

**SOMATOCHLORA ALPESTRIS (SELYS, 1840)
IN DEN SCHWEIZER ALPEN:
EINE VERBREITUNGS- UND HABITATANALYSE
(ANISOPTERA: CORDULIIDAE)***

H. WILDERMUTH
Haltbergstrasse 43, CH-8630 Rüti, Schweiz

Eingegangen am 7. Mai 1999 / Angenommen am 21. Mai 1999

DISTRIBUTION AND HABITATS OF *SOMATOCHLORA ALPESTRIS* (SELYS, 1840) IN THE SWISS ALPS (ANISOPTERA: CORDULIIDAE) – 150 sites with occurrence of *S. alpestris* were surveyed in Switzerland and new records integrated in an actualized distribution map comprising 322 localities. The sp. only occurs in the alpine region and is not found in the Jura mountains. The data on the vertical distribution are summarized in altitude and climatic categories, differentiated with respect to records of adults and findings of exuviae. Imaginal and larval habitats of the sp. are described incl. structural, phytosociological and hydrochemical characteristics of the breeding sites. Possible ecological factors limiting the upper and lower vertical distribution are discussed. The status of the sp. in Switzerland is assessed and conservation measures are suggested.

EINLEITUNG

Somatochlora alpestris ist eine paläarktische Libellenart mit disjunkter, arktisch-alpiner Verbreitung (ST. QUENTIN, 1938; ANDER, 1950; LOHMANN, 1981). In Skandinavien erreicht sie von Norden her nur gerade den 60. Breitengrad und besiedelt Mitteleuropa erst wieder südlich des 52. Breitengrades (ASKEW, 1988). Hier kommt sie ausschliesslich in Gebirgen vor, allen voran in den Alpen. Ausserhalb des Alpenraumes ist ihr Verbreitungsgebiet weit stärker eingeschränkt als dasjenige von *Somatochlora arctica*, die ökologisch ähnliche Ansprüche stellt (WILDERMUTH, 1986b; STERNBERG, 1990), aber auch in Gegenden mit milderem Klima vorzustossen vermag (ASKEW, 1988). Während es von dieser Art auch Nachweise

* Diese Arbeit ist dem Botaniker und Odonatologen Professor Dr. G. J u r z i t z a gewidmet, namentlich im Hinblick auf seine Verdienste um die Popularisierung der Libellen im deutschsprachigen Raum.

aus tieferen Lagen wie beispielsweise von küstennahen Lokalitäten an der Nord- und Ostsee gibt (KIAUTA, 1964; MUSIAL, 1979), liegen alle zentraleuropäischen Fundorte von *S. alpestris* im Gebirge, auf mindestens 500 bis 600 m üNN (BURMEISTER, 1982; BROCKHAUS, 1990), meist aber weit darüber. Auch in den Alpen konzentrieren sich die Fundstellen von *S. alpestris* allgemein in grösseren Höhen als die von *S. arctica* (WILDERMUTH, 1989, 1996; KUHN & BURBACH, 1998).

Im unteren Teil des vertikalen Verbreitungsgebietes entwickelt sich *S. alpestris* fast ausschliesslich in Hoch- und Übergangsmooren, gegen die Waldgrenze hin und darüber aber auch im Bereich von Alpweiden, falls entsprechende Larvengewässer vorhanden sind. Genauer analysiert wurden bislang nur Habitate des Schwarzwaldes (STERNBERG, 1985, 1990) und des Harzes (ELLWANGER, 1996). In diesen Gebieten beschränkt sich das Vorkommen von *S. alpestris* auf Moore. Zu den Habitaten der übrigen Mittelgebirge gibt es lediglich generelle Beschreibungen (z.B. ZIMMERMANN, 1975, 1976; BOUDOT et al. 1985, 1990; BROCKHAUS, 1988, 1994; WITTMER, 1991). Dasselbe gilt für den ganzen Alpenraum, wo innerhalb Mitteleuropas die weitaus meisten Fundorte liegen (z.B. DEGRANGE & SEASSAU, 1974; LEHMANN, 1983, 1985; MAIBACH & MEIER, 1987; KUHN & BURBACH, 1998; WILDERMUTH, 1986a; WILDERMUTH & KNAPP, 1998).

Ziel der vorliegenden Untersuchung war, die horizontale und vertikale Verbreitung von *S. alpestris* im mittleren Teil des Alpenbogens zu erfassen sowie die Imaginal- und Larvenhabitate zu beschreiben. Die Resultate sollen die bisher lückenhaften Kenntnisse zur Autökologie und zu den Habitatansprüchen der Art vertiefen, dies auch im Hinblick auf die Abschätzung einer allfälligen Gefährdung und Ausarbeitung entsprechender Schutzmassnahmen. Geographisch wurde der Untersuchungsraum auf die Schweiz beschränkt. Nur im äussersten Osten (im Unterengadin) kamen einige Fundstellen hinzu, die direkt an der Grenze, auf Tiroler Gebiet (Österreich), liegen.

UNTERSUCHSGEBIETE, MATERIAL UND METHODEN

Zwischen 1984 bis 1998 besuchte ich, jeweils hauptsächlich während der Flugsaison, im schweizerischen Alpenraum ca. 150 Standorte mit bekannten und potentiellen Vorkommen von *S. alpestris*. Auf den Exkursionen wurden neben den Funden von Imagines auch solche von Larvenhäuten, schlüpfenden Tieren und Exuvien festgehalten. Die Suche nach Larven erfolgte mit einem kurzstielligen Netz (Maschenweite 1.5 mm), mit dem ich den Schlamm ans Ufer hob und auf einem wasserundurchlässigen Tuch ausbreitete. Allfällig vorhandene Larven verrieten sich jeweils rasch durch ihre Bewegungen. Rund 100 Gewässer mit Larven- oder Exuvienfunden wurden einer einmaligen einfachen Standortanalyse unterzogen. Zur Messung kamen Wassertiefe, pH-Wert, elektrische Leitfähigkeit und Carbonathärte. Bei hochsommerlichen, sonnigen Verhältnissen wurden an einigen Larvenhabitaten die oberflächennahen Wassertemperaturen der wärmsten Stellen ermittelt und mit den Lufttemperaturen verglichen. An Quellrinnsalen erfolgten die Temperaturmessungen von der Austrittsstelle des Wassers an mehreren Stellen in Abständen von 5-10 m über Fließstrecken von 15-

-80 m. Vegetationsaufnahmen wurden an 57 Lokalitäten mit Exuvien- oder Larvenfunden durchgeführt, wobei die Methode von BRAUN-BLANQUET (1964) zur Anwendung kam. Die Wärmestufen (thermische Höhenstufen TH) bestimmte ich mit Hilfe des Kartenwerks von SCHREIBER (1977). Dabei wurden alle Fundorte mit Einschluss derjenigen aus der Literatur von der Schweizerischen Landeskarte im Massstab 1 : 25.000 auf diejenige im Massstab 1 : 200.000 übertragen und von hier aus die TH auf der Wärmegliederungs-Karte (Mst. 1 : 200.000) ermittelt.

Die Aufnahme faunistischer und ökologischer Daten zu *S. alpestris* ist infolge der meist abgelegenen Fundstellen, der kurzen Flugsaison und oft ungünstiger Witterungsbedingungen im Gebirge mit grösserem Aufwand verbunden und zeitlich eingeschränkt. Um die Datenmenge zur Verbreitung zu erhöhen, verwendete ich alle verfügbaren Angaben aus der Literatur sowie persönlich übermittelte Fundmeldungen verschiedener Beobachter. Mehrere Personen stellten in Ergänzung zu ihren Publikationen entsprechende, für diese Untersuchung notwendige Daten zur Verfügung. Auf die Angabe aller benutzten Quellen wird hier verzichtet; zitiert werden nur zusammenfassende Arbeiten sowie solche mit wichtigen ökologischen Informationen. In Bezug auf die odonatologisch-faunistische Bibliographie der Schweiz bis 1978 wird auf KIAUTA (1978) und bis 1986 auf MAIBACH & MEIER (1987) verwiesen.

