

Bildet der Jenissei eine pleistozän entstandene Faunengrenze? Eine Diskussion am Beispiel der paläarktischen Libellenfauna (Odonata)

Thomas BROCKHAUS

Summary

The current distribution of many palaeartic dragonflies can be explained by a hypothetic peri-glacial fauna that existed through the entire ice age. This amends the established hypotheses claiming the sole re-immigration from refugia in post-glacial times. The peri-glacial dragonfly fauna may be the cold-tolerant part of a pre-glacial pliocene fauna. With the new hypothesis the following types of distribution of palaeartic dragonflies can be explained:

- species with a trans-palaeartic east to west distribution, e. g. *Lestes sponsa*, *Sympetrum danae*
- species with a trans-palaeartic east to west distribution, centring in the boreal zone, e. g. *Aeshna crenata*, *Somatochlora sahlbergi*
- western and eastern palaeartic distributions of subspecies and closely related species, e. g. *Leucorrhinia rubicunda* and *L. intermedia*
- cold-tolerant species with a disjunctive distribution, e. g. *Coenagrion hylas*, *Somatochlora alpestris*

More types of distribution are presented, such as western and eastern palaeartic ranges and ranges which are the results of refugia (*Coenagrion mercuriale*, *Somatochlora meridionale*, *Ischnura aralensis*).

During the peak of the Saale glacial period when even western Siberia was covered by an ice-sheet parts of the peri-glacial fauna were probably subdivided into eastern and western populations. This may have happened near the Jenissei river or further east around the Jenissei, Western and Eastern Sajan mountain ranges. The genetic differentiation of these populations led to their current status as subspecies or species. The ranges of some cold-tolerant species disintegrated after the ice-age leading to boreo-montane and other disjunctions.

Keywords: Odonata, Zoogeography, palaeartic Dragonfly fauna, peri-glacial fauna

Zusammenfassung

Die rezente Verbreitung vieler paläarktischer Libellen kann in Ergänzung zu bisherigen Hypothesen, die ausschließlich postglaziale Besiedlungsprozesse aus pleistozänen Refugien postulieren, auch mit einer hypothetischen in allen Glazialen lebenden Periglazialfauna erklärt werden. Diese ist vielleicht der kälteadaptierte Teil einer präglazialen Pliozänfauna. Mit der Hypothese können folgende Verbreitungstypen paläarktischer Libellen erklärt werden.

- Arten mit transpaläarktische Ost-West-Verbreitung, z.B. *Lestes sponsa*, *Sympetrum danae*
- Arten mit transpaläarktische Ost-West-Verbreitung und borealem Schwerpunkt, z.B. *Aeshna crenata*, *Somatochlora sahlbergi*
- West- und Ostpaläarktische Verbreitung von Unterarten oder Schwesternarten, z.B. *Leucorrhinia rubicunda* und *L. intermedia*

- Kälteadaptierte Arten mit disjunkter Verbreitung, z.B. *Coenagrion hylas*, *Somatochlora alpestris*

Als weitere Verbreitungstypen werden west- und ostpaläarktische Areale dargestellt sowie Areale, die aus einer glazialen Refugialfauna hervorgegangen sind (*Coenagrion mercuriale*, *Somatochlora meridionale*, *Ischnura aralensis*).

Ein Teil der periglazialen Fauna wurde wahrscheinlich in den stärksten Vereisungsphasen der Saaleiszeit als auch Westsibirien von einem Eispanzer bedeckt war, vielleicht im Bereich des Jenissei und der östlich des Jenissei gelegenen Gebirge (Jenisseirücken und Östlicher und Westlicher Sajan) in östliche und westliche Populationen geteilt, deren genetische Differenzierung rezent Unterart- oder Artniveau erreicht hat. Die Areale mancher kälteverträglicher Arten zerrissen nach den Glazi-

alen und es kam zu boreomontanen und anderen Disjunktionen.

Einleitung

Die odonatologische Faunistik hat in den vergangenen 20 Jahren enorme Fortschritte erzielt. Das liegt neben der Eignung der Libellen als Modellgruppe für verschiedene wissenschaftliche Fragestellungen auch an der zunehmenden allgemeinen Popularität dieser Insekten. Neue, exzellente Bestimmungswerke (z.B. WILSON, 2004a, DIJKSTRA & LEWINGTON, 2006) erleichtern die Bestimmung der Arten. Die bisher v.a. auf nationaler Ebene organisierten faunistischen Aktivitäten („Landesfaunen“) werden dabei in neuester Zeit durch Projekte ergänzt, die über Landesgrenzen hinweg gehen. Genannt seien nur die länderübergreifenden Verbreitungsdarstellungen der nach der EU-FFH-Richtlinie (Fauna Flora Habitat) besonders zu schützenden Arten (VAN HELSDINGEN et al., 1996) sowie das von VINCENT J. KALKMAN koordinierte ehrgeizige Projekt einer europäischen Libellenfauna, ohne den russischen Anteil Europas. Parallel hierzu bemüht sich VLADIMIR SKVORTZOV um die Erstellung einer Fauna des russischen Teils Europas. Dieser nimmt immerhin über 40 % der Fläche des europäischen Kontinents ein und geht damit weit über den Rahmen einer „üblichen“ Landesfauna hinaus. Auch auf dem asiatischen Kontinent gibt es vielfältige faunistische Aktivitäten, die uns bald neue und wichtige Informationen über die Verbreitung vieler Arten geben werden.

Vorliegende Arbeit kann und will den hierbei zu erwartenden Ergebnissen nicht vorgreifen. Sie möchte vielmehr einen Beitrag liefern, dass für die Vielzahl neuer Informationen, die aus faunistischen Aktivitäten in Europa und Asien resultieren und noch zu erwarten sind, der biogeografische Rahmen fortentwickelt wird. Ein Rahmen, der für die Zoogeografie im Allgemeinen (z.B. DE LATTIN, 1956, 1967, BĂNĂRESCU, 1990, 1992) und für die Libellen im Besonderen (ST. QUENTIN, 1960, DEVAL, 1976, BELYSHEV & HARITONOV, 1981, 1983) entwickelt sowie durch den Autor um die Diskussion zu einer periglazialen Libellenfauna erweitert wurde (BROCKHAUS, 2007). Das ist wichtig, um in Zukunft nicht nur bessere Kenntnisse über die Verbreitung der Arten zu haben, sondern auch deren Genese zu verstehen. Oder anders ausgedrückt, wenn unsere chorologischen Kenntnisse immer besser werden, müssen wir auch die dahinter stehenden Faunengeschichten besser verstehen. Nur so können wir mit einigermaßen guter Gewissheit vorsichtige Prognosen

über die weitere Entwicklung von Artarealen geben. Diese sind sowohl für den internationalen Artenschutz notwendig als auch Grundlage für die Prognose der Faunenentwicklung im Rahmen der sich vollziehenden klimatischen Änderungen.

Der Schwerpunkt dieser Arbeit liegt in der zoogeografischen Ost-West-Verbreitung von Arten auf dem euroasiatischen Doppelkontinent. Die chinesische Libellenfauna bleibt weitgehend unberücksichtigt, da sie erst äußerst unvollkommen bekannt ist (WILSON, 2004b). Die sogenannte JOHANNSEN-Linie, welche östlich des Jenissei eine Grenze zwischen West- und Ostpaläarktis darstellen soll (MÜLLER-MOTZFELD, 2006), spielt hierbei vielleicht eine besondere Rolle. Bereits BARTENEF (1912) formulierte: „Ob in dieser Epoche in Westsibirien eine Vereisung stattgefunden, oder nicht, beweist ihre Odonatenfauna durch ihre Einförmigkeit (...), dass die Eiszeit in einer oder der anderen Weise verderblich auf seine Fauna einwirkte, nicht weniger als auf die Fauna des Europäischen Russlands.“ Und REINIG (1937) ergänzte: „Auch aus den BERGSchen Listen ... geht die starke glaziale Dezimierung der westsibirischen Fauna deutlich hervor.“ Anhand der aktuellen faunistischen Kenntnisse der Libellenfaunen des nördlichen Teils Eurasiens soll dies nachfolgend genauer untersucht und diskutiert werden.

Material und Methoden

Analysiert wurden Faunenübersichten aus verschiedenen Regionen Eurasiens. Während in vielen Teilen Europas und im sibirischen Teil Russlands eine lange faunistische Tradition besteht, erfuhr die Faunistik in einigen unerforschten Regionen Zentral-, Mittel- und Innerasiens erst in den letzten Jahren einen Wissenszuwachs (PETERS, 1985, KOSTERIN, 1999, BORISOV, 2001, CHAPLINA, 2001a, DUMONT, 2003, KOSTERIN & ZAIKA, 2003). Die Übersichten reichen von einfachen Artenlisten (z.B. BORISOV 2001) über kommentierte Check-Listen (z.B. MÜLLER & SCHORR, 2001) bis hin zu umfangreichen Landesfaunen (z.B. BELYSHEV, 1976, FOGH, 1998). Einen Überblick über die ausgewerteten Faunen gibt die Tabelle.

Faunenvergleiche und Verbreitungsmuster

Um Faunen qualitativ vergleichen zu können, bedarf es eines objektiven Wertes. Diesen kann der SÖRENSEN-Quotient (Quotient of similarity) liefern, der in der Ökologie zum einfachen Vergleich der Faunen zweier Gebiete genutzt wird (TISCHLER, 1975, MÜHLENBERG, 1993). Er wurde nach der Gleichung $QS = (2G / (S_A + S_B)) * 100$ errechnet.

