı pers. Mitteilung), im Retezat-Gebirge (Schneider 1972, Manci pers. Mitteilung) und in dem im südwestlichen Zipfel des Karpatenbogens gelegenen Carasului-Nationalpark (Manci pers. Mitteilung) bekannt geworden. Sie liegen hier

zwischen 1200 und 1990 m ü. NN (MANCI pers. Mitteilung). Einen Überblick über die erst kürzlich entdeckten Vorkommen in den Südkarpaten geben DE KNIJF et al. (2011).

Die Art wurde bisher nicht in den Pyrenäen (D'AMICO 2002, GRAND & BOUDOT 2006), im Zentralmassiv (MULNET 2002, LEROY 2005, 2006) und in den hohen Gebirgen der Balkanhalbinsel (Rila, Pirin) gefunden (BESCHOVSKI 1995, MARINOV 2007), obwohl hier Moore und Gebirgsseen an und oberhalb der Baumgrenze als potenzielle Lebensräume vorhanden sind.

Die nächsten Nachweise im Osten liegen in Sibirien, im Altai in Höhen von bis zu 2350 m ü. NN, im Stanovoi-Gebirge nordöstlich des Baikalsees, am Fluss Kolyma (Kolyma-Gebirge?) im Russischen Fernen Osten und auf der Wasserscheide der Flüsse Schilki und Argun in Transbaikalien (Belyshev 1973). Von der Halbinsel Kamtschatka wird die Art aus einem kleinen Moorgewässer in einer Koniferentaiga in einer Höhenlage von 550 m ü. NN gemeldet (Dumont et al. 2005).

Auf der Japanischen Nordinsel Hokkaido kommt *S. alpestris* ausschließlich in den Daisetsu-Bergen zwischen 940 und 1300 m ü. NN vor. Die Art besiedelt hier offene Sphagnum-Moore (YOKOYAMA & HIROSE 1998, YOKOYAMA 2006). Vorkommen sind aus Nordkorea (Hamgyong-Gebirge) und Nordchina (Großer Chingang) bekannt (Lee 1996, Ishida et al. 1998).

3.2 Kälteverträglichkeit, Populationsstruktur und rezente Lebensräume über Permafrost und in den Gebirgen

Kälteverträglichkeit und Populationsstruktur

S. alpestris zeigt die typischen Eigenschaften kälteverträglicher Insektenarten (siehe Danks 2007). In Laborversuchen fand KLAUS STERNBERG heraus, dass die Embryonal- und Larvalentwicklung kälteangepasst ist (Sternberg 1990). Hierzu gehört die (evtl. durch die weiblichen Imagines indizierte) Fähigkeit, spät im Jahr abgelegter Eigelege eine Diapause einzulegen, ehe im darauf folgenden Jahr Larvenschlupf und -entwicklung erfolgen, während aus zeitiger etwa im Juli abgelegten Eiern die Larven noch im gleichen Jahr schlüpfen. Die frühen Entwicklungsstadien können somit flexibel mit kurzen Sommerperioden umgehen. Die Embryonalentwicklung im Ei ist ebenfalls temperaturbezogen flexibel und kann sich im Sommerverlauf um über die Hälfte der Tage verkürzen (von 38 auf 18 Tage). Größere Larven sind in hohem Maße frost- als auch austrocknungsresistent (Sternberg 1989, Johannson & Nilsson 1991). Die Dauer der Larvenentwicklung bis zum Schlupf ist äußerst flexibel und kann zwei bis vier Jahre dauern. Eventuell ist dies der begrenzende Faktor für die Besiedlung der hochnordischen Lebensräume, wenn sich die Zeit der Larvalentwicklung so stark verlängert, dass es schließlich zum Totalverlust der Larvenpopulation durch Prädatoren kommt (Johannson & Nilsson 1991). Relativ stark synchronisierter Schlupf (Knaus 2000), die Fähigkeit der Imagines wenige Tage mit niedrigen Temperaturen und sogar Schnee zu überleben (LEHMANN 1985, WILDERмитн & Knaus 2002) sowie eine lange individuelle Lebenszeit von bis zu 67 Tagen (KNAUS 1999), die die Reproduktionswahrscheinlichkeit auch nach Überdauern ungünstiger Witterungsperioden erhöhen, sind weitere Kälteadaptationen.

Nach Sternberg (2000) lebt S. alpestris in Metapopulationen, die jenen von Aeshna subarctica elisabethae DJAKONOV vergleichbar sind. Diese wurden mit einem System von Stammhabitaten mit oft größeren Stammpopulationen und darum herum liegenden suboptimalen Nebenhabitaten mit geringeren Populationsgrößen beschrieben. Hinzu kommen sogenannte Latenzhabitate, in denen nur zeitweise kleine, manchmal nur aus einem Gelege stammende Larvengruppen leben. Zwischen allen Habitaten besteht über die Imagines Individuenaustausch (STERNBERG 1995). Die Fähigkeit der Nutzung unterschiedlicher Habitate führt zur Stabilisierung der Gesamtpopulation auch über ungünstige Witterungsphasen hinweg. Ein ähnliches Populationssystem, v.a. der ständige Individuenaustausch konnte von Knaus (1999) für zwei Metapopulationen von S. alpestris in den Zentralalpen nachgewiesen werden (siehe auch KNAUS & WILDERMUTH 2002). In Metapopulationen lebende Organismen sind besonders gut in der Lage, stattfindende Landschaftsveränderungen mit Erlöschen bestehender und Entstehen neuer Lebensräume durch langsam erfolgende Arealverschiebungen in Raum und Zeit zu überleben (EBERHARD1991, HANSKI 1991, HANSSON 1991).

Lebensräume über Permafrost

Die mit moorartigen Schlenken und Seen ausgestatteten Moorgebiete im Umfeld des Flusses Davvajohka südwestlich Karesuando (Schweden) liegen im Verbreitungsgebiet von *S. alpestris* (SANDHALL 1987, SAHLEN 1996).



Abb. 1: S. alpestris Männchen, Pfahlbergmoor, August 2011. Foto: T. Brockhaus.

Eigene Befunde 06. bis 07. Juli 2010: Die Gewässer liegen in einer locker mit Moorbirken, Weiden, Wachholder und Sumpfporst bewachsenen Strauchtundra. Näher untersucht wurde der Pulsujärvi, ein schmaler, in einer sich ca. 3 km von Nord nach Süd erstreckenden Senke liegender See. Die Grabungen ergaben, dass sowohl in einem terrestrischen Bereich oberhalb des Sees als auch im unmittelbaren Uferbereich (etwa 100 m vom Ufer entfernt) der steinhart gefrorene Permafrostboden 60 cm

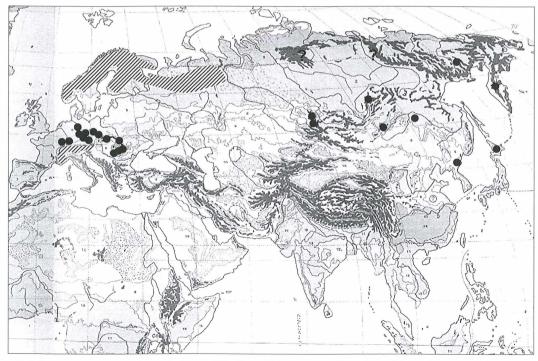


Abb. 2: Rezentes Verbreitungsgebiet von S. alpestris (Schraffierte Flächen: zusammenhängend besiedelte Areale, Punkte: kleine Areale in Gebirgen, Fragezeichen: Besiedlung unbekannt).

unter der Bodenoberfläche begann. Der See selbst war in einer Entfernung von 100 m vom Ufer etwa 1,50 m tief. Der feste Gewässerboden war lediglich mit einer geringmächtigen Schicht organischen Materials bedeckt. Die Ufer waren steil, überwiegend mit vom Eis und Schnee rundgeschliffenen Geröllsteinen eingefasst, die mit Zwergsträuchern (Weiden, Zwergbirken, Moltebeeren) bewachsen waren. Torfmoose wuchsen nur am Land, es gab keine flutenden Sphagnen im Gewässer. Ufernah standen im Gewässer Bestände an Seggen, Wollgräsern und Fieberklee. Das Ufer unterhalb der Wasserlinie wurde durch lehmigen Boden und Wurzelmaterial sowie ins Wasser hängende Äste gebildet. An dem See wurden zweimal Corduliiden gesehen. Da sie nicht gefangen werden konnten, blieb die Art ungewiss. Weiterhin wurden Leucorrhinia dubia (VANDER LINDEN) und Aeshna caerulea (STRÖM)im Gebiet festgestellt.