Bei der Ausarbeitung der Verbreitungskarte und der Auswertung von Höhenangaben wurden definierte Fundpunkte verwendet. Als einzelner Fundpunkt gilt ein im Feld abgrenzbares Gewässer mit Beobachtung von mindestens einem *alpestris*-Individuum (Imago, Larve, Exuvie). Angaben von benachbarten Klein- und Kleinstgewässern, die in einem Kreis von 50 m Durchmesser lagen, wurden zu einem Datenpunkt zusammengezogen. Bei der Vertikalverbreitung kamen die Imaginalbeobachtungen sowie Exuvien- resp. Larvenfunde (im Sinn von Entwicklungsnachweisen) separat zur Auswertung. Da an bestimmten Gewässern entweder nur Exuvien (resp. Larven) oder Imagines festgestellt wurden, ist die Anzahl der Fundpunkte für die Exuvien wie auch für die Imagines jeweils kleiner als die Gesamtzahl der Fundpunkte auf der Verbreitungskarte.

RESULTATE

VERBREITUNG

Von den 322 Fundpunkten liegen 319 im Alpenraum (Abb. 1). Dabei zeichnen sich einige Regionen wie etwa die Nordtessiner Alpen oder die Gegenden um den Briener- und Walensee durch eine besonders hohe Fundpunktedichte aus. In anderen Gebieten, zum Beispiel im Wallis oder im östlichen Graubünden, liegen die Fundstellen oft weit auseinander. Die vereinzelt Imaginalnachweise im Mittelland stammen alle aus dem letzten Jahrhundert. Ein zweifelhafter Fund aus dem Jura (vgl. MAIBACH & MEIER, 1987) wird hier nicht berücksichtigt.

195 (71%) der ausgewerteten Imaginal-Fundpunkte befinden sich zwischen 1600 und 2100 m üNN (Abb. 2), darüber sind es 37 (13%), darunter 43 (16%). Die höchste Fundstelle von Imagines (mit Beobachtungen von Kopula und Eiablage) liegt auf 2440 m üNN, die tiefste auf 430 m üNN. Die Exuvien-Fundpunkte verteilen sich ähnlich; die diesbezüglichen Extremwerte sind 845 und 2343 m üNN. 88% der Imaginalbeobachtungen fallen in die TH 1 bis 4, der Rest auf die TH 5 bis 11. Im Hauptverbreitungsgebiet beträgt die durchschnittliche Sommerhalbjahr-Temperatur (SHT) 3.5 bis 8.0° C (TH 1 = obere Alpengrünlandstufe: SHT 3.5-5.0° C, TH 4 = obere Berggrünlandstufe: SHT 7.0-8.0° C). Ab TH 7 waren



Abb. 1. Lage der Fundpunkte von *S. alpestris* in den Schweizer Alpen. Die gestrichelten Linien trennen Jura (im Norden), Mittelland und Alpen (im Süden). Neben den aktuellen sind auch alte, z.T. Teil erloschene Fundstellen eingetragen (total 322). Die vier Fundstellen im äussersten Osten liegen im Tirol (Österreich).

Imaginalbeobachtungen sehr selten, und Exuvienfunde auf TH 7 gelangen nur an einer Stelle.

IMAGINALHABITATE

Imagines wurden nur über den Eiablageplätzen oder in deren Umgebung beobachtet. In den tieferen und mittleren Lagen waren die Gewässer ausnahmslos Bestandteile von Mooren. Dabei handelte es sich um Waldlichtungen, halboffene Waldweiden oder baumfreie Moore in Waldnähe. Ein Teil dieser Habitate zeigte kaum anthropogene Nutzungsspuren, in anderen wurde einst Torf abgebaut oder der Wasserhaushalt durch Gräben verändert, viele wurden extensiv beweidet, wenige als Streuland bewirtschaftet. Die kleinsten Moorflächen umfassten nur einige a, die grössten mehrere ha. Unter den Bäumen dominierten die Nadelgehölze (*Picea abies*, *Pinus montana*, *P. cembra*, *P. mugo*, *Larix decidua*). An der – oft künstlich herabgesetzten – Waldgrenze und darüber befanden sich die Larvengewässer ebenfalls in Mooren, lagen aber oft auch inmitten von trockenen, baumfreien Alpweiden, die mit Zwergsträuchern (v.a. *Rhododendron*, *Vaccinium*), Steinen und Felsen durchsetzt waren. Viele dieser Imaginalhabitate waren je nach Relief und Untergrund Mosaik aus verschiedenen Pflanzengesellschaften feuchter bis trockener Böden mit geringem bis mittlerem Nährstoffgehalt. Zwischen Mooren

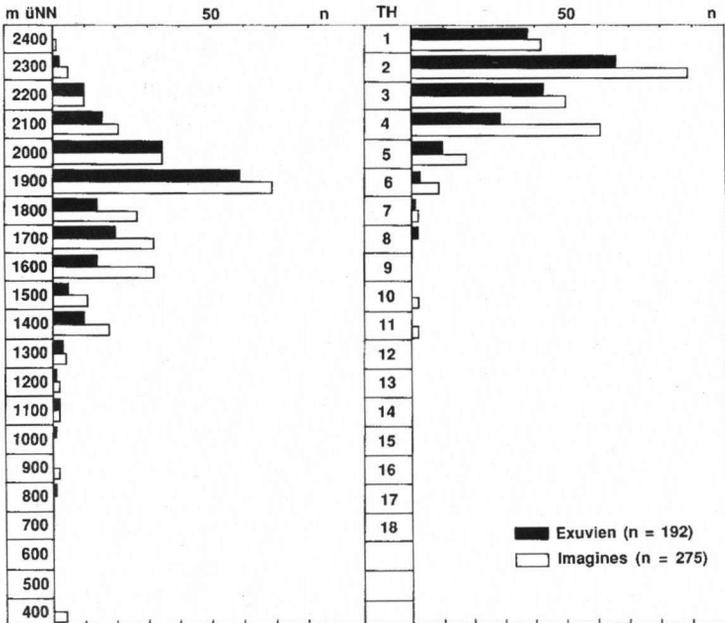


Abb. 2. Vertikale Verbreitung von *S. alpestris* in den Schweizer Alpen, differenziert nach Höhenlagen (100 m-Klassen, in m üNN), nach Thermischen Höhenstufen (TH; SCHREIBER, 1977) sowie nach Imaginalbeobachtungen und Exuvienfunden.

und Felsbiotopen gab es alle Übergänge. Jagende Imagines wurden nie in der baumfreien Landschaft beobachtet, sondern immer in der Nähe von Bäumen. Im lockeren Wald partouillierten sie an besonnten Stellen zwischen den Fichten oder Föhren, wo sich ihre fliegenden Beutetiere (v.a. Dipteren) konzentrierten. Zum Ruhen setzten sich die Imagines (einzeln oder als Paarungsrade) an die Vegetation, meist an Nadelbaumzweige in verschiedenen Höhen und an Zwergsträucher. Wo diese fehlten, benutzten sie auch die Krautvegetation, mieden aber im Gegensatz zu *Aeshna caerulea* Baumstämme, Totholz, Steine, Felsen und kahlen Boden. In höheren Lagen war *S. alpestris* fast immer mit *Aeshna juncea* vergesellschaftet. Je nach Grösse und Eignung des Habitats kamen weitere Arten hinzu, am häufigsten *S. arctica*, *A. caerulea*, *Leucorrhinia dubia*, *Coenagrion hastulatum*.

LARVENGEWÄSSER

Das grösste Gewässer mit Entwicklungsnachweis von *S. alpestris* mass 60×125 m, das kleinste 0.1×0.2 m. Dementsprechend reichte das Spektrum vom kleinen See mit bewachsenen Flachufeln über Weiher verschiedenster Grössen und Tiefen, Hochmoorkolken, Zwischenmoorschlenken, Torfstichen, zeitweise austrocknenden

