

**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)**

H. LOHMANN

Biologisches Institut I (Zoologie) der Albert-Ludwigs-Universität,
Albertstrasse 21a, D(W)-7800 Freiburg i. Br., Deutschland

Eingegangen am 24. Juni 1992 / Revidiert und angenommen am 28. August 1992

A CONTRIBUTION TO THE STATUS OF *COENAGRION FREYI* (BILEK, 1954) AND THE INFRASPECIFIC DIFFERENTIATION OF *C. HYLAS* (TRYBOM, 1889), *C. JOHANSSONI* (WALLENGREN, 1894) AND *C. GLACIALE* (SÉLYS, 1872), WITH COMMENTS ON THE POSTGLACIAL EXPANSION OF EAST PALAEARCTIC DRAGONFLIES (ZYGOPTERA: COENAGRIONIDAE) *C. freyi* is compared with *C. hylas* by means of all hitherto described structural differences. None of these could be confirmed, therefore *C. freyi* and *C. hylas* are considered conspecific. The sspp. of *C. hylas* (*hylas*, *freyi*, *meridionale* and *ussuriense*), *C. johanssoni* (*johanssoni*, *convalescens* and *bartenevi*) and *C. glaciale* (*glaciale* and *orientale*) are analysed. On the basis of the 75-percent rule, no statistically relevant differences between the sspp. can be found, all representing merely clinal variations of monotypical spp. In particular there are only minor differences between the disjunct Central European "*freyi*" population and the Asiatic "*hylas*" populations. The synonymy of the 3 taxa is added. Zoogeographically *C. hylas* is not considered a glacial relic, but rather a Manchurian faunal element and an arboreal taiga sp. having undergone 2 postglacial disjunctions (in the Northern Alps and on the Yamal Peninsula). Other palaearctic spp. with a similar postglacial expansion and/or comparable geographic isolates are discussed in detail, viz. *Coenagrion lanceolatum*, *Aeshna caerulea*, *Somatochlora alpestris*, *S. graeseri*, *Leucorrhinia orientalis* and *L. intermedia*. These cold-stenothermal spp. expanded from their glacial refuges during the Alleröd interstadial period (12,000 years ago) at the earliest, their regressive phase (occasionally with separation of disjunctive areals) being estimated to commence at the beginning of the Atlantic (7000 – 8000 years ago) at the latest. 2 Siberian dispersal centers and their dragonfly

faunal elements are dealt with in detail, viz. the Central Siberian and the Mongol-Kazakhan refuges. Comments are given on the expansion of *Calopteryx splendens ancilla* Sélys, 1853 and on the peculiar postglacial disjunctions of *C. s. splendens* (Harris, 1782). It is emphasized that all hitherto described Siberian odon. sspp. have to be revised. In palaearctic dragonflies hardly any infraspeciation has taken place during the Postglacial. Most sspp. differentiated as a result of polytopic disjunctions during the Würm glaciation.

EINLEITUNG

Seit der Beschreibung von *Coenagrion freyi* (Bilek, 1954) aus Südbayern wurde wiederholt kontrovers über dessen Artstatus bzw. Zugehörigkeit zu *C. hylas* (Trybom, 1989) diskutiert (vgl. KIAUTA & KIAUTA, 1991; SCHMIDT, 1991). Eine Minderheit von Autoren folgt auch heute noch dem Ergebnis von HARZ (1978 b), wonach strukturelle Unterschiede zwischen beiden Formen bestehen sollen, die eine Artentrennung rechtfertigen. Die meisten Autoren schließen sich jedoch LIEFTINCK (1964) an, der als erster eindeutig feststellte, daß *C. freyi* konspezifisch mit *C. hylas* sein müsse. Eine völlig hiervon abweichende, ausschließlich chorologisch begründete Auffassung vertrat DUMONT (1971):

"...even if no morphological differences with *Coenagrion hylas* can be established, it still remains useful to conserve its name. Its disjunct position and the fairly long period of isolation must have given rise to some speciation, even if this is not expressed morphologically".

Heute wird die mitteleuropäische Population überwiegend als eigene Unterart *C. hylas freyi* abgetrennt. Aus Sibirien wurden die Subspezies *C. hylas meridionalis* [sic!] (Belyshev, 1955) vom Altai-Gebirge und *C. hylas ussuriensis* [sic!] (Belyshev, 1956) vom Primorskiy Kray (Ostsibirien) und der Küste des Ochotskischen Meeres beschrieben. Ein angeblicher Nachweis von *ussuriense* im Tunka-Tal südwestlich des Baikalsees (BELYSHEV, 1966) wird in späteren Arbeiten nicht mehr erwähnt. Die ssp. *meridionale* wird inzwischen von BELYSHEV & HARITONOV (1974) als Synonym der Nominatform betrachtet. In derselben Publikation wird außerdem eine dunkle Variante der ssp. *ussuriense* als "ab. *nigra*" [sic!] sowie eine caudal aufgehellte Weibchenform der ssp. *hylas* als "ab. *pallida*" [sic!] beschrieben. Kiauta & Kiauta (l.c.) kommen zu folgendem Schluß:

"The appreciable individual variation in European material, particularly in the measurements and in the blue – black patterns, requires the study of longer series, which are... not available... Very few Asiatic *hylas* specimens are available in the collections outside the USSR. It is likely, therefore, that the controversy will remain unsettled for some time to come".

Vor etwa zwanzig Jahren erhielt ich durch Herrn Dr. A. Yu. Haritonov eine Serie von *Coenagrion hylas* aus verschiedenen Regionen Sibiriens, in welcher auch die beschriebenen Unterarten enthalten sind. Dieses einmalige Material ermöglicht eine ausreichend detaillierte Antwort auf die bisher ungenügend geklärten Fragestellungen nach der systematischen Zuordnung der verschiedenen Taxa. Die Debatte um die systematische Stellung des *C. freyi* ist in jüngster Zeit – leider nicht frei von Emotionen – erneut aufgeflammt. Auch aus Gründen

des Artenschutzes wird das Taxon (als Art oder Unterart) von einigen Autoren aufrechterhalten, etwa weil die Alpenpopulation "die einzige weltweit vom Aussterben bedrohte Libellensippe Mitteleuropas" sein soll (SCHMIDT, 1991). Daher erscheint es mir geboten, die von verschiedenen Autoren herangezogenen Struktur- und Zeichnungscharakteristika, soweit sie für Art- oder Unterarttrennungen von Bedeutung sind, in aller Ausführlichkeit abzuhandeln.

Für die verwandte Art *Coenagrion johanssoni* (Wallengren, 1894) wurden die Subspezies *C. j. convalescens* (Bartenef, 1914) vom Primorskiy Kray und *C. j. bartenevi* (Belyshev, 1955) in Südsibirien vom Ural bis zum Amur beschrieben (s. HARITONOV, 1976). Die in Skandinavien verbreitete Nominatform (terra typica: Schweden) soll in Nordsibirien vom Ural bis nach Kamtschatka vorkommen. Die subspezifische Differenzierung erfolgt aufgrund einer angeblich geographischen Variation derselben Zeichnungselemente, die teilweise auch der Rassengliederung von *C. hylas* zugrunde liegen.

Zur Vervollständigung der Strukturvergleiche wurde auch das letzte Mitglied dieser holarktischen Artengruppe, *Coenagrion interrogatum* (Sélys, 1876) aus Nordamerika, untersucht.

MATERIAL

Folgende Taxa standen zur Verfügung:

- *Coenagrion freyi* (Bilek, 1954): 12 ♂, 4 ♀, Zwingsee bei Inzell (loc. typic.), Bayern, BRD, 4.VIII.1965, H. Lohmann leg. (s. LOHMANN, 1967). – 6 ♂, Nordtirol, Österreich, 18.VII.1991, B. & M. Kiauta leg. (s. KIAUTA & KIAUTA, 1991). – Außerdem wurden Fotos in LIEFTINCK (1964), HEIDEMANN (1974) und JURITZA (1976) ausgewertet.
- *Coenagrion hylas hylas* (Trybom, 1889): 2 ♂, 2 ♀, Labytnangi, Polar Ural, Rußland, 3.+8.VII.1973, A. Haritonov leg. (s. HARITONOV, 1975). – 2 ♂, 1 ♀, Malaya Kosa, Baikalsee, Rußland, 14.VII.1958, A. Velizhanin leg. – 2 ♂, 1 ♀, Norda-Fluß, Zhigansk, Lena, Sibirien, Rußland, 18.VII.1963, B. Belyshev leg. – Außerdem wurden Fotos in HAMADA & INOUE (1985) ausgewertet.
- *Coenagrion hylas meridionale* (Belyshev, 1955): 1 ♀ Paratypus, Kosh-Agach, 1850 m, Altai, Rußland, 15.VII.1951, B. Belyshev leg. (s. BELYSHEV, 1953, 1955); als *C. hylas hylas* *pallidum* beschrieben in BELYSHEV & HARITONOV (1974).
- *Coenagrion hylas ussuriense* (Belyshev, 1956): 2 ♂, 1 ♀, Barabashevka-Fluß, Primorje, Ostsibirien, Rußland, 17.VI.1962, B. Belyshev leg. (s. BELYSHEV & HARITONOV, 1974).
- *Coenagrion johanssoni johanssoni* (Wallengren, 1894): 2 ♂, Jääski, Hyppola, Harkalampi, Karelien, Finnland, 28.VI.1927, coll. Ris, SMF.
- *Coenagrion interrogatum* (Sélys, 1876): 2 ♂, Lac de la Grosse, Mont Tremblant Park, Quebec, Kanada, 4.VII.1957, A. Robert leg. (s. PILON et al., 1991); 1 ♂, ♀ [Fundort unleserlich], Quebec, Kanada, 24.VII.1918; coll. m.