Auf Varangerhalføya fand J.-P. BOUDOT im Jahr 2003 S. alpestris noch bei 70°36'N (WILDERMUTH 2008: 381).

Eigene Befunde 08. bis 09. Juli 2010: Die Gewässer auf Varangerhalføya befinden sich in einer offenen subarktischen Tundrenlandschaft. Nordhänge waren auch im Hochsommer mit Schneefeldern bedeckt. Zwei Gewässer waren zwischen 0,5 und 0,7 ha groß. Die Ufervegetation aus Zwergbirken und anderen Zwergsträuchern war nur wenige cm hoch. In den Gewässern wuchs lediglich Teichschachtelhalm. Am 9. Juli wurde hier ein sich auf einem Moospolster am Ufer sonnender *Dytiscus lapponicus* Gyllenhal. (Coleoptera, Dytiscidae) gefunden.

In dem Aapamoor-Gebiet bei Nuorgam, Nordfinnland, fanden Sami Karjalainen und Matti Hämäläinen hier Ende Juli 2009 *S. alpestris* (cf. Karjalainen 2010).

Eigene Befunde 10. Juli 2010: Das Gebiet liegt in einer offenen nur durch wenigen in Gruppen stehenden Weiden und Birken durchsetzten Tundrenlandschaft. Die Gewässer waren um 0,5 bis 1 ha groß. Die Gewässertiefe betrug ca. 1 m. Die Ufer wurden ebenfalls von Zwergsträuchern und Zwergbirken, zwischen denen Torfmoose und Moltebeeren wuchsen, umfasst. Buchten waren dicht mit Seggen und Wollgräsern durchwachsen. Fieberklee bildete im Gewässer gruppenweise Bestände. Es wurden keine Libellen beobachtet.

Lebensräume in den Gebirgen

Im Nadelwald der Mittelgebirge und der montanen und subalpinen Zone der Alpen werden Hoch- und Übergangsmoore besiedelt (Brockhaus 1994, 1999, WILDERMUTH 2008, Abb. 4). Im Harz entwickelt sich die Art oberhalb 800 m ü. NN auch in Gräben, Pfützen auf alten torfigen Wegen und Wasserlöchern mit Kontakt zu Mineralboden (BAUMANN 2011). Ähnliches gilt für Entwässerungsgräben in Mooren des oberen Erzgebirges (BROCKHAUS 2005). In den Alpen und in den Karpaten besiedelt sie an und oberhalb der Baumgrenze Gebirgsseen und verschiedenartige mit Wollgräsern und Kleinseggen umfasste Kleingewässer ohne typische Torfmoosvegetation (WILDERMUTH 2008) (Abb. 5).

Die bekannte Höhenverbreitung ist in den europäischen Gebirgen differenziert und wahrscheinlich auch vom Kenntnisstand bzw. der Intensität der Durchforschung abhängig. Es ergibt sich der Eindruck, dass die untere Höhengrenze in dem südlicher gelegenen Karpatenbogen nach oben verschoben ist (s. a. WILDERMUTH 2008: 265 ff und DE KNUF et al. 2011).

In Kamtschatka wurde die Art Nahe des Kratersees Ikar in einem kleinen Moor in ca. 600 m ü. NN gefunden. Dumont et al. (2005) vermuten, dass die Art kleine Gewässer bevorzugt. Als Lebensräume der ostasiatischen Vorkommen in Japan werden



Abb. 3: Diese Tundrenlandschaft mit Aapamooren in Nordfinnland ist ein Beispiel eines Lebensraumes von *S. alpestris* im Permafrostgebiet. Foto: T. Brockhaus.



Abb. 4: Das Hochmoor Großer Kranichsee im Erzgebirge ist ein typischer Lebensraum von *S. alpestris*, wie er in den Mittelgebirgen besiedelt wird. Juli 2004. Foto: T. BROCKHAUS.



Abb. 5: Gletschersee in Südtirol, oberhalb der Baumgrenze als Lebensraum von *S. alpestris*. Juli 2005, Ultental. Foto: S. SCHLEGEL

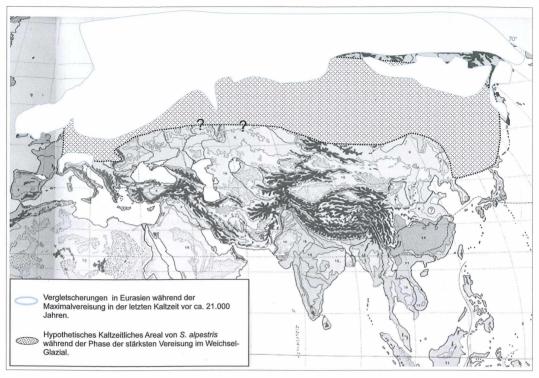


Abb. 6: Hypothetisches Kaltzeitareal von S. alpestris vor ca. 21.000 Jahren. Vergletscherungsgebiete nach Nilsson (1983), Dubatolov & Kosterin (2000), Berklund & Björck (2004) und de Noblet-Ducoudré et al. (2006). Die Fragezeichen kennzeichnen einen Arealverlauf, welcher sich am kaltzeitlichen Permafrostboden orientiert.

baumarme Gebirgsmoore in Höhenlagen zwischen 940 und 1900 m ü. NN mit niedrigen Kiefern (*Pinus pumila*) und Bambusgras beschrieben. Hier besiedelt die Art kleine torfmoosreiche Gewässer (YOKOYAMA 2006, YOKOYAMA & HIROSE 1998, ISHIZAWA pers. Mitt.).

3.3 Genese und Vegetationsgeschichte der Erzgebirgsmoore

Untersuchungen von Pollenanalysen und zur Waldgeschichte Sachsens liegen zahlreich vor. Nach unseren derzeitigen Kenntnissen entwickelten sich die Torfmoore des Erzgebirges aus oligotrophen über Stauhorizonten liegenden Gewässern (HEMPEL 2009). Am Beispiel des Pfahlbergmoores soll diese Genese genauer dargestellt werden. Frau Seifert-Eulen untersuchte verschiedene Erzgebirgsmoore im Rahmen von Pollenanalysen aus Bohrkernen. Die Datierung der Schichten erfolgte mit der C14-Methode auf bis zu 50 Jahre genau. Die Bohrung für die Untersuchung des Pfahlbergmoores erfolgte bei 1010 m ü. NN. Die Moorbasis (Beginn des Moorwachstums) lag bei 2,80 m. Die Datierung erbrachte ein Alter von 11.000 ± 500 Jahre BP (absolute Zeitangabe) und ist somit dem Allerød-Interstadial zuzuordnen. Es handelt sich um das bisher älteste der im Erzgebirge untersuchten Moore (Seifert 2000, SEIFERT-EULEN 2005).