Tabelle: Euroasiatische Faunen, die im vorliegenden Artikel ausgewertet wurden.

Table: Euroasiatic faunae which was analysed in the present paper

Region/Land	Quelle
Bulgarien	BESCHOVSKI (1994) MARINOV (2007)
Dänemark	FOGH (1998)
Deutschland	MÜLLER & SCHORR (2001)
Frankreich	DOMMANGET (1995)
Großbritannien	MERRITT et al. (1996)
Schweden	SAHLÉN (1996)
Ungarn	DEVAI (1976a)
Weißrussland	BUCZYNSKI et al. (2006)
Sibirien	BELYSHEV (1973)*
Südrural	YANYBAEVA et al. (2006)
Novosibirsk-Region	KOSTERIN et al. (2001)
Tom	DRONZIKOVA (2001)
Republik Tuva	KOSTERIN & ZAIKA (2003)
Daurien	KOSTERIN (1999)
Mittelasien	BORISOV (2001) CHAPLINA (2001a) REINHARDT & SAMIETZ (2003)
Russischer Ferner Osten (RFO)	BELYSHEV (1973)*
Okhotsk Seabord	HARITONOV & MALIKOVA (1998)
Amurgebiet	Haritonov & Malikova (1998) Malikova (2002)
Primorye und Ussurigebiet	Haritonov & Malikova (1998)
Khanka Lake Basin	IVANOV (2001)
Japan	ISHIDA ET AL. (1998)

* BELYSHEV unterschied nicht zwischen Sibirien und dem Russischen Fernen Osten

- QS = SÖRENSEN-Quotient
 G = Zahl der in beiden Gebieten gemeinsam vorkommenden Arten
 S_A, S_B = Zahl der Arten im Gebiet A bzw. B

Die Methode ist robust, da nur wenige Parameter bekannt sein müssen.

Die Quotienten wurden dann in Abhängigkeit von der geografischen Lage der Faunengebiete verglichen. Hierzu wurde für jedes Faunengebiet schematisch (ungefährer Mittelpunkt des Gebietes) der nördliche geografische Breitengrad bzw. der östliche geografische Längengrad ermittelt.

Die Areale (Chorologie) wurden anhand der ausgewerteten Literatur dargestellt. Die Kartengrundlage bildet die Karte „Physikalische Geographie“ des Großen Haack-Weltatlas (Gotha/Leipzig 1968, s.a. Müller-Motzfeld, 2006).

Ergebnisse

Faunenvergleiche

Europa

Beim Vergleich des SÖRENSEN-Quotienten der untersuchten europäischen Faunen gab es keine Zusammenhänge zwischen Faunenähnlichkeit und der östlichen bzw. westlichen Lage eines Landes (Längengrad östlicher Länge).

Die Faunen südlicher Länder (z.B. Ungarn, Bulgarien, Frankreich) sind jedoch im Vergleich mit nördlichen europäischen Faunen (z.B. Dänemark, Schweden) einander ähnlicher (Abb. 1).

Andererseits sind Faunen nördlicher Länder einander ähnlich, wobei auch die kontinental geprägte Fauna Weißrusslands eine höhere Ähnlichkeit mit nördlichen als mit südlichen europäischen Faunen aufweist. Die artenarme Fauna Großbritan-

niens (43 Arten) ähnelt noch am ehesten den nord-europäischen Faunen (Abb. 2).

Vergleich der Faunen Europas, Sibiriens und des Russische Fernen Ostens

Vergleicht man die europäischen Faunen insgesamt mit jenen verschiedener Regionen Russlands, Mittelasiens und Japans, lassen sich keine Beziehungen zur Lage in der geografischen Breite erkennen. Die Faunen werden jedoch mit zunehmender östlicher Entfernung immer unähnlicher (Abb. 3).

Verbreitungsmuster paläarktischer Arten

Vergleicht man die Verbreitung der Libellenarten wie sie zur Zeit bekannt ist, ergeben sich verschiedene chorologische Gruppen.

Verbreitungstyp A(a): Transpaläarktische Ost-West-Verbreitung

Einige Arten sind transpaläarktisch verbreitet. Ihr Verbreitungsgebiet reicht von West- bzw. Mitteleuropa bis in den Russischen Fernen Osten. Die südlichen bzw. nördlichen Verbreitungsgrenzen sind meist noch wenig bekannt, variieren jedoch sehr stark. Unterarten sind nicht bekannt bzw. der taxonomische Status beschriebener Unterarten ist noch unklar (z.B. *I. elegans* – KALKMAN, 2007).

Zu dieser Gruppe gehören *Lestes dryas*, *Lestes sponsa*, *Sympetma paedisca*, (evtl.) *Ischnura elegans**, *Sympetrum danae* und *Sympetrum flaveolum*.

Beispiel *Lestes sponsa*

Das riesige Verbreitungsgebiet von *L. sponsa* erstreckt sich über ganz West-, Mittel- und Osteuropa, die Pyrenäenhalbinsel wird im nördlichen Teil besiedelt. Unbesiedelt sind die hohen Lagen der Alpen und Pyrenäen. Im Norden erstreckt sich das Verbreitungsgebiet fast bis zum Polarkreis. Russland wird nördlich bis weit über den 60. Breitengrad besiedelt. Die südliche Verbreitungsgrenze im Westen liegt nördlich der Alpen, dann auf dem nördlichen Balkan, umfasst die Türkei, dann das Kaspische Meer und ist etwa ab dem Aralsee noch weitgehend unbekannt. Jedoch ist *L. sponsa* auch aus Mittelasien (BORISOV, 2001, CHAPLINA, 2001b) sowie aus der Mongolei, jedoch nicht aus der Inne-

ren Mongolei (zu China) (DUMONT, 2005) bekannt. Im Osten reicht das Verbreitungsgebiet bis zum Russischen Fernen Osten, Sachalin und Japan. Die Art ist auch aus Korea bekannt (LEE, 1996).

Verbreitungstyp A(b): Transpaläarktische Ost-West-Verbreitung mit borealem Schwerpunkt

Ein etwas abweichendes Verbreitungsmuster haben Arten mit transpaläarktischer Ost-West-Verbreitung und deutlich weiter nach Norden reichenden Grenzen.

Hierzu gehören nur wenige Arten: *Aeshna crenata*, *Aeshna serrata* und *Somatochlora sahlbergi*. *Aeshna serrata* ist jedoch nicht aus dem Russischen Fernen Osten wohl aber von Kamtschatka (DUMONT et al. 2005) bekannt. PETERS (schriftl. Mitt.) charakterisiert *A. serrata* als zentralasiatisch-west-sibirische Art „mit Dependancen im Ostseeraum (*A. osiliensis*), Nord-Kaukasus, Karsker Plateau und auf Kamtschatka (Kosterin)“. Folgt man dieser Auffassung, verbleiben *S. sahlbergi* und *A. crenata*.

Beispiel *Aeshna crenata*

Das Areal dieser Art reicht vom Russischen Fernen Osten einschließlich Sachalin und Kamtschatka im Süden bis zum 50., im Norden bis zum 70. Breitengrad nördlicher Breite über ganz Sibirien bis nach Weißrussland, dem Baltikum und dem Südwesten Finnlands.

Verbreitungstyp B: West- und Ostpaläarktische Verbreitung von Unterarten oder Schwesternarten

Für eine andere Gruppe sind Unterarten oder nahe verwandte Arten aus der West- und aus der Ostpaläarktis bekannt. Hierzu gehören:

In der Westpaläarktis in der Ostpaläarktis und

- | | |
|-------------------------|---|
| • <i>Aeshna juncea</i> | • <i>Aeshna juncea orientalis</i> (RFO) |
| • <i>Cordulia aenea</i> | • <i>Cordulia aenea amurensis</i> (RFO) |

**Ischnura elegans* kommt von der Westpaläarktis nach Westsibirien bis zum Ob und zum Tom vor (BELYSHEV, 1973, DRONZIKOVA, 2001, KOSTERIN et al., 2001) und wurde im Russischen Fernen Osten bisher nur am Mittleren Amur gefunden (HARITONOV & MALIKOVA, 1998).