DER STATUS VON *COENAGRION FREYI* (BILEK, 1954)

Erich SCHMIDT (1956, 1957) bezweifelte als erster, daß *Coenagrion freyi* eine gute Art sei; er erkannte dessen nahe Verwandtschaft mit *C. hylas* und

Zugehörigkeit zur *C. interrogatum*-Artengruppe. BILEK (1957) verglich daraufhin die von SCHMIDT (1956) gezeichnete Ligula des Männchens von *C. hylas* mit seinem *C. freyi* und stellte Strukturabweichungen fest. LIEFTINCK (1964) verglich Appendices (♂) und Prothorax (♀) beider Formen und konnte keine Unterschiede entdecken. Er wies auf einen zahnartigen Lobus am Innenrand der Paraprocte hin, der sowohl bei *freyi* als auch bei *hylas* zu erkennen sei, und der von Schmidt bei *hylas* nicht bemerkt worden war. HARZ (1978 b) versuchte in einer vorläufigen Mitteilung, den Artstatus von *freyi* nach dem Tod seines Freundes A. Bilek posthum zu retten (s. auch HARZ, 1978 a.) Er bestätigte und ergänzte die durch BILEK (1957) bereits gezeichneten Strukturunterschiede an der Ligula, beschrieb unterschiedlich geformte männliche Genitalplatten und behauptete erneut (jedoch in Unkenntnis der Publikation LIEFTINCKs, 1964), der zahnartige Lobus am Innenrand der männlichen Paraprocte fehle bei *hylas* und werde dort durch einen membranös wirkenden Vorsprung ersetzt.

Folgende Strukturunterschiede zu *C. hylas* rechtfertigen nach HARZ (1978 b) angeblich den Artstatus von *C. freyi*:

Sekundäres Kopulationsorgan ♂, Ligula:

- 1(a) Bei *C. freyi* (dto., Abb. 1-3) sollen die gegabelten Seitenäste des Ligula-Schwellkörpers (Definition s. PFAU, 1971, 1991) das apikale Gelenk zwischen distalem und proximalem Ligula-Glied überragen. [Der gabelförmig umgeschlagene Teil des Schwellkörpers wird von Harz als "Furcula" bezeichnet].
- (b) Die Furcula-Seitenäste können das apikale Gelenk erreichen (siehe Tab. I, nicht von Harz erwähnt).
- (c) Bei *C. hylas* (HARZ, 1978 b, Abb. 4-7) sollen die Seitenäste des Schwellkörpers das apikale Gelenk nicht erreichen.
- 2(a) Bei *C. freyi* sollen die Furcula-Seitenäste nicht erweitert sein.
- (b) Bei *C. hylas* sollen die Furcula-Seitenäste eine dünnhäutige Erweiterung besitzen.
- 3(a) Bei *C. freyi* soll die mediane Ausrandung der Furcula (zwischen den beiden "Zinken") rund sein.
- (b) Bei *C. hylas* soll die mediane Ausrandung der Furcula spitzwinklig sein, bei einem ♂ aus Sachalin war sie nach Harz jedoch gerundet.

Männliche Genitalplatten am 9. Sternit:

- 4(a) Bei *C. freyi* sollen die Genitalplatten (dto., Abb. 10) kurz, schief-rechteckig und am distalen Ende innen mit stumpfen Spitzen versehen sein.
- (b) *C. hylas* soll längere Genitalplatten besitzen, die innen am distalen Ende zugespitzt sind (dto., Abb. 11).
- (c) *C. johannsoni* soll eiförmige Genitalplatten aufweisen (dto., Abb. 12).

Männliche Analanhänge:

- 5(a) *C. freyi* besitzt am Innenrand der Paraprocte je einen zahnförmigen Lobus (BILEK, 1955, Abb. 3; HARZ, l.c., Abb. 13-17; LIEFTINCK, l.c., Abb. 2).
- (b) Bei *C. hylas* soll dieser zahnförmige Lobus fehlen und durch einen membranösen Vorsprung ersetzt sein (HARZ, l.c., Abb. 18-19).

Eine Auswertung der zitierten Strukturen anhand des vorliegenden Vergleichsmaterials ist in Tabelle I zusammengestellt.

Ergebnis. — Am Ligula-Schwellkörper (Furcula, Nr. 1-3) sind keine Unterschiede zwischen *freyi* und *hylas* feststellbar. Die mediane Ausrandung ist immer rund (daher ist die Ligula in Abb. 4a aus SCHMIDT [1956] — übernommen

Tabelle I
Analyse der von HARZ (1978b) genannten Strukturunterschiede zwischen *Coenagrion hylas* und *C. freyi*

Merkmalsausprägung	Anzahl untersuchter Männchen	
	<i>hylas</i>	<i>freyi</i>
1. Furcula-Seitenäste		
(a) überragen das Gelenk:	1	1
(b) erreichen das Gelenk:	4	5
(c) erreichen das Gelenk nicht:	0	1
2. Furcula-Seitenäste		
(a) mit Erweiterung:	0	1
(b) ohne Erweiterung:	5	6
3. Furcula-Ausrandung		
(a) rund:	5	7
(b) gewinkelt:	0	0
4. Genitalplatten		
(a) kurz, stumpf:	2	3
(b) länger, zugespitzt:	4	11
(c) eiförmig:	1	0
5. Paraproct-Innenrand		
(a) mit zahnförmigem Lobus:	4	13
(b) ohne zahnförmigem Lobus:	0	0

von BILEK [1957] und HARZ [1978 b] – falsch dargestellt). Die Seitenäste erreichen meistens das apikale Gelenk und sind fast nie häutig erweitert. Die Genitalplatten variieren sehr stark in allen Populationen (in einem Fall waren sie sogar eiförmig, ähnlich denen von *C. johanssoni*) und sind daher für vergleichend systematische Untersuchungen ungeeignet; in der Regel sind sie jedoch in beiden Populationen länglich und zugespitzt. Der Paraproct-Innenrand entspricht sowohl in der Alpen- als auch in der asiatischen Population exakt Abb. 2 in LIEFTINCK (1964) (zahnförmiger Lobus dort mit "*" gekennzeichnet). Ein ähnlicher Lobus ist auch bei *C. interrogatum* vorhanden. In wenigen Fällen konnte der Lobus aufgrund von Verschmutzungen sowie des mangelhaften Erhaltungszustandes einzelner Tiere nicht erkannt werden.

Hieraus folgt: Keiner der bisher genannten Strukturunterschiede zwischen den beiden Taxa hält einer Überprüfung stand. *Coenagrion freyi* ist konspezifisch mit *Coenagrion hylas*.

In der Folge wird u.a. untersucht, ob *freyi* als Subspezies von *C. hylas* aufrechterhalten werden kann.

ANALYSE DER SUBSPEZIFISCHEN GLIEDERUNG VON *COENAGRION HYLAS* (TRYBOM, 1889)

Die Subspezies *C. h. hylas*, *C. h. meridionale* (Belyshev, 1955) und *C. h. ussuriense* (Belyshev, 1956) wurden von BELYSHEV & HARITONOV (1974) einer Revision unterzogen. Hierbei stellten die Autoren fest: "Exemplare aus dem Altai, ausgewiesen als *C. h. meridionalis* [sic!], vereinigen wir derzeit als Synonym mit der typischen Form". LOHMANN (1971) stellte *C. freyi* erstmals als Unterart zu *C. hylas* und bemerkte: "Rassenzugehörigkeit ist nach Fund einer homoeochromen Weibchenform, die endemisch für die bayerische Population ist, zu rechtfertigen" (Abb. 2-3). Folgende rassenspezifischen Merkmale wurden

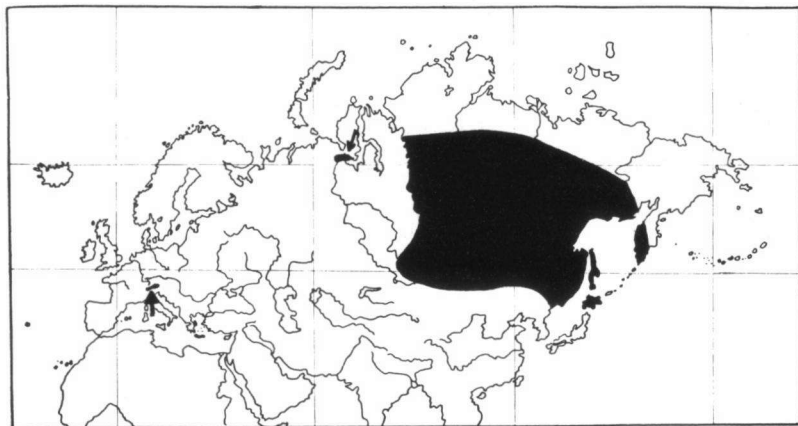


Abb. 1. Verbreitungskarte von *Coenagrion hylas* (Trybom, 1889). — [Die Pfeile weisen auf geographische Isolate hin].

den Beschreibungen in BELYSHEV (1956, 1973), BELYSHEV & HARITONOV (1974), LOHMANN (1967, 1971) und HARITONOV & HARITONOVA (1990) entnommen und mit den vorliegenden Serien sowie den zur Verfügung stehenden Fotos verglichen (Ergebnisse siehe Tab. II); hierbei wird *meridionale* zunächst wie eine Unterart behandelt:

Pterothorax ♂:

- 1(a) *hylas, meridionale*: Schwarzer Streif an der Mesometapleuralsutur nimmt mehr als ein Viertel der Länge der Suture ein (gewöhnlich die Hälfte). Kein schwarzer Punkt unterhalb des Streifs vorhanden, oder ein solcher in kurzem Abstand zum Streif (s. BELYSHEV & HARITONOV, 1974, Abb. 1 ge, de).
- (b) *ussuriense*: Schwarzer Streif an der Mesometapleuralsutur nicht länger als ein Viertel der Suture. Mit schwarzem Punkt auf der Hälfte dieser Suture (dto., Abb. 1 je).

Abdominalzeichnung ♂:

- 2(a) *hylas, meridionale*: Schwarze Seitenstreifen am zweiten Abdominalsegment mit dem schwarzen Querstreif auf der Grenze des zweiten und dritten Segments verbunden.