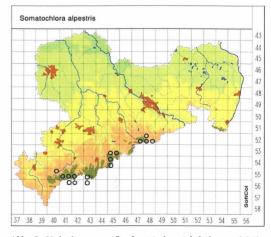


Abb. 7: Verbreitung von *S. alpestris* im sächsischen und böhmischen Erzgebirge auf Basis der Messtischblatt-Quadranten. Aus Brockhaus (2005), ergänzt nach Phoenix & Hentschel (2006, 2009), Olias & Günther (2007), eigene unveröffentlichte Beobachtungen.

Die Moorgenese nahm ihren Ursprung in einer Senke über einem Stauhorizont aus lehmig-tonigem Zersatz des Glimmerschiefers. Zunächst entstanden Zwischenmoortorfe (Wollgräser, Seggen). Im Umfeld wuchsen bereits Kiefern und Birken, vereinzelt Wachholder und Weiden. Aus der Krautschicht wurden Süß- und Sauergräser, Beifuß, Hahnenfuß und Ericaceen nachgewiesen. Torfmoose waren bereits verbreitet. In der darauf folgenden Periode einer letzten Kältephase (Jüngere Dryas) entwickelte sich eine offene gehölzarme Tundrenlandschaft. Es dominierten Süßgräser- und Sauergräserpollen, Beifuß sowie Pollen von Heliophyten (Meerträubel, Silberwurz, Sonnenröschen, Steinbrech). Baumpollen (Weiden, Wachholder) waren selten.

Alle jüngeren Horizonte die zeitlich aus dem Boreal und Atlantikum datieren, zeigten hohe Gehölzanteile, jene aus dem Boreal auch wärmere Abschnitte mit Hasel, später Linde und Eiche. Die subarktischen Heliophyten verschwanden, es dominierten Süß- und Sauergräser, sowie Beifuß und Mädesüß. Im Subatlantikum stellte sich schließlich die rezente natürliche Waldgesellschaft mit Fichte, Tanne und Buche ein. Mit dem Übergang von Jüngerer Dryas zum Boreal beschleunigte sich das Moorwachstum. Auf dem Moorkörper wuchsen Torfmoose, Wachtelweizen und Fingerkraut auf. Bereits im Boreal entwickelte sich das Zwischenmoor langsam zum Hochmoor, der Torfkörper löste sich vom Grundwasser, das Torfmoos entwickelte sich gemeinsam mit Wollgräsern zum dominanten Torfbildner. Ab dem 16. Jahrhundert sind anthropogene Beeinflussungen, wie Entwässerung und Moorsackung nachzuweisen. Es kam zum Stillstand des Moorwachstums.

Der Beginn der Moorgenese der Mothäuser Heide, einem weiteren in der Kammregion des Erzgebirges liegenden Moores, wurde auf das Präboreal vor ca. 9.000 Jahren BP datiert (Lange et al. 2005), während andere Moore deutlich jünger sind. So wurde das Alter des Hormersdorfer Moores und des Moores am Roten Wasser auf der Geyerschen Platte auf das jüngere Subatlantikum (2.500 Jahre BP) geschätzt (Seifert 1995).

4. Diskussion

4.1 Kaltzeitliche Lebensräume und kaltzeitliches Areal von S. alpestris

Bereits Büdel (1951) wusste, dass während des Höhepunktes der letzten Kaltzeit südlich des Fennoskandischen Inlandeises eine riesige Frostschutt-Tundra in der Paläarktis ausgebildet war, von West nach Ost führte und mit Lößtundren, Strauch- und Waldtundren verzahnt war (Büdel 1951: Abb. 2). Periglazial erstreckte sich die Zone des ewig gefrorenen Bodens beim Erreichen des kältesten Zeitabschnittes des Weichselglazials vor etwa 21.000 Jahren in der Westpaläarktis bis zum 45. Breitengrad. Kältesteppen und Tundren über Permafrostboden zogen sich bis in die

Ostpaläarktis entlang der Gebirgsgletscher von Alpen, Karpatenbogen, Kaukasus, Uralgebirge, Altai, Sajan und der nordostsibirischen Gebirge und endeten erst in dem damals mit dem Festland verbundenen Japanischen Inseln (Lang 1994, Wiggins & Parker 1997: Fig. 16, Dubatolov & Kosterin 2000, Haybach 2003, De Noublet-Ducoudré et al. 2006). Eine Vielzahl glaziärpaläontologischer Untersuchungen belegen, dass sich über Permafrostboden unterschiedliche periglaziale Lebensräume entwickelten (Thienemann 1950, Kurtén 1972, Nilsson 1983, Litt 1990, Lang 1994, Eissmann 1997, Lowe & Walker 1997, Nowel et al. 1997, Berklund & Björk 2004, de Noublet-Ducoudré et al. 2006, Fagan 2009, Hempel 2009).

Die ökologischen Bedingungen waren vergleichbar, mit jenen, wie sie aktuell im Permafrostgebiet Nordskandinaviens herrschen (Tabelle 1).

Neben Ähnlichkeiten in den Temperaturgängen im Jahresverlauf gibt es aber auch deutliche Unterschiede zwischen rezenten und kaltzeitlichen Bedingungen. Sie bestehen zum einen in der kaltzeitlich zumindest im Hoch- und Spätglazial deutlich höheren Aridität mit geringeren Jahresniederschlagssummen zum anderen in der kaltzeitlich in den kurzen Sommermonaten deutlich intensiveren Sonneneinstrahlung aufgrund des höheren Sommersonnenstandes in Zentraleuropa. Letzteres hatte eine stärkere Erwärmung insbesondere von Wasser- und Feuchtflächen zur Folge, welche Voraussetzung für ein deutlich artenreicheres Spektrum von feuchtigkeitsliebenden Pflanzen war. Während die rezenten nördlichen Tundrengewässer nur von wenigen Wollgräsern, Seggen, Fieberklee, Teichschachtelhalm und randlich von Torfmoosen besiedelt werden (Sahlén 1994; eigene Beobachtungen), war die Wasservegetation der kaltzeitlichen Gewässer ungewöhnlich artenreich (z.B. LITT 1990, LANG 1994, EISSMANN 1997; Nowel et al. 1997).

Da S. alpestris rezent in verschiedensten Regionen ein breites Spektrum an Gewässern besiedelt, ist das hier herrschende Klima nur kalt genug, ist es nicht nur denkbar, sondern auch wahrscheinlich, dass die Art kaltzeitlich an vielen Stellen in diesem riesigen Areal lebte. Die von verschiedenen Autoren festgestellte Bevorzugung kleinerer Gewässer stützt diese These, da in dem oberflächlich auftauenden Permafrostboden allsommerlich eine Vielzahl von Kleingewässern entstanden. Diese konnten mit einem vernetzten System von kleinen Subpopulationen, die wir heute als Metapopulationssystem bezeichnen, optimal besiedelt werden.

Das Areal von *S. alpestris* erstreckte sich während der letzten Kaltzeit somit über ein riesiges transpaläarktisches Areal, welches vom jetzigen Frankreich bis nach Ostasien reichte (Abb. 6). Gemeinsam war der überall anzutreffende Permafrostboden. Noch einige Unsicherheiten bereitet die Rekonstruktion des kaltzeitlichen Areals im Übergang von der West zur Ostpa-

Tabelle 1: Vergleich rezenter ökologischer Bedingungen im Permafrost Nordskandinaviens mit jenen des Periglazialgebietes im Weichsel-Hochglazials in Zentraleuropa, vor ca. 21.000 Jahren. Ergänzend ist der Breitengrad des Polarkreises angegeben.