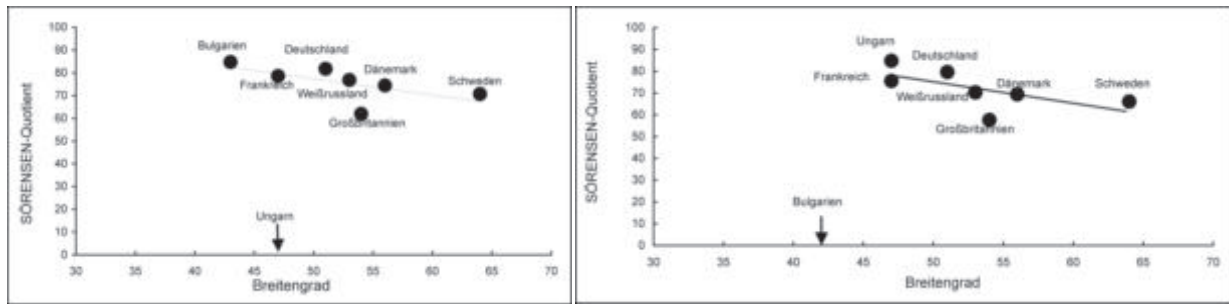


Abb. 1. Vergleich der Faunen Ungarns (links) und Bulgariens (rechts) mit anderen europäischen Faunen in Abhängigkeit von der Lage in der geografischen nördlichen Breite

Fig. 1. Comparison between the faunae of Hungary (left) and Bulgaria (right) and other European faunae in relation to their northern latitude

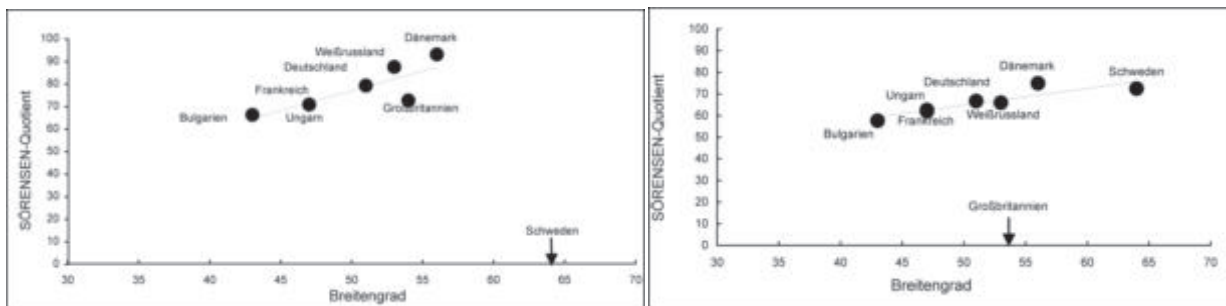


Abb. 2. Vergleich der Faunen Schwedens (links) und Großbritanniens (rechts) mit anderen europäischen Faunen in Abhängigkeit von der Lage in der geografischen nördlichen Breite

Fig. 2. Comparison between the faunae of Sweden (left) and Great Britain (right) and other European faunae in relation to their northern latitude

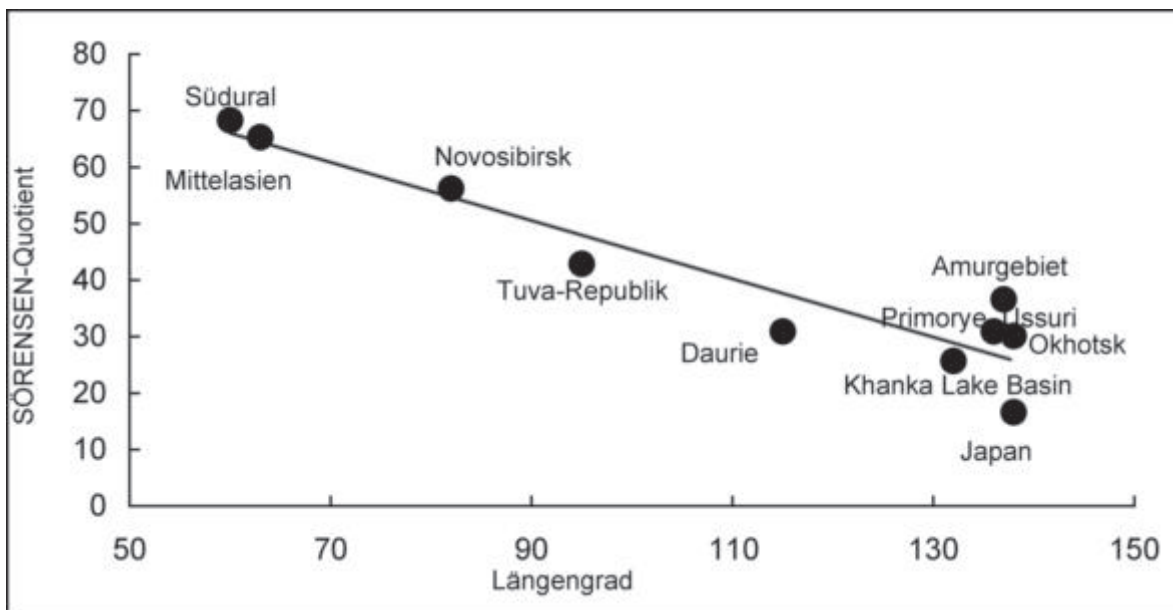


Abb. 3. Vergleich der europäischen Fauna mit den Faunen des Ural, Mittelasiens, Sibiriens, des Russischen Fernen Ostens und Japans in Abhängigkeit von der geografischen östlichen Länge

Fig. 3. Comparison between the faunae of Europe, the Ural, of Central Asia, Siberia, the Russian Far East and of Japan in relation to their eastern longitude



Abb. 4. Derzeit bekannte Verbreitung von *Lestes sponsa* (Nach BELYSHEV, 1973, JÖDICKE, 1997, DIJKSTRA & LEWINGTON, 2006)

Fig. 4. Current known distribution of *Lestes sponsa* (After BELYSHEV, 1973, JÖDICKE, 1997, DIJKSTRA & LEWINGTON, 2006)



Abb. 5. Derzeit bekannte Verbreitung von *Aeshna crenata* (Nach BELYSHEV, 1973, DIJKSTRA & LEWINGTON, 2006)

Fig. 5. Current known distribution of *Aeshna crenata* (After BELYSHEV, 1973, DIJKSTRA & LEWINGTON, 2006)

In der Westpaläarktis und in der Ostpaläarktis

- | | |
|-----------------------------------|--|
| • <i>Enallagma cyathigerum</i> | • <i>Enallagma cyathigerum risi</i> (Novosibirsk, Tuva, Daurien) |
| • <i>Epithea bimaculata</i> | • <i>Epithea bimaculata sibirica</i> (RFO) |
| • <i>Leucorrhinia dubia</i> | • <i>Leucorrhinia dubia orientalis</i> (RFO) |
| • <i>L. rubicunda</i> | • <i>L. intermedia</i> (Daurien, RFO) |
| • <i>Libellula quadrimaculata</i> | • <i>Libellula quadrimaculata orientalis</i> (Daurien, RFO) |
| • <i>Somatochlora metallica</i> | • <i>Somatochlora metallica exuberata</i> (Tuva, Daurien, RFO) |
| • <i>Sympetrum vulgatum</i> | • <i>Sympetrum vulgatum imitans</i> (Daurien, RFO) |

Von den holarktisch verbreiteten *A. juncea* und *L. quadrimaculata* wurden auch weitere Unterarten benannt, deren systematischer Status noch unklar ist (für *A. juncea* siehe PETERS, 1987).

Beispiel *Leucorrhinia rubicunda* und *L. intermedia*

L. rubicunda und *L. intermedia* sind zwei nahe verwandte Arten (BELYSHEV, 1973). Während *L. rubicunda* eine westpaläarktische Verbreitung hat, die bis zum Altai und Westlichen Sajan im Osten reicht, lebt *L. intermedia* vom Tiefland Westsibiriens bis zum Russischen Fernen Osten einschließlich Kamtschatka, Sachalin und Japan (dort eine eigene Unterart *L. i. ijima*) (BELYSHEV, 1973, ISHIDA et al., 1998, DUMONT et al., 2005, DIJKSTRA & LEWINGTON, 2006).

Verbreitungstyp C: Westpaläarktische Verbreitung

Eine weitere Gruppe von Arten hat eine ausschließlich westpaläarktische Verbreitung, die bis ins sibirische Tiefland hinein reicht.

Hierzu gehören *Calopteryx splendens* (evtl. Schwesternart von *C. japonica*), *Coenagrion puella*, *Coenagrion pulchellum*, *Erythromma najas*

(evtl. Schwesternart von *E. humerale*), *Gomphus vulgatissimus*, *Platycnemis pennipes* und *Sympetrum sanguineum*.

Beispiel *Platycnemis pennipes*

Das Areal erstreckt sich vom Süden Englands über ganz Europa bis zum westsibirischen Tiefland. Die östliche Verbreitungsgrenze liegt östlich des Jennisei im Tiefland südlich des Unterlaufes der Angara (BELYSHEV, 1973, MARTENS, 1996, DRONZIKOVA, schriftl. Mitteilung). Eine Angabe in HARITONOV & MALIKOVA (1998) für das Gebiet des Mittleren Amur wird in einer nachfolgenden Arbeiten von MALIKOVA als „doubtful record“ bezeichnet (MALIKOVA, 2001). ELENA MALIKOVA selbst bezweifelt die Angabe (MALIKOVA, mündliche Mitteilung).

Verbreitungstyp D: Ostpaläarktische Verbreitung

Nur ostpaläarktisch verbreitet sind *Calopteryx japonica*, *Coenagrion lanceolatum*, *Coenagrion glaciale* und *Ophiogomphus obscurus*.

Beispiel *Coenagrion lanceolatum*

Diese Art hat ihre westliche Verbreitungsgrenze westlich des Jenissei. Ihre Süd-Nord-Verbreitung reicht vom 45. bis fast zum 70. Breitengrad nördlicher Breite. Im Süden erreicht sie die Mongolei. Im Osten umfasst das Areal den Russischen Fernen Osten und Japan. Auch aus Korea ist die Art bekannt (BELYSHEV, 1973, LEE, 1996, HARITONOV & MALIKOVA, 1998, ISHIDA et al., 1998, MALIKOVA, 2001, DUMONT, 2003, KOSTERIN, 2005).

Verbreitungstyp E: Disjunkte Verbreitung

Schließlich haben einige Arten disjunkte Verbreitungsareale mit innerhalb der Paläarktis weit voneinander entfernten Teilarealen. Kurz beschrieben werden die Areale von *Somatochlora graeseri* und *Coenagrion hylas* sowie jene der (zumindest im europäischen Teilareal) boreomontan verbreiteten Arten *Aeshna caerulea* und *Somatochlora alpestris*.