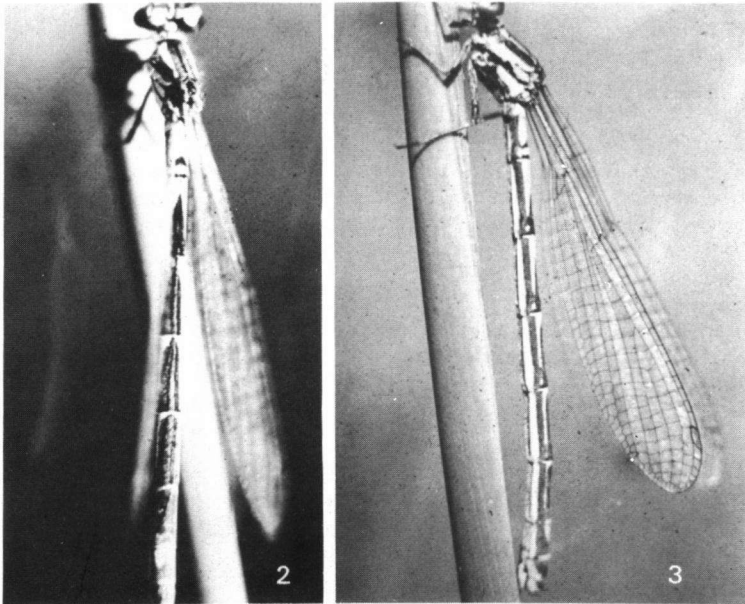


Abb. 2-3. *Coenagrion hylas* (Trybom, 1889). Homochromes Weibchen, Zwingssee bei Inzell (Bayern, BRD), 6 VIII.1965, Fotos F. Ringe.

- (b) *ussuriense*: Schwarze Seitenstreifen am zweiten Abdominalsegment nicht mit dem schwarzen Querstreif auf der Grenze des zweiten und dritten Segments verbunden.
- 3(a) *hylas*, ?*meridionale*: Medianer Querstreif auf dem zweiten Abdominalsegment mit den schwarzen Lateralstreifen verbunden (s. SCHMIDT, 1956, Abb. 3 III-IV).
- (b) *ussuriense*: Medianer Querstreif auf dem zweiten Abdominalsegment nicht mit den schwarzen Lateralstreifen verbunden (s. SCHMIDT, l.c., Abb. 3 I-II).
- 4(a) *hylas*: 8.-10. Abdominalsegment mit deutlich ausgeprägten schwarzen Lateralstreifen, die nicht unterbrochen sind (BELYSHEV & HARITONOV, l.c., Abb. 2 a-ge).
- (b) Form mit gut ausgebildeter, aber unterbrochener lateraler Schwarzzeichnung am 8.-10. Abdominalsegment (dto., Abb. 2 de-je = *hylas*, Abb. 2 ze = *ussuriense* ab. *nigrum*).
- (c) *ussuriense*: 8.-10. Abdominalsegment mit stark reduzierten, unterbrochenen, schwarzen Lateralstreifen (dto., Abb. 2 ze, i).

Thorax-Ventralseite ♂:

- 5(a) *hylas*, *ussuriense*: Ventrum dunkelblau mit schwarzer Zeichnung (dto., Abb. 1 k).
- (b) *meridionale*: Ventrum schwarz mit blauen Flecken (dto., Abb. 1 l, m).

Analanhänge ♂:

- 6(a) *hylas*: Paraprocte horizontal gerichtet [ihre Spitzen stark nach unten gebogen].
- (b) *meridionale*: Paraprocte schräg nach oben gerichtet [ihre Spitzen nicht nach unten gebogen].

Weibchenform (2. Abdominalsegment):

- 7(a) *hylas/meridionale*, *ussuriense*: Heterochrome Form, definiert durch großen, mit dem hinteren Segmentrand immer verbundenen Fleck auf dem 2. Segment und ausgedehnte schwarze Fleckung

auf den übrigen Segmenten (s. BILEK, 1954, Abb. 4; BELYSHEV & HARITONOV, l.c., Abb. 1 p; JURZITZA, 1976, Foto p. 250 unten).

- (b) *freyi* (Abb. 2 u. 3): Homoeochrome Form, definiert durch homoeochrome Zeichnung auf dem 2. Abdominalsegment sowie oft vermehrte Blaufärbung auf den übrigen Segmenten (s. BELYSHEV & HARITONOV, l.c., Abb. 1 n, o; HEIDEMANN, 1974, Abb. 1, rechtes Bild).

Weibchenform (8. Abdominalsegment):

8. *hylas*: Die von BELYSHEV & HARITONOV (l.c.) bisher ausschließlich vom Altai beschriebene ab. *pallidum* zeigt eine bis auf zwei submedianen Apikalfleckchen reduzierte Schwarzfärbung des achten Abdominalsegments (dto., Abb. 2 m). Dieses Zeichnungsmuster tritt bevorzugt bei homoeochromen, aber auch bei heterochromen Weibchenformen auf (s. HEIDEMANN, l.c., Abb. 1, rechtes Bild).

Flügeladern ♂:

9. *hylas, ussuriense*: 13-14 Postnodalqueraladern im Vorderflügel.
meridionale: 16-18 Postnodalqueraladern im Vorderflügel.

Tabelle II

Analyse der von BELYSHEV (1956, 1973), BELYSHEV & HARITONOV (1974), LOHMANN (1967, 1971) und HARITONOV & HARITONOVA (1990) genannten Zeichnungs- und Strukturunterschiede zwischen den Unterarten von *Coenagrion hylas* (ssp. *hylas*, *freyi*, *ussuriense*, *meridionale*)

Merkmalsausprägung	Anzahl der untersuchten Tiere		
	<i>hylas</i>	<i>freyi</i>	<i>ussuriense</i>
1. Streif auf Mesometapleuralsutur ♂			
(a) $> \frac{1}{4}$ der Suturlänge:	5	11	1
(b) $\leq \frac{1}{4}$ der Suturlänge	2	5	1
2. Laterallängsstreifen am 2. Abd. segment ♂			
(a) berühren Querstreif am 2./3. Segment:	7	18	2
(b) berühren Querstreif nicht:	0	0	0
3. Medianer Querstreif am 2. Abd. segment ♂			
(a) mit Laterallängsstreifen verbunden:	1	11	1
(b) nicht mit Längsstreifen verbunden:	6	7	1
4. Seitenstreifen am 8.-10. Abd. segment ♂			
(a) ausgeprägt, nicht unterbrochen:	4	17	0
(b) ausgeprägt, aber unterbrochen:	3	3	3*
(c) reduziert, stark unterbrochen:	0	1	12*
5. Thorax-Ventralseite ♂			
(a) blau mit schwarzen Streifen:	1	14	1
(b) schwarz mit blauen Flecken:	5	2	1
6. Paraprokte ♂			
(a) horizontal gerichtet:	2	3	1
(b) schräg nach oben gerichtet:	4	14	1
7. Weibchenform			
(a) heterochrom:	4	4	2
(b) homoeochrom:	1**	2	0

* Serie aus Primorskiy Kray, s. BELYSHEV & HARITONOV (1974)

** ♀ stammt aus dem Altai (ssp. *meridionale*)

Zu 8.: — Das ♀ aus dem Altai (ssp. *meridionale*) zählt zur ab. *pallidum*. Die fünf untersuchten ♀ der ssp. *hylas* sowie 1 ♀ *ussuriense* sind normal gefärbt. Von den *freyi*-♀ gehören 4 Tiere zur Normalform und 2 Tiere zur ab. *pallidum*.

Zu 9.: — Die Auswertung der eigenen Serien ergab

- bei *hylas* (n=6): 12-16 Pnq in den Vorderfl.;
- bei *freyi* (n=17): 11-16 Pnq in den Vorderfl.;
- bei *ussuriense* (n=2): 11-14 Pnq in den Vorderfl.

Biometrische Messungen. — Obwohl biometrische Daten bisher nicht zur Abgrenzung der Unterarten herangezogen worden sind, ergab ein Vergleich der verfügbaren Größenangaben, daß insbesondere die Männchen der ssp. *ussuriense* deutlich größer als die der Nominatform in ihrem westlichen Verbreitungsgebiet sind. Deshalb wurden die Abdomenlänge (mit App.) und die Hinterflügelänge bei ♂ und ♀ gemessen und variationsstatistisch ausgewertet. In der Literatur sind kaum Meßreihen, sondern fast ausschließlich Minimal- und Maximalwerte genannt. (Längenmaße in mm; eigene aktuelle Messungen ergänzt in eckigen Klammern):

- *hylas* (incl. *meridionale*), Sibirien (BELYSHEV & HARITONOV, 1974): ♂ Abd. 26-30, Hfl. 19-23 [23,9]; ♀ Abd. 26-29 [30,6]; Hfl. 22-26.
- *hylas*, Hokkaido (HAMADA & INOUE, 1985): ♂ Abd. 30-32, Hfl. 22-26; ♀ Abd. 27-33, Hfl. 23-28.
- *ussuriense* (BELYSHEV & HARITONOV, 1974): ♂ Abd. 31-33,5, Hfl. 23-25 [25,2]; ♀ Abd. 30-32, Hfl. 25-27.
- *freyi* (LOHMANN, 1967; KIAUTA & KIAUTA, 1991): ♂ Abd. 25-30, Hfl. [19,4] 19,8-22,5 [22,8]; ♀ Abd. 26,0-27,5, Hfl. 19,3-24,0.

Für die Einschätzung eines subspezifischen Unterschiedes wurde der prozentuale Anteil errechnet, in dem sich zwei Serien (a und b) in ihren Längenmaßen nicht überschneiden. Dies erfolgte nach MAYR et al. (1953) und MAYR (1975) durch die Ermittlung des Unterschiedskoeffizienten (D). Dieser verbindet den Unterschied zwischen den Mittelwerten und die Standardabweichungen der Serien miteinander. Hierzu werden die Differenzen zwischen den Mittelwerten (\bar{x}) durch die Summe der Standardabweichungen (s) dividiert (dabei ist b die Population mit dem größeren Mittelwert):

$$D(a,b) = \frac{\bar{x}_b - \bar{x}_a}{s_a + s_b}$$

Die so ermittelten Unterschiedskoeffizienten wurden nach MAYR (l.c., Tab. 9 – 2) in den Prozentsatz des sich Nichtüberschneidens umgerechnet. Eine subspezifische Trennung wird bei einem $D > 1,5$ (>95%) als gerechtfertigt anerkannt. Bei geographischen Isolaten genügt oft ein $D > 1,28$ (>90%).