	Nordskandinavien, Jetztzeit			Weichseleiszeit
	Karesuando, Schweden	Nourgam, Finnland, Station Sodankylä	Vardø, Norwegen	Periglazialgebiete in Europa
Breitengrad	68°27` Nord	67°25` Nord	70°22`Nord	In Zentraleuropa zwischen 50° und 53° Nord, in Frankreich südlich bis zum 44. Breitengrad, in Osteuropa bis zum 47. Breitengrad
Polarkreis	66° Nord			
Vegetationszone	Wald- und Strauchtundra	Subarktische Tundra	Subarktische Tundra	Kältesteppe, Tundra, Steppentundra
Klimazone	Gemäßigte Zone	Subpolare Zone	Subpolare Zone	Periglazialgebiete über Permafrost
Mittl. Jahres- temperatur	Minus 2,6°C	Minus 1,0°C	1,3°C	Ca. 6° kälter als heute (in D heute 7,8°C)
Mittl. Januar- temperatur	Minus 16°C	Minus 15,1°C	Minus 5,1°C	Ca. 18° kälter als heute (in D heute minus 1,2°C)
Mittl. Julitemperatur	12,8°C	14,1°C	9,1°C	4 10°C
Mittl. Niederschlags- menge/Jahr	443 mm	499 mm	563 mm	Ca. 200 mm
Mittl. Niederschlags- menge Juli	75 mm	65 mm	49 mm	Keine Angaben
Mittl. Niederschlags- menge Januar	23 mm	31 mm	56 mm	Keine Angaben
Sonnenschein und Sonnenscheindauer	Keine Angaben	Keine Angaben	Keine Angaben	Deutlich länger und intensiver als heute
Quelle Klimadaten	www. climate-charts.com/ locations/s/ SNO2080.php	www. ilmatieteenlaitos.fi/ weather/climate_6.html	www. climate-charts.com/ locations/n/ NO0109800098550	NILSSON (1983), LITT (1990), LANG (1994), LOWE & WALKER (1997), DE NOUBLET-DUCOUDRÉ et al. (2006), FAGAN (2009)

läarktis, da momentan noch keine Nachweise aus den Mooren des Uralgebirges vorliegen (Abb. 6 Fragezeichen).

4.2 Wie erfolgte der Übergang in die warmzeitlichen Lebensräume? Die Entstehung transpaläarktischer Refugien

Vor etwa 14.000 Jahren BP begann eine erste Erwärmungsphase nach dem Hochglazial. Es folgten jeweils kurzzeitig andauernde Kaltphasen (Älteste, Ältere und Jüngere Dryas), die jeweils durch Interstadiale (Warmphasen) unterbrochen wurden. Spätestens mit der schnellen Erwärmung im Atlantikum und dem Aufkommen der Laubmischwälder verschwanden die mitteleuropäischen kaltzeitlichen Lebensräume. S. alpestris und andere kaltzeitliche Arten wanderten den abschmelzenden Gletschern nach Norden bzw. in die

Alpen nach oder musste in den hohen Mittelgebirgen Rückzugsräume finden.

Am Beispiel des Erzgebirges soll skizziert werden, wie ein möglicher Übergang in die rezent bekannten Lebensräume erfolgt sein könnte. In der Kammregion des sächsischen und böhmischen Erzgebirges gibt es aktuell vier evtl. voneinander getrennte Vorkommensgebiete, die sich auf das Westerzgebirge im Bereich der beiden Moore Großer und Kleiner Kranichsee, auf das Fichtelberggebiet (Schlauderwiesen, Pfahlbergmoor), einige Moore bei Reitzenhain und Satzung im Mittleren Erzgebirge und auf die Moore im Osterzgebirge (Georgenfelder Hochmoor) verteilen (Abb. 7).

Kaltzeitlich war nördlich des Erzgebirges eine ausgedehnte Tundrenlandschaft ausgebildet, während in der kältesten Phase im Gebirge Dauerfirnis herrschte (Eiss-

MANN 1997). Doch bereits noch während der letzten Phase der Weichsel-Kaltzeit, im Allerød-Interstadial, entstanden in der Kammregion Gewässerlandschaften, welche den heutigen nordskandinavischen Lebensräumen von S. alpestris ähnelten. Es scheint sogar möglich, dass bereits im Meiendorf-Interstadial (vor 14.500 bis 13.800 Jahren) erste Tundrenlandschaften über Permafrost im Gebirge entstanden. Kenntnisse von solchen Landschaften haben wir aus der letzten Kältephase der Jüngeren Dryas. Die offene fast baumlose Tundra mit von Seggen und Wollgräsern bestandenen Gewässern ähnelte wohl stark den in Nordfinnland angetroffenen Aapamooren (Abb. 2). Es blieben mehrere Jahrtausende Zeit für das Einwandern in die Gebirgslebensräume, welches wohl sehr allmählich stattfand. So, wie kältegetönte Lebensräume entstanden, wurden diese besiedelt und mit zunehmender Erwärmung wanderte die Art in immer höher gelegene Gebirgslagen. In den Waldgebirgen, die durch Gipfellagen von 1.000 bis 1.200 m ü. NN gekennzeichnet sind, war die Herausbildung von Hoch- bzw. Regenmooren während des Atlantikums entscheidend für das Überleben der Art. Regenmoore sind Kälteinseln im Bergmischwald. Sie entstanden wahrscheinlich genau in der Zeit, als es allgemein zu einer starken Erwärmung kam. So wird auch der Beginn der Genese der Thüringer Regenmoore auf das ausgehende Subboreal datiert (JESCHKE & PAULSON 2002). In allen europäischen Waldgebirgen, in denen S. alpestris nachgewiesen ist, sind Hochmoore die wichtigsten Lebensräume (Boudot et al. 1990, Brockhaus 1994, 1999, 2005, Nunner & Stadelmann 1998, Sternberg 2000, Holuša 2007, 2009, Bernard et al. 2009, DE KNIJF et al. 2011).

Das rezente Fehlen in den geeigneten Mooren der Pyrenäen und der Balkangebirge kann nur damit begründet werden, dass die postglaziale Erwärmung dann so schnell verlief, dass die Art die erst im Atlantikum auch in diesen Gebirgen entstehenden Moore bzw. die bereits vorhandenen Hochgebirgsseen nicht erreichte. Auch ein starkes Indiz dafür, dass der postglaziale Lebensraumwechsel allmählich erfolgte und dabei keine größeren, unbesiedelten Areale durchquert wurden.

So erlebten die Generationen von *S. alpestris* in den Waldgebirgen einen Landschaftswechsel von der Tundrenlandschaft hin zu in hercynische Bergmischwälder eingebettete Moorlandschaften. Dieser war jedoch mit der Etablierung der Populationen in den Gebirgsmooren nicht beendet. So begann im Erzgebirge ab dem 14. Jahrhundert das große Berggeschrey in dessen Folge ganze Landstriche entwaldet und die vorhandenen Wasserressourcen nach damaligen Vermögen maximal ausgenutzt wurden (AGRICOLA 1556). Einen Eindruck der großteils entwaldeten Erzgebirgischen Landschaft vor der durch COTTA eingeführten planmäßigen Forstwirtschaft liefern die Holzschnitte aus der Chronik von LEHMANN (1699). Wie die Moore zur damaligen Zeit in die vom Wald entblößte Landschaft

eingebettet waren, wissen wir nicht, jedoch sind seit dem 12. Jahrhundert anthropogene Beeinflussungen der Moore nachgewiesen (LANGE et al. 2005), die infolge massiver zuerst indirekter, dann mit dem Beginn des Torfabbaues auch direkter Entwässerungen zum Stillstand des Moorwachstums führten. Im 19. Jahrhundert folgte die Periode der Moorentwässerung für die Kultivierung der Flächen mit Fichtenforsten. Auch diese führten zur Reduzierung der Moore sowohl zahlen- als auch flächenmäßig und zum tiefgreifenden Landschaftswandel auf den ehemaligen Moorstandorten (EDOM & WENDEL 1998, UHLMANN 2007). Schließlich wurden auf den entwässerten Standorten sowohl Fichten als auch zum Ende der DDR wegen der eskalierenden Rauchschäden sogenannte rauchresistente Gehölze (z. B. Murrey-Kiefern) auf den ehemaligen Moorstandorten kultiviert. Aber selbst in den entwässerten Moorlandschaften des oberen Berglandes überlebten Populationen von S. alpestris. So fand DIETMAR SCHUBERT in den Jahren 1998 bis 2001 bei Untersuchungen von Entwässerungsgräben mit Torfmoosverlandung in den entwässerten und mit Murrey-Kiefern aufgeforsteten Mooren Hühnerheide (ca. 750 m ü NN) und Lehmheide (ca. 760 m ü NN) bei Marienberg mehrmals Larven von S. alpestris (Brockhaus 2005).