Somatochlora graeseri kommt im gesamten Ostsibirischen Bergland, im Russischen Fernen Osten und auch in Japan und Korea vor (LEE, 1996, ISHIDA et al., 1998, HARITONOV & MALIKOVA, 1998, MALIKOVA, 2001, KOSTERIN, 2005). Ein zweites Teil-



Abb. 6. Derzeit bekannte Verbreitung von *Leucorrhinia rubicunda* (Westpaläarktis) und *L. intermedia* (Ostpaläarktis) (NACH BELYSHEV, 1973, DIJKSTRA & LEWINGTON, 2006, DUMONT et. al. 2005), ?: Verbreitungsgrenze unbekannt
Fig. 6. Current known distribution of *Leucorrhinia rubicunda* (Western Palearctis) and *L. intermedia* (Eastern Palearctis) (After BELYSHEV, 1973, DIJKSTRA & LEWINGTON, 2006, DUMONT et. al. 2005), ?: distribution limit unknown



Abb. 7. Derzeit bekannte Verbreitung von *Platycnemis pennipes* (Nach BELYSHEV, 1973, MARTENS, 1996)
Fig. 7. Current known distribution of *Platycnemis pennipes* (After BELYSHEV, 1973, MARTENS, 1996)



Abb. 8. Derzeit bekannte Verbreitung von *Coenagrion lanceolatum* (Nach KOSTERIN, 2005)
Fig. 8. Current known distribution of *Coenagrion lanceolatum* (After KOSTERIN, 2005)



Abb. 9. Derzeit bekannte Verbreitung von *Coenagrion hylas* (Nach DUMONT et al., 2005, KOSTERIN, 2005, LANDMANN et al., 2005)
Fig. 9. Current known distribution of *Coenagrion hylas* (After DUMONT et al., 2005, KOSTERIN, 2005, LANDMANN et al., 2005)



Foto 1. *Lestes sponsa*, eine transpaläarktisch verbreitete Art (O. Wolfram).

Picture 1. *Lestes sponsa*, a species with transpalearctic distribution.



Foto 2. *Aeshna crenata*, transpaläarktisch-boreal verbreitet (T. Brockhaus).

Picture 2. *Aeshna crenata*, distribution transpalearctic-boreal.



Foto 3. *Somatochlora graeseri* ist eine ostpaläarktische Art mit einem disjunkten Areal im Ural (T. Brockhaus)

Picture 3. *Somatochlora graeseri* is a east palaeartic species with an disjunct area in the Ural mountains

lareal befindet sich über 1000 km weiter westlich im Ural (KOSTERIN, 2005, YANYBAEVA et al., 2006)

Coenagrion hylas besitzt sein größtes Teilareal ebenfalls im Ostsibirischen Bergland und kommt im Russischen Fernen Osten mit einer eigenen Unterart *C. h. ussuriense* vor (MALIKOVA, 2001, KOSTERIN, 2005). Die Art lebt auch auf der Halbinsel Kamtschatka (DUMONT et al. 2005). Aus der Mongolei, Japan und Korea ist sie ebenfalls bekannt (DUMONT, 2003, ISHIDA et al., 1998, LEE, 1996). Das

zweite Teilareal beginnt im nördlichen Ural etwa an der Petschjora und reicht weit über den 70. Breitengrad nach Norden auf die Halbinsel Jamal (KOSTERIN, 2005). Ein drittes Areal befindet sich schließlich wieder einige tausend Kilometer weiter südwestlich in den Alpen. Hier besiedelt die Unterart *C. h. freyi* in den Nordalpen ein winziges Areal in Tirol (LANDMANN et al., 2005). Ein ehemaliges Vorkommen in den Bayerischen Alpen am Zwingsee bei Inzell ist erloschen (KUHN & BURBACH, 1998). Gleiches gilt für jenes in der Schweiz in der Weissenau, wo-



Foto 4 und 5. *Leucorrhinia intermedia* (oben), eine ostpaläarktische Art und ihre westpaläarktische Schwesterart *L. rubicunda* (unten) (oben: T. BROCKHAUS, unten: F. LEO)

Picture 4 and 5. *Leucorrhinia intermedia* (above) an east palaeartic species and the western palaeartic sister species *L. rubicunda* (below)

bei hier der Fund selbst bezweifelt wird (HOESS & GROSSENBACHER, 2005).

Oft sehr kleine und viele tausend Kilometer voneinander entfernte Teilareale haben *Aeshna*

caerulea und *Somatochlora alpestris*. Beide Arten besiedeln ein geschlossenes Verbreitungsareal in Skandinavien und Nordasien (*A. caerulea* wohl bis zum Ochotskischen Meer, PETERS schriftl. Mitt.).

Weitere Vorkommen sind aus Gebirgen in Eurasien bekannt.

Diskussion

Unsicherheiten

Sowohl die faunistischen Kenntnisse in vielen Regionen als auch die systematische Stellung einiger Taxa sind noch unzureichend geklärt. Nachfolgende Unsicherheiten sind bei den zu diskutierenden Ergebnissen zu beachten:

- Die Faunen dokumentieren einen Kenntnisstand von ca. 60 bis 100 % der vorkommenden Arten.
- Große Gebiete sind noch nicht auf ihre Libellenfauna untersucht, bzw. Faunen sind in Arbeit.
- Die systematische Stellung einiger Formen ist noch ungeklärt. Zur Phylogenie der paläarktischen (bzw. holarktischen) Libellen wissen wir noch sehr wenig (PETERS schriftl. Mitt.).
- Einige (in der Paläarktis wahrscheinlich wenige) Arten sind noch unentdeckt.
- Es gibt einige unsichere Nachweise (z.B. *Platycnemis pennipes* im RFO).

Was ist die paläarktische Libellenfauna?

BĂNĂRESCU (1990) analysierte die Verbreitung von Süßwasserfischen, Krebstieren des Süßwassers, Mollusken sowie anderer Wirbelloser einschließlich einiger aquatischer Insektengruppen (Plecoptera, Trichoptera, Blephariceridae, Hydracarina). Hiervon leitete er einen euroasiatischen Teil der Holarktischen Faunenregion ab, deren Gebiet ganz Europa, außer dem äußersten Norden Skandinaviens, Nordafrika, Mittelasien bis zum Aralsee (Euro-Mediterrane Subregion), ganz Sibirien und den Russischen Fernen Osten einschließlich Kamtschatka (Sibirische Subregion), Altai und Sajan mit den Quellbereichen des Ob und den westlichen Zuflüssen des Jenissei (Westmongolische Subregion) und den Baikalsee mit Umgebung (Baikal Subregion) umfasst. Vorderasien einschließlich des Iran werden hier als Übergangsbereich zwischen holarktischer und Sino-Indischer Region (= Orientalis) dargestellt (BĂNĂRESCU, 1992, Fig. 9/1).

GUSTAV DE LATTIN (1967, Abb. 87) fasste die Paläarktische Subregion der Holarktis wesentlich weiter und schloss die Sahara, Vorderasien, ganz Mittelasien, das Hochland von Tibet, den nördlichen Teil Chinas sowie die Japanischen Inseln und Sachalin ein.

In der chorologischen Analyse der ungarischen Libellenfauna unterschied DEVAI (1976b) bei

den paläarktischen Faunenelementen

- Holomediterrane Elemente (untergliedert in südmediterrane und nordmediterrane Elemente)
- Westasiatische Elemente (untergliedert in vorderasiatische und zentralasiatische Elemente)
- Ostpaläarktische Elemente (untergliedert in westsibirische, zentralsibirische, ostsibirische Elemente)
- und mandschurische Elemente.

Dabei folgte er der chorologischen Methodik von DE LATTIN (1956) und leitete seine Faunenelemente aus möglichen Refugien während der Glaziale ab.

BELYSHEV & HARITONOV (1981, 1983) systematisierten die Libellenfauna Eurasiens als Teil einer auf der nördlichen Erdhalbkugel lebenden „Borealen Fauna“ schematisch in Europäische, Europäisch-Sibirische und Mongolisch-Kasachische „Oblasti“ (= Regionen). Nordafrika, Vorderasien, Teile Mittelasiens und Tibets sowie der südliche Teil des Russischen Fernen Ostens (Amur-Gebiet) und Nordchina wurden als Subholarktische Region separat gestellt.

Die Analyse der in dieser Arbeit untersuchten Faunen zeigt eine abnehmende Verwandtschaft von europäischen, mittelasiatischen und sibirischen Faunen sowie jenen des Russischen Fernen Ostens. Während innerhalb der europäischen Faunen je nach geografischer Breitenlage mediterrane (südliche Faunen) oder boreale (nördliche Faunen) Faunenelemente dominieren, nimmt die Ähnlichkeit der Faunen von der West- zur Ostpaläarktis kontinuierlich ab. Ein plötzlicher Faunenwechsel ist nicht zu erkennen. Bisher bekannte Faunen Innerasiens (Mongolei, Äußere Mongolei) beinhalten neben transpaläarktischen (z.B. *Lestes dryas*, *L. sponsa*, *I. elegans*) und ostpaläarktischen (*Coenagrion lanceolatum*, *Ophiogomphus spinicornis*) Faunenelementen bereits eine Anzahl Arten der Orientalis (sino-indische Arten, z.B. *Aciagrion hisopa*, *Ischnura senegalensis*, *Deielia phaon*) (PETERS, 1985, DUMONT, 2003). Im Unterschied zu den Coleopterologen, denen zumindest für die Carabidae Faunen des Pamir, des Himalaya und des tibetischen Hochlandes bekannt sind (MÜLLER-MOTZFELD, 2006), gibt es über Libellen aus diesen Regionen bisher kaum Informationen. Ich selbst habe jedenfalls in Shigaze, dem Sitz des tibetischen Panchen Lama, nur *Enallagma cyathigerum* beobachtet. HUGO WEIGOLD, ein sächsischer Ornithologe und wohl einer der besten europäischen Kenner Tibets und Westchinas setzte

sich mit der dortigen Biogeografie intensiv auseinander. Er beschrieb eine biogeografische Grenze östlich des Brahmaputrabogens zwischen Tibet und dem sich östlich anschließenden chinesischen Sifanggebiet (Gebirgsländer westlich der chinesischen Provinzen Schensi und Setschuan, am Oberlauf der Zuflüsse des Huangho und Jangtsekiang) (WEIGOLD, 2005).