Ergebnis. — Die Merkmale 1, 2, 6, 8 und 9 erweisen sich sofort als untauglich für eine subspezifische Differenzierung. Bei Merkmal 3 ist die geforderte Unterscheidung zwischen *hylas* und *ussuriense* nicht möglich. Es ist jedoch festzuhalten, daß der Querstreif auf dem 2. Abd. segment (♂) bei der gesamten

Tabelle III

Biometrischer Vergleich der Abdomen- und Hinterflügelängen (in mm) zwischen *Coenagrion hylas* ssp. *hylas* (incl. *meridionale*) [h], *freyi* [f] und *ussuriense* [u]

	Abd. ♂	Hfl. ♂	Abd. ♀	Hfl. ♀
<i>hylas</i> [h]	n=9	n=8	n=7	n=7
\bar{x}	28,4	21,7	28,7	24,5
s	1,4	1,6	1,4	1,6
<i>ussuriense</i> [u]	n=4	n=4	n=3	n=3
\bar{x}	31,9	24,3	30,8	26,0
s	1,1	1,0	1,0	1,0
h+u	n=13	n=12	n=10	n=10
\bar{x}	29,5	22,6	29,3	24,9
s	2,1	1,8	1,6	1,5
<i>freyi</i> [f]	n=20	n=20	n=7	n=7
\bar{x}	27,5	21,0	26,8	21,9
s	1,1	1,0	0,7	1,4
D (h, u)	1,395	0,973	0,859	0,588
% (h, u)	92%	84%	80%	<75%
D (f, h+u)	0,639	0,564	1,106	1,001
% (f, h+u)	<75%	<<75%	87%	84%

asiatischen Population öfter (78%) vom Seitenstreifen getrennt ist als bei *freyi* (39%). — Merkmal 5 reicht für eine Trennung zwischen *hylas* und *meridionale* nicht aus. Die asiatischen ♂ insgesamt weisen jedoch häufiger eine schwarze Thorax-Ventralseite mit blauer Fleckung auf (75%), während die *freyi*-♂ ein überwiegend blaues Ventrum mit schwarzer Zeichnung besitzen (87%). Hieraus folgt, daß die disjunkte Alpenpopulation gegenüber den asiatischen Populationen eine signifikant abgewandelte Zeichnung am 2. Abd.segment (Querstreif) und am Thoraxventrum besitzt. Nach weitgehender Übereinkunft der Taxonomen (s. MAYR, 1975) soll eine Population als gültige Subspezies anerkannt werden, wenn 75% der Individuen dieser Population sich von "allen" Individuen (= 97%) der anderen Population unterscheiden (75-Prozent-Regel, gilt auch für geogr. Isolate; vgl. aber DUMONT, 1971). Dies trifft für die zur Verfügung stehenden Serien nicht zu: der Prozentsatz zwischen den asiatischen Formen und *freyi* liegt bei 78:39 (Merkmal 3) und 75:13 (Merkmal 5) und somit deutlich außerhalb des subspezifischen Levels.

Die Auflösung der schwarzen Seitenstreifen am 8.-10. Abd. segment ♂ (Merkmal 4) ist bei *ussuriense* am stärksten ausgeprägt. Dagegen konnte in den *hylas*- und *freyi*-Serien nur 1 ♂ mit diesem Merkmal gefunden werden. BELYSHEV & HARITONOV (1974) lagen nur insgesamt 15 ♂, 5 ♀ zur Revision der *ussuriense* vor; sämtliche Exemplare stammten vom Primorskiy Kray. Darunter befand

den sich 3 ♂ (20%) der neu beschriebenen ab. *nigrum*; dies sind Tiere mit deutlich ausgeprägten, unterbrochenen Seitenstreifen. Diese Form ist von jenen typischen *hylas* (43%) und *freyi* (14%) nicht zu unterscheiden, die ebenfalls unterbrochene Seitenbinden aufweisen. Die Tendenz zur Hellfärbung bei *ussuriense* muß deshalb als klinale Variation, mit Zunahme der Ausprägung schwarzer Seitenbinden nach Norden und Westen, aufgefaßt werden; sie reicht für eine subspezifische Unterscheidung zwischen *ussuriense* und *hylas/meridionale/freyi* nicht aus. Unbekannt ist bisher die Zeichnungsvariabilität bei Populationen aus Hokkaido, Sachalin und von Kamtschatka, die zur ssp. *hylas* gestellt werden (s. auch TSUDA, 1991).

Homoeochrome Weibchenformen (Merkmal 7) treten gelegentlich sowohl bei *freyi* als auch in den asiatischen Populationen auf. Daher fällt dieses einzige bisher beschriebene Unterscheidungsmerkmal zwischen *freyi* und den asiatischen Formen weg.

Die biometrischen Messungen (Tab. III) belegen eine klinale Abnahme der Abdomen- und Flügellänge von Osten nach Westen. Der Unterschiedskoeffizient zwischen *hylas* und *ussuriense* ergibt lediglich für die Abdomenlänge (♂) einen D-Wert, der mit 1,395 (= 92%) in der Nähe einer subspezifischen Differenzierung liegt. Die zur ssp. *hylas* zählenden Populationen aus Hokkaido weisen, nach ihren Minimax-Werten zu urteilen (s. oben), eine der *ussuriense*-Serie entsprechende Abdomenlänge auf. Außerdem liegt der Fundort der *ussuriense*-Serie ca. 1500 km vom Fundort der nächstgelegenen gemessenen *hylas*-Serie entfernt; Übergänge in den Längenmaßen sind im Zwischengebiet zu erwarten. Eine subspezifische Abtrennung der ostasiatischen Population aufgrund der Körpergröße ist deshalb nicht gerechtfertigt. — Noch krasser fällt die Übereinstimmung zwischen *freyi* und den asiatischen Serien aus: Trotz der erheblichen Entfernung des disjunkten Alpenareals zur nächstgelegenen Ural-Population (3500 km) sowie zum Hauptareal (5000 km) ergeben die biometrischen Daten keine Belege für eine subspezifische Unterscheidung.

Als Ergebnis der detaillierten Analyse sämtlicher bisher herangezogener phänotypischen Merkmale zur Errichtung von Unterarten bei *Coenagrion hylas* wird festgestellt, daß keines dieser Merkmale die Abtrennung einer Subspezies rechtfertigt. Auch die Alpenpopulation kann trotz ihres disjunkten Vorkommens nicht als ssp. *freyi* aufrechterhalten werden. Dies wird auch dadurch dokumentiert, daß die ermittelten Unterschiedskoeffizienten (♂) zwischen *freyi* und *hylas/ussuriense* kleiner sind als zwischen *hylas* und *ussuriense*. *Coenagrion hylas* wird als eine monotypische Art mit klinaler Variation der Körpergröße und der Ausdehnung schwarzer Zeichnungselemente aufgefaßt. Die bisher beschriebenen Unterarten sind als Synonyme zu behandeln.

SUBSPEZIFISCHE GLIEDERUNG VON *COENAGRION JOHANSSONI* (WALLENBREN, 1894)

In einer taxonomischen Arbeit über *Coenagrion johanssoni* (syn. *C. concinnum* [Johansson, 1859]) teilt HARITONOV (1976) die Art aufgrund ihrer individuellen und geographischen Variation in drei Unterarten auf: *C. j. johanssoni*, *C. j. convalescens* (Bartenef, 1914; terra typ.: Mandschurei) und *C. j. bartenevi* (Belyshev, 1955; loc. typ.: Altai). Das ebenfalls hierher gehörende *Coenagrion amurense* (Bartenef, 1956) aus dem Amurgebiet wird als intermediär zwischen den ssp. *convalescens* und *bartenevi* eingeordnet. Die Subspezies sollen sich durch folgende Merkmale unterscheiden:

- *johanssoni*: ♂ und ♀ mit ausgedehnter Schwarzfärbung an Thorax und Abdomen. Auch Ventralseite des Thorax ausgedehnt schwarz. Mesometapleuralsutur mit einem schwarzen Streifen ohne abgesonderten Punkt. Metepistern-Epimeralsutur mit ausgeprägtem schwarzen Streifen. — ♂: Lateralstreif am 2. Abd.segment lang, erreicht den Hinterrand des Tergits. — ♀: 8. Abd.tergit überwiegend schwarz.

- *bartenevi*: ♂ und ♀ mit weniger auffallender Schwarzfärbung an Thorax und Abdomen als bei der Nominatform. Mesometapleuralsutur wie bei *johanssoni*. Metepistern-Epimeralsutur nur mit einer schmalen schwarzen Linie. — ♂: Seitenstreif am 2. Abd.tergit wie bei *johanssoni*. — ♀: 8. Abd.tergit überwiegend schwarz.

- *convalescens*: ♂ und ♀ gegenüber den beiden anderen Formen deutlich aufgehellt. Mesometapleuralsutur mit schwarzem Streif und abgesondertem Punkt. — ♂: Lateralstreif am 2. Abd.segment als Fleck ausgebildet, der deutlich vom Tergithinterrand entfernt und meist auch vom medianen Querstreif losgelöst ist. — ♀: 8. Abd.-tergit überwiegend hell.

Die ausführlichen Serienzeichnungen der Abb. 2 in HARITONOV (1976) dokumentieren selbsterklärend, daß jede der errichteten Unterarten durch Übergangsformen mit der anderen verbunden ist, und daß sich daraus eine kontinuierliche Zunahme aller schwarzen Zeichnungselemente von Thorax und Abdomen zwischen den drei Formen rekonstruieren läßt. Der Autor hat nicht zwischen einer geographischen Merkmalsprogression (Kline), welche in diesem Fall offenbar vorliegt, und einer sekundär diskontinuierlichen Variabilität (geographische Rassen) unterschieden. Folglich sind in der Arbeit auch keine Angaben über sekundäre Intergradationszonen (Hybridgürtel) zu finden, welche die Ursachen für die Variabilität wären, wenn eine subspezifische Differenzierung vorläge. Die Darstellung der Zeichnungsvariabilität läßt jedoch erkennen, daß eine klinale Abnahme der Schwarzfärbung innerhalb der Art in Sibirien von Norden nach Süden verläuft: "*johanssoni*" als dunkelste Variante ist in Nordsibirien bis nach Kamtschatka verbreitet; "*bartenevi*" mit zunehmender Aufhellung kommt im südlichen Sibirien bis zum Amur vor; diese Aufhellung findet ihr Maximum als "*convalescens*" in der südöstlichsten Region des Verbreitungsgebietes.