In ihrer etwa 14.000 Jahre währenden Siedlungsgeschichte hat die Alpen-Smaragdlibelle im Erzgebirge einen Landschaftswandel von der spätglazialen Tundrenlandschaft über die mehrere 1000 Jahre währende Zeit des Miriquidi-Urwalds, die Jahrhunderte des Erzbergbaues, der Moorentwässerungen, des Torfabbaues und der geregelten Forstwirtschaft bis in die heutige Zeit überlebt. Durch die Unterschutzstellung der meisten noch existierenden Moore im Erzgebirge und stattfindende Wiedervernässungsprojekte hat sie in den bekannten Verbreitungsgebieten eine vorerst gesicherte Perspektive.

4.3 Artgenese, Arealdynamik und ökologische Variabilität von S. alpestris

Die Kältebedürftigkeit wesentlicher Phasen der Individualentwicklung und die Bevorzugung kältegetönter Landschaften und Lebensräume lassen vermuten, dass die Art ihren Ursprung in einer der Kaltzeiten der vergangenen 2,5 Millionen Jahre hatte. Vielleicht erfolgte die Kälteadaptation bereits während der Abkühlungsphase im Pliozän (siehe ANDER 1950). Uber ihr Entstehungszentrum kann nur spekuliert werden. Es ist irgendwo in den riesigen kaltzeitlichen Periglazialgebieten zu suchen und könnte sowohl in der West- als auch in der Ostpaläarktis gelegen haben. Trotz ihres riesigen Areals und der völlig isolierten rezenten Vorkommen gibt es in der Literatur keine Hinweise auf Unterartoder Rassenbildung. Das ist ein starkes Indiz dafür, dass die wenige Jahrzehntausende währenden Warmzeiten bisher nicht zur phylogenetischen Separierung ausreichten und in den Jahrhunderttausende andauernden Kaltzeiten riesige zusammenhängende Areale bewohnt werden, die einen Genfluss über die gesamte Paläarktis gewährleisten. Dabei werden eine breite Palette unterschiedlichster Lebensräume bewohnt. Torfmoosmoore der Mittelgebirge sind hierbei wohl nur warmzeitliche für die Art gerade noch als Rückzugsräume geeignete Extremstandorte.

Dank

Vielen Kollegen bin ich für die Bereitstellung von Literatur oder die Übermittlung von Fundangaben zu Dank verpflichtet. Nennen möchte ich Dr. Naomi Ishizawa, Japan, Dr. Oleg Kosterin, Russland, Cosmin O. Manci, Rumänien, Dr. Pawel Buczynski, Polen, Martin Waldhauser, Tschechische Republik, Prof. Dr. Hans Malicky, Österreich, Dr. Hansruedi Wildermuth, Schweiz sowie Dr. Florian Weihrauch, Martin Schorr, Dr. Mathias Lohr, Ralf Küttner und Prof. Dr. Günther Köhler, Deutschland.

ASMUS SCHRÖDER und SAMI KARJALAINEN halfen bei der Vorbereitung der Skandinavien-Fahrt. Für intensive Diskussionen zum Thema danke ich Dr. Günther Peters und Stefan Meng, Deutschland, sowie Prof. Dr. Hans Malicky, Österreich und Dr. Oleg Kosterin, Russland. Ein besonderer Dank gebührt Prof. Dr. Günther Köhler für seine förderlich-kritische Bearbeitung eines ersten Manuskriptentwurfes und für die Ermunterung, das Thema weiter zu strukturieren. Für die Unterstützung bei der Erstellung der englischen Summary danke ich Frau Sylvia Berghänel. Prof. Dr. Dr. h. c. Bernhard Klausnitzer danke ich für die freundliche Bereitschaft, den Text in den Entomologischen Nachrichten und Berichten abzudrucken.

Literatur

- AGRICOLA, G. (1556): De rere Metallica Libri XII. Qvibus Officia, Instrumenta, Machinæ, ac omnia denique ad Metallicam spectantia, non modo luculentissimè describuntur, sed & per effigies, suis locis insertas, adiunctis Latinis, Germanicisque appellationibus ita ob oculos ponuntur, ut clarius tradi non possint. Paris.
- ANDER, K. (1949): Die boreoaipinen Orthopteren Europas. Opuscula Entomologica 14: 89-104.
- ANDER, K. (1950): Zur Verbreitung und Phänologie der boreoalpinen Odonaten der Westpaläarktis. Opuscula Entomologica 15: 53-71.
- Baumann, K. (2001): Habitat und Vergesellschaftung von *Somatochlora alpestris* und *S. arctica* im Nationalpark Harz (Odonata: Corduliidae). Libellula **20**: 47-67.
- Baumann, K. (2011): Auswirkungen der Wiedervernässung von Mooren im Harz auf die Libellenfauna, insbesondere *Somatochlora alpestris* und *S. arctica*. 30 Jahrestagung der Gesellschaft deutschsprachiger Odonatologen (GdO e. V.) 18.-20. März 2011 in Lübeck. Kurzfassung der Vorträge: 8-9.
- Belyshev, B. F. (1973): Strekos Sibiri (Odonata) The Dragonflies of Siberia (Odonata). Nauka, Novosibirsk.
- Berklund, B. E. & Ś. Björck (2004): Die Vereisungen im Laufe der Zeiten. In: Burenhult, G. (Hrsg.): Menschen der Urzeit. Karl Müller. Köln: 82-85.
- BERNARD, R., P. BUCZYŃSKI, G. TOŃCZYK, J. WENDZONKA (2009): Atlas rozmieszczenia ważek (Odonata). A distribution atlas of the dragonflies (Odonata) in Poland. Bogucki Wydawnictwo Naukowe. – Poznań: 142-143.
- Bernard, R. & B. Daraz (2010): Relict occurence of East Palaearctic dragonflies in northern European Russia, with first records of *Coenagrion glaciale* in Europe (Odonata: Coenagrionidae). International Journal of Odonatology 13: 39-62.