Den zeitlichen „Ursprung“ der paläarktischen Fauna kann man vielleicht im Oligozän sehen, als vor ca. 35 Millionen Jahren europäische und asiatische Festlandmassen begannen, sich unter Auffaltung von Gebirgszügen zu vereinigen. Seit dieser Zeit können sich die heute ausschließlich paläarktisch verbreiteten Gattungen in einer langen klimatisch sehr günstigen Zeit gebildet haben. Die holarktisch verbreiteten Gattungen gab es zu dieser Zeit wohl schon. Bis ins Eozän hinein bestanden zwischen Europa und Amerika Landbrücken (MAI, 1989). Seit dem späten Pliozän änderte sich das Klima, es kam zu Kaltphasen, die im Pleistozän in zyklische Kalt- und Warmzeiten mündeten. Diese müssen ganz erheblichen Einfluss auf die evolutive Adaptation der Arten gehabt haben, deren Areale sich zudem seither ständig änderten. Ihre rezente Verbreitung muss also in enger Beziehung zu diesen Geschehnissen interpretiert werden.

Bisherige Interpretationen der rezenten Verbreitungsmuster

Während für einige Wirbellose kaltadaptiertes Überdauern der Kaltzeiten durchaus angenommen wird (z.B. SCHMITT, 2007), galt dies für die Libellen als unmöglich. Alle nachfolgend skizzierten Hypothesen gehen davon aus, dass die riesigen pleistozänen Periglazialgebiete libellenfrei waren. Für die rezente Verbreitung der paläarktischen Arten gibt es bisher folgende Erklärungsansätze.

Refugien und „Ostinvasion“

Der erste Versuch der Interpretation der Faunenzusammensetzung bezog sich auf Europa (ST. QUENTIN, 1960). In den Kaltzeiten gab es Refugien im Mediterranraum und im pontischen Steppengebiet. Von diesen erfolgte postglazial eine Wiederbesiedlung der ehemals vergletscherten Bereiche Europas. Gleichzeitig erfolgte eine Besiedlung des postglazial weitgehend libellenfreien Lebensraums Mitteleuropas von aus dem Osten kommenden Arten – die Invasionsfauna. Zu dieser zählen Arten, deren Verbreitungsgebiet im wesentlichen nördlich der Alpen von Europa bis weit nach Asien hinein

reicht. Abgeleitet wurde dieses System von den (damals) bekannten rezenten Verbreitungszentren.

Polyrefugien und Disjunktionen

LOHMANN (1992) postulierte eine „polyrefugiale Ost/West-Disjunktion in der Palaearktis“. Aus einem mittelsibirischen Refugium (zwischen Baikal und Lena) erfolgte die Ausbreitung solcher Arten, die postglazial mehr den Norden des europäischen Invasionsraumes besiedelten.

Polyrefugien und noch mal Ostinvasionen

Der russische Naturwissenschaftler OLEG KOSTERIN interpretierte das Geschehen aus „sibirischer Sicht“ wie folgt. Während der (letzten) Kaltzeit existierten Refugien in den südsibirischen Bergregionen Altai, Kusnetzker Alatau und Sayangebirge. Weil das milde Klima des Atlantikums (vor 8.000-6.000 Jahren) sich von Ost nach West durchsetzte, sollen (Libellen-) Arten sich in dieser Zeit massiv von Ost nach West, bis hin nach Europa ausgebreitet haben: Sie haben aktuell eine transpaläarktische Verbreitung. Einige Arten haben sich in einer kurzen klimatisch optimalen Periode (Atlantikum?) vom Russischen Fernen Osten bis nach Westsibirien ausgebreitet. Das Areal mancher Arten wurde während der Glaziale unterbrochen und schloss sich während der Warmphasen wieder. Hier kam es ebenfalls zur rezenten transpaläarktische Verbreitung (KOSTERIN, 2005).

Ehemalige Refugien sind an der rezenten Verbreitung verschiedener Arten noch gut zu erkennen. So erfolgte die postglaziale Ausbreitung von *Coenagrion mercuriale* aus dem westmediterranen Raum, *Somatochlora meridionale* verließ auch postglazial kaum ihr ostmediterranes Refugium und *Ischnura aralensis* hatte ihr glaziales Refugium im Kaspischen Becken (YANYBAEVA et al. 2006) (Abb. 10).

Abgesehen von den Refugialarten befriedigt die Begründungen vieler rezenter Verbreitungsbilder von in der Paläarktis weit verbreiteten Arten auf Grundlage vorgenannter Hypothesen jedoch nicht (z.B. STERNBERG, 1998, KOSTERIN, 2005).

Eine neue Hypothese

Da seit dem späten Pliozän ein großer Teil der Paläarktis durch die zyklischen Kalt- und Warmzeiten beeinflusst war und wird, ist es nahe liegend, dass die hier lebende Fauna sich an Kälte adaptierte (s.a. MÜLLER-MOTZFELD, 2006). Immerhin waren weit mehr als die Hälfte der vergangenen 2,5 Milli-



Abb. 10. Rezente Verbreitungsgebiete der pleistozänen Refugialarten *Coenagrion mercuriale*, *Somatochlora meridionalis* und *Ischnura aralensis* (Schematisiert nach DIJKSTRA & LEWINGTON 2006, YANYBAEVA et al., 2006)

Fig. 10. Current distribution of the pleistocene refugial species *Coenagrion mercuriale*, *Somatochlora meridionalis* and *Ischnura aralensis* (Simplified after DIJKSTRA & LEWINGTON 2006, YANYBAEVA et al., 2006)

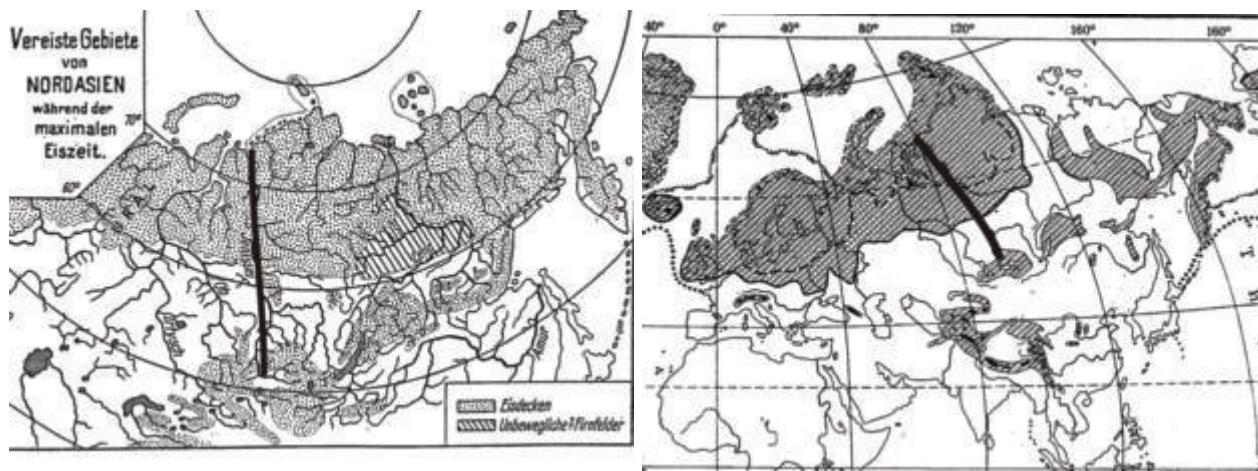


Abb. 11. Zwei unterschiedliche Darstellungen der Maximalvereisung in Eurasien. Links die ältere Vorstellung der Vergletscherung ganz Eurasiens bis zum 60. Breitengrad und Eispanzer auf den innerasiatischen Gebirgen (Nach OBRUSCHEW, 1930 aus REINIG, 1937). Rechts die neuere Darstellung des europäisch-westsibirischen Eispanzers und der ostsibirischen Eisfelder (Nach GRIGORJEW, 1964). Die Linie kennzeichnet schematisch den Verlauf des Jenissei.