Unberücksichtigt blieben Untersuchungen über *C. johanssoni* in Skandinavien, die dort als Nominatform vorkommen muß, denn terra typica ist Schweden. Im Senckenberg-Museum Frankfurt konnte ich 2 ♂ aus der Ris-Sammlung untersuchen, die aus dem südöstlichen Finnland (Karelien) stammen. Diese Tiere sind

aufgehellte, die Seitenstreifen am 2. Segment sind fleckenförmig und meist weder mit dem hinteren noch mit dem medianen Querstreif verbunden; die Längsstreifen am 8./9. Segment sind stark reduziert. Die beiden ♂ müßten bei einer Diagnose nach den oben genannten Merkmalen zur ssp. *convalescens* gestellt werden. Hierdurch wird belegt, daß auch die Variabilität innerhalb der Teilpopulationen beträchtlich ist.

Coenagrion concinnum wird als monotypische Art aufgefaßt. Die designierten Unterarten sind als Synonyme zu behandeln.

SUBSPEZIFISCHE GLIEDERUNG VON *COENAGRION GLACIALE* (SELYS, 1872)

Diese ostsibirisch-dsunganisch-mongolische Art zählt nicht zur *interrogatum*-Gruppe, sondern ist nahe mit *Coenagrion armatum* (Charpentier, 1840) verwandt. Sie wurde von BELYSHEV & HARITONOV (1973) anhand derselben Kriterien in zwei Subspezies geteilt wie die bereits besprochenen Arten. Die dunklere Nominatform (loc. typ.: Fluß Wilni nördl. Irkutsk) ist angeblich im Baikalseegebiet, dem Lena-Tal, Nordostsibirien sowie im oberen Amurgebiet verbreitet, während eine aufgehellte Form als ssp. *orientalis* [sic!] Belyshev et Haritonov, 1973 vom südlichen und vielleicht mittleren Amurgebiet beschrieben wurde. Gleichzeitig wurden für die ssp. *glaciale* aufgehellte Tiere angegeben und unter der f. *pallidum* als "individuelle Variation" bezeichnet, die weitgehend der ssp. *orientale* entsprechen; sie waren mit einem Anteil von 20% (♂, n=80) bzw. 6% (♀, n=17) in den vorliegenden Serien vertreten. Dementsprechend wurden verdunkelte Tiere der ssp. *orientale*, die weitgehend der Nominatform gleichen, als f. *fuscum* bezeichnet; diese waren mit einem Anteil von 10% (♂, n=30) bzw. 40% (♀, n=10) in der Serie vertreten.

Nach der oben beschriebenen 75-Prozent-Regel können die Unterarten nicht aufrechterhalten werden. Sie sind — ebenso wie dies für *C. hylas* und *C. johanssoni* festgestellt wurde — lediglich primäre geographische Merkmalsprogressionen einer monotypischen Species. *C. glaciale* ist ein mandschurisches Faunenelement mit geringer postglazialer Nord- und Westexpansion, dessen westliche Arealgrenze sich in einer Linie vom Unterlauf der Lena (70° n.B.) bis zum Westrand des Baikalsees hinzieht. Die Kline einer Zunahme der schwarzen Zeichnungselemente verläuft vom südöstlichen Ausbreitungszentrum in den Invasionsraum nach Norden und Westen.

BEMERKUNGEN ZUR ZOOGEOGRAPHIE

Coenagrion hylas ist ein mandschurisches Faunenelement mit postglazialer Disjunktion in Europa und im östlichen Polar-Uralgebiet (vgl. LOHMANN, 1979). Viele nicht sedentäre Tierarten — darunter auch die aus den sibirischen

Glazialrefugien westwärts sich ausbreitenden Populationen — mußten ihre Arealgrenzen nach Abklingen der letzten Eiszeit zum Teil mehrfach verlegen. Dies betrifft auch die Vegetationsgürtel (vgl. FRENZEL, 1960). Die Wiederbesiedlung des von Gletschern befreiten Invasionsraumes erfolgte nicht kontinuierlich, denn auch das Postglazial ist durch eine Reihe von Klima-Epochen gekennzeichnet: Ausbreitungsphasen lösten sich mit Regressionsphasen ab. Bei vielen Arten erfolgte der Rückzug durch ein einfaches Verlagern der Arealgrenze nach Osten. Andere hinterließen Teilpopulationen in geographischen Isolaten, die auch heute noch die ehemalige Verbreitung der Art im entsprechenden Großareal dokumentieren. Nach den grundlegenden Arbeiten von DE LATTIN (1957, 1959, 1967) zählt *C. hylas* zu den arborealen Arten der Taiga mit boreomontaner Disjunktion und regionaler Stenotopie. Diese lassen sich chorologisch leicht von echten Glazialrelikten (oreotundralen Arten mit arктоalpiner Disjunktion) unterscheiden. Zum selben Disjunktionstyp zählen auch *Aeshna caerulea* (Ström, 1783) und *Somatochlora alpestris* (Sélys, 1840) (vgl. LOHMANN, 1981, mit Arealkarten).

Das Verbreitungsgebiet von *C. hylas* ist in drei separierte Vorkommen zerteilt (Abb. 1) : ein Hauptareal von Hokkaido, Sachalin, Kamtschatka im Osten bis zum Jenissei im Westen sowie zwei disjunkte, kleine Teilareale. Das westliche Isolat befindet sich am Nordhang und in den Vorbergen der mittleren Alpen und erstreckt sich ca. 350 km von Westen nach Osten. — Das östliche Isolat befindet sich im Süden der Halbinsel Jamal; es wird im Norden und Osten durch den fluß Schtschutsch'ja, im Westen durch die Vorberge des nördlichen Polar-Ural und im Süden durch die Ob-Mündung begrenzt. Dieses in der Waldtundra gelegene Areal hat eine Ausdehnung von etwa 12.000 km². — Die Angabe "Aral-See" in SCHMIDT (1991) ist falsch. — Die westliche Verbreitungsgrenze des Hauptareals am Jenissei folgt der rezenten "Johansen-Faunenscheide" (JOHANSEN, 1955; DE LATTIN, 1967), welche das mittelsibirische Bergland von der westsibirischen Tiefebene trennt. Eine kontinuierliche Verbreitung im Norden zwischen Jenissei und Jamal-Halbinsel, wie hypothetisch von BELYSHEV & HARITONOV (1980, fig. 1) gezeichnet, ist nicht dokumentiert.

Das Hauptareal von *Somatochlora alpestris* reicht von Hokkaido im Osten bis etwa zum 80.° ö.L. Je ein Teilareal befindet sich in Skandinavien und in Mitteleuropa incl. dem Alpen-Karpatenbogen. — Das Areal von *Aeshna caerulea* ist in ein großes östliches Hauptareal zwischen dem Primorskiy Kray im Osten und Schottland im Westen sowie zwei Isolaten in Mitteleuropa und dem Kaukasus zerfallen. Die Populationen Nordeuropas sind mit denen Sibiriens nur durch einen schmalen Arealschlauch verbunden, der über den Polar-Ural hinwegläuft. Hier deutet sich vielleicht eine weitere zukünftige Disjunktion an. Die nearktische *Aeshna septentrionalis* Burmeister, 1839 hat sich wahrscheinlich erst im Würmglazial von *A. caerulea* isoliert und steht ihr so nahe, daß sie oft als Unterart geführt wird (z.B. PETERS, 1987). Ihre Westgrenze verläuft in NE-Sibirien (Jakutien) an der Kolyma, während die östlichsten Vorkommen von *caerulea*

nur 600 km entfernt an der Indigirka festgestellt wurden. Daneben ist es von den nearktischen Libellenarten nur noch *Aeshna palmata* Hagen, 1856 gelungen, ihr Areal postglazial bis nach NE-Sibirien (Kamtschatka, terra typ.) auszuweiten (vgl. jedoch BELYSHEV [1973], der das Vorkommen anzweifelt). Dies war möglich, weil die im Hochglazial zustande gekommene Beringbrücke zwischen Alaska und Sibirien infolge des verzögert abschmelzenden Gletschereises auch noch während des frühen Postglazials für eine gewisse Zeitlang erhalten blieb (DE LATTIN, 1967). Die Zwillingsart von *A. palmata* ist die ebenfalls nearktische *Aeshna constricta* Say, 1839.

Weitere Taxa mit mandschurisch-japanischem Ausbreitungszentrum und westlicher Arealgrenze am Jenissei sind *Coenagrion lanceolatum* (Sélys, 1872), *Soma-tochloræ g. graeseri* Sélys, 1887, *Leucorrhinia i. intermedia* Bartenev, 1910 und *Leucorrhinia orientalis* Sélys, 1887. Postglaziale Disjunktionen weisen von diesen Arten *S. g. graeseri* (in der Taigazone des mittleren Ural sowie der östlichen Vorebene) und *L. orientalis* (in der östlichen Vorebene des Polar-Ural; auf der Jamal-Halbinsel) auf. Diese separierten Vorkommen (incl. *C. hylas*) sind 700-1500 km von der Westgrenze des Hauptareals entfernt.

Artenpaare, die in einem der letzten beiden Glaziale durch polyrefugiale Ost/West-Disjunktionen in der Palaearktis entstanden sein müssen, liegen bei den hier behandelten Taxa zwischen *Coenagrion lanceolatum*/*C. hastulatum* (Charp., 1825), *Leucorrhinia orientalis*/*L. dubia* (Vander L., 1825) und *Leucorrhinia intermedia*/*L. rubicunda* (L., 1758) vor. Die östlichen Arten überdauerten die letzte Eiszeit im mandschurischen (bzw. japanischen) Refugium, während die westlichen Arten entweder dem angaranischen Refugium (nördl. des Baikalsees) oder dem mongol-kasakischen Refugium (Mongol-Altai, kasakisches Bergland) entstammen.

Nach DE LATTIN (1959) ist die expansive Phase solcher kaltstenothermer Taiga-Arten frühestens in die Zeit des Birken- und Kiefernmaximums (Alleröd-Interstadial) vor 12000 Jahren zu legen, während die Regression mit Abtrennung postglazialer Reliktareale infolge weiteren Temperaturanstiegs frühestens in der Haselzeit (Boreal) vor 9000 Jahren, spätestens mit Eintritt der postglazialen Wärmezeit (Atlantikum) vor 7000-8000 Jahren (vgl. LOHMANN, 1981) erfolgte, dessen Temperaturen durchschnittlich um etwa 3°C über den heutigen lagen. Für die Arealausdehnung vom mandschurischen Refugium bis nach Mitteleuropa stand diesen Arten mithin ein Zeitraum von 3000-5000 Jahren zur Verfügung.

