

Abhandlungen
aus dem
Westfälischen Museum
für Naturkunde

68. Jahrgang · 2006 · Heft 3/4

Thomas Fartmann & Gabriel Hermann (Hrsg.)

Larvalökologie
von Tagfaltern und Widderchen
in Mitteleuropa

Westfälisches Museum für Naturkunde
Landschaftsverband Westfalen-Lippe
Münster 2006



Landschaftsverband
Westfalen-Lippe www.lwl.org

Hinweise für Autoren

In der Zeitschrift **Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde** werden naturwissenschaftliche Beiträge veröffentlicht, die den Raum Westfalen betreffen. Druckfertige Manuskripte sind an die Schriftleitung zu senden.

Aufbau und Form des Manuskriptes:

1. Das Manuskript soll folgenden Aufbau haben: Überschrift, darunter Name (ausgeschrieben) und Wohnort des Autors, Inhaltsverzeichnis, kurze Zusammenfassung in deutscher Sprache, klar gegliederter Hauptteil, Literaturverzeichnis (Autoren alphabetisch geordnet), Anschrift des Verfassers.
2. Manuskript auf Diskette oder CD (gängiges Programm, etwa WORD) und einseitig ausgedruckt.
3. Die Literaturzitate sollen enthalten: Autor, Erscheinungsjahr, Titel der Arbeit, Name der Zeitschrift in den üblichen Kürzeln, Band, Seiten; bei Büchern sind Verlag und Erscheinungsort anzugeben. Beispiele:
KRAMER, H. (1962): Zum Vorkommen des Fischreihers in der Bundesrepublik Deutschland. - J. Orn. **103**: 401 - 417.
RUNGE, F. (1992): Die Naturschutzgebiete Westfalens und des früheren Regierungsbezirks Osnabrück. 4. Aufl. - Aschendorff, Münster. Bei mehreren Autoren sind die Namen wie folgt zu nennen: MEYER, H., HUBER, A. & F. BAUER (1984):...
4. Besondere Schrifttypen im Text: fett, gesperrt, kursiv (wissenschaftliche Art- und Gattungsnamen sowie Namen von Pflanzengesellschaften), Kapitälchen (Autorennamen).
Abschnitte, die in Kleindruck gebracht werden können, am linken Rand mit „petit“ kennzeichnen.
5. Die Abbildungsvorlagen (Fotos, Zeichnungen, grafische Darstellungen) müssen bei Verkleinerung auf Satzspiegelgröße (12,6 x 19,8 cm) gut lesbar sein. Größere Abbildungen (z.B. Vegetationskarten und -tabellen) können nur in Ausnahmefällen nach Rücksprache mit der Schriftleitung gedruckt werden. Farbdrucke gehen zu Lasten der Autoren.
6. Fotos sind in schwarzweißen Hochglanzabzügen vorzulegen.
7. Die Unterschriften zu den Abbildungen und Tabellen sind nach Nummern geordnet (Abb. 1, Tab. 1 ...) auf einem separaten Blatt beizufügen.

Korrekturen:

Korrekturfahnen werden dem Autor einmalig zugestellt. Korrekturen gegen das Manuskript gehen auf Rechnung des Autors.

Für den Inhalt der Beiträge sind die Autoren allein verantwortlich.

Jeder/es Autor/Autorenteam erhält 50 Freixemplare/Sonderdrucke seiner Arbeit.

Schriftleitung **Abhandlungen**:

Dr. Bernd Tenbergen
LWL-Museum für Naturkunde
Sentruper Str. 285
D-48161 Münster

E-Mail: bernd.tenbergen@lwl.org

ISSN 0175-3495
ISBN 3-924590-87-7

Abhandlungen
aus dem
Westfälischen Museum
für Naturkunde

68. Jahrgang · 2006 · Heft 3/4

Thomas Fartmann & Gabriel Hermann (Hrsg.)

Larvalökologie
von Tagfaltern und Widderchen
in Mitteleuropa

Westfälisches Museum für Naturkunde
Landschaftsverband Westfalen-Lippe
Münster 2006

Umschlagabbildungen

Vorderseite:

Strukturreicher Lebensraum des Wegerich-Sckeckenfalters (*Melitaea cinxia*) in den Niederlanden. Die schwarzen Raupen sonnen sich im Frühjahr gerne auf der Streu des Vorjahres (Mitte rechts). Im nordwestlichen Mitteleuropa ist die Art aufgrund einer Faktorenkombination aus Nutzungsänderung (z.B. Rückgang der Schafbeweidung, Grafik links unten), atmosphärischen Stickstoffeinträgen und Klimaänderung in jüngerer Zeit stark zurückgegangen (s. Beitrag von WallisDeVries). Im Zuge von Habitatoptimierungen konnte im Jahre 2004 nach fast einer Dekade erstmals wieder ein Falter in den Niederlanden nachgewiesen werden (rechts unten).

Tagungslogo: Schwarzgefleckter Ameisenbläuling (*Maculinea arion*) bei der Eiablage an Dost (*Origanum vulgare*) (Zeichnung A. M. Schulte).

Fotos von M.F. WallisDeVries, Falterbild von R. Ketelaar; Grafik aus Beitrag von Fartmann.

Hintergrundfoto: Gelbwürfeliges Dickkopffalter (*Carterocephalus palaemon*) (Foto T. Fartmann)

Rückseite

Argus-Bläuling (*Plebeius argus*) (Foto T. Fartmann) und *Zygaena exulans* (Foto P. Dieker)

Impressum

Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde

Herausgeber:

Dr. Alfred Hendricks

Landschaftsverband Westfalen-Lippe

Westfälisches Museum für Naturkunde

Sentruper Str. 285, 48161 Münster

Tel.: 0251 / 591-05, Fax: 0251 / 591-6098

Druck: DruckVerlag Kettler, Bönen

Schriftleitung: Dr. Bernd Tenbergen

© 2006 Landschaftsverband Westfalen-Lippe

ISSN 0175-3495

ISBN 3-924590-87-7

Alle Rechte vorbehalten. Kein Teil des Werkes darf in irgendeiner Form ohne schriftliche Genehmigung des Landschaftsverbandes Westfalen-Lippe reproduziert oder unter Verwendung elektronischer Systeme verarbeitet, vervielfältigt oder verbreitet werden.

Diese Publikation wurde erstellt mit freundlicher Unterstützung von



Westfälischer
Naturwissenschaftlicher
Verein e.V. (WNV)



Gräflich zu Stolberg'sche
Brauerei
Westheim



nua: natur- und
umweltschutz-
akademie nrw.

Larvalökologie von Tagfaltern und Widderchen in Mitteleuropa

Thomas Fartmann, Münster & Gabriel Hermann, Filderstadt (Hrsg.)

Inhaltsverzeichnis

Vorwort	7
I Einführung in das Thema	
Larvalökologie von Tagfaltern und Widderchen in Mitteleuropa – von den Anfängen bis heute <i>Thomas Fartmann & Gabriel Hermann</i>	11
II Larvalhabitate	
Die Larvalökologie des Waldteufels (<i>Erebia aethiops</i>) in Nordrhein-Westfalen und deren Bedeutung für den Erhalt der Art <i>Patrick Leopold</i>	61
Die Gattung <i>Pyrgus</i> in Mitteleuropa und ihre Ökologie – Larvalhabitate, Nährpflanzen und Entwicklungszyklen <i>Wolfgang Wagner</i>	83
Larvalhabitate der Feuerfalter <i>Lycaena hippothoe</i> und <i>L. alciphron</i> auf einem ehemaligen Truppenübungsplatz in Nordost-Brandenburg <i>Andreas Nick, Antje Strehmann, Frank Gottwald & Jens Möller</i>	123
Larvalhabitate des Blauschillernden Feuerfalters (<i>Lycaena helle</i>) am schweizerischen Alpennordrand unter Berücksichtigung des Einflusses von Beweidung	135
<i>Roland Steiner, Jürgen Trautner & Anne-Catherine Grandchamp</i>	
Zur Verbreitung, Bestandssituation und Habitatbindung des Blauschillernden Feuerfalters (<i>Lycaena helle</i>) in Bayern <i>Andreas Nunner</i>	153
Präimaginalökologie mitteleuropäischer <i>Zygaena</i> -Arten – schwerpunktmäßig untersucht auf Magerrasen der Schwäbischen Alb <i>Wolfgang Wagner</i>	171

Der verlustreiche Weg in die Sicherheit eines Wirtsameisen-Nestes – neue Daten zur Entwicklungsbiologie und zur Mortalität der Präimaginalstadien von *Maculinea alcon* sowie zum Einfluss der Mahd
Markus Bräu, Patrik Gros, Andreas Nunner, Christian Stettmer & Josef Settele197

III Präimaginalstadien und ihr Nachweis

Präimaginalstadien-Suche als Nachweismethode für Tagfalter – Rahmenbedingungen, Chancen, Grenzen
Gabriel Hermann223

Der Blaue Eichen-Zipfelfalter (*Neozephyrus quercus*) – häufigster Tagfalter des Saarlandes?
Steffen Caspari233

Eiablageverhalten des Großen Feuerfalters (*Lycaena dispar*) in SW-Deutschland – Wirtspflanzenwahl, Generationenvergleich und Hinweise zur Erfassung
Holger Loritz & Josef Settele243

IV Larvalökologie und Naturschutz

Welche Rolle spielen Störungen für Tagfalter und Widderchen?
Thomas Fartmann259

Die Bedeutung der Larvalökologie bei Artenschutzprojekten
Matthias Dolek271

Larval habitat quality and its significance for the conservation of *Melitaea cinxia* in northwestern Europe
Michiel WallisDeVries281

Naturschutzfachliche Bewertungsfragen in der Praxis – Welche Rolle spielen Daten zu Art-Präsenz und Ausprägung spezifischer Larvalhabitate von Tagfaltern und Widderchen?
Jürgen Trautner295

Einfluss der Bewirtschaftung auf die Besiedlung von Habitaten durch die Flockenblumen-Grünwidderchen *Jordanita globulariae* und *J. notata*
Stefan Hafner309

Populationsökologische Grundlagen für das Management des Goldenen Scheckenfalters, *Euphydryas aurinia*, in Mitteleuropa
Nils Anthes & Andreas Nunner323

Autorenregister353

Register der Tagfalter- und Widderchenarten353

Vorwort

Vom 11. bis 12. Februar 2005 fand in Münster eine Tagung zur »Larvalökologie von Tagfaltern und Widderchen in Mitteleuropa« statt. Fast 100 Fachleute aus Deutschland und den Nachbarländern diskutierten über den gegenwärtigen Kenntnisstand zur Larvalökologie, zu praktikablen Erfassungsmethoden für Präimaginalstadien und die sich hieraus ergebenden Konsequenzen für Forschung und Naturschutz.

Ausrichter der Tagung waren die AG Biozönologie des Institutes für Landschaftsökologie der Universität Münster und die Arbeitsgruppe für Tierökologie und Planung (Filderstadt). Finanziell unterstützt wurde das Symposium durch die Natur- und Umweltschutz-Akademie NRW (NUA, Recklinghausen). Die Veranstaltung fand in Kooperation mit der Biologischen Station im Südkreis Paderborn (Bad Wünnenberg), dem Westfälischen Museum für Naturkunde (Münster) und dem Zentrum für Umweltforschung ZUFO (Münster) statt. Seit den 1990er Jahren ist das Interesse an der Larvalökologie von Tagfaltern und Widderchen in Mitteleuropa stetig angewachsen. Eine Bündelung des vorhandenen Wissens in Form einer Veranstaltung und eines zusammenfassenden Werks fehlte indessen noch. Zudem ist die große Bedeutung larvalökologischer Kenntnisse für Aussagen zur Habitatbindung von Schmetterlingen oder zum Management ihrer Lebensräume in weiten Kreisen der Wissenschaft, der mit Tagschmetterlingen arbeitenden Fachgutachter sowie des amtlichen und ehrenamtlichen Naturschutzes immer noch nicht hinreichend verankert. Mit diesem Band liegt nun erstmals in komprimierter Form ein Überblick über das derzeitige Wissen zur Larvalökologie von Tagfaltern und Widderchen im Herzen Europas vor. Die Monographie gliedert sich in vier Hauptabschnitte, analog zu den Blöcken der Tagung. Auf eine generelle Einführung zur Larvalökologie von Tagfaltern und Widderchen folgen Sektionen zu Larvalhabitaten, Präimaginalstadien und deren Nachweis sowie Larvalökologie und Naturschutz. Bei den Einzelbeiträgen handelt es sich sowohl um neue wissenschaftliche Forschungen als auch Review-Artikel. Alle Manuskripte wurden von den beiden Herausgebern begutachtet. Die wissenschaftliche Nomenklatur der Schmetterlingsarten folgt generell KARSHOLT & RAZOWSKI (1996) und die der Höheren Pflanzen WISSKIRCHEN & HAEUPLER (1998).

Die Durchführung des erfolgreichen Symposiums und die Veröffentlichung des Tagungsbandes waren nur durch die Hilfe einer Vielzahl von Personen möglich. Ohne die finanzielle Unterstützung durch die NUA NRW wäre die Tagung in diesem Rahmen nicht möglich gewesen. Großer Dank für die Hilfe bei der Tagungsorganisation gebührt Petra Dieker und Sascha Buchholz als Hauptverantwortliche sowie Volker Hartmann, Aline Meyer, und Lisa Wiesmann. Weiterhin gilt unser Dank allen Kollegen, die sich als Redner und Moderatoren während der Tagung zur Verfügung gestellt haben. Die Mehrzahl von Ihnen erklärte sich auch bereit Beiträge für den Tagungsband zu verfassen. Die Kontrolle der englischen Abstracts übernahm dankenswerterweise Chris Husband. Bei der Endredaktion des Bandes war Sascha Buchholz eine große Hilfe, gestalterische Vorschläge kamen von Petra Dieker.

Münster und Filderstadt, im März 2006

Thomas Fartmann und Gabriel Hermann

Im Vorwort zitierte Literatur:

KARSHOLT, O. & J. RAZOWSKI (1996): The Lepidoptera of Europe. A distributional checklist. – Apollo Books, Stenstrup.
WISSKIRCHEN, R. & H. HAEUPLER (1998): Standardliste der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands. – Ulmer, Stuttgart.



Themenblock I: Einführung in das Thema



Fartmann, T. & G. Hermann (2006): Larvalökologie von Tagfaltern und Widderchen in Mitteleuropa – von den Anfängen bis heute. – In: *Fartmann, T. & G. Hermann (Hrsg.) (2006): Larvalökologie von Tagfaltern und Widderchen in Mitteleuropa. Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde. Heft 68 (3/4): 11–57.*

Larvalökologie von Tagfaltern und Widderchen in Mitteleuropa – von den Anfängen bis heute

Thomas Fartmann, Münster & Gabriel Hermann, Filderstadt

Abstract: Larval ecology of butterflies and burnets in Central Europe – from the beginnings until today.

This paper gives an overview of the research into larval ecology of butterflies and burnets in Central Europe and shows the key factors acting in the larval habitat. In the conclusion research deficits are stated and proposals for further investigations are suggested. The significance of the larval ecology was emphasised as recently as the mid-1980s. Since the mid-1990s there has been a significant increase of larval ecology publications. Nevertheless, only 61 (30%) of the published information for the 203 German species is relevant or useful. The larval habitats of butterflies and burnets are generally very specific and as a rule must have the following properties: an adequate microclimate, host plants in an appropriate phenological stage, a sufficient amount of food, a favourable quality of food, a suitable type of land use or disturbance, low competition, predation and parasitoid pressure and for obligatory myrmecophilous species an adequate density of the specific host ant. The spatial lay-out and the interrelated microclimate play an essential role in the selection of an egg-laying site. Many Lepidoptera species reach their northern limit in Central Europe and therefore use extraordinarily warm early successional stages for oviposition. Due to the climate in different latitudes, larval habitats of butterflies and burnets differ from year to year and from generation to generation. The impact of climate change on the immature stages is not well known. The knowledge of host plant use is only occasionally satisfactory. Many Lepidoptera species listed in the literature as oligophagous or polyphagous show a preference for one or only a few host plant species at a regional scale or seasonally. The accessibility and value of food plays a major role for many Lepidoptera species. Species that feed on nutrient-rich parts of the plant have a faster larval development and higher survival rates. For species that need host plants of a specific phenological stage, a synchronisation between plant and butterfly phenology is crucial. The choice of the egg-laying substratum is also important. At least two thirds of the German species (134 species, 66%) lay their eggs on the host plant. Another 14 species (7%) use plants for oviposition that are only occasionally host plants and 16 species (9%) use other materials. For 39 species (19%, especially Satyrinae) no data is currently available. Knowledge of the impact of predators, parasitoids and competition on the survival rates of immature stages is scant. Mortality rates are highest for larvae, followed by pupae and eggs. Most German butterfly species deposit individual eggs (142 species, 70%). A further 33 species (16%) lay their eggs in large clusters. Ten species (5%) form small batches and for the remaining 18 species (9%) no clear classification was possible. Although, research in larval ecology is experiencing a boom in Central Europe, a great need for research still exists in many fields, such as the larval habitats of nearly all species. Particularly desirable are studies

with higher sample sizes, preference analyses and experimental studies. Huge knowledge gaps exist for the impact of parasitoids, global change, the use of eggs and larvae for monitoring and the impact of land use on immature stages.