Fig. 11. Two different concepts of the maximum glaciation in Eurasia. An older idea of the glacial ice-cover in Northern Eurasia up to 60° north and ice-sheets in the mountains of Inner Asia (left, after OBRUSCHEW, 1930 from REINIG, 1937). A more modern concept of the European-Siberian ice-sheet and ice-fields in Eastern Siberia (right, after GRIGORJEW, 1964). Lines indicate the simplified course of the Jenissei river.

onen Jahre durch Kaltzeiten mit mittleren Sommer-temperaturen unter 10°C charakterisiert (NILSSON, 1983, Fig. 10.13.). Allein die letzten drei Kaltzeiten (Elster-, Saale-, Weichselglazial) dauerten jeweils um die 100.000 Jahre, während die dazwischen liegenden Warmzeiten jeweils maximal um die 15.000 Jahre andauerten. Für Libellen wurde eine hypothetische Periglazialfauna erstmals durch den Autor thematisiert (BROCKHAUS, 2007). Es wird eine Libellenfauna beschrieben, die aus rezent nördlich bis subarktisch verbreiteten Arten, boreomontan verbreiteten Arten, zirkumboreal verbreiteten Arten, und holarktisch bzw. paläarktisch verbreiteten kälteverträglichen Arten bestanden haben kann. Dieser Fauna gehörten wohl auch rezent eurytherme Arten an. Lebensräume waren Kältesteppe und Tundren über Permafrostboden, die wie folgt kurz zu charakterisieren sind:

- Mittlere Juli-Temperaturen: 3 bis 10°C
- Winter um ca. 18° kälter als heute
- Starke Tag-Nacht-Temperaturschwankungen
- Geringe jährliche Niederschlagsmengen um 200 mm
- Vegetationsperiode drei bis 5 Monate
- Kältesteppe mit riesigen Artemisia-Flächen – Beifußsteppe
- Unzählige Kleingewässer über Permafrostboden
- Große Vielfalt an Wasserpflanzen, z.B. Simsen, Seggen, Igelkolben, Tannenwedel, Laichkräuter, Krebschere, Teichrose u.a..

Folgt man dieser Hypothese konsequent, dann sollte die rezente zoogeografische Verbreitung der Arten nicht nur in der derzeitigen Warmzeit begründet worden sein, sondern auch die zurück liegenden Kaltzeiten, besonders jene mit starken Vergletscherungen sollten bis heute ihre chorologischen Spuren hinterlassen haben. Um die möglichen Zusammenhänge zwischen den oben dargestellten Verbreitungsmustern und der stärksten Kaltphase der vergangenen 2 Millionen Jahre heraus zu arbeiten, ist eine kurze Charakterisierung dieser pleistozänen Epoche notwendig.

Die Saaleeiszeit in Eurasien

Mit dem hier gewählten Begriff Saaleeiszeit (EISSMANN, 1997) wird ein Komplex sich abwechselnder Kalt- und Warmphasen vor etwa 230.000 bis 130.000 Jahren vor unserer Zeit umfasst (LANG, 1994). NOWEL (2004, Abb. 1) stellt den Zeitraum vor 297.000 bis 128.000 Jahren dar. Es war die vorletzte Eiszeit, der die Eem-Warmzeit, die letzte Weichsel-Eiszeit und schließlich das Holozän folg-

ten. Dieser Komplex ist sowohl in seinem Verlauf als auch in seiner Zuordnung zu Kälte- und Wärmeperioden unter den Paläontologen, speziell unter den Paläoklimatologen noch heftig umstritten. In Norddeutschland wird der Komplex in einem ersten Stadial (= Kältephase) als Drenthe, in einem nachfolgenden Interstadial als Treene und schließlich im letzten Stadial vor der nachfolgenden Eem-Warmzeit als Warthe bezeichnet. Für die Niederlande und England weichen die Angaben hiervon ab (NILSSON, 1983). Im Baltikum und Polen werden ebenfalls zwei Stadiale mit einem dazwischen liegenden Interstadial unterschieden (GAIGALAS, 2004, MADEYSKA & MIROSLAW-GRABOWSKA, 2004). In Russland wird diese Zeit in das Zhizdra Glazial, das Cherepet Interglazial und das Dnjepr Glazial unterteilt (GAIGALAS, 2004). In den Alpen entspricht der gesamte Komplex der Riss-Eiszeit. Einig sind sich die Glazialforscher aber wohl darin, dass es während des Saalekomplexes in seiner ersten Kältephase zu den stärksten derzeit bekannten Vergletscherungen auf der Nordhalbkugel der Erde während des Pleistozäns kam. Die Eismassen reichten über die Britischen Inseln, ganz Skandinavien, das Baltikum, West- und Mitteleuropa bis zu den europäischen Mittelgebirgen, im tschechischen Teil der Sudeten in einer Gletscherzunge auch durch die Mährische Pforte hindurch (VALOCH, 2004) und schließlich im Osten bis zum 120. Längengrad. Große Vergletscherungen gab es auch im nördlichen Russischen Fernen Osten und in den Hochgebirgen der Pyrenäen, Alpen, im Kaukasus, Altai sowie in den innerasiatischen Gebirgen, Firnisfelder auch in den Mittelgebirgen. Während ältere Darstellungen geschlossene Vergletscherungen bzw. Firnisfelder zwischen den nördlichen Eisfeldern und den innerasiatischen Gebirgsgletschern postulierten (REINIG, 1937, Fig. 8, THIENEMANN, 1950), zeigen spätere Abbildungen hier eisfreie Korridore (GRIGORIEW, 1964, DE LATTIN, 1967, NILSSON, 1983).

Sicher scheint heute, dass während der stärksten Vergletscherungsphasen der Saaleeiszeit in Sibirien aber auch in Europa zwischen dem nördlichen Eispanzer und den Gebirgsgletschern nur relativ schmale Tundren- bzw. Steppen-Tundrenkorridore existierten.

Interpretation rezenter Verbreitungsmuster auf Grundlage einer pleistozänen Periglazialfauna

Unter der Maßgabe, dass es in allen Glazialen eine Periglazialfauna mit verschiedenen Faunenelementen gab, sind die oben skizzierten Verbrei-

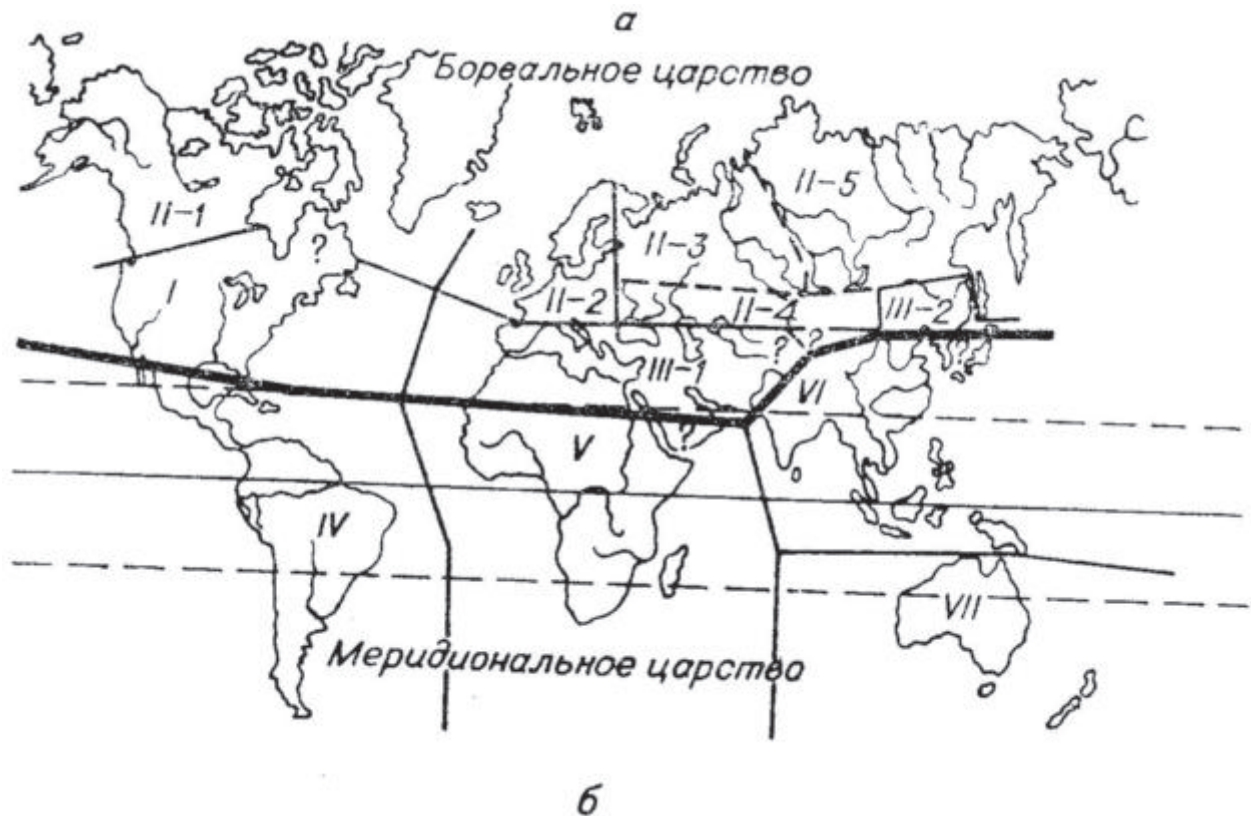


Abb. 12. Zoogeografische Regionen der Libellen. Aus BELYSHEV & HARITONOV (1983, Ris. 11). Die „Nördliche Sphäre“ der Paläarktis wird in die Regionen II-2: Europäische Region, II-3: Europäisch-Sibirische Region, II-4: Mongolisch-Kasachische Region, II-5: Sibirische Region sowie III-1: Mittelmeerregion und III-2: Amurregion unterteilt.