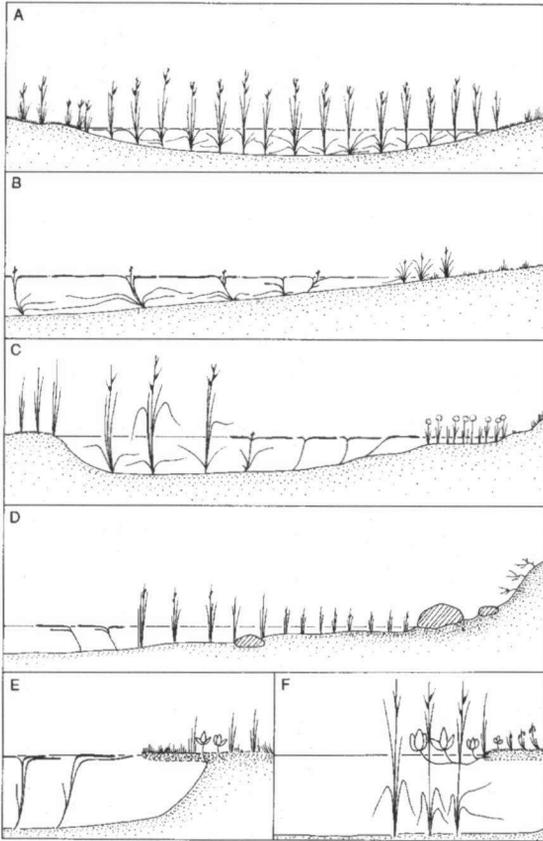
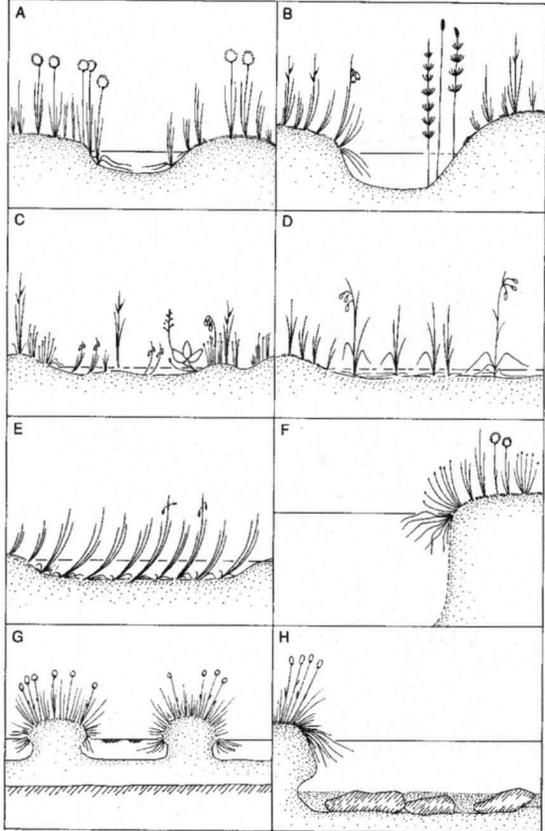


Abb. 3. Profile durch 6 grosse Larvengewässer von *S. alpestris*. (A) Grossried/Luzein GR, 1730 m. Weiher mit dichtem *Caricetum rostratae*, am Ufer *Caricetum nigrae*. (B) Bärenseewen/Luzein GR, 1970 m. Weiher mit *Sparganium angustifolium*-Gesellschaft, am Ufer *Caricetum nigrae*. (C) Alp Malix GR, 2110 m. Weiher mit lockerem *Caricetum rostratae* und *Sparganium angustifolium*-Gesellschaft, am Flachufer *Eriophoretum scheuchzeri*. (D) Breitmattsee/Törbel VS, 2047 m. Flachufer mit klar gegliederten Verlandungsgürteln: *Sparganium angustifolium*-Gesellschaft, *Caricetum rostratae* und *Caricetum nigrae*. (E) Silberenalp ob Klöntal (SZ), 1920 m. Steilufriger, teils verlandeter Weiher mit *Sparganium angustifolium*-Gesellschaft und Schwingrasen. (F) Alp Malix GR, 2140 m. Verlandender Weiher mit schmalen Saum aus *Carex rostrata* und *Menyanthes trifoliata* Schwingrasen mit *Caricetum limosae*.

Tümpeln und Hirschsuhlen bis hin zu Quellwassertümpeln, Quellmoor-Rinnalen und wassergefüllten Trittsuren von Rindern in weichen Moorböden (Abb. 3, 4). Die meisten Gewässer wiesen neben bewachsenen Stellen auch offene Wasserflächen verschiedenen Ausmasses (bis >5 a) auf, einige waren – zwar locker, aber durchgehend – mit Sumpf- und Wasserpflanzen bewachsen. Manche dieser Gewässer grenzten an Moorvegetation, die Übergänge zwischen Wasser und Land waren gleitend. In tieferen Mulden gab es hingegen scharfe Grenzen mit entsprechend schmaler Ufervegetation. Die meisten Larvenhabitate enthielten stehendes oder unmerklich langsam fliessendes Wasser. In Quellabflüssen und Rinnsalen mit Exuvien wurden andererseits – bei schätzungsweise mittlerer Wasserführung – Fliessgeschwindigkeiten von bis zu 25 cm/s gemessen. Sämtlichen Gewässern mit Entwicklungsnachweis war gemeinsam, dass ihr Untergrund aus verrottendem Pflanzenmaterial und organischem

Feinschlamm von mindestens 10 cm Dicke bestand. An sehr seichten Stellen, dort wo auch Larven und Exuvien gefunden wurden, lag die oberflächliche

Abb. 4. Profile durch 8 kleine und kleinste Larvengewässer von *S. alpestris*. (A) Alp Selamatt/Alt St. Johann SG, 1550 m. Trittspur von Rind in Eriophoretum scheuchzeri. (B) Moosalp/Törbel VS, 2050 m. Kleiner Graben in Hangmoor, Wasser fließend, am Ufer *Carex nigra*, *Eriophorum angustifolium* und *Equisetum palustre*. (C) Capelgin/Luzein GR, 1675 m. Stark verwachsener Abzugsgraben in schwach geneigtem Hangmoor mit *Carex limosa* u.a., Wasser langsam fließend. (D) Aricc/Quinto TI, 1970 m. Moormulde mit wenig und seichtem Wasser. *Sparganium angustifolium*-Gesellschaft. (E) Schwändital/Näfels GL, 1250 m. Schlenke in Hoch- und Zwischenmoor mit *Caricetum limosae*. (F) Rietbach/Nesslau SG, 1100 m. Steilfluriger, vegetationsloser Torfstichrest, am Rand v.a. *Trichophorum caespitosum*. (G) Nei Pini/Osco TI, 2020 m. Seichtes Moorgewässer mit Horsten von *Eriophorum vaginatum* und schwimmenden Algenwatten. (H) Nei Pini/Osco, 2020 m. Flacher Moorweiher mit Steingrund, dazwischen Torfschlamm, am Ufer *Eriophorum vaginatum*.



Wassertemperatur (t_w) an Hochsommertagen weit höher als die jeweilige Lufttemperatur (t_l), wie folgende Beispiele zeigen: (t_w/t_l in $^{\circ}\text{C}$): 35.2/25.3, 34.5/21.4, 32.6/21.2, 32.4/23.0, 31.1/22.9, 20.7/13.9. In Quellrinnsalen mit *alpestris*-Larven erwärmte sich das Wasser rasch. Zwei Stichproben ergaben bei Sonneneinstrahlung folgende t_w (in $^{\circ}\text{C}$): (1) 7.5 beim Quellaustritt, 15.0 nach 10 m, 23.8 nach 15 m, 24.8 nach 20 m bei t_l von 16.0 $^{\circ}\text{C}$ und (2) 6.4 beim Quellaustritt, 17.1 nach 20 m, 26.5 nach 80 m bei t_l von 18.5 $^{\circ}\text{C}$.

In Gewässern mit rein mineralischen Sedimenten, in solchen ohne Verlandungsvegetation sowie in denen, die beim Austrocknen eine harte, aufspringende Kruste aus völlig trockenem Schlamm bilden, konnten weder Larven noch Exuvien gefunden werden. Dabei handelte es sich um Bergseen und Weiher der alpinen Stufe, um Lehm- und Schmelzwassertümpel sowie um Rinnsale in Steillagen und um Bäche. In kalten Quelltümpeln wurden ebenfalls keine Larven

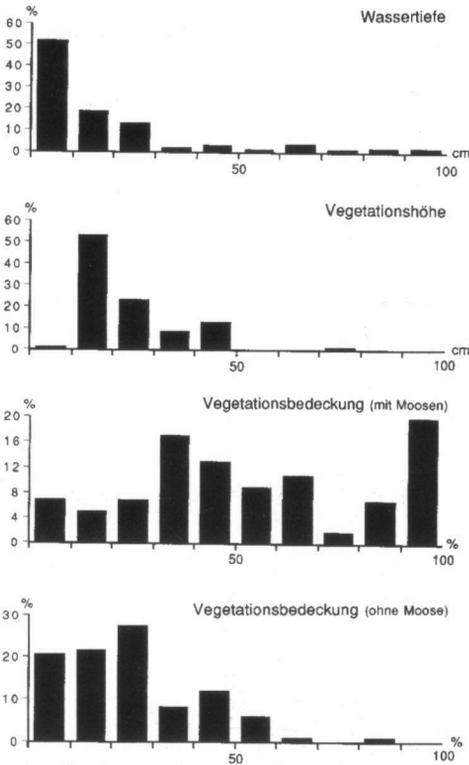


Abb. 5. Wassertiefe ($n = 100$), Vegetationshöhe ($n = 59$), Vegetationsbedeckung mit Moosen ($n = 58$) und Vegetationsbedeckung ohne Moose ($n = 56$) an Larvengewässern von *S. alpestris*.