Zusammenfassung

Dieser Artikel gibt einen Überblick über die larvalökologische Forschung an Tagfaltern und Widderchen in Mitteleuropa und zeigt die im Larvalhabitat wirkenden Schlüsselfaktoren auf. Abschließend werden Defizite in der Forschung benannt und Anregungen für zukünftige Studien gegeben. Die Bedeutung der Larvalökologie wurde erst in den 1980er Jahren stärker herausgestellt. Seit Mitte der 1990er Jahre hat die Zahl larvalökologischer Publikationen deutlich zugenommen. Dennoch ist das publizierte Wissen nur bei 61 (30 %) der 203 Arten in Deutschland als mittel bis gut zu bewerten. Die Larvalhabitate von Tagfaltern und Widderchen sind meist sehr spezifisch und müssen in aller Regel folgende Eigenschaften aufweisen: ein geeignetes Mikroklima, Wirtspflanzen in einem phänologisch geeigneten Zustand, ein ausreichendes Angebot an Nahrung, eine günstige Nahrungsqualität, eine angemessene Bewirtschaftung bzw. ein adäquates Störungsregime, geringen Konkurrenz-, Prädations- bzw. Parasitoidendruck und bei obligat myrmekophilen Arten eine ausreichende Dichte der spezifischen Wirtsameisen. Die Raumstruktur und damit verknüpft das Mikroklima spielen eine herausragende Rolle für die Auswahl von Eiablageplätzen. Viele Schmetterlingsarten erreichen in Mitteleuropa ihre nördliche Arealgrenze und sind deshalb auf frühe Sukzessionsstadien und somit überdurchschnittlich warme Mikrohabitate zur Eiablage angewiesen. Larvalhabitate von Tagfaltern und Widderchen können aufgrund des Klimas, je nach geographischer Lage, von Jahr zu Jahr oder von Generation zu Generation verlagert werden. Die Auswirkungen der schleichenden Atlantisierung/Mediterranisierung des Klimas, auf die Larvalstadien sind nur in Ansätzen bekannt. Zur Wirtspflanzenwahl liegen bisher nur teilweise befriedigende Ergebnisse vor. Viele in der Literatur als oligo- oder polyphag beschriebene Falterarten weisen regional oder zeitlich ausgeprägte Präferenzen für nur eine oder wenige Wirtspflanzenarten auf. Die Verwertbarkeit der Nahrung spielt für viele Schmetterlingsarten eine entscheidende Rolle. Falterarten, die sich von nährstoffreichen Pflanzenteilen ernähren, haben häufig eine schnellere Larvalentwicklung und die Vitalität der Falter ist höher. Bei den Taxa, die als Raupe auf eine Nahrung angewiesen sind, die nur einen begrenzten Zeitraum im Jahr vorhanden ist (z.B. Blüten oder Früchte), ist eine weitgehende Synchronisation zwischen Pflanzen- und Falter-Phänologie sowie Eiablage wichtig. Der Wahl des Ablagesubstrates kommt ebenfalls eine große Bedeutung zu. Mindestens zwei Drittel der in Deutschland vorkommenden Arten (134 Arten bzw. 66 %) legen ihre Eier unmittelbar an die Wirtspflanze. Weitere 14 Arten (7 %) nutzen teilweise die Wirtspflanze zur Eiablage und 16 Arten (9 %) legen nicht an die spätere Nahrungsquelle der Raupen ab. Bei 39 Arten (19 %, insbesondere Augenfalter) ist das Ablagesubstrat nicht eindeutig bekannt. Die Kenntnisse zum Einfluss von Räubern, Parasitoiden oder aufgrund von Konkurrenz auf die Überlebensraten von Präimaginalstadien sind gering. Die höchsten Mortalitätsraten weisen in aller Regel die Raupen, gefolgt von Puppen und schließlich Eiern auf. Die überwiegende Zahl der deutschen Tagfalterarten legt die Eier einzeln ab (142 Arten bzw. 70 %). Bei 33 Arten (16 %) erfolgt die Ablage in Gelegen, bei 10 Arten (5 %) in kleineren Gruppen und bei weiteren 18 Arten (9 %) ist keine eindeutige Zuordnung möglich. Obwohl die larvalökologische Forschung in Mitteleuropa gerade einen Boom erlebt, besteht noch auf vielen Gebieten hoher Forschungsbedarf. Dies betrifft bei nahezu allen Arten die Larvalhabitate. Wünschenswert sind Studien mit höheren Stichprobengrößen und Präferenzanalysen sowie experimentelle Ansätze. Sehr große Defizite bestehen hinsichtlich des Einflusses von Parasitoiden und der Klimaänderung. Forschungsbedarf gibt es auch hin-

sichtlich des Einsatzes von Präimaginalstadien im Rahmen des Monitorings und zu Auswirkungen verschiedener Landnutzungsformen auf Präimaginalstadien.

1 Einleitung

Die Habitatqualität bestimmt, gemeinsam mit der Größe und Isolation potenziell besiedelbarer Flächen, als dritter wichtiger Faktor das Vorkommen von Schmetterlingen in der Kulturlandschaft (DENNIS & EALES 1997, J. A. THOMAS et al. 2001, FLEISHMAN et al. 2002, FRED & BROMMER 2003, ANTHES et al. 2003b, WALLISDEVRIES 2004). Eine klare Definition der »Habitatqualität« gibt es bislang allerdings nicht. Die Ermittlung der Habitatqualität erfolgt in aller Regel anhand der Ansprüche der Präimaginalstadien, da diese deutlich spezifischer sind als die der Imagines (J. A. THOMAS 1991, CLARKE et al. 1997, J. A. THOMAS et al. 1998, 2001; BOURN & THOMAS 2002, FARTMANN 2004, GARCÍA-BARROS & FARTMANN submitted). Hierfür gibt es vor allem zwei Gründe (FARTMANN 2004):

- Erstens können Eier und Puppen keine und Raupen nur geringe aktive Ortsveränderungen durchführen. Die Präimaginalstadien sind im Gegensatz zu den Imagines daher nicht oder kaum in der Lage, ungünstigen Witterungsbedingungen bzw. einem schlechten Ressourcenangebot auszuweichen.
- Zweitens beträgt die Lebenserwartung der Imagines der meisten mitteleuropäischen Schmetterlingsarten nur 12 bis 32 Tage. Die Entwicklungsdauer der Präimaginalstadien liegt jedoch zwischen einem und mehr als acht Monaten. Der gesamte Entwicklungszyklus bis hin zum Falter dauert meistens mehr als vier Monate (BINK 1992). Die Präimaginalstadien sind also über einen viel längeren Zeitraum dem Wirken der Umweltfaktoren unterworfen als die Imagines.

Schmetterlinge sind neben den Vögeln die Tiergruppe, die in den zurückliegenden Jahrzehnten und Jahrhunderten in Mitteleuropa die größte Aufmerksamkeit innerhalb faunistisch-ökologischer Forschung fand. Dennoch ist die Larvalökologie¹ von Tagfaltern und Widderchen bis in die heutige Zeit stiefmütterlich behandelt worden. Die Kenntnisse zu Larvalhabitaten und den dort wirksamen Schlüsselfaktoren für das Überleben der Präimaginalstadien sind in Mitteleuropa häufig noch äußerst gering (Übersicht in FARTMANN 2004).

Aus Sicht des Naturschutzes kommt der Kenntnis der Larvalökologie nicht nur zur Beurteilung der Qualität von Lebensräumen und für Aussagen zum Management von Habitaten eine hohe Bedeutung zu, sondern bei rund einem Viertel der Arten lassen sich die Präimaginalstadien auch besser nachweisen als die Imagines (HERMANN 1992, 1998, 1999a, b; 2006). Für insgesamt 60 % der in Deutschland außerhalb der Alpen heimischen Arten stehen qualitative Nachweismethoden für Eier und/oder Raupen zur Verfügung (HERMANN 2006). Dies ist zum einen darauf zurückzuführen, dass bei allen Arten deutlich mehr Eier oder Raupen vorhanden sind als später Falter, zum anderen darauf, dass die Nachweisbarkeit von Präimaginalstadien weniger witterungsabhängig ist. Somit steht – neben der schon oben erwähnten meist längeren Präimaginalphase – generell ein viel längerer Zeitraum zur Erfassung zur Verfügung als bei Imagines. Insbesondere bei Arten, die in geringer Imaginaldichte auftreten (»*low density species*«) und/oder die als Falter die Kronenregion von Bäumen und Sträuchern bevorzugen (z.B. Schillerfalter oder einige Zipfelfalter) ist die Suche nach Larvalstadien oder Eiern häufig die einzige seriöse Nachweismethode.

¹ Der Begriff »Larval« wird nachfolgend stellvertretend für die drei Entwicklungsstadien Ei, Raupe und Puppe verwendet.

Der vorliegende Artikel gibt zunächst einen Überblick über die bisherige larvalökologische Forschung in Mitteleuropa. In einem weiteren Schritt werden die im Larvalhabitat wirkenden Schlüsselfaktoren aufgezeigt. Aufbauend auf einer Darstellung genereller Phänomene, zumeist aus dem anglo-amerikanischen Raum, erfolgt eine nähere Erläuterung der Sachverhalte anhand von Beispielen aus Mitteleuropa. Zum Schluss werden bestehende Defizite in der larvalökologischen Forschung benannt und Anregungen für zukünftige Studien gegeben.

2 Historische Entwicklung

Lange Zeit waren larvalökologische Freiland-Untersuchungen wie die von MAGNUS (1950) an *Argynnis paphia*, LEDERER (1960) an *Limenitis camilla* oder von MALICKY (1961) zu *Plebeius idas* in Mitteleuropa eher die Ausnahme. Bei FRIEDRICH (1977: 88) finden sich noch Angaben wie: »Schmetterlingseier systematisch zu suchen, lohnt sich bekanntlich in den seltensten Fällen«. Diese Aussage spiegelt sicherlich die ablehnende Haltung gegenüber der Beschäftigung mit Präimaginalstadien im Freiland in Lepidopterologenkreisen zu dieser Zeit wider.

Dementsprechend beklagt WEIDEMANN (1982a: 98) »die weitgehende Nichtbeachtung beziehungsweise Vernachlässigung der Präimaginalstadien und ihrer (...) Lebensräume«. WEIDEMANN (1982a, b; 1983, 1984, 1985a, b) war der Erste im deutschsprachigen Raum, der auf diese Defizite hinwies. Seine Bemühungen zum Schutz von Schmetterlingen – aufbauend auf larvalökologischen Kenntnissen – mündeten zunächst in zwei Bänden über die Lebensweise und Ökologie von Tagfaltern in Deutschland (außer alpine Arten) (WEIDEMANN 1986, 1988). Mitte der 1990er Jahre erschien eine zusammengefasste 2. Auflage (WEIDEMANN 1995), auf die ein Band zu Nachtfaltern (unter Einschluss der Widderchen) folgte (WEIDEMANN & KÖHLER 1996). Die Arbeiten Weidemanns' bestechen durch sehr gute Lebensraum-Beschreibungen (auch der Larvalhabitate). Leider ist bei vielen Angaben nicht ersichtlich, welche Datengrundlage dem Autor vorlag. Viele der Angaben Weidemanns konnten aber inzwischen im Freiland verifiziert werden.

Etwa zur gleichen Zeit legte die Lepidopterologen-Arbeitsgruppe des Schweizerischen Bundes für Naturschutz ein umfassendes Werk zur Ökologie und Habitatbindung der Tagfalter der Schweiz vor (SBN 1987; inzwischen in der 3. Aufl. erhältlich). Ende der 1990er Jahre folgte auch hier ein Nachtfalterband (SBN 1997), in dem die Dickkopffalter und Widderchen mit abgehandelt wurden. Die Angaben zur Ökologie der Präimaginalstadien und deren Lebensräumen sind meist kurz. Leider ist auch in den beiden Schweizer Werken oft nicht nachvollziehbar, wie die Autoren zu ihren Angaben gekommen sind. Positiv zu erwähnen ist insbesondere die Darstellung der Präimaginalstadien fast aller Arten in Form von hervorragenden, auch zur Bestimmung geeigneten Farbfotos.

Mit dem Grundlagenwerk »Die Schmetterlinge Baden-Württembergs« (EBERT & RENNWALD 1991a, b; EBERT & LUSSI 1994, HOFMANN 1994) begann ein neues Zeitalter in der larvalökologischen Forschung bei Tagfaltern und Widderchen in Mitteleuropa. Wirtspflanzen-Angaben wurden nur übernommen, wenn sie als gesichert galten. Viele – oft jahrzehntelang – in der Literatur »mitgeschleppte« Falschangaben wurden eliminiert. EBERT & RENNWALD (1991a) beurteilten den Kenntnisstand zur Raupennahrung der Tagfalter in Baden-Württemberg Anfang der 1990er Jahre nur in 43 % der Fälle – entsprechend des Schulnotensystems – als »sehr gut« bzw. »gut«. Für 40 % der Arten lagen zu diesem Zeitpunkt »mangelhafte« bis keine Informationen vor; noch geringer war das Wissen über die Larvallebensräume.

Ebenfalls Anfang der 1990er Jahre erschien das Werk von BINK (1992) zur Ökologie und Verbreitung der Tagfalter Nordwest-Europas. Das Buch beinhaltet eine Fülle von biologischen Kenndaten (z.B. zur Eiproduktion oder Dauer einzelner Stadien) und gute Farbfotos der Präimaginalstadien. Neben der Herkunft der Daten (wohl meist Zuchtbeobachtungen) bleibt auch die zugrunde liegende Stichprobengröße und somit die Allgemeingültigkeit unklar.

Die Bedeutung und Implementierung der Präimaginalstadien-Erfassung bei qualitativen Untersuchungen von Schmetterlingen ist vor allem das Verdienst von HERMANN (1992, 1998, 1999a, 2006). Ab Mitte der 1990er Jahre nahm die Zahl larvalökologischer Publikationen in Mitteleuropa sprunghaft zu. Erste Arbeiten setzten sich vor allem mit der Erfassung von Larvalhabitaten und deren Bedeutung für den Schutz der jeweiligen Art auseinander (z.B. KOCKELKE et al. 1994, GEYER & DOLEK 1995, 2000; PAULER et al. 1995, VOGEL 1995, 1997; HERMANN & STEINER 1997, 1998, 2000; KONVIČKA & KURAS 1999, R. STEINER & HERMANN 1999, GROS & STÖHR 2000, MEYER & HOZAK 2000a, b; GROS 2002, LORITZ & SETTELE 2002). Überlebensraten von Präimaginalstadien wurden in mehreren Studien ermittelt (WEBB & PULLIN 1996, R. STEINER 1996, LEOPOLD 2001, ANTHES et al. 2003a, submitted; H. STEINER 2004, BRÄU et al. 2006). Metapopulations- und Larvalökologie sind in den Arbeiten von ANTHES et al. (2003a, b) und FARTMANN (2006a) vereint worden. Bei den Untersuchungen von HERMANN & STEINER (1997, 1998) und DOLEK & GEYER (2001) spielte der Einfluss von Störungen auf Larvalhabitate eine große Rolle, in der Studie von FARTMANN & MATTES (2003) bildeten Störungen als Schlüsselfaktor in der Larvalökologie gar den Schwerpunkt.

Die Bedeutung verschiedener Nutzungsvarianten für einzelne Schmetterlingsarten wurden anhand von Präimaginalstadien durch BRÄU & NUNNER (2003) sowie HERMANN & ANTHES (2003, 2004) untersucht. Ei- und Raupen-Erfassungen sind inzwischen fester Bestandteil von Monitoring-Untersuchungen und Erfolgskontrollen (GEYER & DOLEK 2000, FARTMANN 2001, HERMANN & GRÜNEBERG 2004, LEOPOLD & FARTMANN 2005). Den Larvalhabitaten von gehöhlbewohnenden Zipfelfaltern widmete sich eine Reihe von Arbeiten (HERMANN 1994b, 1996; HERMANN & STEINER 2000, DENNER 2004, KOSCHUH 2004, KOSCHUH & SAVAS 2004, KOSCHUH et al. 2005, CASPARI 2006).

Regionale Übersichten des Wirtspflanzenspektrums liegen durch die Arbeiten von SCHMITT (1999, 2000, 2001, 2003) für Rheinland-Pfalz und das Saarland, ULRICH (2000, 2004) für das Saarland und TREIBER (2003) für die Elsässer Harth vor. Eine Zusammenstellung bislang unbekannter Wirtspflanzen für Baden-Württemberg gibt HERMANN (1999b). Die Larvalphänologie und -habitate der Zygaeninae der Schwäbischen Alb untersuchte WAGNER (2001, 2002b, 2003a, b; 2006a). Ausführlichere Darstellungen zu den Wirtspflanzen und den Larvalhabitaten einer größeren Anzahl von Arten liegen für das Unstruttal (LEOPOLD 2001) und das Diemeltal (FARTMANN 2004) vor.

Wie ist nun der gegenwärtige Kenntnisstand der Larvalökologie in Mitteleuropa zu beurteilen? Bei der Hälfte der 203 Tagfalter- und Widderchenarten Deutschlands liegen nur wenige publizierte Freilanddaten zur Larvalökologie vor (103 Arten bzw. 51 % der Arten; Tab. 1). Für 40 Arten (20 %) gibt es gar keine Informationen in der Literatur! Bei 54 Arten (27 %) ist der veröffentlichte Kenntnisstand mittel und nur für 7 Taxa (4 %) – *Euphydryas aurinia*, *Hamearis lucina*, *Hesperia comma*, *Iphiclides podalirius*, *Maculinea alcon*, *M. rebeli* und *Parnassius apollo* – ist er als gut zu bewerten. Generell sehr gering ist das Wissen bei den rein alpin verbreiteten Arten. Für 23 (82 %) der insgesamt 28 Arten gibt es gar keine publizierten Daten aus dem Freiland und bei den restlichen 3 nur sehr wenige. Taxonomisch betrachtet liegen die wenigsten Angaben bei den Augenfallern vor.

Bei fast der Hälfte der Arten (48 %) gibt es gar keine und bei fast allen weiteren Arten (43 %) nur wenig Literaturdaten. Weiterhin relativ gering sind die Kenntnisse bei den Perlmutterfaltern. Für 4 der 17 deutschen Arten (24 %) sind keine Informationen vorhanden und für die übrigen 13 (77 %) ist der Kenntnisstand gering. Vergleichsweise gut sind dagegen unsere Kenntnisse bei der artenreichen Familie der Lycaenidae. Für fast die Hälfte (21 Arten bzw. 44 %) der 48 Arten ist die Datenlage als mittel zu beurteilen und bei drei weiteren Arten sind die Kenntnisse sehr gut (s.o.).

3 Larvalhabitat

Die Larvalhabitate von Tagfaltern und Widderchen sind meist sehr spezifisch und räumlich sowie strukturell gut abgrenzbar (J. A. THOMAS 1983a, HEATH et al. 1984, J. A. THOMAS et al. 1986, EMMET & HEATH 1989). Ein Larvalhabitat beinhaltet in aller Regel deutlich mehr als die bloße Präsenz der Wirtspflanze (WEIDEMANN 1982a, DENNIS 2004). Um eine erfolgreiche Entwicklung vom Ei bis zum Falter zu gewährleisten, muss ein Larvalhabitat in aller Regel folgende Eigenschaften aufweisen:

- ein geeignetes Mikroklima;
- Wirtspflanzen in einem phänologisch geeigneten Zustand;
- ein ausreichendes Angebot an Nahrung;
- eine günstige Nahrungsqualität;
- die Erreich- und Auffindbarkeit durch (ein) begattete(s) Weibchen;
- eine angemessene Nutzung/Bewirtschaftung bzw. ein adäquates Störungsregime;
- geringen Konkurrenz-, Prädations- bzw. Parasitoidendruck und
- bei obligat myrmekophilen Arten eine ausreichende Dichte der spezifischen Wirtsameisen.

Die durch die Weibchen für die Eiablage ausgewählten Orte sollten die größte Wahrscheinlichkeit für eine erfolgreiche Entwicklung vom Ei bis zum Falter aufweisen (PORTER 1992). Aber wie findet ein Weibchen den richtigen Eiablageort? Bis zur Eiablage sind in aller Regel Entscheidungen auf mehreren Skalenebenen vom Habitat über das Mikrohabitat, die Wirtspflanze bis hin zur Ablagestelle notwendig (DENNIS 1983a, JONES 1991, SHREEVE 1992, JANZ 2002). Die erste Entscheidungsebene entfällt häufig, da die Weibchen meist in einem für die spätere Eiablage geeigneten Habitat schlüpfen (PORTER 1992). Extrembeispiele im Aufsuchen neuer Habitate für die Fortpflanzung sind Wanderfalter, die sich optisch an Landmarken orientieren (RENWICK & CHEW 1994). Die Suche nach geeigneten Habitaten und Mikrohabitaten wird zunächst meist visuell bestimmt (PORTER 1992).