Fig. 12. Zoogeographical regions of Odonata. From BELYSHEV & HARITONOV (1983, Ris. 11). The “Northern Sphere” of the Palaeartic will be separated in the regions II-2: European region, II-3: European-Siberian region, II-4: Mongolian-Kazach region, II-5: Siberian region and III-1: Mediterranean region and III-2: Amur region.

tungstypen in ihrer Faunengeschichte wie folgt zu charakterisieren.

Verbreitungstypen A(a) und A(b)

Die transpaläarktisch verbreiteten Arten können ein Faunenbestandteil einer historischen Periglazialfauna sein, deren Gesamtareal in den Glazialen nie ganz unterbrochen wurde. Ihre Gesamtverbreitung war bis auf Regressionsphasen v.a. in Europa und in Westsibirien während der Glazialphasen des Pleistozäns bis in die Gegenwart immer transpaläarktisch. Es kam nicht zur genetischen Differenzierung auf Unterart- oder Artniveau. Die transpaläarktische Verbreitung mit borealem Schwerpunkt (Verbreitungstyp A(b)) kennzeichnet jene Arten dieser Gruppe, deren Kälteadaptation am weitesten fortgeschritten ist.

Verbreitungstyp B

Die transpaläarktisch verbreiteten Unterarten oder Schwesternarten können ein Faunenbestandteil einer historischen Periglazialfauna sein, deren

Gesamtareal während der Maximalvereisung der Saaleiszeit in Sibirien unterbrochen wurde. Der Jenissei bzw. der Jenisseirücken und der Östliche Sajan bildeten evtl. die Trennlinie (KOSTERIN, schriftl. Mitt.). Sie entwickelten seit dieser Zeit eigene (Unter-) Arten mit west- bzw. ostpaläarktischer Verbreitung. Es kam zur genetischen Differenzierung auf Unterart- oder Artniveau. Diese Arealunterbrechungen können auch artspezifisch zu unterschiedlichen Zeitpunkten oder gar mehrmals stattgefunden haben. Nach der Theorie des jugoslawischen Astronomen MILANKOWITCH gab es in den letzten 1,7 Millionen Jahren 17 Glaziale und ebenso viele Inter-glaziale (MILANKOVITICH-Kurven) (RABEDER et al. 2000).

Verbreitungstyp C

Die westpaläarktisch – westsibirisch verbreiteten Arten können ein Faunenbestandteil einer historischen Periglazialfauna sein, deren Gesamtareal während der Maximalvereisung der Saaleiszeit in Westsibirien und in der Ostpaläarktis stark reduziert wurde. Der Jenissei bzw. der Jenisseirücken und der

Östliche Sajan bilden seitdem die östliche Verbreitungsgrenze.

Verbreitungstyp D

Es handelt sich um Arten, deren Verbreitungsschwerpunkt immer in der Ostpaläarktis gelegen hat. Ein wesentlicher Einfluss der saaleiszeitlichen Vergletscherungen auf das rezente Verbreitungsbild ist nicht zu erkennen (s.a. KOSTERIN, 2005).

Verbreitungstyp E

Die rezent disjunkt verbreiteten Arten sind die am besten an Kälte adaptierten Arten der Periglazialfauna (s.a. BROCKHAUS, 2007) und hatten während der Glaziale ihre Maximalverbreitung. Ihre heutigen weit voneinander liegenden Teilareale sind rezente Refugien dieser Arten.

Die oben skizzierten Faunenelemente finden sich sehr gut im zoogeografischen Modell von BELY SHEV & HARITONOV (1981, 1983) in der dort dargestellten borealen Fauna wiedergespiegelt. Die Faunen der Regionen II-2 bis II-5 (Abb. 12) bestehen wohl zu unterschiedlichen Teilen aus Elementen einer ehemaligen Periglazialfauna, während in den Faunen der Regionen II-4, III-1 und III-2 pleistozäne Refugialarten überwiegen.

Die paläarktische Libellenfauna besteht v.a. in ihren nördlichen Elementen und in jenen die eine weite transpaläarktische Ost-West-Verbreitung haben aus Resten einer ehemaligen Pliozänfauna. Diese haben sich an die klimatischen Extreme der pleistozänen Kaltzeiten adaptiert und wurden während der stärksten Kaltphase der Saaleiszeit unterschiedlich in ihrer Arealausbildung betroffen. Für jene Arten, die sich in Unterarten oder Arten aufgespalten haben und für die westpaläarktisch verbreiteten Arten kann die JOHANNSEN-Linie eine Trennlinie zwischen west- und ostpaläarktischen Faunenelementen darstellen.

Dank

Ich danke Herrn Prof. Gerd MÜLLER-MOTZFELD, Greifswald, für die Bereitstellung einer Karte, die Überlassung von Literatur sowie seine kritischen Anmerkungen zu einer ersten Fassung des Manuskriptes. Herr Stefan MENG, Greifswald, half bei der schwierigen Charakterisierung der Saaleiszeit. Oleg KOSTERIN, Novosibirsk, gab wichtige Hinweise aus sibirischer Sicht. Prof. Bernhard KLAUSNITZER, Dresden, und Prof. Günther PETERS, Panketal, halfen mit weiteren Korrekturen und Klarstellungen.

gen. Günther PETERS zeigte mir dabei deutlich, dass das Thema nach wie vor mehr Fragen als Antworten parat hält. Dr. Gordon MACKENTHUN, Hamburg, entwarf die Summary und unterstützte die Formulierung der englischen Texte. Ihnen allen sei an dieser Stelle herzlich gedankt.

LITERATUR

- BĂNĂRESCU, P. (1990): Zoogeography of Fresh Waters. General Distribution and Dispersal of Freshwater Animals. Aula-Verlag, Wiesbaden.
- BĂNĂRESCU, P. (1992): Zoogeography of Fresh Waters. Distribution and Dispersal of Freshwater Animals in North America and Eurasia. Aula-Verlag, Wiesbaden.
- BARTENEV, A. N. (1912): Materialien zur Odonatenfauna Sibiriens. Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Systematik, Geographie und Biologie der Tiere, 22: 221-284.
- BESCHOVSKI, V. L. (1994): Insecta, Odonata. Fauna Bulgarica 23. Sofia.
- BELY SHEV, B. F. (1973): The Dragonflies of Siberia (Odonata). Nauka. Novosibirsk.
- BELY SHEV, B., F. & A. YU. HARITONOV (1981): Geografia Strekos (Odonata). Borealnowo Faunistitscheskowo Tscharstwa. Nauka, Novosibirsk.
- BELY SHEV, B., F. & A. YU. HARITONOV (1983): Geografia Strekos (Odonata). Meridionalnowo Faunistitscheskowo Tscharstwa. Nauka, Novosibirsk.
- BORISOV, S. N. (2001): The Dragonflies of Middle Asia. Poster, 15th International Symposium of Odonatology, Novosibirsk, Russia.
- BORISOV, S. N. & A. YU. HARITONOV (2001): K isutchenui strekos sapowednikov Zentralnoi Asii. To study of Dragonflies of Central Asian nature reserves. Belyshevia, Tom 1, Nr. 1: 2-5.
- BROCKHAUS, T. (2007): Überlegungen zur Faunengeschichte der Libellen in Europa während des Weichsel-Glazials (Odonata). Libellula 26: 1-17.
- BUCZYNSKI, P., K.-D. B. DIJKSTRA, R. MAUERSBERGER & M. D. MOROZ (2006): Review of the Odonata of Belarus. Odonatologica 35: 1-13.
- CHAPLINA, I. A. (2001a): Odonate fauna of the Kazakhstan. Abstract paper XV International Symposium of Odonatology, Novosibirsk, Russia: 3-4.
- CHAPLINA, I. A. (2001b): The Dragonfly Fauna of Kazakhstan. Poster, 15th International Symposium of Odonatology, Novosibirsk, Russia.
- DE LATTIN, G. (1956): Die Ausbreitungszentren der holarktischen Tierwelt. Verh. Dt. Zool. Ges. Hamburg (1956): 380-410.
- DE LATTIN, G. (1967): Grundriss der Zoogeographie. Gustav Fischer, Jena.