en berücksichtigt, reduzierte sich die Bedeckung an 71% der Messstellen auf 5-30% und bei weiteren 26% auf 30-60%. Der Elektrolytgehalt war in den meisten Gewässern sehr gering; die elektrische Leitfähigkeit betrug an 77 (68%) Fundorten 5-35 und im Maximalfall 305 $\mu\text{S}/\text{cm}$. Das Wasser erwies sich fast durchwegs als weich; an 73 (68%) Stellen erreichte die Carbonathärte höchstens 1° dH. Die pH-Werte lagen in einem Bereich zwischen den Extremwerten 3.4 und 9.0. An 89 von 108 Stellen (82%) war das Wasser mässig bis leicht sauer (pH 4.0-6.8); 29% der Werte häuften sich zwischen pH 5.8 und pH 6.2.

Die Larven hielten sich ausnahmslos im schlammigen Untergrund auf. Im Gegensatz zu denjenigen von *Aeshna juncea*, mit denen sie oft zusammen vorkamen, waren sie immer vergraben. In den kleinsten Wasserlöchern wurde jeweils höchstens eine grössere Larve gefunden, in solchen von $\geq 1 \text{ m}^2$ Fläche mehrere und unterschiedlich alte. Zur Emergenz nutzten sie meist vertikale Halme und stiegen selten höher als 10 cm. An Weihern mit freier Wasserfläche und scharfer Uferlinie

gefunden, obwohl sie von den strukturellen Verhältnissen her als Entwicklungsgewässer geeignet schienen und entsprechendes Besiedlungspotential in der Nachbarschaft vorhanden war. Bei einer Messung an einem Sonntag bei t_L von 19.1°C betrug t_w im Quelltümpel 11.4°C und an den Quellaustritten der nächsten Umgebung 10.5-10.9°C.

Die Messresultate zu den physikalisch-chemischen Verhältnissen der Entwicklungsgewässer sind in den Abb. 5 und 6 zusammengefasst. Das Wasser war an den Schlüpfstellen 0-100 cm tief, in 52% der Fälle weniger als 10 cm, in weiteren 32% zwischen 10 und 30 cm. Die Höhe der emersen Vegetation betrug 10-80 cm, meist aber zwischen 10 und 20 cm (52%). Bei der Vegetationsbedeckung ergab sich unter Einbezug von Moosen und abgestorbenen Vegetationsteilen ein breites Spektrum von ca. 5 bis nahezu 100%. Wurden ausschliesslich lebende Gefässpflanzen

beschränkte sich die Emergenz auf den Uferbereich, wobei auch landseitige Vegetation als Schlupfsubstrat diente. Waren die Ufer unterschiedlich strukturiert, suchten die schlüpfbereiten Larven bevorzugt seichte Stellen mit dichter Halmvegetation auf. In vollständig verwachsenen Seichtgewässern waren die Exuvien auf der ganzen Fläche verteilt, an den 10 - 20 cm breiten Rinnsalen meist am Rand. Wichtigste Pflanzengesellschaften an den Exuvienfundstellen waren das Caricetum nigrae (n = 19), das Caricetum limosae (n = 17), das Caricetum rostratae (n = 11) und das Eriophoretum scheuchzeri (n = 7) (Tab. 1). In der Vegetation dominierten Halmstrukturen. Untergetauchte oder flutende Laubmoose waren in unterschiedlichem Mass vorhanden, konnten aber auch fehlen. *Sphagnum* war nur selten vertreten. Einige Torflöcher, an deren Rändern Exuvien gefunden wurden, enthielten im Wasserbereich keine Vegetation. Zur Eiablage benutzen die Weibchen seichte Wasserstellen mit organischem Sediment, emersen Torfschlamm, flutende *Sphagnum*-Bestände und freiliegende Sockel von Seggenhorsten, wobei sie oft in die emerse Vegetation eindringen.

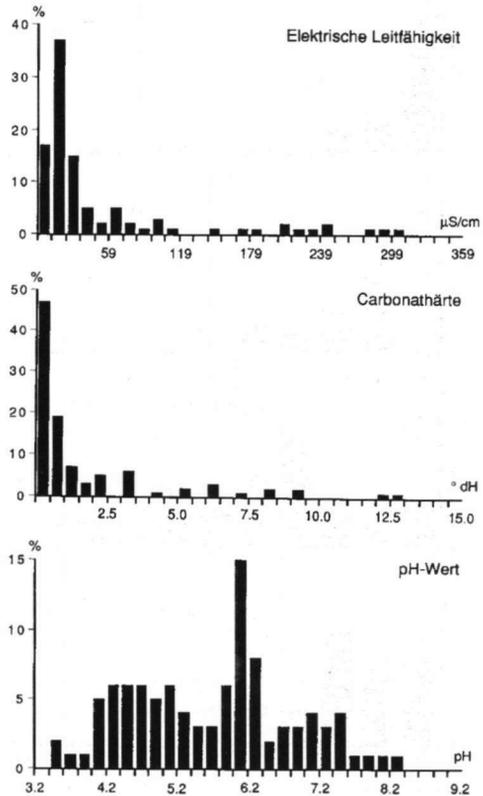


Abb. 6. Elektrische Leitfähigkeit, Carbonathärte und pH-Werte in 108 Larvengewässern von *S. alpestris*.

DISKUSSION

VERBREITUNG

S. alpestris gilt als klassischer Vertreter des boreo-alpinen Faunentyps (ST. QUENTIN, 1938; ANDER, 1950). Das Verbreitungsgebiet der Art ist aber nicht boreo-alpin, sondern erstreckt sich in Nordeuropa und Sibirien über die als «Waldtundra» bezeichnete Übergangszone des borealen Nadelwaldes (Taiga) zur baumlosen Tundra der arktischen Zone. Der nördlichste Fundort liegt bei 70° 25'

Tabelle I
 Vegetationstabelle ausgewählter typischer Larvenhabitats von *S. alpestris* in den Schweizer Alpen (Stellen mit Exuvientfunden). Kästchen mit den Charakterarten bezeichnen von links nach rechts: *Caricetum nigrae*, *Caricetum limosae*, *Caricetum rostratae*, *Eriophoretum scheuchzeri*, *Sparganium angustifolium*-Gesellschaft, *Eriophorum vaginatum*-Gesellschaft

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
Höhe ü. M. (m)	1950	2180	2090	2050	2000	1870	1940	2100	2100	1450	1450	1730	2100	1470	1470	2100	1540	2100	2020	2020
Aufnahmefläche (m ²)	0,5	1	0,04	1	0,25	0,04	0,09	1	1	0,25	0,5	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Wassertiefe (cm)	6	3	13	12	7	7	10	20	20	3	13	15	20	7	15	5	8	15	8	8
Veg. Höhe (max., cm)*	18	22	15	10	12	30	35	15	45	20	20	30	50	50	15	50	20	40	5	45
Veg. Höhe (Ø, cm)*	15	18	13	8	40	20	30	13	15	10	15	15	40	40	10	30	15	20	0,5	30
Veg. Bed. ohne Moos (%)	30	50	20	5	5	5	50	20	20	5	5	5	5	15	20	50	30	40	50	30
Veg. Bed. mit Moos (%)	40	70	20	5	15	10	80	30	50	100	10	20	80	30	20	50	100	40	50	60
<i>Carex nigra</i>	3	3	2	2	2	2														
<i>Eriophorum angustifolium</i>																				
<i>Carex panicea</i>		+	+		+	+	1													
<i>Juncus trifidus</i>						+														
<i>Carex limosa</i>							2	2	2	1										
<i>Scheuchzeria palustris</i>											1	1								
<i>Equisetum palustre</i>							2									1				
<i>Helosciaris</i> sp.						+														
<i>Trichoporum caesp.</i>								+												
<i>Menyanthes trifoliata</i>								+	+	+					1					
<i>Utricularia minor</i>							+													
<i>Carex rostrata</i>									+	+			1	2	2	3				
<i>Eriophorum scheuchzeri</i>																	3	2		
<i>Carex canescens</i>																		+		
<i>Sparganium angustifolium</i>																				2
<i>Eriophorum vaginatum</i>																				3
<i>Sphagnum</i> sp.																				
Bryophyta indet.	2			2	1		1	3	5						+		5			
Algenwatten indet.						+				+					+					