Spätestens ab der Ebene des Mikrohabitates gewinnen neben optischen auch olfaktorische Reize für die Weibchen eine größere Bedeutung. Die Erkennung der Wirtspflanzen kann optisch und über den Geruch erfolgen. Schmetterlinge sind in der Lage, Blatt- und Pflanzengröße sowie Farben visuell zu erkennen. Die Entscheidung über Ablehnung oder Akzeptanz einer Wirtspflanze erfolgt in aller Regel erst nach einem mechanischen Kontakt zwischen Falter und potenzieller Wirtspflanze. Die potenziellen Pflanzen werden hierbei mittels Chemorezeptoren in den Antennen, dem Rüssel, dem Ovipositor oder den Tarsen auf sekundäre Inhalts- und Abwehrstoffe überprüft (s. Übersicht in GARCÍA-BARROS & FARTMANN submitted).

Tab. 1: Freilanddaten zur Larvalökologie der Tagfalter- und Widderchenarten Deutschlands. Die ausgewertete Literatur umfasst Mitteleuropa: Deutschland, Polen, Tschechien, die Slowakei, Österreich, die Schweiz, Lichtenstein, Luxemburg und den unmittelbar angrenzenden Raum.

Artenauswahl: Berücksichtigt wurden alle Arten, die nach 1945 in Deutschland nachgewiesen wurden (ohne nur durch Einzel-exemplare beobachtete Arten) (Quellen: Ebert & Lussi 1994, Hofmann 1994, Weidemann & Köhler 1996, Reinhardt & Settele 1999, Settele et al. 2005). Nomenklatur: Wissenschaftliche Namen nach Karsholt & Razowski (1996); *Ochlodes sylvanus* gemäß ICZN (2000); Deutsche Namen nach Ebert & Rennwald (1991a), Ebert & Lussi (1994), Hofmann (1994); ergänzend SBN (1987, 1997) und Weidemann (1995).

Kenntnisstand: – = keine Daten vorhanden, ○ = gering, ● = mittel (präzise Larvalhabitat-Analysen liegen aus mindestens zwei Naturräumen bzw. Habitattypen vor), ● = gut (für alle wichtigen Habitattypen und Naturräume liegen Larvalhabitat-Analysen vor). **Ablageart:** EH = »Eihefter«, ES = »Eistreuer«. **Gelegetyp:** E = einzeln, GR = in kleinen Gruppen (2–15 Eier), GE = Gelege (> 15 Eier). **Hauptablage substrat:** A = Ast, AG = Astgabel, AM = Ausdauerndes Material (nicht verfaulend; häufig holziges bzw. strohiges Material oder Steine), B = Blatt, BLÜ = Blütenstand, BO = Blattoberseite, BU = Blattunterseite, BS = Blattscheide, K = Blattknospe, ST = Stamm, STÄ = Stängel, US = Unspezifisch (sehr variabel). **Ablage an Wirtspflanze** gegenüber Ablage an sonstigen Substraten: + = vorherrschend, +/- sowohl als auch, - = kaum. **Quellen Eiablageparameter:** EBERT & RENN-WALD (1991a), EBERT & LUSSI (1994), HOFMANN (1994), SBN (1987, 1997), WEIDEMANN (1995), WIKLUND (1984), NAUMANN et al. (1999) und Fartmann & Herrmann n.p. **Überwinterung:** R = Raupe, P = Puppe, I = Imago, W = Wanderfalter (überlebt den Winter in Mitteleuropa in aller Regel nicht; **Areal:** A = Vorkommen ist innerhalb Deutschlands auf die Alpen beschränkt. **Quellen:** SBN (1987), BINK (1992).

Lfd. Nr.	Wissenschaftl. Name	Deutscher Name	Kenntnisstand	Ablageart	Gelegetyp	Ablage substrat	Abl. an W.-Pf.	Überwinterung	Areal	Wichtige Quellen
Zygaenidae										
Procridinae										
1	<i>Rhagades pruni</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	Heide-Grün-widderchen	○	EH	GR?	BU?	+	R	.	1, 2, 3, 4
2	<i>Jordanita notata</i> (Zeller, 1847)	Skabiosen-Grün-widderchen	●	EH	GR	BO(BU)	+	R	.	1, 5
3	<i>Jordanita subsolana</i> (Staudinger, 1862)	Distel-Grün-widderchen	●	EH	E	BU	+	R	.	3, 6, 7, 8
4	<i>Jordanita chloros</i> (Hübner, 1813)	–	○	EH	GR	ST	+	R	.	3, 9, 10
5	<i>Jordanita globulariae</i> (Hübner, 1793)	Flockenblumen-Grünwidderchen	●	EH	GR	BO	+	R	.	1, 3, 5
6	<i>Adscita geryon</i> (Hübner, 1813)	Sonnenrüschen-Grünwidderchen	○	EH	E/GR	BU	+	R	.	1, 3
7	<i>Adscita mannii</i> (Lederer, 1853)	Südwestdeutsches Grünwidderchen	○	EH	GR?	BU/BO?	+/-?	R	.	1, 3
8	<i>Adscita statices</i> (Linnaeus, 1758)	Ampfel-Grün-widderchen	●	EH	GR/GE	BU/STÄ	+	R	.	1, 3
Chalcosiinae										
9	<i>Aglaope infausta</i> (Linnaeus, 1767)	Trauerwidderchen	○	EH	GE	A/AG	+	R	.	2, 3
Zygaeninae										
10	<i>Zygaena cynarae</i> (Esper, 1789)	Haarstrang-Widderchen	○	EH	GE	BU	?	R	.	10
11	<i>Zygaena minos</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	Bibernell-Widderchen	●	EH	GE	BU	+	R	.	10, 11, 12, 13, 14
12	<i>Zygaena purpuralis</i> (Brünnich, 1763)	Thymian-Widderchen	●	EH	GE	BU	+	R	.	8, 10, 11, 12, 13, 14, 15
13	<i>Zygaena fausta</i> (Linnaeus, 1767)	Bergkronwicken-Widderchen	○	EH	GE	BU	+	R	.	10, 14
14	<i>Zygaena carniolica</i> (Scopoli, 1763)	Esparsetten-Widderchen	●	EH	GE	BU (BLÜ)	+/-?	R	.	8, 10, 11, 12, 13, 14, 15
15	<i>Zygaena loti</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	Beilfleck-Widderchen	○	EH	GE	BU	+	R	.	10, 11, 12, 13, 14
16	<i>Zygaena exulans</i> (Hohenwarth, 1792)	–	○	EH	GE	BU	–	R	A	3, 16
17	<i>Zygaena osterodensis</i> Reiss, 1921	Platterbsen-Widderchen	○	EH	GR	B	?	R	.	3, 10, 14
18	<i>Zygaena viciae</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	Kleines Fünffleck-Widderchen	●	EH	GE	BU?	+	R	.	8, 10, 11, 12, 13, 14
19	<i>Zygaena cphialtes</i> (Linnaeus, 1767)	Veränderliches Widderchen	○	EH	GE	BU	+	R	.	10, 11, 12, 13, 14
20	<i>Zygaena transalpina</i> (Esper, 1780)	Hufeisenklee-Widderchen	○	EH	GE	BU	+	R	.	10, 11, 12, 13, 14, 17
21	<i>Zygaena angelicae</i> Ochseneheimer, 1808	Elegans-Widderchen	○	EH	GE	BU	+	R	.	10
22	<i>Zygaena filipendulae</i> (Linnaeus, 1758)	Sechsfleck-Widderchen	●	EH	GE	BU	+/-	R	.	8, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 18, 19, 20
23	<i>Zygaena lonicerae</i> (Scheven, 1777)	Klee-Widderchen	○	EH	GE	BU	?	R	.	10, 11, 12, 13, 14
24	<i>Zygaena trifolii</i> (Esper, 1783)	Sumpfhomklee-Widderchen	○	EH	GE	BU	?	R	.	10, 14, 21
Hesperidae										
Pyrginae										
25	<i>Erynnis tages</i> (Linnaeus, 1758)	Kronwicken-Dickkopffalter	●	EH	E	BO	+	R	.	8, 20, 22, 23
26	<i>Carcharodus alceae</i> (Esper, 1780)	Malven-Dickkopffalter	●	EH	E	BO	+	R	.	8, 20, 22, 24
27	<i>Carcharodus lavatherae</i> (Esper, 1783)	Loreley-Dickkopffalter	○	EH	E	BLÜ	+	R	.	25
28	<i>Carcharodus floccifera</i> (Zeller, 1847)	Heizstiel-Dickkopffalter	●	EH	E	BO	+	R	.	22, 26

Lfd. Nr.	Wissenschaftl. Name	Deutscher Name	Kenntnisstand	Ablageart	Gelegtyp	Ablage-substrat	Abl. an W.-Pf.	Überwinterung	Areal	Wichtige Quellen
29	<i>Pyrgus carthami</i> (Hübner, 1813)	Steppenheiden-Würfel-Dickkopffalter	○	EH	E	BO/BU	+	R	.	14, 27
30	<i>Pyrgus andromedae</i> (Wallengren, 1853)	–	○	EH	E	BU	+	R/P	A	13, 14, 28
31	<i>Pyrgus cacaliae</i> (Rambur, 1839)	–	○	EH	E	BU	+	R/P	A	13, 14, 28
32	<i>Pyrgus malvae</i> (Linnaeus, 1758)	Kleiner Würfel-Dickkopffalter	●	EH	E	BU	+	P	.	8, 14, 22, 23, 28, 29, 30
33	<i>Pyrgus serratalae</i> (Rambur, 1839)	Schwarzbrauner Würfel-Dickkopffalter	○	EH	E	BU	+	R	.	8, 14, 28, 27
34	<i>Pyrgus cirsii</i> (Rambur, 1839)	Spätsommer-Würfel-Dickkopffalter	○	EH	E	BU/AM	+	Ei	.	14, 27
35	<i>Pyrgus armoricanus</i> (Oberthür, 1910)	Zweibrütiger Würfel-Dickkopffalter	○	EH	E	BU	+	R	.	14, 27, 28
36	<i>Pyrgus alveus</i> (Hübner, 1803)	Sonnenröschen-Würfel-Dickkopffalter	○	EH	E	BU/BO	+	R	.	14, 27, 28, 31, 32, 33, 34, 35
37	<i>Pyrgus warrenensis</i> (Verity, 1928)	Alpiner Würfel-Dickkopffalter	○	EH	E	BU	+	R	A	28, 32, 33, 36
Heteropterinae										
38	<i>Heteropterus morphicus</i> (Pallas, 1771)	Spiegelleck-Dickkopffalter	–	EH	E/GR?	B	+	R	.	–
39	<i>Carterocephalus palaemon</i> (Pallas, 1771)	Gelbwürfliger Dickkopffalter	○	EH	E	BO	+	R	.	22
40	<i>Carterocephalus silvicola</i> (Meigen, 1829)	Gold-Dickkopffalter	–	EH	E	B	?	R	.	–
Hesperinae										
41	<i>Thymelicus lineola</i> (Ochsenheimer, 1808)	Schwarzkolbiger Braun-Dickkopffalter	○	EH	GR	BS	+	Ei	.	22, 37, 38
42	<i>Thymelicus sylvestris</i> (Podá, 1761)	Braunkolbiger Braundickkopffalter	○	EH	GR	BS	+	R	.	8, 20, 22, 37
43	<i>Thymelicus acteon</i> (Rottemburg, 1775)	Mattscheckiger Braundickkopffalter	○	EH	GR	BS	+	R	.	22
44	<i>Hesperia comma</i> (Linnaeus, 1758)	Komma-Dickkopffalter	●	EH	E	B	+	Ei	.	8, 30, 39, 40
45	<i>Ochlodes sylvanus</i> (Esper, [1778])	Rostfarbiger Dickkopffalter	○	EH	E	BO/ (BU?)	+	R	.	20, 22, 29, 41
46	<i>Spialia sertorius</i> (Hoffmannsegg, 1804)	Roter Würfel-Dickkopffalter	○	EH	E	K/BO	+	R	.	20, 22
Papilionidae										
Parnassiinae										
47	<i>Parnassius mnemosyne</i> (Linnaeus, 1758)	Schwarzer Apollofalter	●	EH (ES)	E (GR)	AM/US	–	Ei	.	42, 43, 44, 45
48	<i>Parnassius phoebus</i> (Fabricius, 1793)	Hochalpen-Apollo	○	ES/EH	E	AM/US	–?	Ei	A	46
49	<i>Parnassius apollo</i> (Linnaeus, 1758)	Apollofalter	●	EH	E	AM/B	+/-	Ei	.	46, 47, 48, 49, 59, 51
Papilioninae										
50	<i>Iphiclidus podalirius</i> (Linnaeus, 1758)	Segelfalter	●	EH	E	BU	+	P	.	23, 30, 48, 52, 53, 54, 55, 56
51	<i>Papilio machaon</i> Linnaeus, 1758	Schwalbenschwanz	●	EH	E	B/BLÜ/ ST	+	P	.	8, 20, 30, 48, 57, 58
Pieridae										
Dismorphinae										
52	<i>Leptidea sinapis</i> (Linnaeus, 1758)	Leguminosen-Weißling	○	EH	E	B(U?)	+	P	.	20, 23, 30, 48, 59, 60, 61, 62
53	<i>Leptidea reali</i> Reissinger, 1989	Reals Schmalflügel-Weißling	○	EH	E	B(U?)	+	P	.	20, 23, 30, 48, 59, 60, 61, 62
Pierinae										
54	<i>Anthocharis cardamines</i> (Linnaeus, 1758)	Aurorafalter	●	EH	E	BLÜ	+	P	.	8, 20, 48
55	<i>Aporia crataegi</i> (Linnaeus, 1758)	Baum-Weißling	○	EH	GE	BO/BU	+	R	.	20, 48
56	<i>Pieris brassicae</i> (Linnaeus, 1758)	Großer Kohl-Weißling	○	EH	GE	BU	+	P	.	20, 48, 63, 64
57	<i>Pieris rapae</i> (Linnaeus, 1758)	Kleiner Kohl-Weißling	○	EH	E	BU	+	P	.	8, 20, 48
58	<i>Pieris napi</i> (Linnaeus, 1758)	Grünader-Weißling	○	EH	E	BU	+	P	.	8, 20, 48
59	<i>Pieris bryoniae</i> (Hübner, 1805)	Berg-Weißling	–	EH	GR	BU (BO)	+	P	A	–
60	<i>Pontia callidice</i> (Hübner, 1800)	Alpen-Weißling	–	EH	E	BLÜ, ST, B?	+	P	A	–
61	<i>Pontia daplidice</i> (Linnaeus, 1758)	Reseda-Weißling	–	EH	E	BU/ BLÜ	+	P	.	–
Coliadinae										
62	<i>Colias phicomone</i> (Esper, 1780)	Alpen-Gelbling	–	EH	E	BO	+	R	A	–
63	<i>Colias palaeno</i> (Linnaeus, 1761)	Hochmoor-Gelbling	●	EH	E	BO	+	R	.	48, 65, 66, 67, 68

Lfd. Nr.	Wissenschaftl. Name	Deutscher Name	Kenntnisstand	Ablageart	Gelegetyp	Ablage-substrat	Abl. an W.-Pf.	Überwinterung	Areal	Wichtige Quellen
64	<i>Colias erate</i> (Esper, 1805)	Östlicher Gelbling	–	EH	E	BO?	?	?	.	–
65	<i>Colias croceus</i> (Fourcroy, 1785)	Wander-Gelbling	○	EH	E	BO	+	R	.	23, 48, 69, 70
66	<i>Colias myrmidone</i> (Esper, 1780)	Regensburger Gelbling	○	EH	E	BO	+	R	.	65
67	<i>Colias hyale</i> (Linnaeus, 1758)	Weißklee-Gelbling	○	EH	E	BO	+	R	.	8, 23, 48
68	<i>Colias alfariensis</i> Ribbe, 1905	Hufeisenklee-Gelbling	○	EH	E	BO	+	R	.	8, 23, 30, 48, 71
69	<i>Gonepteryx rhamni</i> (Linnaeus, 1758)	Zitronenfalter	●	EH	E	K/BU	+	I	.	8, 48
Lycanidae										
Riodininae										
70	<i>Hamearis lucina</i> (Linnaeus, 1758)	Schlüsselblumen-Würfelalter	●	EH	E/GR	BU	+	P	.	8, 22, 30, 72, 73, 74, 75
Lycaninae										
71	<i>Lycana phlaeas</i> (Linnaeus, 1761)	Kleiner Feuerfalter	●	EH	E	BO/BU	+	R	.	8, 20, 22
72	<i>Lycana helle</i> (Denis & Schiffmüller, 1775)	Blauschillernder Feuerfalter	●	EH	E	BU	+	P	.	76, 77
73	<i>Lycana dispar</i> (Haworth, 1803)	Großer Feuerfalter	●	EH	E/GR	BO	+	R	.	22, 78, 79, 80
74	<i>Lycana virgaureae</i> (Linnaeus, 1758)	Dukaten-Feuerfalter	○	EH	E	AM	+/-	Ei	.	22, 81
75	<i>Lycana tityrus</i> (Poda, 1761)	Brauner Feuerfalter	○	EH	E	STÄ	+	R	.	20, 22
76	<i>Lycana alciphron</i> (Rottemburg, 1775)	Violetter Feuerfalter	●	EH	E	BO	+	R	.	81, 82, 83, 84
77	<i>Lycana hippothoe</i> (Linnaeus, 1761)	Lilagold-Feuerfalter	○	EH	E	STÄ/BO	+	R	.	20, 22
78	<i>Thecla betulae</i> (Linnaeus, 1758)	Nierenfleck-Zipfelfalter	●	EH	E (GR)	AG	+	Ei	.	8, 20, 22, 85
79	<i>Neozephyrus quercus</i> (Linnaeus, 1758)	Blauer Eichen-Zipfelfalter	●	EH	E (GR)	K	+	Ei	.	22, 85, 86, 87, 88
80	<i>Callophrys rubi</i> (Linnaeus, 1758)	Grüner Zipfelfalter	●	EH	E	BLÜ	+	P	.	8, 20, 22, 23, 89, 90, 91, 92
81	<i>Satyrium w-album</i> (Knoch, 1782)	Ulmen-Zipfelfalter	●	EH	E (GR)	K	+	Ei	.	20, 85, 93
82	<i>Satyrium pruni</i> (Linnaeus, 1758)	Pflaumen-Zipfelfalter	●	EH	E (GR)	ST/AG/A	+	Ei	.	22, 85, 94, 95
83	<i>Satyrium spini</i> (Denis & Schiffmüller, 1775)	Kreuzdorn-Zipfelfalter	●	EH	E/GR	AG/A	+	Ei	.	8, 22, 30, 85, 96
84	<i>Satyrium ilicis</i> (Esper, 1779)	Brauner Eichen-Zipfelfalter	●	EH	E (GR)	AG/ST	+	Ei	.	20, 22, 85, 96, 97, 98, 99, 100, 101
85	<i>Satyrium acaciae</i> (Fabricius, 1787)	Kleiner Schlehen-Zipfelfalter	●	EH	E (GR)	AG	+	Ei	.	20, 22, 85, 101
86	<i>Lampides boeticus</i> (Linnaeus, 1767)	Großer Wander-Bläuling	○	EH	E	BLÜ	+	W	.	20, 102, 103, 104
87	<i>Cupido minimus</i> (Fuessly, 1775)	Zwerg-Bläuling	○	EH	E	BLÜ	+	R	.	22, 30, 8
88	<i>Everes argiades</i> (Pallas, 1771)	Kurzschwänziger Bläuling	○	EH	E	BLÜ	+	R	.	22, 103, 104, 105, 106
89	<i>Clastrina argiolus</i> (Linnaeus, 1758)	Faulbaum-Bläuling	○	EH	E	K	+	P	.	20, 22
90	<i>Pseudophilotes baton</i> (Bergsträsser, 1779)	Westlicher Quendel-Bläuling	○	EH	E	BLÜ	+	R	.	22, 30
91	<i>Pseudophilotes vicrama</i> (Moore, 1865)	Östlicher Quendel-Bläuling	–	EH	E	BLÜ	+	R	.	–
92	<i>Scolitantides orion</i> (Pallas, 1771)	Fetthennen-Bläuling	○	EH	E/GR	BO	+	P	.	107, 108
93	<i>Glaucopsyche alexis</i> (Poda, 1761)	Alexis-Bläuling	○	EH	E	BLÜ	+	P	.	22, 68
94	<i>Maculinea arion</i> (Linnaeus, 1758)	Schwarzfleckiger Ameisen-Bläuling	●	EH	E	BLÜ	+	R	.	8, 22, 105, 109, 110, 111, 112, 113, 114, 115
95	<i>Maculinea teleius</i> (Bergsträsser, 1779)	Heller Wisenknopf-Ameisen-Bläuling	●	EH	E	BLÜ	+	R	.	22, 109, 115, 116, 117, 118, 119, 120
96	<i>Maculinea nausithous</i> (Bergsträsser, 1779)	Dunkler Wisenknopf-Ameisen-Bläuling	●	EH	E	BLÜ	+	R	.	22, 109, 115, 117, 118, 119, 121, 122, 123, 124
97	<i>Maculinea alcon</i> (Denis & Schiffmüller, 1775)	Lungenzian-Ameisen-Bläuling	●	EH	E	BLÜ	+	R	.	22, 109, 115, 125, 126, 127, 128, 129, 130, 131, 132, 133, 134, 135, 136, 137, 138, 139, 140
98	<i>Maculinea rebeli</i> (Hirschke, 1904)	Kreuzenzian-Ameisen-Bläuling	●	EH	E	BLÜ /BO	+	R	.	8, 22, 109, 115, 141, 142, 143, 144, 145, 146, 147, 148, 149, 150