- Bernard, R. & T. Schmitt (2010): Genetic poverty of an extremely specialized wetland species, *Nehallenia speciosa*: implications for conservation (Odonata: Coenagrionidae). Bulletin of Entomological Research 100: 405-413.
- Beschovski, V. L. (1994): Insecta, Odonata. Fauna Bulgarica 23. Sofia
- Borkowski, A. (1985): Owady (Insekten). In: Karkonosze polskie. Wrocław.
- BOUDOT, J.-P., G. JACQUEMIN & P. GOUTET (1990): Odonates des lacs et tourbiéres á sphaignes des Haute-Vosges, France. Opuscula zoologica Fluminensia 52: 1-11.
- Brockhaus, T. (1994): Alpen-Mosaikjungfer (Aeshna caerulea [Ström) und Alpen-Smaragdlibelle (Somatochlora alpestris [Stuys]) in einigen Regenmooren der Tschechischen Republik und in den mitteleuropäischen Waldgebirgen (Insecta: Odonata: Aeshnidae, Corduliidae). Faunistische Abhandlungen Staatliches Museum für Tierkunde Dresden 19: 145-152.
- BROCKHAUS, T. (1999): Record of Aeshna subartica elisabethae Djakonov, 1922 and Somatochlora alpestris (Selys, 1840) from Sijec peat-bog at Pokljuka Plateau, NW Slovenia (Anisoptera: Aeshnidae, Corduliidae). – Exuviae 6: 1-13.
- BROCKHAUS, T. (2005): Alpen-Smaragdlibelle. Somatochlora alpestris (Sélys, 1840). In: Die Libellenfauna Sachsens. Natur & Text Rangsdorf: 208-211.
- Brockhaus, T. (2007a): Überlegungen zur Faunengeschichte der Libellen in Europa während des Weichselglazials (Odonata). Libellula 26: 1-17.
- BROCKHAUS, T. (2007b): Bildet der Jenissei eine pleistozän entstandene Faunengrenze? Eine Diskussion am Beispiel der paläarktischen Libellenfauna (Odonata). Entomologica Romanica 12: 41-59.
- BÜDEL, J. (1961): Die Klimazonen des Eiszeitalters. Eiszeitalter und Gegenwart. – Jahrbuch der Deutschen Quartärvereinigung 1: 16-26
- D'AMICO, F. (2002): Le peuplement d'ódonates d'ûne zone humide de montagne: la «tourbiére» de Piet (Pyrénées-Atlantiques, France). – Martinia 18: 135-145.
- Danks, H. V. (2007): How aquatic insects live in cold climate. Canadian Entomologist 139: 443-471.
- DE KNIJF, G., U. FLENKER, C. VANAPPELGHEM, C. O. MANCI, V. J. KALKMAN & H. DELMODER (2011): The status of two boreo-alpine species, Somatochlora alpestris and S. arctica, in Romania and their vulnerability to the impact of climate change (Odonata: Corduliidae). International Journal of Odonatology 14: 111-126
- DE LATTIN, G. (1956): Die Ausbreitungszentren der holarktischen Landtierwelt. Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft Hamburg: 380-410.
- Deliry, C. (Ed.) (1997): Atlas des Libellules de la Region Rhone Alpes. Sympetrum. Revue d'Odonatologie 14.
- DE NOUBLET-DUCOUDRÉ, N., A. FOUCAULT, D. LUNT, M. KAGEYAMA & S. CHARBIT (2006): R\u00e4tsel der Eiszeit. – Spektrum der Wissenschaft 1: 36-43.
- DUBATOLOV, V. V. & O. KOSTERIN (2000): Nemoral 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., A. YU. HARITONOV, O. E. KOSTERIN, E. I. MALIKOVA & O. POPOVA (2005): A review of the Odonata of Kamtchatka Peninsula, Russia. – Odonatologica 34: 131-153.
- EBERHARD, T. (1991): Colonization in metapopulations: a review of theory and observations. Biological Journal of the Linnean Society 42: 105-121.
- EDOM, F. & D. WENDEL (1998): Grundlagen zu Schutzkonzepten für Hang-Regenmoore des Erzgebirges. Ökologie und Schutz der Hochmoore im Erzgebirge. – Sächsische Landesstiftung Natur und Umwelt, Dresden: 31-77.
- EISSMANN, L. (1997) Das quartäre Eiszeitalter in Sachsen und Nordostthüringen. – Altenburger Naturwissenschaftliche Forschungen 8: 1-98
- FAGAN, B. (Hrsg.) (2009): Die Eiszeit. Leben und Überleben im letzten großen Klimawandel. – Theiss, Stuttgart.
- GRAND, D. & J.-P. BOUDOT (2006): Les Libellules de France, Belgique et Luxembourg. Biotope, Mèze [Collection Parthénope].
- HANSKI, I. (1991): Single-species metapopulation dynamics: concepts, models and observations. Biological Journal of the Linnean Society 42: 17-38.
- HANSSON, L. (1991): Dispersal and connectivity in metapopulations.
 Biological Journal of the Linnean Society 42: 89-103.