*emers

n. Br. (VALLE, 1952). Von hier aus dringt sie auch in die Tundra selbst vor. MÜLLER (1988) charakterisiert die Art deshalb als (oreo)tundrales Faunenelement mit primär arktalpiner und sekundär boreomontaner Verbreitung. Im frühen Postglazial, vor ca. 10 000 Jahren, wanderte *S. alpestris* von E kommend nach Europa ein. Mit Einsetzen des Atlantikums vor etwa 7000 Jahren disjunctierte das einst zusammenhängende Areal, und es entstanden zwei grosse Nordareale (nördliches Fennoskandien und Sibirien/Japan) sowie die Teilareale in den Alpen, Karpaten und europäischen Mittelgebirgen (LOHMANN, 1981; STERNBERG, 1998).

1839 wurde *S. alpestris* von SELYS (1840) auf der Grossen Scheidegg (Kt. Bern) entdeckt und als neue Art beschrieben. Früher galt sie als «überall sehr selten und lokal» (SCHOCH, 1880), was im Gegensatz zu *S. arctica* (WILDERMUTH, 1986; 1987) allerdings nicht zutrifft. Mit der intensivierten Nachsuche seit ca. 1970 sind aus der Schweiz zahlreiche neue Fundstellen bekannt geworden, die sich auf den ganzen Alpenraum zwischen Genfersee und Unterengadin verteilen. Wie für *Aeshna caerulea*, der zweiten «boreo-alpin» verbreiteten Libellenart, liegen aus dem Schweizer Jura keine eindeutigen Nachweise vor (DUFOUR, 1978; MONNERAT, 1993), und bei den drei Funden im Mittelland, die alle aus dem letzten Jahrhundert stammen, dürfte es sich um Individuen gehandelt haben, die von den Alpen her zugeflogen waren. Die Funddichte entspricht in den gut untersuchten Regionen wie z.B. den Kantonen Wallis, Bern oder Tessin ungefähr dem Habitatangebot, während in den Kantonen Freiburg, Waadt und weiteren Gebieten die Anzahl der Fundorte unter derjenigen der günstigen Habitate liegen dürfte. Zum Verbreitungsmuster von *S. alpestris* im schweizerischen Alpenraum bestehen deshalb immer noch Kenntnislücken. Ausserhalb der Schweiz liegen die nächsten alpinen Fundorte in Savoyen (u.a. DEGRANGE & SEASSAU, 1974; DEGRANGE, 1989), Norditalien (MASCAGNI & TERZANI, 1983; PECILE, 1983; D'ANTONIO & LUBRANO LAVADERA, 1995), Vorarlberg (K. Hostettler, in litt.), Tirol (LEHMANN, 1983, 1985) und Bayern (KUHN & BURBACH, 1998). Unmittelbar nördlich der Schweizergrenze kommt *S. alpestris* im Schwarzwald vor (STERNBERG, 1982), ebenso in den Vogesen (BOUDOT et al., 1985; 1990), nicht aber im französischen Jura (DOMMANGET, 1994 und in litt.).

Die vertikale Verbreitung von *S. alpestris* konzentriert sich in den Schweizer Alpen auf die subalpine, suprasubalpine und untere alpine Stufe (LANDOLT, 1984) und entspricht ungefähr derjenigen von *Aeshna caerulea* (WILDERMUTH, 1999). Die am höchsten gelegenen Fundorte, an denen sich die Art vermutlich noch entwickelt, liegen im Wallis auf 2440 m üNN (KEIM, 1996), in Graubünden auf 2330 m (WILDERMUTH, 1995) und im Berner Oberland auf 2288 m (HOESS, 1994), die am tiefsten gelegenen am Alpensüdrand auf 900 m und am Alpennordrand auf 845 m, hier auch mit Entwicklungsnachweis (LEPORI et al., 1998; DE MARMELS, 1979). Beim Weibchen, das D. Nardin (CSCF, in litt.) unterhalb der Diavolezza (2600 m) beobachtete, handelte es sich mit Sicherheit um ein wanderndes Individuum; die nächsten Fundplätze mit Larvengewässern befinden sich am

Berninapass auf 2200-2300 m üNN, in einer Entfernung von ca. 5 km. Die wenigen Einzelfunde aus dem Mittelland wie z.B. derjenige vom Katzensee bei Zürich auf 440 m üNN beruhen wohl auf Individuen, die aus dem Alpenraum zugeflogen waren. Die Distanz zum nächstgelegenen rezenten Fundort in den Schwyzer Voralpen beträgt rund 50 km.

Wichtiger als die absolute Höhenlage ist für die obere Begrenzung der Vertikalverbreitung jedoch das Lokalklima, das sich in groben Zügen am einfachsten an der Vegetations-Phänologie ablesen lässt (SCHREIBER, 1977). Orte gleicher Höhenlage können diesbezüglich je nach Region erhebliche Unterschiede aufweisen. So gehören die auf 1900 m gelegenen Fundstellen in den östlichen Schweizer Alpen zur gleichen thermischen Höhenstufe (TH 1/2) wie diejenigen auf 2300 m im Wallis. Lokalitäten der Alpennordseite und der östlichen Zentralalpen können mehr als 550 Höhenmeter auseinanderliegen und dennoch der gleichen Wärmestufe (TH 1) angehören (SCHREIBER, 1977). In den Schweizer Alpen kommt *S. alpestris* hauptsächlich von TH 4 bis 1 vor, vermag sich aber an klimatisch besonders begünstigten Stellen selbst noch in der ungegliederten Gebirgsstufe (TH 0) zu entwickeln. Eine solche Wärmeinsel ist möglicherweise der auf 2600 m gelegene „kleine See“ im Stubaital/Tirol (Österreich), wo KAPPELLER (1952) einen „Massenschlupf“ von *S. alpestris* beobachtete.

IMAGINALHABITATE

Wie bei *Aeshna caerulea* (WILDERMUTH, 1999) deckt sich das Verbreitungsmuster von *S. alpestris* in der Schweiz nicht mit dem der Hochmoore, deren Schwerpunkte im Jura und entlang dem Alpennordhang liegen (GRÜNIG et al., 1986). Im Gegensatz zum Schwarzwald und den Vogesen, wo sich *S. alpestris* fast nur auf Hoch- und Übergangsmoore beschränkt (BOUDOT et al., 1985; STERNBERG, 1990), besteht im Alpenraum keine Bindung an diesen Habitattyp. Sie kann hier in Hochmooren fehlen und sich – vor allem in grösserer Höhe – auch ausserhalb von Mooren entwickeln. Damit verhält sie sich in Mitteleuropa nur in den tieferen Lagen ihrer Vertikalverbreitung regional stenotop (vgl. LOHMANN, 1981). Unterhalb der Waldgrenze fliegen die Imagines hauptsächlich in Lichtungen von Hochmoorwäldern, aber auch über moorigen, locker mit Nadelbäumen bestockten Viehweiden oder Rodungsflächen, die an Hochmoore grenzen; die Art ist hier tyrophophil, nicht aber tyrophobiont (STERNBERG, 1990). Die Imaginalhabitate sind durch ein im Vergleich mit dem Umfeld kühles terrestrisches Klima mit grossen täglichen Temperaturschwankungen charakterisiert. Oberhalb der Waldgrenze halten sich die Tiere bei Flugwetter mindestens zeitweise über feuchtem bis trockenem Grünland oder Zwergstrauchheiden (Alpweiden) auf, bevorzugt in der Nähe ihrer Larvengewässer, die sie jeweils nur kurz zur Fortpflanzung oder zum Trinken aufsuchen (STERNBERG, 1990; KNAUS, 1999). Ob Bäume Voraussetzung für ihr Vorkommen sind, ist ungewiss. Die Larvengewässer können zwar in völlig

baumfreiem Umfeld liegen, jagende Imagines sind aber in solchen Gebieten – wenn überhaupt – nur in der Nähe von Bäumen beobachtet worden, nämlich im Bereich von locker stehenden Fichten (*Picea abies*) an einem südexponierten Hang, 150 bis 1200 m von den nächsten Gewässern entfernt (KNAUS, 1999). Bäume werden auch zum Ruhen und zur Paarung benutzt (eigene Beob.). Möglicherweise verbringen die Tiere Schlechtwettertage und Nächte im Wald.