Lfd. Nr.	Wissenschaftl. Name	Deutscher Name	Kenntnisstand	Ablageart	Gelegentyp	Ablage-substrat	Abl. an W.-Pf.	Überwinterung	Areal	Wichtige Quellen
99	<i>Plebeius argus</i> (Linnaeus, 1758)	Argus-Bläuling	○	EH	E	AM	+?	Ei	.	8, 20, 22, 23, 151
100	<i>Plebeius idas</i> (Linnaeus, 1761)	GINSTER-Bläuling	●	EH	E	BLÜ /B/AM (2. Gen.)	+/-	Ei	.	20, 22, 152, 153, 154, 155
101	<i>Plebeius argyrognomon</i> (Bergsträsser, 1779)	Kronwicken-Bläuling	○	EH	E	STÄ	+	Ei	.	22
102	<i>Plebeius optilete</i> (Knoch, 1781)	Hochmoor-Bläuling	○	EH	E	BU	+	R	.	68, 156
103	<i>Plebeius orbitulus</i> (Prunner, 1798)	Heller Alpen-Bläuling	-	EH	E	BO	+	R	A	-
104	<i>Plebeius glandon</i> (Prunner, 1798)	Dunkler Alpen-Bläuling	-	EH	E	BO	+	R	A	-
105	<i>Aricia cunedon</i> (Esper, 1780)	Storchschnabel-Bläuling	○	EH	E	BLÜ	+	R	.	22, 157
106	<i>Aricia agestis</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	Kleiner Sonnenröschen-Bläuling	●	EH	E	BO	+	R	.	8, 20, 22, 23, 158, 159
107	<i>Aricia artaxerxes</i> (Fabricius, 1793)	Großer Sonnenröschen-Bläuling	●	EH	E	BO	+	R	.	22
108	<i>Polyommatus semiargus</i> (Rottemburg, 1775)	Rotklee-Bläuling	○	EH	E	K	+	R	.	8, 20, 22
109	<i>Polyommatus dorylas</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	Wundklee-Bläuling	-	EH	E	BO/BU	+	R	.	-
110	<i>Polyommatus anandus</i> (Schneider, 1792)	Vogelwicken-Bläuling	○	EH	E (GR)	BO	+	R	.	160, 161
111	<i>Polyommatus thersites</i> (Cantener, 1835)	Esparsetten-Bläuling	○	EH	E	STÄ (1. Gen.)/AM (2. Gen.)	+/-	R	.	22
112	<i>Polyommatus icarus</i> (Rottemburg, 1775)	Hauhechel-Bläuling	●	EH	E	BO (BU)/BLÜ	+	R	.	8, 20, 22, 68, 105
113	<i>Polyommatus cros</i> (Ochsenheimer, 1808)	-	-	EH	E	BO	+	R	A	-
114	<i>Polyommatus daphnis</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	Zahnflügel-Bläuling	-	EH	E	AM	+/-?	Ei	.	-
115	<i>Polyommatus bellargus</i> (Rottemburg, 1775)	Himmelblauer Bläuling	●	EH	E	BO/BU?	+	R	.	20, 22, 162
116	<i>Polyommatus coridon</i> (Poda, 1761)	Silbergrüner Bläuling	●	EH	E	AM	+/-	Ei	.	8, 20, 30, 22, 162
117	<i>Polyommatus damon</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	Weißdöln-Bläuling	○	EH	E	BLÜ	+?	R	.	22
Nymphalidae										
Heliconiinae										
118	<i>Argynnis paphia</i> (Linnaeus, 1758)	Kaisermantel	○	EH	E	ST	-	R	.	8, 48, 163
119	<i>Argynnis aglaia</i> (Linnaeus, 1758)	Großer Perlmutterfalter	○	EH	E	AM?	+/-?	R	.	8, 23, 164
120	<i>Argynnis adippe</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	Feuriger Perlmutterfalter	○	EH	E	AM?	+/-?	Ei	.	48, 164, 165
121	<i>Argynnis niobe</i> (Linnaeus, 1758)	Mittlerer Perlmutterfalter	○	EH	E	AM	-	Ei	.	166
122	<i>Argynnis laodice</i> (Pallas, 1771)	Östlicher Perlmutterfalter	-	EH	E	?	?	?	.	-
123	<i>Issoria lathonia</i> (Linnaeus, 1758)	Kleiner Perlmutterfalter	○	EH	E	BU/AM	+/-	R	.	20, 23, 48, 68, 167
124	<i>Brenthis ino</i> (Rottemburg, 1775)	Mädesüß-Perlmutterfalter	○	EH	E	BU	+	Ei	.	48, 168
125	<i>Brenthis daphne</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	Brombeer-Perlmutterfalter	○	EH	E	BLÜ?	+?	Ei	.	99, 169
126	<i>Boloria eunomia</i> (Esper, 1799)	Randring-Perlmutterfalter	○	EH	GR	BU	+	R	.	48, 170
127	<i>Boloria euphrosyne</i> (Linnaeus, 1758)	Silberfleck-Perlmutterfalter	○	EH	E	BU/AM	+/-	R	.	8, 48, 23
128	<i>Boloria titania</i> (Esper, 1793)	Natterwurz-Perlmutterfalter	○	EH	E	A/AM	-	R	.	48, 68, 171
129	<i>Boloria selene</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	Braunflecker Perlmutterfalter	○	EH	E	AM	-	R	.	48, 23
130	<i>Boloria dia</i> (Linnaeus, 1767)	Magerrasen-Perlmutterfalter	○	EH	E	AM/US	-	R	.	24, 30, 48, 68
131	<i>Boloria thore</i> (Hübner, 1806)	Alpen-Perlmutterfalter	-	EH	E	?	?	R	.	-
132	<i>Boloria palcs</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	-	-	EH	E	?	?	R	A	-
133	<i>Boloria napaea</i> (Hoffmannsegg, 1804)	-	-	EH	E	?	?	R	A	-
134	<i>Boloria aquilonaris</i> (Stichel, 1908)	Hochmoor-Perlmutterfalter	○	EH	E	BU	+	R	.	48

Lfd. Nr.	Wissenschaftl. Name	Deutscher Name	Kenn- nisstand	Ablage- art	Gelege- typ	Ablage- substrat	Abl. an W.-Pf.	Überwin- terung	Areal	Wichtige Quellen
Nymphalinae										
135	<i>Vanessa atalanta</i> (Linnaeus, 1758)	Admiral	○	EH	E	BO	+	E/R/I	.	20, 48, 172
136	<i>Vanessa cardui</i> (Linnaeus, 1758)	Distelfalter	●	EH	E	BO/BU	+	W	.	20, 48
137	<i>Inachis io</i> (Linnaeus, 1758)	Tagpfauenauge	●	EH	GE	BO/BU	+	I	.	20, 48
138	<i>Aglais urticae</i> (Linnaeus, 1758)	Kleiner Fuchs	●	EH	GE	BU	+	I	.	20, 48, 173
139	<i>Polygona c-album</i> (Linnaeus, 1758)	C-Falter	●	EH	E	BO (BU?)	+	I	.	20, 48, 173
140	<i>Araschnia levana</i> (Linnaeus, 1758)	Landkärtchen	●	EH	GR	BU	+	P	.	20, 48, 173, 174
141	<i>Nymphalis antiopa</i> (Linnaeus, 1758)	Trauermantel	○	EH	GE	A	+	I	.	48, 58
142	<i>Nymphalis polychloros</i> (Linnaeus, 1758)	Großer Fuchs	○	EH	GE	A	+	I	.	20, 48, 58
143	<i>Nymphalis xanthomelas</i> (Esper, 1781)	Östlicher Großer Fuchs	○	EH	GE	A	+	I	.	58
144	<i>Euphydryas cynthia</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	Veilchen-Scheckenfalter	-	EH	GE	BU	+?	R	A	-
145	<i>Euphydryas intermedia</i> (Ménétries, 1859)	-	-	EH	GE	BU	+?	R	A	-
146	<i>Euphydryas maturna</i> (Linnaeus, 1758)	Eschen-Scheckenfalter	●	EH	GE	BU	+	R	.	48, 58, 68, 157, 175, 176, 177, 178
147	<i>Euphydryas aurinia</i> (Rottemburg, 1775)	Goldener Scheckenfalter	●	EH	GE	BU	+	R	.	20, 48, 112, 179, 180, 181, 182, 183, 184
148	<i>Melitaea cinxia</i> (Linnaeus, 1758)	Wegerich-Scheckenfalter	●	EH	GE	BU	+	R	.	48, 185, 186
149	<i>Melitaea phoebe</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	Flockenblumen-Scheckenfalter	○	EH	GE	BU	+	R	.	48
150	<i>Melitaea didyma</i> (Esper, 1777)	Roter Scheckenfalter	●	EH	GE/ GR	BU	+	R	.	48, 187, 188, 189
151	<i>Melitaea diamina</i> (Lang, 1789)	Baldrian-Scheckenfalter	○	EH	GE	BU	+	R	.	48
152	<i>Melitaea parthenoides</i> Keferstejn, 1851	Westlicher Scheckenfalter	○	EH	GE	BU	+	R	.	48
153	<i>Melitaea aurelia</i> Nickerl, 1850	Ehrenpreis-Scheckenfalter	●	EH	GE	BU	+	R	.	8, 48, 190
154	<i>Melitaea britomartis</i> Assmann, 1847	Östlicher Scheckenfalter	○	EH	GE	BU	+	R	.	48
155	<i>Melitaea athalia</i> (Rottemburg, 1775)	Wachtelweizen-Scheckenfalter	○	EH	GE	BU	+	R	.	24, 48
Limnitiinae										
156	<i>Limnitis populi</i> (Linnaeus, 1758)	Großer Eisvogel	○	EH	E	BO	+	R	.	48, 58, 191, 192, 193, 194
157	<i>Limnitis camilla</i> (Linnaeus, 1758)	Kleiner Eisvogel	●	EH	E	BO	+	R	.	48, 191, 193, 195
158	<i>Limnitis reducta</i> Staudinger, 1901	Blauschwarzer Eisvogel	○	EH	E	BO	+	R	.	48, 193
Apaturinae										
159	<i>Apatura illia</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	Kleiner Schillerfalter	○	EH	E	BO	+	R	.	48, 58, 192, 196, 197, 198
160	<i>Apatura iris</i> (Linnaeus, 1758)	Großer Schillerfalter	●	EH	E	BO	+	R	.	48, 58, 192, 193, 199
Satyrinae										
161	<i>Pararge aegeria</i> (Linnaeus, 1758)	Waldbrettspiel	○	EH	E	B	+	P/R?	.	20, 22
162	<i>Lastionnata megera</i> (Linnaeus, 1758)	Mauerfuchs	○	EH	E	B	+	R	.	20, 22, 200
163	<i>Lastionnata petropolitana</i> (Fabricius, 1787)	Braunscheckauge	○	EH	E	B	+	P	.	-
164	<i>Lastionnata maera</i> (Linnaeus, 1758)	Braunauge	○	EH	E	B/AM	+	R	.	22, 167
165	<i>Lopinga achine</i> (Scopoli, 1763)	Gelbringfalter	-	ES	E	US	-	R	.	22
166	<i>Coenonympha tullia</i> (Müller, 1764)	Großes Wiesenvögelchen	-	EH	E	B/AM	+	R	.	-
167	<i>Coenonympha oedippus</i> (Fabricius, 1787)	Moor-Wiesenvögelchen	-	EH	E	B	+	R	.	-
168	<i>Coenonympha arcania</i> (Linnaeus, 1761)	Weißbindiges Wiesenvögelchen	○	EH	E	B/AM	+	R	.	22, 23
169	<i>Coenonympha glycerion</i> (Borkhausen, 1788)	Rotbraunes Wiesenvögelchen	○	EH	E	AM?	?	R	.	22

Lfd. Nr.	Wissenschaftl. Name	Deutscher Name	Kenn- nisstand	Ablage- art	Gelege- typ	Ablage- substrat	Abl. an W.-Pf.	Überwin- terung	Areal	Wichtige Quellen
170	<i>Cocononympha gardetta</i> (Prunner, 1798)	Alpen-Wiesen- vögelchen	-	EH	E	B	?	R	A	-
171	<i>Cocononympha hero</i> (Linnaeus, 1761)	Wald-Wiesens- vögelchen	○	EH	E	AM	+/-	R	.	22, 201
172	<i>Cocononympha pamphilus</i> (Linnaeus, 1758)	Kleines Wiesen- vögelchen	○	EH	E	B/AM	+/-	R	.	22, 30
173	<i>Pyronia tithonus</i> (Linnaeus, 1767)	Rotbraunes Ochsen- auge	○	EH (ES)	E	B/US	?	R	.	22, 99
174	<i>Aphantopus hyperantus</i> (Linnaeus, 1758)	Schornsteinfeger	○	ES	E	US	-	R	.	22
175	<i>Maniola jurtina</i> (Linnaeus, 1758)	Großes Ochsenauge	○	EH/ES	E	US	+/-	R	.	8, 22, 202
176	<i>Hyponephele lycaon</i> (Rottemburg, 1775)	Kleines Ochsenauge	-	EH	E	AM	?	R	.	-
177	<i>Erebia ligea</i> (Linnaeus, 1758)	Weißbindiger Mohren- falter	-	EH	E	AM	?	Ei/R	.	-
178	<i>Erebia coryale</i> (Esper, 1805)	Weißbindiger Berg- wald-Mohrenfalter	-	EH	E	AM	?	Ei/R	.	-
179	<i>Erebia eriphyle</i> (Freyer, 1836)	Ähnlicher Mohren- falter	-	EH	E	AM	?	Ei/R	A	-
180	<i>Erebia manto</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	Gelbgefleckter Mohrenfalter	-	EH	E	AM	?	Ei/R	A	-
181	<i>Erebia epiphron</i> (Knoch, 1783)	-	-	EH	E	AM	?	R	.	-
182	<i>Erebia pharte</i> (Hübner, 1804)	Unpunktierter Mohrenfalter	-	EH	E	AM	?	R	A	-
183	<i>Erebia melampus</i> (Fuessly, 1775)	Kleiner Mohrenfalter	-	EH	E	AM	?	R	A	-
184	<i>Erebia aethiops</i> (Esper, 1777)	Graubindiger Mohren- falter	●	EH	E	B (BLÜ)	+	R	.	22, 203
185	<i>Erebia medusa</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	Rundaugen-Mohren- falter	●	EH	E	B (BLÜ)	+	R	.	8
186	<i>Erebia pluto</i> (Prunner, 1798)	Eis-Mohrenfalter	-	EH	E	AM	-	R	A	-
187	<i>Erebia gorge</i> (Hübner, 1804)	-	-	EH	E	AM	+	R	A	-
188	<i>Erebia tyndarus</i> (Esper, 1781)	-	-	EH	E	AM	+	R	A	-
189	<i>Erebia pronoe</i> (Esper, 1780)	-	-	EH	E	AM	+	R	A	-
190	<i>Erebia styx</i> (Freyer, 1834)	-	-	EH	E	AM	+	R	A	-
191	<i>Erebia oeme</i> (Hübner, 1804)	Doppelaugen-Mohren- falter	-	ES	E	US	-	R	A	-
192	<i>Erebia meolans</i> (Prunner, 1798)	Gelbbindiger Mohren- falter	○	EH	E	BLÜ/B	+	R	.	22, 105
193	<i>Erebia pandrose</i> (Borkhausen, 1788)	Graubrauner Mohren- falter	-	EH	E	US	-	R	A	-
194	<i>Melanargia galathea</i> (Linnaeus, 1758)	Schachbrett	○	ES	E	US	-	R	.	22
195	<i>Minois dryas</i> (Scopoli, 1763)	Blaukernauge	○	ES	E	US	-	R	.	22, 99
196	<i>Hipparchia fagi</i> (Scopoli, 1763)	Großer Waldportier	○	EH	E	AM	+/-	R	.	22, 204
197	<i>Hipparchia alcyone</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	Kleiner Waldportier	-	EH	E	AM?	?	R	.	-
198	<i>Hipparchia semele</i> (Linnaeus, 1758)	Ockerbindiger Samt- falter	●	EH	E	B/AM	+/-	R	.	8, 22, 205
199	<i>Hipparchia statilinus</i> (Hufnagel, 1766)	Eisenfarbener Samt- falter	○	EH	E	AM	+/-	R	.	206
200	<i>Arethusana arethusa</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	Rotbindiger Samtfalter	○	ES	E	US	-	R	.	22
201	<i>Brintesia circe</i> (Fabricius, 1775)	Weißer Waldportier	○	ES	E	US	-	R	.	22, 105
202	<i>Chazara briseis</i> (Linnaeus, 1764)	Berghexe	●	EH	E	B/AM	+	R	.	30, 207
203	<i>Oeneis glacialis</i> (Moll, 1783)	Gletscherfalter	-	EH	E	AM	?	R	A	-