- HAYBACH, A. (2003): Zoogeographische Aspekte der Eintagfliegenbesiedlung Deutschlands (Insecta, Ephemeroptera). – Verhandlungen Westdeutscher Entomologentag [2002] Düsseldorf: 187-209.
- HEMPEL, W. (2009): Die Pflanzenwelt Sachsens von der Späteiszeit bis zur Gegenwart. Weißdorn-Verlag, Jena.
- HOLDHAUS, K. (1912): Kritisches Verzeichnis der boreoalpinen Tierformen (Glazialrelikte) der mittel- und südeuropäischen Hochgebirge. – Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien 26: 399-438.
- HOLUSA, O. (2007): Somatochlora alpestris (SÉLYS, 1840). In: DOLNÝ, A., D. BÁRTA, M. WALDHAUSER, O. HOLUSA, L. HANEL & R. LIZLER (Eds.): Vážky České Republiky/The Dragonflies of the Czech Republic. Vlaším: 472-477.
- HOLUŠA, O. (2009): New records of *Cordulegaster bidentata* and *Somatochlora alpestris* in the Ukrainian Carpathians (Odonata: Cordulegasteridae, Corduliidae). Libellula **28**: 191-201.
- IENISTEA, M. A. (1956): Contribuţiuni la cunoaşterea faunei de odonate din regiunea Sinaia. Analele Universitatii Bucuresti C. I. Parhon / Seria stiintele naturii 12: 151-153.
- ISHIDA, S., K. ISHIDA, K. KOJIMA & M. SUGIMURA (1998): Illustrated guide for identification of the Japanese Odonata. – Tokai University Press, Japan.
- JANETSCHEK, H. (1954): Ein neues inneralpines Nunatakrelikt aus einer für die Alpen neuen Gattung (Ins., Thysanura). Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften in Wien, mathematischnaturwissenschaftliche Klasse, Abteilung 1, 163, 8: 541-548.
- JESCHKE, L. & CH. PAULSON (2002): Moore in den Kammlagen des Thüringer Waldes und des westlichen Schiefergebirges. – Naturschutzreport 19: 13-82.
- JOHANSSON, F. & A. N. NILSSON (1991): Freezing tolerance and drought resistence of *Somatochlora alpestris* (Sélys) larvae in boreal temporary pools (Anisoptera: Corduliidae). – Odonatologica 20: 245-252.
- KARJALAINEN, S. (2010): New records of Somatochlora sahlbergi from Finland. – Vortrag auf dem 1st European Congress on Odonatology, July 2010, Portugal.
- Keller, J.-A. (2002): Bedeutende Fossilvorkommen des Quartärs in Thüringen. Teil 3: Insekten. – Beiträge zur Geologie in Thüringen, N. F. 9: 173-186.
- KNAUS, P. (1999): Untersuchungen zur Emergenz, zur Mobilität und zum Paarungssystem an einer Metapopulation von Somatochlora alpestris (SELvs 1840) in den Zentralalpen (Anisoptera: Cordulidae). – Diplomarbeit, Universität Zürich, 65 S.
- KNAUS, P. (2000): Emergenzstudien an Somatochlora alpestris in den Zentralalpen (Odonata: Corduliidae). – Libellula 19: 117-142
- KNAUS, P. & H. WILDERMUTH (2002): Site attachment and displacement of adults in two alpine metapopulations of Somatochlora alpestris (Odonata: Corduliidae). International Journal of Odonatology 5: 111-128.
- KOSTERIN, O. (2005): Western range limits and isolates of eastern odonate species in Siberia and their putative origins. – Odonatologica 34: 219-242.
- KURTÉN, B. (1972): The Ice Age. Rupert Hart-Davis LTD, London.
- Lang, G. (1994): Quartäre Vegetationsgeschichte Europas. Methoden und Ergebnisse. Gustav Fischer, Jena
- LANGE, E., A. CHRISTL & H. JOOSTEN (2005): Ein Pollendiagramm aus der Mothäuser Heide im oberen Erzgebirge unweit des Grenzüberganges Reitzenhain. Beiträge zur Frühgeschichte und zum Mittelalter Osthüringens 2: 153-169.
- Lee, S.-M. (1996): Dragonflies (Odonata) of Korean Peninsula. Bulletin of the KACN 15: 73-114.
- Lehmann, Ch. (1699): Historischer Schauplatz derer natürlicher Merckwürdigkeiten in dem Meißnischen Ober-Erzgebirge. Leipzig.
- LEHMANN, G. (1985): Beitrag zur Kenntnis von Aeshna coerulea STRÖM 1783 und A. subarctica WALK. 1908 in Nordtirol (Austria). – Libellula 4: 117-137.
- LEROY, T. (2006): Évolution du peuplement d'Odonates adultes au cours d'une saison sur les rives d'un lac-tourbière d'Auvergne (France). – Martinia 22: 109-118.
- Lirr, T. (1990) Pollenanalytische Untersuchungen zur Vegetationsund Klimaentwicklung während des Jungpleistozäns in den Bekken 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. hylas (TRYBOM, 1889), C. johanssoni (WALLENGREN, 1894) und C. glaciale (SÉLYS, 1872) mit Bemerkungen zur postglazialen Ausbreitung ostpaläarktischer Libellen. Odonatologica 21: 421-442
- Lowe, J. J. & M. J. C. Walker (1997): Reconstructing Quartenary Environments. 2nd Edition. – Pearson. Essex.
- MALICKY, H. (1990): Spuren der Eiszeit in der Trichopterenfauna Europas (Insecta, Trichoptera). Rivista di Idrobiologia 27 [1988]: 247-297.
- MARINOV, M.: The Dragonflies of Bulgaria. http://odonata.biodiversity.bg/prior_en.htm, - Stand: 09 July 2007.
- MÜLLER, J. (1987): Nachweis der boreo-alpinen Somatochlora alpestris (Sélys, 1840) im Brockenhochmoor des NSG Oberharz. Entomologische Nachrichten und Berichte 31: 230-232.
- MULNET, D. (2002): Étude comparative de l'émergence de plusieurs espèces d'Odonates de tourbière. – Actes des Premières et secondes Rencontres odonatologique de France 2002: 91-108.
- NILSSON, T. (1983): The Pleistocene. Geology and Life in the Quartenary 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
- NUNNER, A. & H. STADELMANN (1998): Alpen-Smaragdlibelle. Somatochlora alpestris (Sélys 1840). In: Libellen in Bayern. Ulmer, Stuttgart: 150-151.
- OLIAS, M. & A. GÜNTHER (2007): Alpen-Smaraglibelle (Somatochlora alpestris) bodenständig im Hochmoor bei Deutscheinsiedel im Osterzgebirge Entwicklung der Libellenfauna des Deutscheinsieder Moores nach Revitalisierungsmaßnahmen. Mitteilungen des Naturschutzinstitutes Freiberg 3: 40-45.
- Pax, F. (1937): Die Moorfauna des Glatzer Schneeberges. Beiträge zur Biologie des Glatzer Schneeberges 3: 237-266.
- PHOENIX, J. & W. HENTSCHEL (2006): Neue Nachweise von Aeshna subarctica elisabethae DJAKONOV, 1922 und Somatochlora alpestris (SELYS, 1840) aus dem böhmischen Teil des Erzgebirges (Krušne Hory). Vážky 2005. Sbornik referátů VIII: celostátniho semináře odonatologů ve Ždarských vršich, ZO ČSOP Vlašim 2006: 167-174.
- PHOENIX, J. & W. HENTSCHEL (2009): Die Hochmoore um Přebuz/ Frühbuss, Rolava/Sauersack und Jeleni/Hirschenstand (Erzgebirge) – bedeutsame Lebensräume für moorgebundene Libellenarten. – Sbornik Oblastniho muzea v Mostě, řada přirodovědná 31: 31-42.
- REINIG, W. F. (1937): Die Holarktis. Ein Beitrag zur diluvialen und alluvialen Geschichte der zirkumpolaren Faunen- und Florengebiete. – Gustav Fischer Jena.
- Sahlén, G. (1996): Sveriges Trollsländor. Fältbiologerna, Stockholm.
- SANDHALL, A. (1987): Trollsländor i Europa. Interpublishing, Stockholm.
- SCHIEMENZ, H. (1970): Die Alpen-Smaragdlibelle im Erzgebirge. Naturschutzarbeit und naturkundliche Heimatforschung in Sachsen 12: 38.
- SCHMITT, T. (2007): Molecular biogeography of Europe: Pleistocene cycles and postglacial trends. Frontiers in Zoology 4: 11.
- SCHMITT, T. & J. C. HABEL (2010): Einmal Europa und zurück: Die molekulare Biogeographie und Ökologie des Schachbrettfalter-Artenkomplexes *Melanargia galathea/lachesis*. Vortrags-Zusammenfassung vom Westdeutschen Entomologentag 2010, Düsseldorf.
- Schneider, E. (1972): Somatochlora alpestris Selys (Odonata) in Munți Retezat a doua semnalare pentru Carpații Românești. [Somatochlora alpestris Selys (Odonata) im Retezat-Gebirge eine Zweitmeldung für die Rumänischen Karphaten.]. Stud. Şi Com., Şt. Nat. Muz. Brukenthal, Sibiu 17: 273-275.
- SCHÖTTNER, A. (1939): Zum Vorkommen von Somatochlora alpestris Sellys im Erzgebirge. Entomologische Rundschau 56: 185-187.
- SCHUBERT, K. (1929): Geradflügler und Libellen des Altvatergebirges. Zeitschrift für Insektenbiologie 24: 251-255.
- SEIFERT, M. (1995): Vegetationsgeschichtliche Untersuchung der Moore Hormersdorf und Rotes Wasser. – Im Auftrag des Sächsischen Landesamtes für Umwelt und Geologie, unveröff., 18 S. + Anlagen.
- Seifert, M. (2000): Vegetationsgeschichtliche Untersuchungen im Moor am Pfahlberg ("Pfahlbergmoor"). Im Auftrag des Sächsi-

schen Landesamtes für Umwelt und Geologie, unveröff., 17 S. + Anlagen.

SEIFERT-EULEN, M. (2005): Präsentation von Forschungsergebnissen der Pollenanalyse aus Erzgebirgischen Mooren. - Beitrag zur Fachveranstaltung zum Moorprogramm des Naturparks Erzgebirge-Vogtland am 28.05.2005 in Schlettau.

SKVORTSOV, V. E. (2010): The dragonflies of Eastern Europe and Caucasus: An illustrated guide. - KMK Scientific Press Ltd, Moscow.

STERNBERG, K. (1982): Libellenfauna (Odonata) in Hochmooren des Südschwarzwaldes. - Telma 12: 99-112.

STERNBERG, K. (1989): Ergebnisse quantitativer Exuvienaufsammlungen in einigen Mooren des südlichen Hochschwarzwaldes, Bundesrepublik Deutschland: Eine vorläufige Auswertung (Odonata). - Opuscula zoologica Fluminensia 34: 21-26.