Auch das bisher zoogeographisch wenig beachtete mittelsibirische Refugium (VARGA, 1975; DÉVAI, 1976) hat als Ausbreitungszentrum von Libellenarten gedient, die postglazial mehr den Norden des europäischen Invasionsraums besiedelt haben. Dieses Refugium bestand aus einer sehr ausgedehnten, aber stark durch Waldtundren- und Kältesteppenformationen aufgelockerten Taiga im mittelsibirischen Bergland zwischen dem Baikalsee im Westen und der Lena im Osten (vgl. FRENZEL, 1960). Für Odonaten hat wohl nur das Gebiet an der Angara

bis zum Baikalsee um Irkutsk eine bedeutende Rolle gespielt (angaranisches Sekundärrefugium). Der Libellen-Faunenkreis dieses Ausbreitungszentrums besteht aus *Calopteryx v. virgo* (L., 1758), *C. s. splendens* (Harris, 1782), *Ischnura e. elegans* (Vander L., 1820), (?) *Coenagrion pulchellum interruptum* (Charp., 1925) (syn. *sibericum* [Belyshev, 1964] *Coenagrion hastulatum* (Charp., 1825), *Aeshna baicalensis* Belyshev, 1964 (stationär), *A. grandis* (L., 1758) und *Leucorrhinia caudalis* (Charp., 1840). Eine der interessantesten postglazialen Disjunktionen konnte bei der Nominat-Unterart von *Calopteryx splendens* herausgearbeitet werden (LOHMANN, 1992 a). Ihr rezentest Hauptareal erstreckt sich vom Baikalsee bis über den Irtysh hinaus nach Westen (Abb.4). Im westlichen Invasionsraum befindet sich ein großes disjunktes Areal in Mitteleuropa, Irland, Südengland und Südschweden. Geographische Isolate sind außerdem vom Ili-Gebiet (südl. des Balchasch-Sees), aus Afghanistan (revisionsbedürftig, nach SCHMIDT, 1961) und vom Südlichen und Mittleren Ural bekannt.

Das weiter im Westen gelegene mongol-kasakische Refugium erstreckte sich in einem ausgedehnten Streifen ca. 3000 km weit von den Hängen des Mongol-Altai über das kasakische Bergland hinweg bis nördlich des Aralsees. Es läßt sich in ein ektagisches (= Mongol-Altai), kasakisches und tabargataisches Sekundärrefugium gliedern. Während es im Mongol-Altai vorwiegend aus Taiga bestand, herrschten in einer Zone von Saissan bis zum Aralsee kontinentale Mischwälder vor (FRENZEL, 1960). Es ist vom eigentlichen mongolischen Refugium zu unterscheiden. GROSS (1962) und ROESLER (1965) ordnen das tabargataische Sekundärrefugium dem turkestanischem Grossrefugium zu. VARGA (1975) und DÉVAI (1976) haben ein dem mongol-kasakischen Refugium entsprechendes, aber zwischen Irtysh und Ob im westlichen Altai gelegenes Zentrum als "westsibirisches Refugium" bezeichnet. Für dieses Gebiet fehlen jedoch die pleistozänen vegetationskundlichen Belege. Der Libellen-Faunenkreis des mongol-kasakischen Ausbreitungszentrums setzt sich – im Unterschied zum mongolischen Refugium – aus überwiegend thermophilen Arten zusammen, die postglazial zum Teil auch den Süden des europäischen Invasionsraums besiedelt haben, und die deshalb meist dem mediterranen Ausbreitungszentrum zugerechnet werden (z.B. DÉVAI, 1976): *Calopteryx splendens ancilla* Sélys, 1853 (syn. *johanseni* Belyshev, 1955, *faivreii* Lacroix, 1915, *caprai* Conci, 1956, *cretensis* Pongracz, 1911) (Abb. 4), *Lestes barbarus* (Fabr., 1798), *L. macrostigma* (Eversmann, 1836), *L. virens vestalis* Rambur, 1842 (syn. *marikovskii* Belyshev, 1961), *Coenagrion pulchellum saianicum* [Belyshev, 1964], *asiaticum* [Belyshev, 1964]), *C. p. puella* (L., 1758), *Aeshna affinis* Vander Lind., 1823, *Orthetrum cancellatum orientale* Belyshev, 1958 (stationär), *Sympetrum meridionale* (Sélys, 1841), *Leucorrhinia pectoralis* (Charp., 1825), *L. rubicunda* (L., 1758), *L. albifrons* (Burmeister, 1839) (syn. *L. a. obensis* Belyshev, 1973). *Calopteryx splendens ancilla* hat offenbar während des Atlantikums das inzwischen von der Nominat-Unterart weitgehend geräumte Gebiet in Westsibirien und Osteuropa bis nach Ostdeutsch-

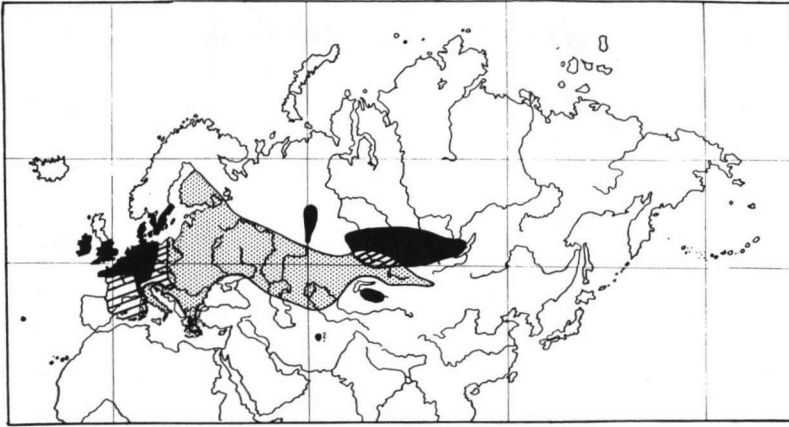


Abb. 4. Verbreitung zweier Unterarten von *Calopteryx splendens* (Harris, 1782): ▨ Areal von *C. s. ancilla* Selys, 1853. Die Kykladen (Griechenland) werden von einer anderen, noch unbeschriebenen Unterart besiedelt, die in der Nähe von *C. amasina* Barteneff, 1911 steht; — ■ Zersplittertes Areal von *C. s. splendens*. Der Fund in Afghanistan bedarf einer Revision; — ▨ Sekundäre Intergradationszonen (Hybridgürtel) zwischen beiden Unterarten.

land besiedelt und ist tief bis in den mediterranen Raum vorgedrungen (LOHMANN, 1992 b). In den Kontaktzonen mit ssp. *splendens* sind breite Hybridgürtel entstanden (Abb. 4). Das melanistische *Coenagrion pulchellum saisanicum* ist rezent in drei weit von einander entfernte disjunkte Teilpopulationen zerfallen; sie befinden sich jeweils im Saissan-Gebiet (Kasachstan), dem Gissar-Gebirge (Usbekistan, nach nur 2 ♂ als spp. *asiaticum* beschrieben) sowie der Türkei ("melanie population", DUMONT et al. [1988]; vgl. SCHNEIDER [1986]).

Wiederholt taucht in der Literatur die bereits von ST. QUENTIN (1938) geäußerte Ansicht auf, bei Arten mit disjunktem "boreo-alpinem" Verbreitungsbild handele es sich um Glazialrelikte (DUMONT, 1971; LEHMANN, 1985; MÜLLER, 1988). Solche spekulativen Einstufungen müssen aufgrund der chorologischen Befunde als widerlegt gelten. Dieser Auffassung folgen KIAUTA & KIAUTA (1991); sie belegen ihre Annahme einer postglazialen Disjunktion von *Coenagrion hylas* anhand cytologischer Untersuchungen. Arktisch-alpine Disjunktionen orealer oder tundraler Herkunft (z.B. Ringdrossel *Turdus torquatus* L., 1758) kommen bei Libellen nicht vor. Als tundra Libellenart ist die holarktisch verbreitete *Somatochlora sahlbergi* Trybom, 1889 bekannt. Als endemisch skandinavisch-tundrale Arten und somit Glazialrelikte sind wahrscheinlich einzustufen: das in Südnorwegen, Nordschottland, NW-Irland und (zweifelhaft) Südfinnland vorkommende *Sympetrum nigrescens* Lucas, 1912 (vgl. BARTENEFF, 1919), sowie die in SE-Schweden, an der S- und W-Küste Finnlands (incl. Åland-Inseln) östlich bis zum Ladogasee (Rußland) und auf der Insel Saaremaa (Estland) verbreitete *Aeshna osiliensis* Miercejevski, 1913 (vgl. PETERS, 1987, 1988).

Die vor ca. 7000 Jahren separierte Alpenpopulation von *C. hylas* zeigt einige signifikante Merkmalsunterschiede zu den Ural-/Sibirienpopulationen, die jedoch für eine taxonomische Fixierung nicht ausreichen. Auch für die etwa zeitgleich entstandenen disjunkten Teilpopulationen von *Aeshna caerulea*, *Somatochlora alpestris*, *S. graeseri* und *Leucorrhinia orientalis* ist eine subspezifische Differenzierung bisher nicht belegt. In dieselbe Zeit fällt auch die Ost-West-Disjunktion mit Zwischenisolaten von *Calopteryx s. splendens*.

LISTE DER SYNONYME

***Coenagrion hylas* (Trybom, 1889)**

syn: *Coenagrion freyi* (Bilek, 1954): Robert, 1959; Dumont, 1971; Harz, 1978b; Wells et al., 1983; Collins, 1985; d'Aguilar et al., 1985; IUCN, 1986; Collins & Wells, 1987; Bellmann, 1987; Wendler & Nüss, 1991.

Coenagrion hylas freyi: Lohmann, 1970; Davies & Tobin, 1984; van Tol & Verdonk, 1988; IUCN, 1988, 1990; Bridges, 1991; Tsuda, 1991; Schmidt, 1991; Kiauta & Kiauta, 1991; Moore, 1992. – NEUE SYNONYMIE.