Quellen: ¹ EBERT & LUSSI (1994), ² WEIDEMANN & KÖHLER (1996), ³ SBN (1997), ⁴ HERMANN & STEINER (2002), ⁵ HAFNER (2006), ⁶ SCHÜTZE (1941), ⁷ TARMANN (1979/1980), ⁸ FARTMANN (2004), ⁹ KALLIES et al. (1999), ¹⁰ KALLIES (2000), ¹¹ HOFMANN (1994), ¹² WAGNER (2001), ¹³ WAGNER (2003a), ¹⁴ WAGNER (2003b), ¹⁵ WAGNER (2006), ¹⁶ KNÄLMANN (1996), ¹⁷ WIPKING (1998), ¹⁸ WAGNER (2002b), ¹⁹ SCHMIDT-LOSKE (1992), ²⁰ SCHMIDT-LOSKE (1998), ²¹ ULRICH (2004), ²² ESCH & NAUMANN (1998), ²³ EBERT & RENNWALD (1991b), ²⁴ HERMANN (1999b), ²⁵ KÖHLER & MÜLLER-KÖLLIGES (1999), ²⁶ BINK & WEIDEMANN (1995), ²⁷ ALBRECHT et al. (1999), ²⁸ WAGNER (2005), ²⁹ GROS (1998b), ³⁰ SCHMITT (1999), ³¹ LEOPOLD (2001), ³² NEL (1985), ³³ GROS (1998a), ³⁴ GROS & ERMBACHER (1998), ³⁵ HERMANN et al. (2000), ³⁶ WAGNER (2002a), ³⁷ BROCKMANN et al. (1996), ³⁸ PFAFF (1997), ³⁹ ULRICH (2000), ⁴⁰ HERMANN & STEINER (1997a), ⁴¹ FARTMANN & MATTES (2003), ⁴² SCHMITT (2001), ⁴³ LOCHER (1912), ⁴⁴ KONVIČKA & KURAS (1999), ⁴⁵ KUDRNA & SEUFERT (1991), ⁴⁶ TRUSCH & HAFNER (2005), ⁴⁷ WEIDEMANN (1985b), ⁴⁸ RICHARZ et al. (1989), ⁴⁹ EBERT & RENNWALD (1991a), ⁵⁰ GEYER & DOLEK (1995),

³⁰ GEYER & DOLEK (2000), ³¹ GEYER & DOLEK (2001), ³² WEIDEMANN (1982c), ³³ KINKLER (1991), ³⁴ HOFMANS & DELESCAILLE (1992), ³⁵ HOFMANS & DELESCAILLE (2000), ³⁶ R. STEINER (1996), ³⁷ WEIDEMANN (1989), ³⁸ WEIDEMANN (1995), ³⁹ KRISTAL & NÄSSIG (1996), ⁴⁰ MAZEL & LEESTMANS (1996), ⁴¹ MAZEL (2001), ⁴² FREESE & FIEDLER (2002), ⁴³ SPEYER (1956), ⁴⁴ VÖGLER (1969), ⁴⁵ WEIDEMANN (1989b), ⁴⁶ ANWANDER (2001), ⁴⁷ HERMANN & GRÜNEBERG (2004), ⁴⁸ EBERT (2005), ⁴⁹ HENSLE & HENSLE (2002), ⁵⁰ HENSLE & HENSLE (2004), ⁵¹ HERMANN (1999c), ⁵² GARLING (1984), ⁵³ FARTMANN (2005), ⁵⁴ FARTMANN (submitted), ⁵⁵ ANTHES et al. (submitted), ⁵⁶ NUNNER (2006), ⁵⁷ R. STEINER et al. (2006), ⁵⁸ WEBB & PULLIN (1996), ⁵⁹ KÜHNE et al. (2001), ⁶⁰ LORITZ & SETTELE (2002, 2006), ⁶¹ MEYER (2006), ⁶² HERMANN & STEINER (1998), ⁶³ DOLEK & GEYER (2001), ⁶⁴ NICK et al. (2006), ⁶⁵ KOSCHUH et al. (2005), ⁶⁶ HERMANN (1998b), ⁶⁷ DENNER (2004), ⁶⁸ CASPARI (2006), ⁶⁹ URBACH (1939), ⁷⁰ BERGMANN (1952), ⁷¹ FIEDLER (1990b), ⁷² KOLLIGS (2000), ⁷³ HERMANN (1994b), ⁷⁴ HERMANN (1996), ⁷⁵ KOSCHUH (2004), ⁷⁶ WEIDEMANN (1982a), ⁷⁷ FIORI (1956), ⁷⁸ HERMANN & STEINER (2000), ⁷⁹ TREIBER (2003), ⁸⁰ KOSCHUH & SAVAS (2004), ⁸¹ ULRICH (2002), ⁸² HOHENADEL (1960), ⁸³ HENSLE (2005a), ⁸⁴ HENSLE (2005b), ⁸⁵ ZINNERT (1966), ⁸⁶ RENNWALD (1985), ⁸⁷ HÖTTINGER & TIMPE (2002), ⁸⁸ TRÄNKNER & NUSS (2005), ⁸⁹ ELMES & THOMAS (1987), ⁹⁰ PAULER et al. (1995), ⁹¹ STANKIEWICZ et al. (2002), ⁹² ULRICH (2003), ⁹³ PAULER-FÜRST & VERHAAGH (2005), ⁹⁴ SIELEZNIW et al. (2005), ⁹⁵ TARTALLY & VARGA (2005), ⁹⁶ FIGURNY & WOYCIECHOWSKI (1998), ⁹⁷ STETTNER et al. (2001), ⁹⁸ STANKIEWICZ & SIELEZNIW (2002b), ⁹⁹ BUSZKO et al. (2005), ¹⁰⁰ WITEK et al. (2005), ¹⁰¹ GEISSLER-STROBEL (2000), ¹⁰² STANKIEWICZ et al. (2004), ¹⁰³ ANTON et al. (2005a), ¹⁰⁴ ANTON et al. (2005b), ¹⁰⁵ MARKTÄNNER (1985), ¹⁰⁶ ELMES et al. (1994), ¹⁰⁷ ELMES et al. (1998), ¹⁰⁸ KRISMANN (2000), ¹⁰⁹ ALS et al. (2002), ¹¹⁰ GROS (2002b), ¹¹¹ ROHLFS 2002, ¹¹² STANKIEWICZ & SIELEZNIW (2002a), ¹¹³ HABEL (2003), ¹¹⁴ SIELEZNIW & STANKIEWICZ (2004a), ¹¹⁵ SIELEZNIW & STANKIEWICZ (2004b), ¹¹⁶ WALLISDEVRIES (2004), ¹¹⁷ BONELLI et al. (2005), ¹¹⁸ KASSAI & PEREGOVITS (2005), ¹¹⁹ KÜER & FARTMANN (2005), ¹²⁰ STANKIEWICZ et al. (2005a), ¹²¹ KOCKELKE et al. (1994), ¹²² DOLEK et al. (1998), ¹²³ MEYER-HOZAK (2000a), ¹²⁴ MEYER-HOZAK (2000b), ¹²⁵ KERY et al. (2001), ¹²⁶ SCHLUCK-STEINER et al. (2002), ¹²⁷ ÁRNYAS et al. (2005), ¹²⁸ KASSAI & PEREGOVITS (2005), ¹²⁹ KÖRÖSI (2005), ¹³⁰ STANKIEWICZ et al. (2005b), ¹³¹ JUTZELER (1989a), ¹³² MALICKY (1961), ¹³³ JUTZELER (1989b), ¹³⁴ LEESTMANS (1984), ¹³⁵ JUTZELER (1989c), ¹³⁶ PFEUFFER (1998), ¹³⁷ SCHULTZ (1929), ¹³⁸ WEIDEMANN (1985c), ¹³⁹ HERMANN (1994a), ¹⁴⁰ FALKENHAHN (2002), ¹⁴¹ FRÖHLICH (1998), ¹⁴² HERMANN & STEINER (1999), ¹⁴³ PFEUFFER (2000), ¹⁴⁴ MAGNUS (1950), ¹⁴⁵ SIX (2000), ¹⁴⁶ AUE (1930), ¹⁴⁷ HAFNER (2005), ¹⁴⁸ DE LATTIN (1957), ¹⁴⁹ ERHARDT (1985), ¹⁵⁰ FRITSCH (2000), ¹⁵¹ SCHMIDT (1911), ¹⁵² HEISTER (1928), ¹⁵³ HENSLE (2001), ¹⁵⁴ REINHARDT & RICHTER (1978), ¹⁵⁵ VON TÖRNE (1941), ¹⁵⁶ GROS & STÖHR (2005), ¹⁵⁷ BOLZ (2001), ¹⁵⁸ GROS (2002a), ¹⁵⁹ DOLEK (2006), ¹⁶⁰ ANTHES et al. (2003a), ¹⁶¹ ANTHES et al. (2003b), ¹⁶² BRÄU & NUNNER (2003), ¹⁶³ HERMANN & ANTHES (2003), ¹⁶⁴ HERMANN & ANTHES (2004), ¹⁶⁵ KONVIČKA et al. (2003), ¹⁶⁶ WALLISDEVRIES (2001), ¹⁶⁷ WALLISDEVRIES (2006), ¹⁶⁸ BRUNZEL & REICH (1996), ¹⁶⁹ VOGEL (1995), ¹⁷⁰ VOGEL (1997), ¹⁷¹ EICHEL (2005), ¹⁷² LEDERER (1960), ¹⁷³ FRIEDRICH (1977a), ¹⁷⁴ FRIEDRICH (1977b), ¹⁷⁵ HERMANN (2005), ¹⁷⁶ H. STEINER (2004), ¹⁷⁷ FRIEDRICH (1966), ¹⁷⁸ HERMANN & STEINER (1997b), ¹⁷⁹ PONT et al. (2000), ¹⁸⁰ SCHÄFER (1969), ¹⁸¹ WAGNER (1999), ¹⁸² STEINER & HERMANN (1999), ¹⁸³ RENNWALD (1986), ¹⁸⁴ LEOPOLD (2006a), ¹⁸⁵ MÖLLENBECK (2006), ¹⁸⁶ LEOPOLD (2006b), ¹⁸⁷ STEINER & TRUSCH (2000), ¹⁸⁸ KÖNIGSDORFER (1997).

3.1 Struktur und Mikroklima

Die Raumstruktur und damit verknüpft das Mikroklima spielen eine herausragende Rolle für die Auswahl von Eiablageplätzen (z.B. PETERSEN 1954, WILLIAMS & GILBERT 1981, DENNIS 1983b, J. A. THOMAS 1983a, HEATH et al. 1984, SHREEVE 1986, EMMET & HEATH 1989, CLARKE et al. 1997, VOGEL 1997, J. A. THOMAS et al. 1998, BOURN & THOMAS 2002, ROY & THOMAS 2003, FARTMANN 2004, 2006a; DOLEK 2006, ANTHES et al. submitted). Schmetterlingslarven sind klein genug, um in die Grenzschicht zwischen Blatt, Stamm oder anderen Oberflächen und Umgebung zu passen. Besonnte Partien dieser Grenzschicht können z.B. an Strahlungstagen Temperaturen erreichen, die um bis zu 20 °C über der Lufttemperatur liegen. Die Hauptaufgabe der Eierschale besteht im Schutz des Embryos vor Austrocknung und mechanischer Beschädigung (PORTER 1992). Exposition, Inklination, Vegetationshöhe und -bedeckung der Eiablagestelle sowie die Ablagehöhe haben entscheidenden Einfluss auf das Mikroklima, und somit auf die Chancen einer erfolgreichen Entwicklung vom Ei bis zur Imago (GARCÍA-BARROS & FARTMANN submitted). Die Dauer der Embryonal- und Larvalentwicklung wird ebenfalls stark durch das Kleinklima beeinflusst (DOLEK & GEYER 2000, ANTHES et al. 2003a, DOLEK 2006, WALLISDEVRIES 2006).

Viele Schmetterlingsarten erreichen in Mitteleuropa ihre nördliche Arealgrenze und sind deshalb auf frühe – überdurchschnittlich warme – Mikrohabitate zur Eiablage angewiesen (J. A. THOMAS 1993). Präferenzen für warme bis heiße Larvalhabitate mit niedrigwüchsiger und lückiger Vegetation zeigen eine Reihe von Arten: *Maculinea arion* nutzt in großen Teilen Mitteleuropas vor allem schütter bewachsene, kurzrasige Magerrasen zur Eiablage, die vorzugsweise süd exponiert sind (PAULER et al. 1995, FARTMANN 2005b). Die bevorzugten Larvalhabitate von *Hesperia comma* scheinen im gesamten Mitteleuropa durch einen hohen Strahlungsgenuss, geringe Vegetationsbedeckung und einen hohen Offenbodenanteil gekennzeichnet zu sein. Die Eiablage erfolgt – wie bei *Maculinea arion* – wenige Zentimeter oberhalb der Bodenoberfläche (HERMANN & STEINER 1997, LEOPOLD 2001, FARTMANN & MATTES 2003, FARTMANN 2004). Weitere Arten, bei denen eine Vorliebe für ähnlich extreme Mikrohabitate gut dokumentiert ist, sind *Chazara briseis* (KÖNIGSDORFER 1997, LEOPOLD 2001), *Lycaena alciphron* (HERMANN & STEINER 1998, DOLEK & GEYER 2001), *Melitaea didyma* (VOGEL 1995, 1997) und *Parnassius apollo*

(RICHARZ et al. 1989, GEYER & DOLEK 1995, 2000, 2001). Die von diesen Arten genutzten Habitate sind in aller Regel auf Störungen angewiesen, die zur erforderlichen Lückigkeit oder Kurzrasigkeit der Vegetationsdecke führen. Die herausragende Bedeutung von Störungen als habitatschaffendem und -erhaltendem Faktor wird ausführlich bei FARTMANN (2006b) behandelt.

Obwohl nur ein begrenzter Anteil von Arten sehr heiße Mikrohabitate nutzt, spielt eine gute Erwärmung der Larvallebensräume am Tage für viele Arten eine große Rolle. Anders verhält es sich mit der Luftfeuchtigkeit: Arten mit austrocknungsempfindlichen Eiern sind auf Lebensräume mit höherer Feuchtigkeit angewiesen, allerdings meist unter Beibehaltung einer mehr oder weniger guten Erwärmung. Beispiele hierfür finden sich vielfach in den Versaumungsstadien von Magerrasen: *Erebia medusa* besiedelt im Oberen Diemeltal (NRW) magere Grünlandbestände und mesophile Ausbildungen von Kalkmagerrasen mit meist hoher Krautschicht- und mittlerer Kryptogamendeckung sowie einem gewissen Anteil an Streu aufgrund fehlender Nutzung. Zur Eiablage werden Höhen von 5–12 cm auf schwach geneigten bis steilen Südost- bis Südwesthängen präferiert. Aufgrund der hohen Krautschichtdeckungen, der gut ausgebildeten Moos- bzw. Streuschichten und der Südexposition mit guter Besonnung sind die Larvalhabitate durch ein frisch-feuchtes, aber gleichzeitig warmes Kleinklima gekennzeichnet (FARTMANN 2004).

Hamearis lucina zeigt in den Kalkmagerrasen des Diemeltales (NRW/HES) bei der Eiablage eine starke Präferenz für Westhänge im Kontakt zu Waldrändern. Die Auswahl der Mikrohabitate stellt einen Kompromiss zwischen ausreichendem Nahrungsangebot für die Raupen bei gleichzeitig ausreichender Wärme und Feuchte für eine erfolgreiche Entwicklung der Eier dar. An Südhängen besteht die Gefahr des Vertrocknens der Wirtspflanze und auch die Eier dürften durch zu hohe Temperaturen geschädigt werden, während Ost- und Nordhänge zu kühl sind bei günstigem Nahrungsangebot (FARTMANN 2004, 2005a, 2006a).

Auch bei Arten in feuchten Moor-Ökosystemen lässt sich häufig eine Bevorzugung wärmebegünstigter Larvalhabitate beobachten: *Euphydryas aurinia* präferiert in voralpinen Streuwiesen stark sonnenexponierte Wirtspflanzen (ANTHES et al. 2003b). Unter diesen Bedingungen dürften sich die Eier und besonders die sich sonnenden Larven schneller entwickeln (PORTER 1982, ANTHES et al. 2003b). Ein warmes Mikroklima reduziert bei *Euphydryas aurinia* zudem die Infektionsraten durch parasitoide Wespen (PORTER 1983). *Colias palaeno* wählt in diesen Moor-Komplexen gut besonnte Rauschbeeren aus (WEIDEMANN 1988, ANWANDER 2001, Fartmann & Hermann n.p.), die an Strahlungstagen ein sehr warmes bis heißes Mikroklima aufweisen.

Euphydryas maturna präferiert in Bayern jüngere und mittelalte Mittelwälder mit hoher Luftfeuchtigkeit und mittlerer Strahlungsenergie als Larvalhabitat. Extreme der Besonnung (Vollschatten bzw. starke Besonnung) werden gemieden (DOLEK 2006). *E. maturna* legt wie alle in Deutschland beheimateten *Euphydryas*-Arten die Eier in Form von mehrschichtigen Gelegen auf den Blattunterseiten der Wirtspflanzen ab. Sowohl die Ablage auf der Blattunterseite (PORTER 1992) als auch die Mehrschichtigkeit der Gelege (CLARK & FAETH 1997, 1998) sind wirksame Mechanismen, um ein Austrocknen der Eier zu unterbinden.