In der suprasubalpinen und unteren alpinen Stufe sind die klimatischen Verhältnisse rau und die Temperaturschwankungen enorm. Es kann selbst im Hochsommer einmal Schnee fallen. *S. alpestris* ist in der Lage, vorübergehende Wetterumstürze dieser Art zu überleben (LEHMANN, 1985). Für *S. arctica*, ebenfalls eine kälteangepasste Corduliide, wurde nachgewiesen, dass sie als Imago Frostnächte bei Temperaturen von -1 bis -5°C auf dem Schnee liegend zu überdauern vermag (REINHARDT, 1994). Andererseits benötigen die Männchen von *S. alpestris*, wie auch *S. arctica*, nach KNAUS (1999) und eigenen Beobachtungen Lufttemperaturen von mindestens 15°-18° C, um aktiv zu werden. Weibchen wurden bereits bei 13°-15°C beobachtet (KNAUS, 1999). Bei der heliothermen Aufwärmung wirkt sich die beinahe schwarze Körperfärbung beider Arten günstig aus. STERNBERG (1990) wies experimentell nach, dass die Abdominaltemperatur von *S. arctica*-Weibchen nach zehninütiger Beleuchtung mit Infrarotlicht die Lufttemperatur um 9.2°C überstieg. Im Labor betrug die Abflugtemperatur der Luft 18.4°C. Mittels myothermer Aufwärmung brauchten die Männchen bei 4°C Umgebungstemperatur nur 45 s bis zum Abflug. Bei hohen Lufttemperaturen und starker Einstrahlung könnte für *S. alpestris* infolge der dunklen Färbung Überhitzungsgefahr bestehen. KNAUS (1999) stellte zwar auch an den wärmsten Tagen, bei Temperaturen von bis zu 22.8° C, keinen Aktivitätsrückgang fest. Die thermische Toleranzgrenze könnte deshalb etwas über diesen Werten liegen; genauere Angaben fehlen allerdings. Für das Schwarzwald gibt STERNBERG (1993) an, dass sich die typischen Moorlibellen – wozu hier auch *S. alpestris* zählt – während der wärmsten Mittagsstunden in die kühlere Umgebung ausweichen. Demnach wäre es durchaus möglich, dass die vertikale Verbreitung der Art gegen unten durch die thermischen Bedingungen der Imaginalhabitate begrenzt wird. Konkurrenz mit anderen Libellenarten dürfte als Ursache ausgeschlossen werden, da *S. arctica* auch wärmere Regionen besiedelt, obwohl sie *S. alpestris* bezüglich Färbung und ökologischen Ansprüchen gleicht, dieser aber bei syntopem Vorkommen unterlegen ist (STERNBERG, 1990).

LARVENGEWÄSSER

S. alpestris entwickelt sich bevorzugt in kleinen bis mittelgrossen, seichten Gewässern, in solchen von mehr als 0.5 ha Fläche und grösserer Tiefe als 1.5 m nur ausnahmsweise. Auch Imaginalbeobachtungen sind hier selten. Andererseits genügen selbst extrem kleine und völlig unscheinbare Gewässer für die erfolgreiche

Entwicklung einzelner Larven (vgl. auch STERNBERG, 1990; WITTMER, 1991; ELLWANGER, 1996). Die Fundstellen mit Exuvien können bei mittelgrossen Weihern an freie Wasserflächen von mindestens 5 a Ausmass grenzen, was bei *S. arctica* nicht vorkommt (WILDERMUTH, 1986b, 1987). Das Wasser steht still oder fliesst schwach, in Rinnsalen bei erhöhter Wasserführung zeitweise auch stärker, wobei das organische Sediment auch in Extremsituationen nicht weggeschwemmt werden darf, da sonst den Larven das Substrat entzogen wird.

Nach den vorliegenden Messresultaten entwickeln sich die Larven hauptsächlich in weichem, elektrolytarmem und mässig bis leicht saurem Wasser. Die Befunde bedeuten aber nicht, dass die Weibchen bei der Eiablage Gewässer mit solchen hydrochemischen Bedingungen bevorzugen; die linksschiefe Verteilung der Messwerte (Abb. 5) entspricht vielmehr dem Habitatangebot. Ausnahmen zeigen, dass *S. alpestris* auch in mesotrophem, mittelhartem und leicht basischem Wasser zur Entwicklung kommt. Im übrigen zeigte STERNBERG (1985, 1990) durch Laborexperimente, dass die Larven in Bezug auf die hydrochemischen Verhältnisse ziemlich tolerant sind.

Sämtliche Gewässer mit Entwicklungsnachweisen von *S. alpestris* sind mindestens im Uferbereich mit Vegetation bestanden, die sich aus verschiedenen Pflanzengesellschaften zusammensetzt, am häufigsten aus dem Caricetum nigrae, dem Caricetum limosae und dem Caricetum rostratae. Allen gemeinsam ist das Vorkommen von vertikalen Halmstrukturen. Laubmoose sind in unterschiedlichem Mass an der Pflanzendecke beteiligt. Die Artenzusammensetzung spielt offenbar keine direkte Rolle. Nicht einmal das Vorhandensein von emerser Vegetation ist eine Bedingung für die erfolgreiche Entwicklung von *alpestris*-Larven, denn selbst an vegetationslosen Torflöchern wurden Exuvien gefunden. ELLWANGER (1996) machte die gleiche Beobachtung im Harz. Die Eiablage erfolgt an seichten Wasserstellen, auf nassem Torfschlamm oder wasserdurchtränktem Moos (vgl. auch WILDERMUTH & KNAPP, 1996; KNAUS, 1999).

Entscheidend für die Larvenentwicklung ist das Vorhandensein einer mindestens 5-10 cm dicken Bodenschicht aus organischem Feinschlamm, vermischt mit totem Pflanzenmaterial in unterschiedlichen Abbauzuständen. Derartiges Substrat kann nur dort entstehen, wo auch Sumpf- und Wasserpflanzen gedeihen. Diese fehlen klimabedingt an den hochgelegenen Kargewässern. In der organischen Sedimentschicht können sich die Larven allfälligen Predatoren (Larven von *Aeshna juncea*) entziehen, wochenlange Austrocknungsperioden überdauern (STERNBERG, 1985, 1989, 1990; WITTMER, 1991) und über Monate eingefroren bleiben (JOHANSSON & NILSSON, 1991). In den Gewässern, deren Feinsedimente über lange Zeit bis zum Grund völlig austrocknen und dabei harte Krusten bilden, dürften die Larven allerdings wenig Überlebenschancen haben.

Als weiterer limitierender Faktor kommt das Temperaturregime des Larvengewässers hinzu. In Laboraufzuchtversuchen stellte STERNBERG (1990) fest, dass sich die Larven am besten bei Dauertemperaturen um 20°C entwickeln. 16°C

entspricht der minimalen Entwicklungstemperatur in natürlichen Habitaten des Schwarzwaldes, 26°C ist die experimentell ermittelte obere subletale Grenze für Junglarven. In typischen „*Somatochlora*-Schlenken“ kann die Temperatur des Oberflächenwassers im Verlauf von 24 Stunden um 24°C schwanken, während sie in 23 cm Tiefe beinahe konstant bei 10°C bleibt (STERNBERG, 1993, 1994). Die regelmässige Erwärmung des oberflächennahen Wassers in den Larvenhabitaten während der Vegetationszeit ist eine wichtige Voraussetzung für die Ei- und Larvalentwicklung. Das Fehlen von *alpestris*-Larven in strukturell günstigen, aber kalten Gewässern ist wahrscheinlich darauf zurückzuführen, dass sich das Quellwasser auch an Hochsommertagen kaum je über 12°C erwärmt. Solche Verhältnisse wurden auf der Alp Flix (Kt. Graubünden) mehrfach vorgefunden, wo sich die Art in verschiedenen wärmeren Gewässern entwickelt (WILDERMUTH & KNAPP, 1998 und unpubl.). Gebirgsbäche mit starkem Gefälle sind ebenfalls aus thermischen Gründen für *S. alpestris* nicht besiedelbar. Zudem ist ihre Sohle ständig in Bewegung und enthält kaum organische Feinsedimente. Die obere Grenze der vertikalen Verbreitung von *S. alpestris* dürfte damit durch die thermischen und strukturellen Verhältnisse der Larvengewässer bedingt sein.