- DEVAL, G. (1976a): A szitakötök / Odonata / magyarországi előfordulási adatainak elemzése. An analysis of the faunistic records of dragonflies / Odonata / in Hungary. Acta Biologica Debrecina 13, Supplement 1: 9-92.
- DEVAL, G. (1976b): A magyarországi szitakötő / Odonata / fauna chorológiai vizsgálata. The chorological research of the dragonfly / Odonata / fauna of Hungary. Acta Biologica Debrecina 13, Supplement 1: 119-157.
- DOMMANGET, J.-L. (1995): Etude Faunistique et Bibliographique des Odonates de France. Inventaires de Faune et de Flore, Fascicule 36, Paris. (Reimpression 1995).
- DRONZIKOVA, M. V. (2001): [Odonates of the Tom' River basin] (Fauna and distribution, ecological and ethological characteristics of species. Dissertation, Institute of Systematics and Ecology of Animals, Novosibirsk. (Manuscript in Russian).
- DUMONT, H. J. (2003): Odonata from the Republic of Mongolia and from the Autonomous Region of Inner Mongolia. International Journal of Odonatology 6: 127-146.
- DUMONT, H. J., A. YU. HARITONOV, O. E. KOSTERIN E. I. MALIKOVA & O. POPOVA (2005): A review of the Odonata of Kamchatka Peninsula, Russia. Odonatologica 34: 131-153.
- EISSMANN, L. (1997): Das quartäre Eiszeitalter in Sachsen und Nordostthüringen. Altenburger Naturwissenschaftliche Forschungen 8. Altenburg.
- GAIGALAS, A. (2004): Succession, chronostratigraphic position and palaeoenvironmental evolution during the formation of the Saale Complex (Middle Pleistocene Interglacial/Glacial transition) in Baltic countries and East Europe (with special attention to an Intra-Saale warm period). Praehistoria Thuringica 10: 67-71.
- GRIGORIEW, A. A. (1964): Kratkaja Geografitscheskaja Enziklopedia, Tom 4. Moskwa.
- HARITONOV, YU., A. & E. I. MALIKOVA (1998): Odonata of the Russian Far East: a summary. Odonatologica 27: 375-381.
- HOESS, R. & K. GROSSENBACHER (2005). Coenagrion hylas (Trybom, 1889). In: Wildermuth, H., Y. Gonseth & A. Maibach (Hrsg.): Odonata. Die Libellen der Schweiz. Fauna Helvetica 12, CSCF/SEG, Neuchâtel.
- IVANOV, P. Y. (2001): Odonate fauna of the Khanka Lake Basin. XV International Symposium of Odonatology, Novosibirsk, Russia. Abstract Paper, Novosibirsk: 6-8.
- ISHIDA, S., K. ISHIDA, K. KOJIMA & M. SUGIMURA (1998): Illustrated guide for identification of the Japanese Odonata.
- IVANOV, P. Y. (2002): Fauna strekos (Odonata) basseina osera Khanka. Odonatofauna of the Khanka Lake basin. Schiwotnych Mir Dalnjewo Wostoka, Wypusk 4. Blagoveshchensk. Fauna of Russian far East: collected research papers. Vol. 4. Blagoveshchensk: 47-60.
- KALKMAN, V. J. (2007): Key to the dragonflies of Turkey including species known from Greece, Bulgaria, Lebanon, Syria, the Trans-Caucasus and Iran. Brachytron 10: 3-82.
- KOSTERIN, O. E. (1999): Fauna strekos (Odonata) Daurkowo sapowednika u jewo okrestnostei. Fauna of Dragonflies (Odonata) of the Daurskii State Nature Reserve and its surroundings. Nasekomye Daurskii i sobredjelných territorii. (Sbornik nautschných trudow) Wypusk II. Novosibirsk: 5-40.
- KOSTERIN, O. (2005): Western range limits and isolates of eastern odonate species in Siberia and their putative origins. Odonatologica 34: 219-242.
- KOSTERIN, O. E., A. YU. HARITONOV, & K. INOUE (2001): Dragonflies of the part of Novosibirks Province east of the Ob' River, Russia. Sympetrum Hyogo 7/8: 24-49.
- KOSTERIN, O. E., V. V. ZAIKA (2003): Odonatological expeditions to the Tyva Republic (Tuva) 2000-2002. IDF-Report 5: 1-32.
- KUHN, K. & K. BURBACH (1998): Libellen in Bayern. Ulmer, Stuttgart.
- LANDMANN, A., G. LEHMANN, F. MUNTEGAST & H. SONNTAG (2005): Die Libellen Tirols. Berenkamp, Innsbruck.
- LANG, G. (1994): Quartäre Vegetationsgeschichte Europas. Fischer Verlag, Jena · Stuttgart · New York.
- LEE, S.-M. (1996): Dragonflies (Odonata) of Korean Peninsula. Bulletin of the KACN 15: 73-114.
- 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 (Zygoptera: Coenagrionidae). Odonatologica 21: 421-442.
- MADEYSKA, T & J. MIROSLAW-GRABOWSKA (2004): The 7 Oxygene Isotope Stage records in continental sediments of Poland and NW Ukraine. Praehistoria Thuringica 10: 72-79.
- MALIKOVA, E. I. (2001): Odonata fauna of Amur basin. Poster, 15th International Symposium of Odonatology, Novosibirsk, Russia.
- MALIKOVA, E. I. (2002): Strekosy (Insecta, Odonata) Schinganskowo sapowednika i ewo okrestnostei. The dragonflies (Insecta, Odonata) of the Khingansky State Nature Reserve and its vicinities. Schiwotnych Mir Dalnjewo Wostoka, Wypusk 4. Blagoveshchensk. Fauna of Rus-

- sian far East: collected research papers. Vol. 4. Blagoveshensk: 61-78.
- MAI, D. H. (1989): Development and regional differentiation of the European vegetation during the Tertiary. *Plants Systematics and Evolution* 162: 79-91.
- MARINOV, M.: The Dragonflies of Bulgaria. http://odonata.biodiversity.bg/prior_en.htm, Stand: 09 July 2007.
- MARTENS, A. (1996): Die Federlibellen Europas. Die Neue Brehm-Bücherei 626. Spektrum Akademischer Verlag, Westarp Wissenschaften. Heidelberg
- MERRITT, R., N. W. MOORE & B. C. EVERS HAM (1996): Atlas of the dragonflies of Britain and Ireland. ITE research publication no. 9. London.
- MÜHLENBERG, M. (1993): Freilandökologie. Quelle & Meyer. Heidelberg · Wiesbaden.
- MÜLLER, J. & M. SCHORR (2001): Verzeichnis der Libellen (Odonata) Deutschlands. In: KLAUSNITZER, B. (Hrsg.): *Entomofauna Germanica* 5. Entomologische Nachrichten und Berichte, Beiheft 6: 9-44
- MÜLLER-MOTZFELD, G. (2006): Faunenbeziehungen zwischen dem himalayischen und dem pamirischen Primärzentrum am Beispiel der Laufkäfergattung *Bembidion* (Insecta: Coleoptera: Carabidae). In: HARTMANN, M. & J. WEIPERT (Hrsg.): *Biodiversität & Naturausstattung im Himalaya*, Bd. II.
- NILSSON, T. (1983): The Pleistocene. *Geology and Life in the Quarternary Ice Age*. Enke Verlag. Stuttgart.
- NOWEL, W. (2004): Zur Gliederung und klimastratigraphischen Stellung der Glazialfolgen im Saale-Komplex Nordwest- und Ostdeutschlands. *Praehistoria Thuringica* 10: 80-87.
- PETERS, G. (1985): Die Libellenfauna der westlichen und nördlichen Mongolei und einige Phänomene ihrer intrakontinentalen Isolation. *Mitteilungen des Zoologischen Museums Berlin* 61: 11-42.
- PETERS, G. (1987): Die Edellibellen Europas. Die Neue Brehm-Bücherei 585. Ziemsen Verlag Wittenberg Lutherstadt.
- RABEDER G., D. NAGEL & M. PACHER (2000) *Der Höhlenbär*. Thorbecke, Stuttgart.
- REINHARDT, K. & J. SAMIETZ (2003): Libellenfunde in Ostkasachstan (Odonata). *Entomologische Nachrichten und Berichte* 47: 71-76.
- REINIG, W. F. (1937): Die Holarktis. Ein Beitrag zur diluvialen und alluvialen Geschichte der zirkumpolaren Faunen- und Florengeschichte. Gustav Fischer. Jena.
- SAHLÉN, G. (1996): *Sveriges Trollsländor. Fältbiologerna*. Stockholm.
- SCHMITT, T. (2007): Molecular biogeography of Europe: Pleistocene cycles and postglacial trends. *Frontiers in Zoology* 4: 11.
- STERNBERG, K. (1998): Die postglaziale Besiedlung Mitteleuropas durch Libellen, mit besonderer Berücksichtigung Südwestdeutschlands (Insecta, Odonata). *Journal of Biogeography* 25: 319-337.
- ST. QUENTIN D. (1960) Die Odonatenfauna Europas, ihre Zusammensetzung und Herkunft. *Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Systematik, Geographie und Biologie der Tiere* 87: 301-316
- THIENEMANN, A. (1950): Verbreitungsgeschichte der Süßwassertierwelt Europas. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung. Stuttgart.
- TISCHLER, W. (1975): *Ökologie. Wörterbuch der Biologie*. Gustav Fischer, Jena.
- VALOCH, K. (2004): Die Saale-Eiszeit und ihr Mittelpaläolithikum in Tschechien. *Praehistoria Thuringica* 10: 88-96.
- VAN HELSDINGEN, P. J., L. WILLEMSE, M. C. D. SPEIGHT (1996): Background information on invertebrates of the Habitat Directive and the Bern Convention. Part II – Mantodea, Odonata, Orthoptera and Arachnida. *Nature and environments* 80, Strasbourg.
- WEIGOLD, H. (2005): Die Biogeographie Tibets und seiner Vorländer. *Mitteilungen des Vereins Sächsischer Ornithologen* 9, Sonderheft 3.
- WILSON, K. D. P. (2004a): Field Guide to the Dragonflies of Hong Kong. Agriculture, Fisheries and Conservation Department.
- WILSON, K. D. P. (2004b): Critical species of Odonata in China. In: CLAUSNITZER, V. & R. JÖDICKE (Eds): *Guardians of the watershed. Global status of dragonflies: critical species, threat and conservation*. *International Journal of Odonatology* 7: 409-422
- YANYBAEVA, V. A., H. J. DUMONT, A. YU. HARITONOV & O. N. POPOVA (2006): The Odonata of South Ural, Russia, with special reference to *Ischnura aralensis* Haritonov, 1979. *Odonatologica* 35: 167-185.

Dr. Thomas BROCKHAUS
 An der Morgensonne 5
 09387 Jahnsdorf/Erzgebirge
 Germany
 t.brockhaus@t-online.de

Received: 24.11.2007
 Accepted: 14.12.2007
 Printed: 28.10.2008