3.2 Makroklima

Larvalhabitate von Tagfaltern und Widderchen können aufgrund des Klimas je nach geographischer Lage oder von Jahr zu Jahr verlagert werden. Eines der am besten unter-

suchten Beispiele hinsichtlich der Variabilität der Eiablagehabitate in Abhängigkeit von geographischer Breite und Meereshöhe ist *Maculinea arion* (J. A. THOMAS et al. 1998). Die für einen großen Ausschnitt Europas belegten Habitatverschiebungen treffen in abgeschwächter Form auch für Mitteleuropa zu. In den klimatisch ungünstigen Räumen Mitteleuropas (z.B. nördliche Mittelgebirge oder höhere Lagen der Schwäbischen Alb) nutzt *Maculinea arion* schütter bewachsene, kurzrasige Magerrasen in Südexposition mit *Thymus*-Arten als Wirtspflanze (PAULER et al. 1995, FARTMANN 2004, 2005b). Mit zunehmender Klimagunst (z.B. Teile Süddeutschlands wie Saarland [ULRICH 2003] und Kaiserstuhl [EBERT & RENNWALD 1991b]) erfolgt ein Wechsel auf die Wirtspflanze *Origanum vulgare* in hochwüchsigen Mesobrometen oder Versaumungsstadien von Kalkmagerrasen. Im Kaiserstuhl scheint *Origanum vulgare* die Hauptwirtspflanze zu sein (ZINNERT 1966), von der Schwäbischen Alb (PAULER et al. 1995), den unterfränkischen Hassbergen (Hermann n.p.) und aus dem Saarland (ULRICH 2003) sind Eiablage-Nachweise von beiden Wirtspflanzen-Gattungen bekannt; zumindest auf der Schwäbischen Alb dürfte Thymian bevorzugt werden (PAULER et al. 1995). Aus anderen Regionen Deutschlands ist bislang nur die Gattung *Thymus* als Eiablagepflanze nachgewiesen. Zumindest in den weiteren Wärmegebieten Deutschlands (z.B. dem Mitteldeutschen Trockengebiet) oder in Hitzejahren (z.B. 2003) ist auch mit Ablagen an *Origanum vulgare* zu rechnen. Die Verschiebungen des Larvalhabitates von *Maculinea arion* stehen in ursächlichem Zusammenhang mit einer Verlagerung der Habitate der Wirtsameise *Myrmica sabuleti* in Abhängigkeit von der Sommerwärme (J. A. THOMAS et al. 1998).

Ein weiteres, relativ gut untersuchtes Beispiel für die geographische Variabilität von Larvalhabitaten innerhalb Mitteleuropas ist *Lycaena alciphron*: Untersuchungen liegen aus dem Elsass, Schwarzwald, Ostbayern und Ostbrandenburg vor. Am offensten und lückigsten sind die Larvalhabitate in den Hochlagen der Mittelgebirge. DOLEK & GEYER (2002 zit. in DOLEK 2006) fanden Eier von *Lycaena alciphron* in Ostbayern bei Meereshöhen von 900–1.000 m NN nur an nahezu vegetationsfreien Stellen. In tieferen Lagen der süddeutschen Mittelgebirge nimmt die Vegetationsbedeckung der Larvalhabitate langsam zu, die Feldschicht ist aber immer noch schütter (HERMANN & STEINER 1998, DOLEK & GEYER 2001). Unter dem subkontinentalen Großklima Ostbrandenburgs wählt *L. alciphron* auch dichtere Vegetationsbestände zur Eiablage aus. Diese Verlagerung des Larvalhabitates geht einher mit einer Erweiterung des Wirtspflanzenspektrums um *Rumex thyrsiflorus* (fehlt den süddeutschen Mittelgebirgen) und teilweise *R. acetosa* (NICK et al. 2006). Im Elsass mit einem ebenfalls subkontinentalen Klima nutzt *L. alciphron* nur versaumte Vegetationsbestände auf Mittelwald-Lichtungen und darin ausschließlich kräftige *Rumex acetosa*-Pflanzen als Larvalhabitat (TREIBER 2003, Hermann n.p.). Räumliche Verlagerungen der Larvalhabitate in Abhängigkeit von der Witterung der jeweiligen Vegetationsperiode konnten bei *L. alciphron* ebenfalls beobachtet werden. DOLEK & GEYER (2001) wiesen bei Untersuchungen im Bayerischen Wald nach, dass die Eiablage im warmen Sommer 1993 vor allem an *Rumex acetosa* in ungemähten Wiesen erfolgte. Im kühlen Sommer 1995 wurde dagegen meist *Rumex acetosella* an lückigen und trockenen Standorten genutzt.

In jüngster Zeit sind in Europa aufgrund der Klimaerwärmung und der damit einhergehenden Verlängerung der Vegetationsperiode wiederholt Arealverschiebungen bei Schmetterlingen dokumentiert worden (HILL et al. 1999, PARMESAN et al. 1999, ASHER et al. 2001, WARREN et al. 2001, PARMESAN 2003). Arealexansionen sind häufig verbunden mit einer Erweiterung des Wirtspflanzenspektrums oder einer Verlagerung der Wirtspflanzennutzung. In England ging z.B. die Ausbreitung von *Aricia agestis* mit einer stärkeren Nutzung von *Geranium*-Arten an klimatisch weniger begünstigten Standorten einher. Vormals war die Hauptwirtspflanze *Helianthemum nummularium* subsp. *obscurum* an wärmebegünstigten Standorten (C. D. THOMAS et al. 2001). Eine Ausbreitung von *Aricia agestis*

ist in Mitteleuropa z.B. für Mecklenburg-Vorpommern, das mittlere und südliche Niedersachsen oder Südwestdeutschland nachgewiesen (FARTMANN et al. 2002). Zumindest in Südwestdeutschland geht die Arealerweiterung einher mit einer Erweiterung des Eiablagepflanzen-Spektrums und damit einer Habitaterweiterung. Bis zum Beginn der 1990er Jahre war *A. agestis* aus Südwestdeutschland vor allem von Trockenstandorten wie Kalk-Magerrasen mit Vorkommen von *Helianthemum nummularium* bzw. Sand-Trockenrasen mit *Geranium*-Arten bzw. *Erodium cicutarium* bekannt (EBERT & RENNWALD 1991b). Inzwischen tritt *A. agestis* in Baden-Württemberg regional mit sehr hoher Stetigkeit in Fettwiesen mit *Geranium pratense* oder *G. sylvaticum* auf (HERMANN 1994a, Rennwald schriftl.).

Bei *Euphydryas maturna* gibt es deutliche Unterschiede in der Ablagehöhe der Gelege in den österreichischen Nordalpen einerseits und Bayern bzw. Tschechien andererseits. Bei den österreichischen Populationen erfolgt die Eiablage in größerer Höhe an den Bäumen (GROS & STÖHR 2000, GROS 2002a), die Ursache dürfte die höhere Feuchte in dieser Schicht sein (DOLEK 2006).

Variationen der Wirtspflanzen- und Larvalhabitat-Nutzung treten nicht nur von Jahr zu Jahr oder zwischen unterschiedlichen Räumen auf, sondern bei bi- oder multivoltinen Arten auch zwischen Generationen in Abhängigkeit von der Wirtspflanzenverfügbarkeit oder dem Mikroklima (DENNIS 1985, PORTER 1992). ROY & THOMAS (2002) konnten am Beispiel englischer Populationen von *Polyommatus bellargus* deutlich unterschiedliche Larvalhabitate der 1. und 2. Generation nachweisen, die sich kaum überlappten. Bei *Polygonia c-album* spielen Bäume und Sträucher eine große Rolle bei der Eiablage im Frühjahr, im Sommer werden dagegen Brennnesseln präferiert (EBERT & RENNWALD 1991a). Ein klassisches Beispiel sind in Mitteleuropa auch die bi- bzw. multivoltinen Populationen von *Lycaena dispar*: In Südwestdeutschland nutzen die Weibchen der 1. Generation vor allem junge Brachäcker und spät gemähte Wiesen zur Eiablage, bei Faltern der 2. Generation erfolgt die Ablage dagegen fast ausschließlich in kurz vorher genutztem Grünland (FARTMANN et al. 2001). Die Weibchen der 1. Generation von *Celastrina argiolus* nutzen im Frühjahr fast nur blühende Gehölze (z.B. *Rhamnus*, *Frangula*, *Cornus*) zur Ablage, im Sommer dagegen v.a. die Blütenknospen krautiger Pflanzen (z.B. *Lythrum*, *Filipendula*, *Polygonum*, *Medicago* oder *Urtica*). Einher geht damit auch ein Habitatwechsel. Im Frühjahr wird die Art z.B. in offenen Feuchtgebieten fast nie registriert (obwohl sie hier sicherlich schlüpft, aber nicht bleibt), dagegen ist sie hier im Sommer durch Ei-Suche an *Lythrum salicaria* höchstet nachweisbar (Hermann n.p.).

Wie neuere Studien von WALLISDEVRIES & VAN SWAAY (2005) zeigen, scheint die Klimaerwärmung in Kombination mit den seit Jahrzehnten hohen Stickstoffeinträgen zu einer geringeren Erwärmung der bodennahen Straten in Mitteleuropa zu führen. Aufgrund der milden Winter und der guten Stickstoffversorgung beginnt die Vegetationsentwicklung früher und sich gut erwärmende Streu wird schnell von frischem (»kühlen«) Grün überwachsen. Hiervon könnten insbesondere als Larve überwinternde Arten, die ausgeprägtes Sonnverhalten im Frühjahr zeigen, wie z.B. *Euphydryas aurinia* oder *Melitaea cinxia* mit ihren schwarz gefärbten Raupen, negativ betroffen sein.

Bei vielen Arten mit boreal-montaner oder kontinentaler Verbreitung (z.B. *Erebia aethiops*, *E. ligea*, *E. medusa*, *Euphydryas maturna*, *Lasiommata maera*, *Limenitis populi*, *Lycaena virgaureae*, *L. hippothoe*, *L. alciphron*, *Polyommatus dorylas* oder *Parnassius mnemosyne*) sind seit Jahren Rückgänge zu verzeichnen, die häufig nicht befriedigend und nicht ausschließlich mit Veränderungen der Landschafts- oder Habitatstruktur zu erklären sind. Auffällig ist, dass von fast allen o.g. Arten noch in historischer Zeit (auch) Vorkommen aus mit-

tleren bis tiefen Lagen dokumentiert sind. Gerade die Letzteren waren jedoch überproportional stark vom Erlöschen betroffen, während sich die Vorkommen in Mittelgebirgsregionen vielfach deutlich besser zu behaupten vermochten (alle obigen Arten mit Ausnahme von *E. maturna*). Bei den wenigen, bis heute bestehenden Vorkommens-»Exklaven« tieferer Lagen handelt es sich um »Kontinentalitätsinseln« mit deutlich verkürzter Vegetationsperiode (Beispiel: weiträumig isoliertes Vorkommen von *Lycaena hippothoe* in Mittelwäldern des südlichen Steigerwaldes). Analog hierzu ist bei anderen Arten zu beobachten, dass sie in tieferen und mittleren Lagen obligatorische Lichtungsbewohner sind, während sie in höheren Lagen auch in Offenlandbiotopen an äußeren Waldrändern vorkommen. Nach eigenen Beobachtungen (Hermann n.p.) trifft dies in Baden-Württemberg z.B. auf *Argynnis adippe*, *Boloria euphrosyne*, *Erebia aethiops*, *E. ligea* und *Melitaea aethalia* zu (zur »Kontinentalität« des Lokalklimas von Kahlschlägen s. ELLENBERG 1986: 710).

Die Ursache für dieses Zusammenschmelzen von Arealen und besiedelbaren Habitaten dürfte wesentlich in der schleichenden Atlantisierung/Mediterranisierung des Klimas zu suchen sein. Von entscheidender Bedeutung scheinen dabei kalte Winter für diese Arten zu sein. Welche Faktoren genau für die Präimaginalstadien im Zusammenhang mit der Winterkälte bedeutsam sind, ist bislang jedoch noch völlig unzureichend erforscht. Denkbar wären höhere Energieverluste der Präimaginalstadien in länger werdenden frostfreien Winterphasen. Auch die Verpilzungs- und Parasitierungs-Raten könnten höher sein.

3.3 Wirtspflanzen

Zur elementaren Frage der Wirtspflanzenwahl liegen bisher nur teilweise befriedigende Ergebnisse vor (EBERT & RENNWALD 1991a, HERMANN 1999a; s. auch Kap. 2). Präferenzen für bestimmte Wirtspflanzen haben häufig einen genetischen Ursprung (JANZ 2003, NYLIN et al. 2005). Viele in der Literatur als oligo- oder polyphag beschriebene Falterarten weisen regional ausgeprägte Präferenzen für nur eine oder wenige Wirtspflanzenarten auf (FARTMANN 2004). Die Auswahl der Wirtspflanzen beruht meist stärker auf den sekundären Inhaltsstoffen als auf taxonomischen Aspekten (WAHLBERG 2001, BERGSTRÖM et al. 2004). Einen entscheidenden Einfluss auf die räumliche Variation der genutzten Pflanzen hat immer das zur Verfügung stehende Angebot an potenziellen Wirtspflanzen (SINGER 2003). So sind z.B. die Wirtspflanzen bei Arten, die in verschiedenen Ökoformen auftreten, meist deutlich unterschiedlich, da die Pflanzenarten unterschiedliche Standortansprüche haben. Die Populationen von *Aricia eumedon* nutzen an Trockenstandorten ausschließlich *Geranium sanguineum* als Wirtspflanze, während an Nassstandorten nur *G. palustre* als Raupennahrung relevant ist. Nur in wenigen Regionen des deutschen Verbreitungsareals – wie der baden-württembergischen Baar – besiedelt die oligophage Bläulingsart schwerpunktmäßig mesophile Standorte, auf denen Brachen und Säume mit *Geranium pratense* das Larvalhabitat darstellen (Hermann n.p.). Aus den Allgäuer (Nunner n.p.) und Salzburger Alpen (Gros n.p.) oder den Pyrenäen (Fartmann n.p.) sind Populationen bekannt, die an *Geranium sylvaticum* leben. In den Allgäuer Alpen werden wärmebegünstigte Standorte an südost- bis südwestexponierten Hanglagen zur Eiablage bevorzugt (Nunner n.p.).

Bei den grasfressenden Augenfaltern wurde lange Zeit angenommen, sie seien unspezifisch in der Wahl der Grasarten (WIKLUND 1984). Wie Untersuchungen aus Großbritannien und in neuerer Zeit auch aus Mitteleuropa zeigen, bestehen häufig Präferenzen für bestimmte Arten. So hat z.B. *Chazara briseis* eine Vorliebe für *Festuca ovina* agg. (KÖNIGSDORFER 1997, LEOPOLD 2001), *Erebia medusa* bevorzugt *Festuca ovina* agg. und *F. rubra* agg. (FARTMANN 2004). Nach wie vor ist der Kenntnisstand zum Wirtspflanzenpektrum der Augenfalterarten aber gering (BERGMAN 1999, DENNIS 2004).

Deutlich unterschiedliche Wirtspflanzenpräferenzen können auch zwischen ein- und mehrbrütigen Populationen einer Art bestehen. Die univoltinen Populationen von *Lycaena dispar* des nördlichen Mitteleuropa (Niederlande, Mecklenburg-Vorpommern) scheinen ausnahmslos *Rumex hydrolapathum* als Wirtspflanze zu wählen. Bei den mehrbrütigen Populationen erfolgt die Ablage dagegen an mehrere »nicht-saure« Ampferarten. Entsprechend weisen auch die Larvalhabitate deutliche Unterschiede auf (FARTMANN et al. 2001, s. auch Kap. 3.2).

Bei Gelege bildenden Arten ist häufig eine Erweiterung des Wirtspflanzenpektrums nach der Überwinterung zu beobachten. *Euphydryas aurinia*, *E. maturna* und *Melitaea cinxia* nutzen regional meist nur eine oder zwei Hauptwirtspflanzenarten zur Eiablage, von den älteren Larvenstadien wird insbesondere nach der Diapause dann häufig ein größeres Spektrum an Pflanzenarten befressen (BOLZ 2001, ANTHES & NUNNER 2006, DOLEK 2006, Fartmann n.p.). Ein Grund für den Übergang zur Polyphagie dürfte der gewachsene Nahrungsbedarf der großen Raupen im Frühjahr (s.u.) in Verbindung mit der geringen Verfügbarkeit der primären Futterpflanze nach der Diapause sein. Die Polyphagie der Raupen von *E. maturna* im Frühjahr (März–April) dient im Grenzgebiet Berchtesgaden-Salzburg offensichtlich in erster Linie der Überbrückung der Zeit vor der Belaubung der Eschen; sobald die Eschen wieder belaubt sind (Ende April–Anf. Mai), wechseln die Raupen (Ende L₅–L₆) wieder zur monophagen Lebensweise auf Jungeschen über (GROS & STÖHR 2000, GROS 2002).

3.3.1 Quantität der Nahrung

Ein ausreichendes Angebot an Nahrung ist essenziell für das Überleben der Raupen. Insbesondere Gelege bildende Arten, deren Larven gemeinschaftlich auf den Wirtspflanzen leben, sind auf große Mengen Nahrung in unmittelbarer Nähe zur Eiablagestelle angewiesen (GARCÍA-BARROS & FARTMANN submitted). Entsprechend häufig sind Präferenzen für große und aus der Vegetation herausragende Pflanzen beobachtet worden (PORTER 1992, DENNIS 1995, KÜER & FARTMANN 2005). In Mitteleuropa ist dies für *Euphydryas aurinia* (ANTHES et al. 2003a, b), *Maculinea alcon* bzw. *M. rebeli* (KOCKELKE et al. 1994, DOLEK et al. 1998, MEYER-HOZAK 2000a, b; KERY et al. 2001, ÁRNYAS et al. 2005, KÜER & FARTMANN 2005) oder *Melitaea aurelia* (EICHEL 2005) gut untersucht. Nicht immer klar zu trennen ist allerdings, ob große Pflanzen des Nahrungsangebots wegen präferiert werden und/oder leichter auffindbar sind; Hinweise deuten jedoch bei vielen Arten auf eine aktive Auswahl großer Pflanzen (FORSBERG 1987, J. A. THOMAS et al. 1991, PORTER 1992, DENNIS 1995).

Die Quantität der Nahrungspflanzen hat auch einen Einfluss auf die Größe der Larvenpopulationen. Für *Euphydryas aurinia* wurde im Voralpenland ein positiver Zusammenhang zwischen dem vorhandenen Angebot an *Succisa pratensis* und der Abundanz von Raupenspinsten nachgewiesen (Bräu & Nunner n.p.), in Böhmen erhöhte sich der Anteil belegter Wirtspflanzen mit der *Succisa*-Dichte (KONVIČKA et al. 2003).

3.3.2 Qualität bzw. Physiologie der Nahrung

Der Verwertbarkeit der Nahrung durch die Raupen hat eine entscheidende Bedeutung für eine erfolgreiche Entwicklung. Falterarten, die sich von nährstoffreichen, insbesondere stickstoffreichen Pflanzenteilen ernähren, haben häufig eine schnellere Larvalentwicklung und die Vitalität der Falter ist höher (SLANSKY & FEENY 1977, TABASHNIK 1982, MYERS 1985, BINK 1986, BOURN & THOMAS 1993, PORTER 1992, RAVENSCROFT 1994, GRUNDEL et

al. 1998, FARTMANN 2004). Eine erhöhte Larvenmortalität bei hohen Stickstoffgehalten in der Nahrung, wie es FISCHER & FIEDLER (2000) experimentell für *Lycaena tityrus* nachgewiesen haben, ist dagegen bislang selten beobachtet worden.