NATURSCHUTZ

Die seit etwa 1970 intensiviertere Suche nach *S. alpestris* im schweizerischen Alpenraum hat ergeben, dass die Art verhältnismässig häufig ist und in allen Regionen vorkommt, wenn auch in unterschiedlichen Dichten. Im Gegensatz zu *S. arctica* und *A. caerulea*, mit denen sie ihr Habitat oft teilt, darf sie gesamtschweizerisch nach wie vor als ungefährdet eingestuft werden (MAIBACH & MEIER, 1994). Die im Vergleich mit *Aeshna juncea* versteckte Lebensweise von Larven und Imagines sowie die oft erschwerte Erreichbarkeit ihrer Habitate mag eine gewisse Seltenheit vortäuschen. Bei regionalen Bestandesaufnahmen im Gebirge erwies sich *S. alpestris* aber immer wieder als überraschend häufige Art (z.B. DE MARMELS & SCHIESS, 1978). Lokal können sogar grosse Populationen existieren. So sammelte KNAUS (1999) im Verlauf einer Emergenzperiode an einem einzigen Weiher 222 Exuvien, wo bei früheren Einzelbesuchen jeweils nur wenige Larvenhäute gefunden wurden (WILDERMUTH, 1986a; S. Kohl, in litt.). Diese Tatsachen dürfen aber nicht darüber hinwegtäuschen, dass auch *S. alpestris* in den letzten Jahrzehnten zurückgegangen sein dürfte, zusammen mit ihren Larvenhabitaten. Hauptursachen sind Entwässerungen von Mooren zur Gewinnung von ertragreicheren Landwirtschaftsflächen (Futterwiesen, Weideland) oder im Rahmen der touristischen Entwicklung. Solche Landschaftsveränderungen haben auch in der subalpinen und suprasubalpinen Stufe stattgefunden, die bis in die Thermische Höhenstufe 1 landwirtschaftlich genutzt wird. Ausserdem kann sich an den Larvengewässern weidendes Vieh durch Tritt, Exkrememente und Frass von Uferpflanzen namentlich während der Emergenzperiode schädlich auf die Libellenbestände

auswirken (WILDERMUTH, 1986a). Nach Erfahrungen auf der Alp Flix bieten einfache Weidezäune um speziell wertvolle Kleingewässer erfolgreichen Schutz für die aquatische Lebensgemeinschaft (WILDERMUTH & KNAPP, 1998).

DANK

Funddaten lieferten in dankenswerter Weise H. BERGER, G. BIERI, A. BISCHOF, Ch. DUFOUR, H. FRANK, W. GÖTZ, K. GROSSENBACHER, R. HOESS, K. HOSTETTLER, Ch. KEIM, B. KIAUTA, E. KNAPP, P. KNAUS, S. KOHL, O. LEUTHARD, A. MAIBACH, E. PONGRATZ, H. SCHIESS, E. SCHÖNLE, G. VONWIL, M. WOLF und P. ZEDI. R. BUCHWALD danke ich für die Bestimmung der Pflanzengesellschaften, K. STERNBERG und P. KNAUS für die kritische Durchsicht des Manuskriptes und Verbesserungsvorschläge sowie B. KIAUTA, A. MÜLLER und M. SCHORR für die Beschaffung von Literatur.

LITERATUR

- ANDER, K., 1950. Zur Verbreitung und Phänologie der borealpinen Odonaten in der Westpaläarktis. *Opusc. ent.* 15: 53-71.
- ASKEW, R.R. 1988., *The dragonflies of Europe*. Harley, Martins.
- BOUDOT, J.-P., G. JACQUEMIN & P. GOUTET, 1985. Présence et abondance dans les Vosges de trois odonates méconnus: *Aeshna subarctica* Walker, *Somatochlora alpestris* Selys et *S. arctica* Zetterstedt. *Bull. Soc. Hist. nat. Metz* 44: 217-228.
- BOUDOT, J.-P., G. JACQUEMIN & P. GOUTET, 1990. Odonates des lacs et tourbières à sphaignes des Hautes-Vosges, France. *Opusc. zool. flumin.* 52: 1-11.
- BRAUN-BLANQUET, J., 1964. *Pflanzensoziologie*. Springer, Wien - New York.
- BROCKHAUS, T., 1988. Erste Ergebnisse von Odonaten-Bestandesaufnahmen in Regenmooren des Erzgebirges (Bezirk Karl-Marx-Stadt, DDR). *Libellula* 7: 103-109.
- BROCKHAUS, T., 1990. Zum Vorkommen von *Somatochlora alpestris* (Sel.) und *S. arctica* (Zett.) im Erzgebirge (Insecta, Odonata: Corduliidae). *Faun. Abh. Mus. Tierkd. Dresden* 17: 97-100.
- BROCKHAUS, T., 1994. Alpen-Mosaikjungfer (*Aeshna caerulea* [Ström]) und Alpen-Smaragdlibelle (*Somatochlora alpestris* [Selys]) in einigen Regenmooren der Tschechischen Republik und in den mitteleuropäischen Waldgebirgen (Insecta: Odonata: Aeshnidae, Corduliidae). *Faun. Abh. Mus. Tierkd. Dresden* 19: 145-152.
- BURMEISTER, E.-G., 1982. Die Libellenfauna des Murnauer Moooses in Oberbayern. *Entomofauna Suppl.* 1: 133-184.
- D'ANTONIO, C. & A. LUBRANO LAVADERA, 1995. Nuovi dati sugli odonati della Valle d'Aosta. *Boll. Soc. ent. ital.* 127: 99-102.
- DEGRANGE, Ch., 1989. Origine et évolution de quelques éléments de l'entomofaune d'un lac-tourbière de haute-montagne: Le Lac du Lait (2180 m) Parc national de la Vanoise. *Trav. scient. Parc natn. vanoise* 17: 167-192.
- DEGRANGE, Ch. & M.-D. SEASSAU, 1974. Odonates de quelques hautes tourbières et étangs à sphaignes du *Trav. Lab. Hydrobiol.* 61: 89-106.
- DE MARMELS, J., 1979. Libellen (Odonata) aus der Zentral- und Ostschweiz. *Mitt. schweiz. ent. Ges.* 52: 395-408.
- DE MARMELS, J. & H. SCHIESS, 1978. Le libellule del cantone Ticino e delle zone limitrofe. *Boll. Soc. tic. Sci. nat.* 1977/78: 29-83.
- DOMMANGET, J.-L., 1994. *Atlas préliminaire des odonates de France. Etat d'avancement au 31/12/93*. Coll. Patrimoines Naturels, Vol. 16. SFF/MNHN, SFO et Min. Env., Paris.