Coenagrion hylas meridionale (Belyshev, 1955): Belyshev, 1956, 1973; Tsuda, 1991.

Coenagrion hylas ussuriense (Belyshev, 1956): Belyshev, 1973; Belyshev & Haritonov, 1974; Davies & Tobin, 1984; Tsuda, 1991. – NEUE SYNONYMIE.

***Coenagrion johanssoni* (Wallengren, 1894)**

syn: *Coenagrion concinnum* (Johansson, 1859) [nec Rambur, 1842].

Coenagrion convalescens (Bartenef, 1914): Davies & Tobin, 1984.

Coenagrion concinnum convalescens: Haritonov, 1976.

Coenagrion amurense (Bartenef, 1956): Tsuda, 1991.

Coenagrion concinnum bartenevi (Belyshev, 1955): Haritonov, 1976. – NEUE SYNONYMIE.

Coenagrion bartenevi: Tsuda, 1991.

***Coenagrion glaciale* (Sélys, 1872)**

syn: *Coenagrion tugur* (Bartenef, 1956): Tsuda, 1991.

Coenagrion glaciale orientale Belyshev et Haritonov, 1973; Davies & Tobin, 1984; Tsuda, 1991. – NEUE SYNONYMIE.

SCHLUSSBETRACHTUNG

Die Analyse einer Reihe von Taxa zeigt, daß die bisher aus Sibirien beschriebenen Subspezies einer kritischen Revision unterworfen werden müssen. Die meisten Autoren dieser Formen haben keinen Unterschied zwischen solchen Merkmalsgradienten, die einer Kline folgen (HUXLEY, 1939), und sekundären Intergradationen gemacht – wenn dies bei steiler Klinebildung zuweilen auch schwierig sein mag (vgl. MAYR, 1967; ENDLER, 1977; FUTUYMA, 1990). Als Übereinkunft vieler maßgeblicher Taxonomen gilt deshalb die 75-Prozent-Regel. Dieser Regel sind auch disjunkte Vorkommen unterworfen, mögen sie noch so weit vom Hauptareal der Art entfernt sein. Im Gegensatz zu beispielsweise Lepidopteren oder Mammalia (vgl. DE LATTIN, 1959; MÜLLER, 1973) sind postglaziale subspezifische Differenzierungen bei europäischen Libellen nur sehr

selten dokumentiert. Weitaus die meisten Unterarten und einige Semispezies haben sich als Folge von Arealzerreißungen mit Eintritt des letzten Glazials herausgebildet.

Von manchen Wissenschaftlern wird die Frage nach der taxonomischen Einstufung allopatrischer Populationen als von untergeordneter Bedeutung betrachtet (z.B. SCHMIDT, 1991: "... mehr von akademischem Interesse"). In der Tat ist die rein typologische Denkweise früher Taxonomen inzwischen längst durch die Anerkennung der Variation als zentraler Einheit der Population, ihrer Veränderung in Zeit und Raum, ersetzt worden. Die Forderung von WILSON & BROWN (1953), daß der Begriff der Subspezies wegen seiner Willkürlichkeit aufgegeben werden sollte, ist deshalb oft aufgegriffen worden (vgl. FUTUYMA, 1990). MAYR (1967) definierte die Subspezies neu als "ein Aggregat lokaler Populationen einer Art. Sie bewohnt eine geographische Unterregion der Spezies und ist taxonomisch von anderen Populationen der Art unterschieden". Die Unterart spielt dort eine große Rolle, wo sie als klare historisch-zoogeographische Einheit zu erkennen ist (CROIZAT et al., 1974, jedoch nicht im Sinne der Vikarianztheorie; vgl. NOONAN, 1988). Bei Libellen haben sich – zumindest in der Paläarktis – solche subspezifischen Differenzierungen insbesondere als Folge der polytopen Disjunktionen nach dem Hereinbrechen des Würmglazials vollzogen. Sie können in der Regel durch genaue chorologische und variationsstatistische Untersuchungen herausgearbeitet werden.

Die Auswertung der biometrischen Messungen habe ich mit einem einfachen variationsstatistischen Verfahren durchgeführt. Dies reichte zur Überprüfung der angeblichen Subspeziesunterschiede aus. Für weitergehende zoogeographisch-populationsstatistische Untersuchungen sind jedoch ausgefeiltere Multivarianzverfahren erforderlich.

DANKSAGUNG

Dr. A. Yu. HARITONOV (Novosibirsk, Rußland) und Dr. B. KIAUTA (Bilthoven, Niederlande) danke ich herzlich für das Überlassen von Libellenmaterial. M. LINDEBOOM (Freiburg, BRD), M. SCHORR (Zerf, BRD) und Dr. K. STERNBERG (Stutensee, BRD) danke ich für die kritische Durchsicht des Manuskripts.

LITERATUR

- d' AGUILAR, J., J.-J. DOMMANGET & R. PRÉCHAC, 1985. *Guide des libellules d' Europe et d' Afrique du Nord*. Delachaux & Niestlé, Neuchâtel-Paris.
- BARTENEV, A.N., 1914. Materialy po faunye strekoz Sibiri. 17. Odonata severnoy Manchurii. *Trudy russk. ent. Obshch.* 41(2): 1-32.
- BARTENEV, A.N., 1919. *Faune de la Russie et des pays limitrophes. Insectes pseudoneuroptères. Libellulidae* 2: 353-576. Petrograd.
- BELLMANN, H., 1987. *Libellen beobachten – bestimmen*. Neumann & Neudamm, Melsungen.

- BELYSHEV, B.F., 1953. K faune strekoz yugo-vostochnogo Altaya. *Zametki Faune Flore Sibiri* 17: 49-52.
- BELYSHEV, B.F., 1955. K izuchenyu strekoz Verhnogo Priob'ya. *Trudy tomsk. Univ.* 131: 387-398.
- BELYSHEV, B.F., 1956. Materialy k poznaniyu dal'nevostochnoy fauny Odonata. *Trudy dal'nevost. Fil. Akad. Nauk SSSR* 3(6): 181-199.
- BELYSHEV, B.F., 1966. Contributions to the knowledge of the fauna of dragonflies (Odonata) of Siberia. II. Materials concerning the fauna and ecology of dragonflies of the Tunka Valley in the southern Baikal Region. *Fragm. faun.* 12(23): 385-411.
- BELYSHEV, B.F., 1973. *The dragonflies of Siberia (Odonata)*. Vol. 1, pt. 2. Nauka, Novosibirsk.
- BELYSHEV, B.F. & A. Yu. HARITONOV, 1973. Individual and geographic variation in *Coenagrion glaciale* (Selys, 1872), with descriptions of a new subspecies (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica* 2(2): 99-103.
- BELYSHEV, B.F. & A. Yu. HARITONOV, 1974. *Agrion hylas* Trybom (Insecta, Odonata), ego podvidy i blizkie k nemu vidy v Sibiri. *Novye maloizv. Vidy Fauny Siber.* 8: 21-32.
- BELYSHEV, B.F. & A. Yu. HARITONOV, 1980. On the reasons for a sharp curve in the western boundary of the ranges of some eastern dragonfly species in the North of western Siberia. *Odonatologica* 9(4): 317-320.
- BILEK, A., 1954. Eine neue *Agrionide* aus Bayern (Odonata). *NachrBl. bayer. Ent.* 3(10): 97-99.
- BILEK, A., 1955. Das bisher unbekannte Männchen von *Agrion* (= *Coenagrion*) freyi Bilek 1955 (Odon.). *NachrBl. bayer. Ent.* 4(9): 89-91.
- BILEK, A., 1957. *Agrion freyi* — eigene Art oder Subspecies von *Agrion hylas* Trybom? *NachrBl. bayer. Ent.* 6(3): 28-29.
- BRIDGES, C.A., 1991. *Catalogue of the family-group, genus-group and species-group names of the Odonata of the world*. C.A. Bridges, Urbana, IL.
- COLLINS, M.N., 1985. *Insects as candidates for the Bern Convention*. Council of Europe, Strasbourg.
- COLLINS, M.N. & S.M. WELLS, 1987. *Invertebrates in need of special protection in Europe*. Council of Europe, Strasbourg.
- CROIZAT, L., G. NELSON & D.E. ROSEN, 1974. Centers of origin and related concepts. *Syst. Zool.* 23: 265-287.
- DAVIES, D.A.L. & P. TOBIN, 1984. The dragonflies of the world: a systematic list of the extant species of Odonata, Vol. 1: Zygoptera, Anisozygoptera. *Soc. int. odonatol. rapid Comm.* (Suppl.) 3. IX + 127 pp.
- DÉVAI, G., 1976. The chorological research of the dragonfly (Odonata) fauna of Hungary. *Acta biol. debrecina* 13 (Suppl. 1): 119-157.
- DUMONT, H.J., 1971. Need for protection of some European dragonflies. *Biol. Conserv.* 3(3): 223-228.
- DUMONT, H.J., A. DEMIRSOY & J. MERTENS, 1988. Odonata from South-East Anatolia (Turkey) collected in spring 1988. *Notul. odonatol.* 3(2): 22-26.
- ENDLER, J.A., 1977. *Geographic variation, speciation, and clines*. Princeton Univ. Press, Princeton, NJ.
- FRENZEL, B., 1960. Die Vegetations- und Landschaftszonen Nord-Eurasiens während der letzten Eiszeit und während der postglazialen Wärmezeit. II. Teil: Rekonstruktionsversuch der letztenzeitlichen und wärmezeitlichen Vegetation Nord-Eurasiens. *Abh. Akad. Wiss. Lit. Mainz, (Math.-naturw.)* 6: 287-453.
- FUTUYMA, D.J., 1990. *Evolutionsbiologie*. Birkhäuser, Basel.
- GROSS, F.J., 1962. Zur Evolution euro-asiatischer Lepidopteren. *Zool. Anz. (Suppl.)* 25: 461-478.
- HAMADA, K. & K. INOUE, 1985. *The dragonflies of Japan in colour*. Vols 1 & 2. Kodansha, Tokio.
- HARITONOV, A. Yu., 1975. *Strekozy Urala i Zaural'ya (fauna, ekologiya, zoogeografiya)*. Akad. Nauk SSSR, Biol. Inst., Novosibirsk.
- HARITONOV, A. Yu., 1976. Taxonomic position of little-known species from the group *Agrion*