Die Anpassungen an die Nutzung möglichst gut verwertbarer Nahrung sind äußerst vielfältig. Ein großer Teil der mitteleuropäischen Tagfalter- und Widderchenarten ernährt sich als Raupe von Blüten oder Früchten, die ein enges C/N-Verhältnis aufweisen. BURGHARDT & FIEDLER (1996) konnten nachweisen, dass Raupen von *Polyommatus icarus*, die an Blüten von *Lotus corniculatus* fressen, ein deutlich höheres Gewicht haben, als blattfressende Individuen. Die meisten Arten, die sich in Mitteleuropa von Knospen, Blüten oder Früchten ernähren, gehören zur Familie der Lycaenidae (insbesondere Bläulinge s.str. und einige Zipfelfalter).

Blätter weisen in aller Regel ein ungünstigeres C/N-Verhältnis auf als die energiereichen Teile des Blütenstandes. Unter den »Blattfressern«, die die größte Gruppe in Mitteleuropa stellen, werden mehrere Strategien verfolgt, um an gut aufschließbare Nahrung zu gelangen. Viele Arten nutzen die Blätter von zarten *Kümmern*- und *Jungpflanzen*, denen das Festigungsgewebe noch weitgehend fehlt und die höhere Stickstoffgehalte aufweisen (BINK 1986, PULLIN 1986). In den meisten Fällen dürften kleinwüchsige Pflanzen vor allem aus mikroklimatischen Gründen bevorzugt werden, da sie an trockenen und Rohbodenreichen oder gut besonnten Standorten wachsen (s. Kap. 3.1). Ein weiterer Vorteil dürfte häufig aber auch eine gute Nahrungsverwertung sein. Eine Vorliebe für Kümmern- oder Jungpflanzen ist z.B. bei folgenden Arten beobachtet worden: *Argynnis adippe* (AUE 1930), *Colias hyale* (EBERT & RENNWALD 1991a), *Hesperia comma* (HERMANN & STEINER 1997, FARTMANN & MATTES 2003, FARTMANN 2004), *Lycaena phlaeas* (FARTMANN 2004), *Issoria lathonia* (LEDERER 1960, HERMANN 1999b), *Papilio machaon* (WEIDEMANN 1989a, 1995; ULRICH 2004), *Pieris rapae* (FARTMANN 2004), *Pyrgus trebevicensis* (GROS 1998a), *Vanessa atalanta* (EBERT & RENNWALD 1991a), *V. cardui* (EBERT & RENNWALD 1991a) oder *Zerynthia polyxena* (HÖTTINGER 2003). Die Bevorzugung von frischen Austrieben (z.B. nach Mahd) bzw. Jungtrieben ist z.B. für die drei »Nesselfalter« *Aglais urticae*, *Araschnia levana* und *Inachis io* belegt (EBERT & RENNWALD 1991a). Durch Verbiss geprägte und somit zu Neuaustrieb angeregte Pflanzen scheinen von *Euphydryas maturna* (BOLZ 2001) oder *Hesperia comma* (FARTMANN & MATTES 2003, FARTMANN 2004) präferiert zu werden. *Thecla betulae* scheint eine Vorliebe für Schlehen mit Stockausschlägen zu haben (FARTMANN & TIMMERMANN 2006). Der für die Raupen optimale physiologische Zustand der Wirtspflanzen hängt in diesen Fällen stark von Störungen ab (s. auch FARTMANN & MATTES 2003, FARTMANN 2004, 2006b).

Viele Arten ernähren sich bevorzugt von den energiereichen Meristemgeweben der Blattspitzen. Unmittelbar an die Blattspitzen legen *Aglais urticae* (ROER 1965), *Gonepteryx rhamni* (EBERT & RENNWALD 1991a, FARTMANN 2004) oder *Polygonia c-album* (EBERT & RENNWALD 1991a) ihre Eier ab. Die ausgewachsenen Raupen von *Melanargia galathea* fressen Gräser von den Blattspitzen ausgehend (FARTMANN 2004).

Besonders angewiesen auf leicht zu verwertende Nahrung (mechanisch und physiologisch) sind die ersten Larvenstadien. Dies trifft auch vielfach auf die oben genannten Beispiele zu. Nach ASHER et al. (2001) fressen die Jungraupen von *Melanargia galathea* besonders an schwach sklerotisierten Grasarten, wohingegen die älteren Larven auch Pflanzen mit höherem Rohfaseranteil annehmen. Beim Apollofalter (*Parnassius apollo*) fressen Junglarven bis zum 3. Stadium nur den Vegetationskegel an den Triebspitzen rotblättriger Pflanzen (GEYER & DOLEK 1995), danach können dann alle Blätter als Nahrung dienen. Die Meidung grünblättriger Pflanzen durch die Jungraupen hängt unter anderem mit dem

hohen Wassergehalt zusammen, der bei den Raupen zu Durchfall führt (DOLEK 2006). Die Jungraupen von *E. maturna* fressen die untere Blattschicht der Eschenfiedern und lassen die obere Cuticula über; zusätzlich werden einzelne Blattstängel etwas abgenagt, um die Blätter zu schwächen und dadurch weicher zu machen (GROS 2002a).

3.3.3 Phänologie der Wirtspflanze

Bei der Mehrzahl der mitteleuropäischen Tagfalter- und Widderchenarten bestehen ausgeprägte Präferenzen für bestimmte Ablagesubstrate (s. Kap. 3.4). Die Ablage der Eier erfolgt häufig unmittelbar angrenzend an die spätere Nahrungsquelle der Raupen. Bei den Taxa, die als Raupe auf eine Nahrung angewiesen sind, die nur einen begrenzten Zeitraum im Jahr vorhanden ist (z.B. Blüten oder Früchte), also insbesondere Bläulinge, ist eine weitgehende Synchronisationen zwischen Pflanzen- und Falter-Phänologie sowie Eiablage unabdingbar.

Alle fünf mitteleuropäischen *Maculinea*-Arten legen ihre Eier bevorzugt an Knospen und Blüten der Wirtspflanze. *Maculinea nausithous* und *M. teleius* sind die beiden einzigen Arten aus dieser Gruppe, die mit *Sanguisorba officinalis* dieselbe Wirtspflanze nutzten (J. A. THOMAS & ELMES 2001). Beide Arten präferieren vermutlich aus Gründen der Konkurrenzvermeidung unterschiedliche phänologische Stadien der Pflanzen: *Maculinea teleius* legt die Eier in noch grüne, unaufgeblühte Blütenköpfchen, während *M. nausithous* sich rötende bis aufgeblühte Köpfchen größerer Pflanzen belegt (J. A. THOMAS 1984, FIGURNY & WOYCIECHOWSKI 1998, GEISSLER-STROBEL 1999, GROS & STÖHR 2000). Wie J. A. THOMAS & ELMES (2001) zeigen, ist ein einzelnes Blütenköpfchen für die jeweilige *Maculinea*-Art häufig nur zwei bis fünf Tage zur Eiablage geeignet. An einer einzelnen Pflanze finden sich in aller Regel über einen Zeitraum von 15 Tagen immer Köpfchen im richtigen phänologischen Zustand.

Der Flugzeithöhepunkt von *Maculinea rebeli* liegt in Mitteleuropa Mitte bis Ende Juni (EBERT & RENNWALD 1991b, FARTMANN 2004), somit kurz vor dem Blühbeginn der Hauptwirtspflanze *Gentiana cruciata* (ROSENBAUER 1996). Teilweise wurden auch Eiablagen an *Gentiana germanica* beobachtet (RETZLAFF 1973, ELMES & THOMAS 1987, FARTMANN 2004). Obwohl der Nachweis einer erfolgreichen Entwicklung der Raupen von *Maculinea rebeli* bislang fehlt, erscheint dies aufgrund der Physiologie von *Gentiana germanica* möglich. Der Hauptgrund für die geringe Nutzung von *Gentiana germanica* zur Eiablage dürfte, neben der generell geringen Biomasse der Wirtspflanze, die unterschiedliche Phänologie von Falter und Pflanze sein. Die Triebe von *Gentiana germanica* erscheinen erst Ende Juni und die Blütezeit beginnt unter normalen Verhältnissen im August (ROSENBAUER 1996).

3.3.4 Randeffekte

Randeffekte (*edge effects*) spielen neben dem Mikroklima und der Raumstruktur eine große Rolle bei der Wahl der Eiablagestelle. Häufig kommt es zu Eiklumpungen am Rand einer Wirtspflanze oder eines Pulks von Wirtspflanzen. Zu Randeffekten liegen aus Großbritannien relativ intensive Forschungen, meist an Weißlingen vor (COURTNEY & COURTNEY 1982, DENNIS 1983a, b, 1984, 1985; COURTNEY 1986, JONES 1991). DENNIS (1984) hat die drei verschiedenen Formen des Randeffekts detailliert beschrieben: Beim *Dichteffekt* (*density effect*) weisen die Abschnitte mit der höchsten Wirtspflanzendichte die geringste Eidichte auf. Der Grund hierfür ist die größere Auffälligkeit von Solitärpflanzen

im Vergleich zu jeder Einzelpflanze in einer Gruppe von Pflanzen. Dichteeffekte wurden z.B. bei *Anthocharis cardamines* (DENNIS 1983a, b; COURTNEY 1986) sowie *Pieris napi* und *P. rapae* (COURTNEY 1986) beobachtet. Der Dichteeffekt ist ein sehr weit verbreitetes Phänomen. So lassen sich z.B. die höchsten Eikonzentrationen von *Hamearis lucina* auf Solitärpflanzen nachweisen (FARTMANN 2004, 2006a). Der Dichteeffekt lässt sich im Übrigen auch bei der Erfassung von Präimaginalstadien nutzen, indem ganz gezielt (oder ausschließlich) die abseits vom Pulk wachsenden Wirtspflanzen auf Eier oder Raupen kontrolliert werden (»erfolgsorientierte Suche«, s. HERMANN 2006).

Unter dem *Randeffekt i.e.S.* (oder Echter Randeffekt) versteht man die Ablage von Eiern am Rand von größeren Wirtspflanzengruppen. Dieses Verhalten wird in aller Regel damit erklärt, dass Weibchen bei ihrer Suche nach Wirtspflanzen die nächste sichtbare Pflanze ansteuern und dabei immer zuerst auf die Ränder von Pflanzengruppen stoßen. Andererseits kann auch die Wirtspflanzenqualität und Zugänglichkeit der Pflanzen an den Rändern günstiger sein (DENNIS 1984, 1985).

Der *Nischeneffekt (recess effect)*, bei dem die Ablage der Eier an Wirtspflanzen in Spalten, Nischen oder Mulden, die an Hecken, Mauern oder Rohboden usw. angrenzen, erfolgt, kann verschiedene Ursachen haben. Solche Ablageorte weisen häufig ein günstiges Mikroklima auf (PORTER 1992). Zudem bieten die Eiablageorte meist einen besseren Schutz vor Prädatoren oder dem Fraß durch Herbivoren (DENNIS 1983c). Systematische Untersuchungen zum Nischeneffekt liegen aus Mitteleuropa nicht vor, dennoch lassen sich aus vielen Studien Nischeneffekte ableiten. Bei verschiedenen Arten, die durch Störungen geprägte Larvalhabitate nutzen (s. FARTMANN 2004, 2005b), kommen Nischeneffekte zum tragen. Alle drei heimischen Arten der Gattung *Lasiommata* bevorzugen vor Regen geschützte Nischen unter Überhängen zur Eiablage (HERMANN 1999a, Gros n.p., Hermann n.p.; s. auch DENNIS 1983c).

3.4 Ablagesubstrat

Der Wahl des Ablagesubstrates kann eine ebenso große Bedeutung für die erfolgreiche Entwicklung von Ei und Raupe zukommen, wie der des Mikrohabitates (s.o.). Zunächst wäre generell eine *Ablage der Eier auf die spätere Nahrungsquelle* zu erwarten (WIKLUND 1984). Dies ist bei mindestens zwei Dritteln der in Deutschland vorkommenden Arten auch die Regel (134 Arten bzw. 66 %, Tab. 1). Diese Gruppe kann in drei Gilden unterteilt werden (GARCÍA-BARROS & FARTMANN submitted): 1. Arten mit Ablage an energiereichen Substraten wie jungen Trieben, Knospen, Blüten und Früchten (23 Arten bzw. 11 %): Hierzu zählen viele der Bläulinge im engeren Sinn, *Callophrys rubi* sowie *Anthocharis cardamines* und *Carcharodus lavatherae* (s.o.). 2. Arten mit (grünen) Blättern als Ablagesubstrat. Sie machen den größten Teil der mitteleuropäischen Arten aus (mindestens 100 Arten bzw. 49 %). Zur 3. Gruppe zählen Arten, deren Eier an ausdauernde und ungenießbare Teile der Wirtspflanze wie z.B. den Stamm und verholzte Äste gelegt werden. Sie umfasst nur 11 Arten (6 %). In Deutschland zählen hierzu eine Reihe von als Ei überwinternden und an Gehölzen oder Bäumen lebenden Zipfelfaltern (*Thecla betulae*, *Neozephyrus quercus* und alle fünf *Satyrium*-Arten). Die Eiüberwinterer sind auf Substrate angewiesen, die nicht verdriftet werden können oder verfaulen (WIKLUND 1984). Die Möglichkeit einer erfolgreichen Überwinterung der Eier wird durch ein erhöhtes Sterblichkeitsrisiko für die frisch geschlüpften Raupen auf ihrem Weg zur Nahrungsquelle erkaufte. Darüber hinaus legen die drei als Imagines überwinternden *Nymphalis*-Arten (*N. antiopa*, *N. polychloros* und *N. xanthomelas*) ihre Eier an die ungenießbaren Äste der Wirtspflanze.

Weitere 14 Arten (7 %) *nutzen teilweise die Wirtspflanze zur Eiablage*. Auch hierbei handelt es sich häufig um Eiüberwinterer. Da die oberirdischen Teile der Wirtspflanzen nur

zum Teil den Winter überdauern, müssen sie teilweise auf nicht verfaulende Substrate in Nähe der Wirtspflanze ausweichen. *Parnassius apollo*, einzelne Bläulinge (*Lycaena virgaureae*, *P. idas* [Eier der 2. Generation] oder *Polyommatus coridon*) zählen hierzu. Weitere Arten, die regelmäßig Wirtspflanzen und angrenzende Substrate zur Eiablage nutzen, finden sich bei den Perlmutter- und den Augenfaltern (z.B. Gattungen *Coenonympha* und *Hipparchia*). Aber auch bei Arten, die normalerweise an die Wirtspflanze ablegen, kann es unter bestimmten Bedingungen gehäuft zu Ablagen an andere Substrate kommen. Nach ANTHES et al. (submitted) legt *Hamearis lucina* im bayerischen Alpenvorland auch regelmäßig an andere Pflanzen als die Wirtspflanze ab, wenn diese für die Weibchen schlecht zugänglich ist.

Mit 16 Arten legt ein erheblicher Teil (9 %) *nicht an die spätere Wirtspflanze* ab. Insbesondere für einige Augenfalter trifft dies zu. Nach WIKLUND (1984) wird das Ablageverhalten der Satyrinae durch die Häufigkeit der Wirtspflanze bestimmt. Arten, deren Raupen eine Vielzahl von Grasarten nutzen bzw. deren Wirtspflanze generell häufig ist, sind nicht auf die Ablage an die Wirtspflanze angewiesen. Diese Arten lassen die Eier einfach fallen (»Eistreuer«). Obligate Eistreuer sind in Deutschland *Aphantopus hyperantus*, *Arethusana arethusana*, *Brintesia circe*, *Melanargia galathea*, *Minois dryas* und *Lopinga achine*. Zu den fakultativen Eistreuern zählen *Maniola jurtina* und *Pyronia tithonus*. Besonderheiten stellen *Parnassius mnemosyne* und *Argynnis paphia* dar. Da die Wirtspflanzen zur Flugzeit des Schwarzen Apollos meist oberirdisch nicht mehr vorhanden sind, kann die Ablage gar nicht an die Pflanzen erfolgen. Die Weibchen orten die Anwesenheit von Wirtspflanzen vermutlich über den Geruch der Knollen (LOCHER 1912). Die Ablage erfolgt durch Fallenlassen der Eier oder an ausdauerndes Material (LOCHER 1912, WIKLUND 1984). Der Kaisermantel legt die Eier an die Borke von Bäumen (MAGNUS 1950), ausnahmsweise auch an Zaunpfähle ab (Hermann n.p.). In allen genannten Fällen müssen die L₁-Raupen selbstständig die Wirtspflanzen aufsuchen.

Bei 39 Arten (19 %) ist das *Ablagesubstrat nicht eindeutig bekannt*. Dies gilt insbesondere für die Augenfalter (32 [74 %] der 43 Arten) und hier schwerpunktmäßig für die rein alpin verbreiteten Arten.

Die Morphologie der Eier weist unterschiedliche Anpassungen an die Ablagesubstrate auf. Arten, die einen festen Halt auf einem haarigen Untergrund benötigen (z.B. viele Bläulinge) oder lange mit dem Substrat verbunden sein müssen (Zipfelfalter), weisen meist eine breite und flache Basis auf. Das andere Extrem sind Eistreuer, denen eine Anheftungsbasis ganz fehlt (PORTER 1992).

In Abhängigkeit von der Ablagestelle kann auch die Dicke der Eischalen unterschiedlich ausfallen: Die Arten des *Maculineaalcon*-Komplexes (*M.alcon* und *M.rebeli*) legen ihre Eier exponiert an den Blütenstand der Wirtspflanze. Um die Prädations- und Parasitierungs-Raten gering zu halten, sind die Eischalen außergewöhnlich dick und die Raupen schlüpfen auf der dünnhäutigen Unterseite des Eis. Die anderen drei mitteleuropäischen *Maculinea*-Arten legen ihre Eier gut versteckt in den Blütenköpfen ab und weisen entsprechend dünnere Eischalen auf (J. A. THOMAS et al. 1991).

Ähnlich wie die Wirtspflanzen bei bi- oder multivoltinen Arten zwischen den Generationen verschieden sein können (s. Kap. 3.3), kann dies auch für die Ablagesubstrate gelten. In Mitteleuropa nutzen die beiden Generationen von *Spialia sertorius* unterschiedliche Ablagestellen: Weibchen der 1. Generation legen ihre Eier in noch nicht aufgeblühte Knospen, im Spätsommer erfolgt die Eiablage dann auf die Blätter (SBN 1997, HERMANN 1998, 1999a). Die Weibchen der 1. Generation von *Plebeius idas* heften die Eier an die Triebspitzen oder Blütenstände der Wirtspflanze. Die überwinterten Eier der Sommer-

generation werden dagegen bodennah – wohl vor allem – an verholztes Material angebracht (MALICKY 1961, EBERT & RENNWALD 1991b).