- DUFOUR, C., 1978. *Etude faunistique des odonates de Suisse romande*. Service des forêts et de la faune, Lausanne.
- ELLWANGER, G., 1996. Zur Ökologie von *Somatochlora alpestris* Sélys (Anisoptera: Corduliidae) am Brocken im Hochharz (Sachsen-Anhalt). *Libellula* 15: 101-129.
- GRÜNIG, A., L. VETTERLI & O. WILDI, 1986. *Die Hoch- und Übergangsmoore der Schweiz*. Eidg. Anst. Forstl. Versuchswes. – [Ber. 281]
- HOESS, R., 1994. Libelleninventar des Kantons Bern. *Jahrb. naturh. Mus. Bern* 12: 1-100.
- JOHANSSON, F. & A.N. NILSSON, 1991. Freezing tolerance and drought resistance of *Somatochlora alpestris* (Selys) larvae in boreal temporary pools (Anisoptera: Corduliidae). *Odonatologica* 20: 245-252.
- KAPPELLER, R., 1952. Odonaten aus dem Nordtirol. *VerZ. innsbruck. ent. Ver.* 1: 1-8.
- KEIM, C., 1996. *Libellules du Valais*. Mus. cant. hist. nat., Sion. – [Cah. Sci. nat. 3].
- KIAUTA, B., 1964. Over het voorkomen van *Somatochlora arctica* (Zetterstedt 1840) in Nederland (Odonata: Corduliidae). *Ent. Ber., Amst.* 14: 235-238.
- KIAUTA, B., 1978. An outline of the history of odonatology in Switzerland, with an annotated bibliography on the Swiss odonate fauna. *Odonatologica* 7: 191-222.
- KNAUS, P., 1999. *Untersuchungen zur Emergenz, zur Mobilität und zum Paarungssystem an einer Metapopulation von Somatochlora alpestris (Selys 1840) in den Zentralalpen (Anisoptera: Corduliidae)*. Dipl. Arb. Univ. Zürich.
- KUHN, K. & K. BURBACH, 1998. *Libellen in Bayern*. Ulmer, Stuttgart.
- LANDOLT, E., 1984. *Unsere Alpenflora*. Schweiz. Alpen-Club, Brugg.
- LEHMANN, G., 1983. Die Libellen zweier montaner Sphagnum-Moore und ihrer Randbereiche im Bezirk Kufstein/Tirol. *Libellula* 2: 77-83.
- LEHMANN, G., 1985. Beitrag zur Kenntnis von *Aeshna coerulea* Ström 1783 und *A. subarctica* Walk. 1908 in Nordtirol (Austria). *Libellula* 4: 117-137.
- LEPORI, F., T. MADDALENA, M. MORETTI, N. PATOCCHI & A. MAIBACH, 1998. Inventario odonatologico delle zone umide di importanza nazionale del Cantone Ticino (Svizzera): stato della banca-dati e primi risultati. *Boll. Soc. tic. Sci. nat.* 86: 43-46.
- LOHMANN, H., 1981. Postglaziale Disjunktionen bei europäischen Libellen. *Libellula* 1: 2-4.
- MAIBACH, A. & C. MEIER, 1987. *Verbreitungsatlas der Libellen der Schweiz (Odonata)*. Documenta faunistica helvetica, 4. Centre suisse de cartographie de la faune, Neuchâtel.
- MAIBACH, A. & C. MEIER, 1994. Rote Liste der gefährdeten Libellen der Schweiz. In: P. Duelli: Rote Listen der gefährdeten Tierarten in der Schweiz, S. 69-71. Bundesamt für Umwelt, Wald und Landschaft, Bern.
- MASCAGNI, A. & F. TERZANI, 1983. Raccolte di odonati in Trentino-Alto Adige. *Studi trent. di Sci. nat.* 60: 55-65.
- MONNERAT, C., 1993. *Etude faunistique des odonates du canton du Jura et des zones limitrophes*. Fondation pour le développement du Musée jurassien des sciences naturelles, Délémont.
- MÜLLER, J., 1988. Ökologisch-zoogeographische Bemerkungen zum rezenten Vorkommen von *Somatochlora alpestris* (Selys, 1840). *Libellula* 7: 53-58.
- MUSIAŁ, J., 1979. *Somatochlora arctica* (Zetterstedt) in Nordwestpolen (Anisoptera: Corduliidae). *Notul. odonatol.* 1: 42-44.
- PECILE, I., 1983. Interessanti catturi di odonati nel Friuli-V., Giulia. Gortania. *Atti Mus. friul. St. nat.* 4: 163-175.
- REINHARDT, K., 1994. Survival of adult *Somatochlora arctica* (Zetterstedt), a dragonfly summer species, on snowfields (Anisoptera; Corduliidae). *Notul. odonatol.* 4: 63-66.
- SCHOCH, G., 1880. *Cordulia alpestris* de Selys. *Mitt. schweiz. ent. Ges.* 6: 17-18.
- SCHOCH, G., 1886. [Libellen am Katzensee gefangen]. *Mitt. schweiz. ent. Ges.* 7: 208.
- SCHREIBER, K.-F., 1977. *Wärmegliederung der Schweiz auf Grund von phänologischen Geländeaufnahmen in den Jahren 1969-1973*. Eidg. Justiz- und Polizeidepartement, Bern. Der Delegierte

für Raumplanung.

- SELYS LONGCHAMPS, E. de, 1840. *Monographie des libellulidées d'Europe*. Roret, Paris & Muquardt, Bruxelles.
- ST. QUENTIN, D., 1938. Die europäischen Odonaten mit boreoalpiner Verbreitung. *Zoogeographica* 3: 485-493.
- STERNBERG, K., 1982. Libellenfauna (Odonata) in Hochmooren des Südschwarzwaldes. *Telma* 12: 99-112.
- STERNBERG, K., 1985. *Zur Biologie und Ökologie von sechs Hochmoorlibellenarten in Hochmooren des Südlichen Hochschwarzwaldes*. Dipl.Arb. Univ. Freiburg i.Br.
- STERNBERG, K., 1989. Ergebnisse quantitativer Exuvienaufsammlungen in einigen Mooren des Südlichen Hochschwarzwaldes, Bundesrepublik Deutschland: Eine vorläufige Bewertung (Odonata). *Opusc. zool. flumin.* 34: 21-26.
- STERNBERG, K., 1990. *Autökologie von sechs Libellenarten der Moore und Hochmoore des Schwarzwaldes und Ursachen ihrer Moorbindung*. Diss. Univ. Freiburg i.Br.
- STERNBERG, K., 1993. Bedeutung der Temperatur für die (Hoch-)Moorbindung der Moorlibellen (Odonata: Anisoptera). *Mitt. dt. Ges. allg. angew. Ent.* 8: 521-527.
- STERNBERG, K., 1994. Temperature stratification in bog ponds. *Arch. Hydrobiol.* 129: 373-382.
- STERNBERG, K. 1998. Die postglaziale Besiedlung Mitteleuropas durch Libellen, mit besonderer Berücksichtigung Südwestdeutschlands (Insecta, Odonata). *J. Biogeogr.* 25: 319-337.
- WILDERMUTH, H., 1986a. Die Libellenfauna des Stelzensee-Gebietes (Prättigau). *Jber. naturf. Ges. Graubünden* 103: 153-163.
- WILDERMUTH, H., 1986b. Zur Habitatwahl und zur Verbreitung von *Somatochlora arctica* (Zetterstedt) in der Schweiz. *Odonatologica* 15: 185-202.
- WILDERMUTH, H., 1987. Fundorte und Entwicklungsstandorte von *Somatochlora arctica* (Zetterstedt) in der Schweiz (Odonata: Corduliidae). *Opusc. zool. flumin.* 11: 1-10.
- WILDERMUTH, H., 1989. Zur Verbreitung und zur Ökologie von *Somatochlora arctica* (Zett.) und *S. alpestris* (Sel.) in der Schweiz (Odonata: Corduliidae). *Opusc. zool. flumin.* 34: 30-32.
- WILDERMUTH, H., 1995. Notizen zur Libellenfauna des Engadins, Graubünden, Schweiz und des angrenzenden Tirols, Österreich (Odonata). *Opusc. zool. flumin.* 139: 1-8.
- WILDERMUTH, H., 1996. Niche overlap, niche separation and habitat selection in *Somatochlora arctica* (Zett.) and *S. alpestris* (Sel.) in Switzerland (Anisoptera: Corduliidae). *Notul. odonatol.* 4: 136.
- WILDERMUTH, H., 1999. Verbreitung und Habitate von *Aeshna caerulea* (Ström, 1783) in den Schweizer Alpen (Odonata, Anisoptera: Aeshnidae). *Opusc. zool. flumin.* 166: 1-18.
- WILDERMUTH, H. & E. KNAPP, 1996. Räumliche Trennung dreier Anisopterenarten an einem subalpinen Moorweiher. *Libellula* 15: 57-73.
- WILDERMUTH, H. & E. KNAPP, 1998. Die Libellen der Alp Flix (GR); ein Beitrag zur Odonatenfauna an der Waldgrenze. *Mitt. Ent. Ges. Basel* 48: 2-24.
- WITTMER, M., 1991. Moorlibellen im Nationalpark Bayerischer Wald. *Nationalpark* 70: 22-25.
- ZIMMERMANN, W., 1975. Zum Vorkommen seltener Libellenarten in Thüringen (Odonata, Anisoptera). *Ent. Ber., Berlin* 1975: 23-26.
- ZIMMERMANN, W., 1976. Faunistisch-ökologische Analyse der Odonatenfauna westthüringischer Gewässer (Insecta, Odonata). *Abh. Ber. Mus. Nat. Gotha* 1976: 19-47.