- concinnum Ioh. (Odonata, Insecta). *New little-known Spec. sib. Fauna* 10: 52-56.
- HARITONOV, A.Yu. & I.N. HARITONOVA, 1990. Strekozy roda *Coenagrion* Kirby fauny Sibiri. In: G.S. Zolotareno, [Hrg.], *Novye i maloizvestnye vidy fauny Sibiri*, Vol. 22, pp. 49-53, Nauka, Novosibirsk.
- HARZ, K., 1978a. Im memoriam Alois Bilek, 1909-1974. *Articulata* 1(8): 35-46.
- HARZ, K., 1978b. *Coenagrion freyi* Bilek ist eine gute Art (Odonata, Zygoptera, Coenagrionidae). *Articulata* 1(8): 61-64.
- HUXLEY, J.S., 1939. Clines: an auxiliary method in taxonomy. *Bijdr. Dierk.* 27: 491-520.
- IUCN, 1986. *Red list of threatened animals*. IUCN, Cambridge-Gland.
- IUCN, 1988. *Red list of threatened animals*. IUCN, Cambridge-Gland.
- IUCN, 1990. *Red list of threatened animals*. IUCN, Cambridge-Gland.
- JOHANSEN, H., 1955. Die Jenissei-Faunenscheide. *Zool. Jb. Syst.* 83: 237-247.
- JOHANSSON, C.H., 1859. *Odonata Sueciae, Sveriges Trollsländer*. Berg, Västeras.
- HEIDEMANN, H., 1974. Ein neuer europäischer Fund von *Coenagrion hylas* (Trybom) (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica* 3(3): 181-185.
- JURZITZA, G., 1976. Bilek's Azurjungfer in den Nordalpen. *Kosmos* 72(6): 248-250.
- KIAUTA, B. & M. KIAUTA, 1991. Biogeographic considerations on *Coenagrion hylas freyi* (Bilek, 1954), based mainly on the karyotype features of a population from North Tyrol, Austria (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica* 20(4): 417-431.
- LATTIN, G. DE, 1957. Ausbreitungszentren der holarktischen Landtierwelt. *Verh. dt. zool. Ges., Hamburg* (1956): 380-410.
- LATTIN, G. DE, 1959. Postglaziale Disjunktionen und Rassenbildung bei europäischen Lepidopteren. *Verh. dt. zool. Ges., Frankfurt/M.* (1958): 392-403.
- LATTIN, G. DE, 1967. *Grundriß der Zoogeographie*. Fischer, Stuttgart.
- LEHMANN, G., 1985. Beitrag zur Kenntnis von *Aeshna caerulea* Ström, 1783 und *Aeshna subarctica* Walker, 1908 in Nordtirol (Austria). *Libellula* 4(3/4): 117-137.
- LIEFTINCK, M.A., 1964. Aantekeningen over *Coenagrion hylas* (Trybom) in Midden-Europa (Odonata, Coenagrionidae). *Tijdschr. Ent.* 107(3): 159-166, pls 18-19 excl.
- LOHMANN, H., 1967. Notizen über Odonatenfunde im Chiemgau. *Dt. ent. Z. (N.F.)* 14(3/4): 363-369.
- LOHMANN, H., 1971. Artenkatalog der in Europa und Grenzgebieten nachgewiesenen Libellen. *Naturkd. Mitt. DJN Hamburg, libellen-info* 31: 1-26 [hektogr.].
- LOHMANN, H., 1979. *Postglaziale Disjunktionen bei europäischen Libellen*. Mündlicher Vortrag während der 1. Jahrestagung deutschsprachiger Odonatologen am 6.10.1979 in Münster.
- LOHMANN, H., 1981. Postglaziale Disjunktionen bei europäischen Libellen. *Libellula* 1: 2-4.
- LOHMANN, H., 1992a. *Zur Verbreitung und systematischen Stellung der für Deutschland neuen Unterart Calopteryx splendens ancilla*. Mündlicher Vortrag während der 11. Jahrestagung deutschsprachiger Odonatologen am 28.3.1992 in Gotha.
- LOHMANN, H., 1992b. Amphiadriatic faunal elements in the genera *Calopteryx* Leach and *Cordulegaster* Leach in southern Italy (Zygoptera: Calopterygidae; Anisoptera: Cordulegastridae). *Notul. odonatol.* 3(9): 152-153.
- MAYR, E., 1967. *Artbegriff und Evolution*. Parey, Hamburg.
- MAYR, E., 1975. *Grundlagen der zoologischen Systematik*. Parey, Hamburg.
- MAYR, E., E.G. LINSLEY & R.L. USINGER, 1953. *Methods and principles of systematic zoology*. McGrawHill, New York.
- MOORE, N.W., 1992. Report of the 7th meeting of the I.U.C.N. Odonata Specialist Group. *Rep. Odon. Specialist Group Int. Un. Conserv. Nat.* 9: 1-22.
- MÜLLER, J., 1988. Ökologisch-zoogeographische Bemerkungen zum rezenten Vorkommen von *Somatochlora alpestris*. *Libellula* 7(1/2): 53-58.
- MÜLLER, P., 1973. *The dispersal centres of terrestrial vertebrates in the neotropical realm*. Junk,

- The Hague.
- NOONAN, G.R., 1988. Biogeography of North American and Mexican insects, and a critique of vicariance biogeography. *Syst. Zool.* 37(4): 366-384.
- PETERS, G., 1987. *Die Edellibellen Europas*. Ziemsen, Wittenberg-Lutherstadt. [Neue Brehm-Bücherei, Bd. 585].
- PETERS, G., 1988. Beobachtungen an Aeshniden in Finnland (Odonata: Aeshnidae). *Opusc. zool. flumin.* 21: 1-16.
- PFAU, H.K. (1971). Struktur und Funktion des sekundären Kopulationsapparates der Odonaten (Insecta, Palaeoptera), ihre Wandlung in der Stammesgeschichte und Bedeutung für die adaptive Entfaltung der Ordnung. *Z. Morph. Tiere* 70: 281-371.
- PFAU, H.K., 1991. Contributions of functional morphology to the phylogenetic systematics of Odonata. *Adv. Odonatol.* 5: 109-141.
- PILON, J.-G., PILON, L. & D. LAGACÉ, 1991. Les odonates de la zone tempérée froide du Québec: zygoptères. *Soc. int. odonatol. rapid Comm. (Suppl.)* 13. VI + 37 pp.
- RAMBUR, J.P., 1842. *Histoire naturelle des insectes. Névroptères*. Rorêt, Paris.
- ROBERT, P.A., 1959. *Die Libellen (Odonaten)*. Kümmerly & Frey, Bern.
- ROESLER, U., 1965. Chorologische Untersuchungen über den Homoeosoma-Ephestia-Komplex (Lepidoptera: Phycitinae) im paläarktischen Raum. *Bonn. zool. Beitr.* 16(3/4): 318-349.
- SCHMIDT, Eb., 1991. Die Sibirische Azurjungfer *Coenagrion hylas freyi* (Bilek, 1954) — eine Herausforderung für Odonatologen und Libellenschutz in Mitteleuropa (Zygoptera: Coenagrionidae). *Libellula* 10(3/4): 77-78.
- SCHMIDT, Er., 1956. Über das neue Agrion aus Bayern (Odonata). *Ent. Z., Stuttgart* 66(20): 233-236.
- SCHMIDT, Er., 1957. Auch ein Libellen-Tümpel. *Ent. Z.* 67 (17/18): 202-209.
- SCHMIDT, Er., 1961. Ergebnisse der deutschen Afghanistan-Expedition 1956 der Landessammlungen für Naturkunde Karlsruhe sowie der Expeditionen J. Klapperich, Bonn, 1952-1953 und Dr. K. Lindberg, Lund (Schweden) 1957-1960. *Beitr. naturk. Forsch. Südwest. Dtl.* 19: 399-435.
- SCHNEIDER, W., 1986. *Systematik und Zoogeographie der Odonata der Levante, unter besonderer Berücksichtigung der Zygoptera*, Bd. 1-3. Diss. Univ. Mainz.
- SELYS-LONGCHAMPS, E. de, 1872. Matériaux pour une faune névroptérologique de l'Asie septentrionale. I. Odonates. *Annls Soc. ent. Belg.* 15: 25-45.
- SELYS-LONGCHAMPS, E. de, 1876. Synopsis des agrionines, 5e légion: Agrion (suite). *Bull. Acad. r. Belg.* (II) 41: 1-282.
- ST. QUENTIN, D., 1938. Die europäischen Odonaten mit boreoalpiner Verbreitung. *Zoogeographica* 3(4): 485-493.
- TRYBOM, F., 1889. Trollsländer (Odonater), insamlade under Svenska Expeditionen till Jenisei 1876. *Bih. K. svenska VetenskAkad. Handl.* (IV) 15(4): 12-15.
- TSUDA, S., 1991. *A distributional list of world Odonata*. S. Tsuda, Osaka.
- VAN TOL, J. & M. VERDONK, 1988. *The protection of dragonflies (Odonata) and their biotopes*. Council of Europe, Strasbourg.
- VARGA, Z., 1975. Geographische Isolation und Subspeziation bei den Hochgebirgslépidopteren der Balkanhalbinsel. *Acta ent. jugosl.* 11(1/2): 5-40.
- WALLENGREN, H.D.J., 1894. Öfversikt af Skandinaviens Pseudoneuroptera. *Ent. Tidskr.* 15: 235-270.
- WELLS, S.M., R.M. PYLE & N.M. COLLINS, 1983. *The IUCN invertebrate red data book*. IUCN, Gland.
- WENDLER, A. & J.-H. NÜSS, 1991. *Libellen. Bestimmung, Verbreitung und Gefährdung aller Arten Nord- und Mitteleuropas sowie Frankreichs unter besonderer Berücksichtigung Deutschlands und der Schweiz*. Dt. Jugendbund Naturbeob., Hamburg.
- WILSON, E.O. & W.L. BROWN, 1953. The subspecies concept and its taxonomic applications. *Syst. Zool.* 2: 97-111.