STERNBERG, K. (1990): Autökologie von sechs Libellenarten der Moore und Hochmoore des Schwarzwaldes und Ursachen ihrer Moorbindung. - Inaugural-Dissertation Albert-Ludwigs-Univer-

sität Freiburg i. Br., 431 S.

STERNBERG, K. (1995): Regulierung und Stabilisierung von Metapopulationen bei Libellen, am Beispiel von Aeshna subarctica elisabethae DJAKONOV im Schwarzwald (Anisoptera: Aeshnidae). -Libellula 14: 1-39.

STERNBERG, K. (1998): Die postglaziale Besiedlung Mitteleuropas durch Libellen, mit besonderer Berücksichtigung Südwestdeutschlands (Insecta, Odonata). - Journal of Biogeography 25: 319-337.

STERNBERG, K. (2000): Somatochlora alpestris (Sélys, 1840). In: Die Libellen Baden-Württembergs, Band 2. - Stuttgart: 236-250.

St. Quentin, D. (1938): Die europäischen Odonaten mit boreoalpiner Verbreitung. - Zoogeographica 3: 485-493.

St. Quentin, D. (1960) Die Odonatenfauna Europas, ihre Zusammensetzung und Herkunft. - Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Systematik, Geographie und Biologie der Tiere 87: 301-316. Straka, V. (1990): Vazky (Odonata) Slovenská. Zbornik Zbornik

Slovenského Národneho Múzea Přiroda 36: 121-147.

THIENEMANN, A. (1950): Verbreitungsgeschichte der Süßwassertierwelt Europas. - Schweizerbarth, Stuttgart.

THOR, S. (1926): Über das glaziale Relikt Hygrobates albinus Sig THOR und die Zeit der Verbreitung des Tieres. - Archiv für Hydrobiologie 16: 399-416.

Turgeon, J. & M. A. Mc Peek (2002): Phylogeographic analysis of a recent radiation of Enallagma damselflies (Odonata: Coenagrionidae). - Molecular Ecology 11: 1989-2001

TURGEON, J., Ř. STOKS, R. A. THUM, J. M. BROWN & M. A. MCPEEK (2005): Simultaneous Quarternary Radiations of Three Damselfly Clades across the Holarctic. - The American Naturalist 165: 78-107.

UHLMANN, R. (2007): Das Moorschutzprojekt des Naturparks Erzgebirge/Vogtland - Bestandsaufnahme, Maßnahmenkatalog und Umsetzung. Praktischer Moorschutz im Naturpark Erzgebirge/ Vogtland. – Sächsische Landesstiftung für Natur und Umwelt, Grillenburg: 9-18.

Waldhauser, M & I. Waldhauserová (2007): Zajimavé nálezy vážek (Odonata) v Libereckém kraji. Interesting findings of dragonflies in the Liberec Region. - Sbornik Severočeského

Muzea, Přirodni Vědy, Liberec 25: 39-48.

WIGGINS, G. B. & C. R. PARKER (1997): Caddisflies (Trichoptera) of the Yukon, with Analysis of Beringian and Holarctic Species of North America. In: Danks, H. V. & J. A. Downes (Eds.): Insects of the Yukon. - Biological Survey of Canada (Terrestrial Arthropods). Ottawa: 787-866.

WILDERMUTH, H. (2008): Die Falkenlibellen Europas. Die Neue Brehm-Bücherei 653. Westarp Wissenschaften. - Hohenwarsle-

WILDERMUTH, H. & P. KNAUS (2002): The impact of incidental summer snowfall on two alpine metapopulations of Somatochlora alpestris (Selys) (Anisoptera: Corduliidae). - Odonatologica 31: 55-63.

WITTMER, M. (1991): Moorlibellen im Nationalpark Bayerischer Wald. - Nationalpark 1: 22-25.

Yокоуама, Т. (2006): Odonata of Kumanonuma on Mt. Ashibetsudake: re-examination of Somatochlora alpestris. - Bulletin of the Hokkaido Odonatological Society 17: 10-11.

YOKOYAMA, T & Y. HIROSE (1998): Records of Somatochlora alpestris from the lowest altitude at Daisetsu Mts. - Tombo 41: 40.

ZEUNER, F. (1934): Die Orthopteren aus der diluvialen Nashornschicht von Starunia (polnische Karpathen). - STARUNIA 3: 1-17.

ZIMMERMANN, W. (1976): Faunistisch-ökologische Analyse der Odonatenfauna westthüringischer Gewässer (Insecta, Odonata). Abhandlungen und Berichte Museum der Natur Gotha 1976: 19-

ZIMMERMANN, W. (2002): Zur Libellenfauna der Hochmoore und Sauer-Zwischenmoore des Thüringer Waldes. - Naturschutzreport 19: 101-115.

Manuskripteingang: 19.10.2011

Anschrift des Verfassers: Dr. Thomas Brockhaus An der Morgensonne 5 D-09387 Jahnsdorf/Erzgebirge

BUCHBESPRECHUNGEN

Tagfalter in unserer Region. In: Natur in Oberhavel 11 (2012), 52 Seiten. Hrsg.: Landkreis Oberhavel (Brandenburg), Abt. Öffentlichkeitsarbeit.

Die 11. Ausgabe dieser Schriftenreihe beschäftigt sich mit den Tagfaltern. Die Region der Oberen Havel ist ja durch Persönlichkeiten wie das Ehepaar Ernst und HERTHA URBAHN und ERICH HAEGER weit über die Grenzen des behandelten Gebietes, ja des Landes, hinaus bekannt geworden. Entsprechend werden sie auch in dieser Broschüre gewürdigt. Im Grußwort des Landrates ist zu lesen, dass als Autoren Frank CLEMENS, PETRA DRUSCHKY und ECKHARD SCHEIBE fungieren. Recht treffende Worte findet der Herr Landrat, sie sollen daher zitiert werden: sie schufen auch ein für jedermann verständliches Nachschlagewerk, das zu Erkundungstouren in Felder und Wiesen einlädt. Dazu werden wichtige Hintergrundinformationen geliefert ..." und an anderer Stelle: "Auf jeder Seite warten nicht nur interessante Fakten über unsere Tagfalter-Vielfalt in Oberhavel, sondern auch wirklich außergewöhnliche Fotos. Sie lassen Groß und Klein in die Welt der Schmetterlinge eintauchen ..."

In dem genannten Sinne werden die einzelnen Arten im populärwissenschaftlich beschreibenden Stil besprochen und mit Naturaufnahmen - vorwiegend der Falter - untersetzt. Auf einer beigefügten Karte des Landkreises Oberhavel sind die Schutzgebiete dargestellt und Schwerpunkte der Schmetterlingsvorkommen hervorgehoben. Zwei spezielle Kapitel sind noch "Schmetterlinge im Garten" und "Aktuelle Tagfalterbeobachtungen in unserem Landkreis" Letzteres informiert über das "Tagfaltermonitoring Deutschland", das auch im Landkreis Oberhavel mit 11 Transektstrecken durchgeführt wird. So bleibt zu hoffen, dass möglichst viele Bürger diese mit Liebe und Akribie durch Autoren, Bildautoren und Herausgeber erstellte Broschüre zur Hand nehmen und sich für die Entomologie begeistern lassen.

ROLF REINHARDT, Mittweida

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Entomologische Nachrichten und Berichte

Jahr/Year: 2012

Band/Volume: 56

Autor(en)/Author(s): Brockhaus Thomas

Artikel/Article: <u>Wie kam Somatochlora alpestris (Sélys) in die zentraleuropäischen</u> <u>Gebirge? Der Lebensraumwechsel einer stenothermen transpaläarktisch verbreiteten</u>

Kaltzeitart am Beispiel des Erzgebirges (Sachsen) (Odonata, Anisoptera,

Corduliidae). 17-28