3.5 Prädation, Parasitoide und Konkurrenz

Verluste durch Räuber, Parasitoide oder aufgrund von Konkurrenz können einen entscheidenden Einfluss auf die Überlebensraten von Präimaginalstadien haben. Die höchsten Mortalitätsraten weisen in aller Regel die Raupen, gefolgt von Puppen und schließlich Eiern auf (WARREN 1992). Entsprechend haben Schmetterlinge eine Vielzahl von Strategien entwickelt, der Mortalität entgegenzuwirken. Langlebige *Eier* sind häufig kryptisch gefärbt (BRAKEFIELD & SHREEVE 1992). Typische Beispiele hierfür sind in Mitteleuropa die Zipfelfalter *Satyrium acaciae* und *S. pruni* oder *Argynnis adippe* und *A. niobe*. Viele Arten verbergen die Eier in den Blütenköpfen (s. auch Kap. 3.4). Die *Thymelicus*-Arten deponieren die Eier versteckt in Blattscheiden. Die Ablage der Eier in geringer Höhe, wie sie für viele Arten scharf beweideter Magerrasen typisch ist, kann unter anderem als Strategie zur Vermeidung von Prädation durch Verbiss interpretiert werden.

Bei Gelege bildenden Arten spielt die Vermeidung von Prädation, Parasitoidenbefall und Konkurrenz eine besondere Rolle. Die Entdeckung eines Geleges durch Feinde oder Parasitoide, kann einen großen Teil des Reproduktionserfolges eines Weibchens in Frage stellen. Räubern oder Parasitoiden, die vor allem visuell ihre Beute suchen, weichen nahezu alle Gelege bildenden Arten durch Ablage auf die Blattunterseiten aus; insbesondere, wenn die Eier keine Abwehrstoffe enthalten (BRAKEFIELD & SHREEVE 1992).

Die Vermeidungs- und Abwehrmechanismen von *Raupen* gegenüber Feinden oder Parasitoiden sind vielfältig. Das Gros der Arten weist mimetische Färbungen auf (z.B. Vogelkot-Mimese bei *Papilio machaon*- und *Iphiclides podalirius*-Jungrauen oder *Polygonia c-album*-Raupen). Mimese ist auch bei Puppen verbreitet (z.B. *Satyrium pruni*). Raupen mit ungenießbaren Inhaltsstoffen zeigen häufig eine Warnfärbung (z.B. Zygaeninae). Die Tagesperiodik vieler Schmetterlingsraupen ist ebenfalls vor dem Hintergrund einer Verlustminimierung zu sehen. Die älteren Raupen der meisten Augenfalter sind nachtaktiv. Tagsüber halten sie sich häufig in Grashorsten versteckt auf, hier sind sie gut vor Feinden und Parasitoiden, aber auch vor Verbiss oder Mahd geschützt (BRAKEFIELD & SHREEVE 1992). Die ersten Larvenstadien vieler Augenfalterarten können dagegen auch am Tage beobachtet werden. Aufgrund ihrer geringen Größe fallen sie Räubern nicht so schnell auf. Die Raupen aller Hesperiiidae leben in Blatttüten, auch dies mindert Verluste durch Feinde.

Unter den Parasitoiden gibt es Generalisten mit einer Vielzahl potenzieller Wirte sowie Spezialisten, die auf eine oder wenige Arten beschränkt sind (WARREN 1992). Generell scheint der Parasitoidendruck in langlebigen Habitaten höher zu sein als in Temporärlebensräumen (OHSAKI & SATO 1990). Studien von OHSAKI (1982) zeigten, dass Weibchen von *Pieris rapae* ihre Schlupfporte verlassen, um neue Habitate für die Eiablage aufzusuchen. Durch diese Strategie kann *P. rapae* dem Parasitoiden *Cotesia glomerata* immer wieder entweichen, bevor dieser die neu besiedelten Habitate erreicht hat. An drei *Pieris*-Arten (*P. rapae*, *P. melete* und *P. napi*) wiesen OHSAKI & SATO (1994) nach, dass die Präferenzen für Wirtspflanzen einen Kompromiss zwischen Parasitoid-Vermeidung und günstiger Wirtspflanzen-Qualität darstellen. Weibchen von *Melitaea cinxia* wählen Wirtspflanzen mit hoher Konzentration an Catapol (einem Irido-Glycosid) zur Eiablage aus, um einem Befall der Larven durch Parasitoide zu entgehen (NIEMINEN et al. 2003).

Wie hoch entwickelt die Möglichkeiten von *Parasitoiden* sind, ihre Opfer ausfindig zu machen, zeigen aktuelle Studien an *Trichogramma brassicae* und *Pieris brassicae* (FATOUROS et al. 2005). Die Schlupfwespen werden durch den Duft eines Anti-Aphrodisiakums angelockt, das das Männchen von *Pieris brassicae* bei der Begattung an das Weibchen abgibt, um die Attraktivität für andere Männchen zu mindern. Nachdem die Wespe durch den Geruch auf das Weibchen aufmerksam wurde, setzt es sich an diesem fest und lässt sich bis zu den Eiablagestellen transportieren, um dort die Eier zu befallen. Besonders empfindlich auf Parasitoiden-Befall reagieren naturgemäß Arten, die ihre Eier in Form von Gelegen absetzen. Entsprechend stark können Populationsschwankungen bei diesen Arten sein. PORTER (1983) konnte Mortalitätsraten von bis zu 85 % durch den Parasitoiden *Apanteles bignellii* bei *Euphydryas aurinia*-Raupen in Großbritannien nachweisen. In Mitteleuropa ist der Kenntnisstand zum Einfluss von Parasitoiden auf Tagfalter und Widderchen noch äußerst gering. Lediglich für die Zygaeninae liegen umfassendere Informationen über die Parasitoide einzelner Arten vor (HOFMANN 1994). KÜHNE et al. (2001) führen die bislang aus Mitteleuropa bekannten Parasitoide von *Lycaena dispar* auf. ANTON et al. (2005a) zeigen, dass die Parasitierungsraten von *Maculinea nausithous*-Raupen durch die Schlupfwespe *Neotypus melanocephalus* in kleinen Habitaten höher sind als in großen.

Die Kenntnisse zum Einfluss von *Prädatoren* auf Präimaginalstadien sind gering. Prinzipiell kommen bei kleinen bzw. frühen Entwicklungsstadien vor allem Arthropoden als Räuber in Frage, während spätere bzw. ältere Stadien meist Vögeln oder kleinen Säugern zum Opfer fallen. Kannibalismus als Form der Prädation betrifft vor allem junge Stadien. Bei der Mehrzahl der mitteleuropäischen Arten tritt Kannibalismus aber nicht auf (WARREN 1992). WEBB & PULLIN (1996) konnten am Beispiel univoltiner niederländischer und britischer Populationen von *Lycaena dispar* eine starke Prädation vor der Überwinterung durch Invertebraten und nach der Diapause starke Verluste durch Vertebraten nachweisen.

Innerartliche *Konkurrenz* kommt ebenfalls besonders bei Gelege bildenden Arten zum tragen. Um Nahrungsengpässe zu vermeiden, präferieren vieler dieser Arten große Wirtspflanzen zur Eiablage (s. Kap. 3.3). Aber auch bei Arten, die ihre Eier einzeln ablegen, spielt Konkurrenz um Nahrungsressourcen eine Rolle. Pflanzen, die bereits mit Eiern der eigenen Art belegt sind oder Fraßspuren aufweisen, werden häufig gemieden, um Verluste durch Konkurrenz oder Kannibalismus zu vermeiden (PORTER 1992, WATANABE & YAMAGUCHI 1993, SATO et al. 1999). Hohe Belegungsraten der Wirtspflanzen mit Eiern führen bei *Maculinea alcon* zu Verlusten aufgrund von Konkurrenz unter den Larven (BRÄU et al. 2006). Zwischenartliche Konkurrenz von Schmetterlingen als wichtiger Mortalitätsfaktor wurde bislang kaum berücksichtigt. BRÄU et al. (2006) konnten bei den Jung-raupen von *Maculinea alcon* im Bayerischen Voralpengebiet eine starke Nahrungs-konkurrenz mit den Larven der Langhornmotte *Nemophora vioellus* nachweisen.

3.6 Gelegegrößen

Die Ablage einzelner Eier oder großer Gelege stellen die beiden Extreme in einem Kontinuum dar, dem unterschiedliche ökologische Strategien zugrunde liegen: Durch die Verteilung der einzelnen Eier über eine größere Anzahl von Eiablageplätzen wird eine Risikostreuung für Eier und Larven hinsichtlich Konkurrenz, Prädation und Parasitoiden-Befall erreicht. Für die Weibchen steigt im Gegenzug das Risiko der Prädation aufgrund der größeren Auffälligkeit durch die zunehmende Flugaktivität (PORTER 1992). Ob Eier einzeln, in Form von kleinen Gruppen oder Gelegen abgelegt werden, ist artspezifisch fixiert.

Die überwiegende Zahl der deutschen Tagfalterarten legt die Eier einzelnen ab (142 Arten bzw. 70 %). Bei 10 Arten (5 %) erfolgt die Eiablage in kleineren Gruppen mit bis zu 15 Eiern: Hierzu zählen drei *Jordanita*-Arten, *Zygaena osterodensis*, die drei heimischen *Thymelicus*-Arten (hier in Form von Reihen in den Blattscheiden), *Pieris bryoniae* und *Boloria eunomia* sowie *Araschnia levana* (Türme). *Aglaope infausta*, alle *Zygaeninae* (außer *Zygaena osterodensis*), *Aporia crataegi*, *Pieris brassicae* sowie fast alle *Nymphalini* setzen ihre Eier in Form von Gelegen ab. Mit insgesamt 33 Arten machen sie einen Anteil von 16 % aus. Bei den restlichen 18 Arten (9 %) war keine eindeutige Zuordnung möglich.

Die Klumpung der Eier bei Gelege bildenden Arten erlaubt den Weibchen, mehr Zeit in andere Aktivitäten, wie die Auswahl des Eiablagehabitates, der Wirtspflanze (SINGER 2004) oder in die Nektaraufnahme zu investieren. Voraussetzung für die Ablage von Gelegen ist eine große Anzahl an voll entwickelten (und befruchteten) Eizellen. Dies hat allerdings ein hohes Körpergewicht und damit eine reduzierte Ausbreitungsfähigkeit zur Folge (BOGGS & NIEMINEN 2004). Da die Raupen der meisten Arten – insbesondere vor der Überwinterung (z.B. *Euphydryas*- und *Melitaea*-Arten) – gemeinschaftlich auf den Wirtspflanzen leben, stellen große Wirtspflanzen bzw. eine ausreichende Anzahl von Wirtspflanzen in unmittelbarer Nähe eine Grundvoraussetzung für die erfolgreiche Entwicklung der Raupen dar (PORTER 1992). Ein Wechsel der Wirtspflanzen bedeutet aber ein größeres Prädationsrisiko für die Raupen (DETHIER 1959, PORTER 1992, CLARK & FAETH 1998, ANTHES et al. 2003b). Um die Prädationsgefahr zu minimieren, enthalten Eier häufig Toxine und sind aposematisch gefärbt, Raupen bilden Gespinste zum Schutz vor Parasitoiden und kleinen Prädatoren aus (SILLÉN-TULLBERG 1988, SILLÉN-TULLBERG & LEIMAR 1988, VULINEC 1990, PORTER 1992).

Die Größe der Gelege hängt von der Falterart, dem Eivorrat und vom Nahrungsangebot für die späteren Larven ab (PILSON & RAUSHER 1988, VASCONCELLOSNETO & MONTEIRO 1993, LE MASURIER 1994). Nach PORTER (1992) passen z.B. die Weibchen von *Hamearis lucina* die Anzahl der Eier pro Gelege an die Pflanzengröße an. Wie eine Analyse der Eiablagepräferenzen von *H. lucina* in allen wichtigen Habitattypen der Art in Deutschland zeigt, sind die Weibchen in der Lage, die Gelegegröße auf das für die Raupen zur Verfügung stehende Nahrungsangebot in Abhängigkeit von der Wirtspflanzen-Häufigkeit und dem Klima abzustimmen: In allen drei Untersuchungsgebieten (Schönbuch, BW; Allgäu, BY und Diemeltal, NRW bzw. HES) werden in der Mehrzahl der Fälle ein bis zwei Eier abgelegt und Gelege mit bis zu fünf Eiern kommen regelmäßig vor. Größere Gelege gab es nur einmal in den trockenen und warmen Kalkmagerrasen des Diemeltales, selten auf den Sturmwurfflächen bzw. Waldschneisen des Schönbuchs, aber vergleichsweise häufig in den feuchten Moor-Ökosystemen des Allgäus mit maximal 22 Eiern (ANTHES et al. submitted).

3.7 Myrmekophilie

Ameisen sind in nahezu allen terrestrischen Ökosystemen mit hohen Individuenzahlen vertreten (MASCHWITZ & FIEDLER 1988). Folglich haben viele Tierarten und -gruppen Anpassungen entwickelt, um Ameisen nicht zum Opfer zu fallen und mit ihnen zu leben. Besonders hoch entwickelt sind die symbiotischen Beziehungen zwischen Ameisen und Bläulingen. Bei der Evolution des Wirkungsgeflechts zwischen Bläulings-Raupen und Ameisen können nach MASCHWITZ & FIEDLER (1988) verschiedene Stufen unterschieden werden: Die unterste Stufe stellt die friedliche Koexistenz zwischen Bläulings-Raupe und Ameise dar (*Myrmekoxenie*). Die Raupen sind mechanisch durch ihre vergleichsweise dicke Haut und die Ausbildung von zwei Rücken- und Seitenwülsten gut vor Ameisenbis-

sen geschützt (MALICKY 1969). Darüber hinaus weist die Haut eine Vielzahl von Drüsen (Porenkuppelorganen) auf, durch die Duftstoffe abgesondert werden können und die Raupe zudem mit einem Film von Aminosäuren überzogen werden (PIERCE 1984). Die Duftstoffe dienen der Beruhigung bzw. Befriedung (so genannte Allomone) der Ameisen bzw. imitieren Ameisen-Pheromone (MALICKY 1969, MASCHWITZ & FIEDLER 1988, FIEDLER 1990a). Zu den myrmekoxenen Arten zählen in Deutschland alle sechs *Lycaena*-Arten (bei *Lycaena dispar* ist der Status nicht eindeutig), *Hamearis lucina*, *Neozephyrus quercus*, *Polyommatus glandon*, *P. optilete*, *Satyrium acaciae* und *S. pruni* (FIEDLER 1991). Eigentliche *Myrmekophilie* und damit eine Symbiose wird erst durch die Ausbildung einer dorsalen Honigdrüse und der so genannten Tentakeln erreicht. Die Raupen der Bläulinge fungieren als lebende Nahrungsspender (Trophobionten) für die Ameisen, indem sie zuckerhaltige Sekrete und Aminosäuren über die Honigdrüse bereitstellen. Im Gegenzug werden sie von den Ameisen vor Feinden geschützt. Die Tentakeln sondern wahrscheinlich Alarmpheromone für die Ameisen aus, so dass sie besonders aufmerksam gegenüber potenziellen Raupenfeinden sind (FIEDLER & MASCHWITZ 1987, FIEDLER 1988, MASCHWITZ & FIEDLER 1988). Dies trifft auf die meisten Bläulinge zu. Als letzte Stufe der Entwicklung kann bei den mitteleuropäischen *Maculinea*-Arten der *Kleptoparasitismus* unter Einsparung des Tentakelorgans beobachtet werden. Als Kleptoparasiten werden Raupen bezeichnet, die Brut stehlen oder von Arbeiterinnen Futter erbetteln.

Mit am besten untersucht sind die Beziehungen zwischen Ameisen und Bläulingen bei ebendiesen *Maculinea*-Arten. Die Larven leben zunächst zwei bis drei Wochen fressend in den Blüten der spezifischen Wirtspflanzen. Nach der dritten Häutung lassen sie sich auf den Boden fallen, um dort von Ameisen aus der Gattung *Myrmica* aufgelesen und in das Nest getragen zu werden (J. A. THOMAS 1984, ELMES et al. 1991). In den Nestern verfolgen die Arten zwei unterschiedliche Strategien. Die Raupen des *Maculinea alcon*-Komplexes (*M. alcon* und *M. rebeli*) imitieren Ameisen-Larven und lassen sich füttern (ELMES et al. 1991, J. A. THOMAS & ELMES 1998, J. A. THOMAS et al. 1998). Die Raupen der anderen drei *Maculinea*-Arten (*M. arion*, *M. nausithous* und *M. teleius*) ernähren sich dagegen räuberisch von der Brut (J. A. THOMAS & WARDLAW 1990, 1992). Letzterer Fall beeinträchtigt die Ameisenkolonien so stark, dass sich deutlich weniger Falter erfolgreich entwickeln können. Die Dichten der Kuckucks-Arten sind im Freiland um bis das Sechsfache höher als die der räuberischen *Maculinea*-Arten (J. A. THOMAS & WARDLAW 1992).

Die Nutzung der Wirtsameisenarten ist für jede der Arten spezifisch, variiert aber regional. Inzwischen liegen relativ viele Informationen über die in verschiedenen Räumen Mitteleuropas genutzten Wirtsameisen vor (KOCKELKE et al. 1994, PAULER et al. 1995, ELMES et al. 1994, 1998; GADEBERG & BOOMSMA 1997, GEISSLER-STROBEL 2000, MEYER-HOZAK 2000a, b; STETTNER et al. 2001, ALS et al. 2002, ROHLFS 2002, STANKIEWICZ & SIELEZNIEW 2002a, b; GROS 2002b, SIELEZNIEW et al. 2003, F. M. STEINER et al. 2003, SIELEZNIEW & STANKIEWICZ 2004a, STANKIEWICZ et al. 2005).

Aufgrund der Bedeutung der Wirtsameisen für das Überleben myrmekophiler Arten, sollte die Präsenz der spezifischen Ameisen eine große Rolle bei der Eiablage spielen. Dies wird aber nur durch Daten von van DYCK et al. (2000) und WYNHOFF (2001) gestützt. Dem stehen eine Reihe von Untersuchungen an *Maculinea*-Arten gegenüber, die keine Abhängigkeit der Auswahl des Eiablageortes vom Vorkommen der Wirtsameise nachweisen konnten (J. A. THOMAS 1984, 2002; J. A. THOMAS et al. 1989, 1997; ELMES et al. 1994, 1996, 1998; KOCKELKE et al. 1994, PAULER et al. 1995, MEYER-HOZAK 2000a, b; STETTNER et al. 2001, J. A. THOMAS & ELMES 2001, ALS et al. 2002).

4 Ausblick

Wie die vorausgegangenen Ausführungen zeigen, erlebt die larvalökologische Forschung in Mitteleuropa gerade einen Boom. Dennoch besteht noch auf vielen Gebieten ein hoher Forschungsbedarf. An dieser Stelle wollen wir Anregungen zur Intensivierung der larvalökologischen Forschungen und Nutzung der gewonnenen Erkenntnisse geben.

Bei nahezu allen mitteleuropäischen Arten besteht ein generell hoher Forschungsbedarf zu den *Larvalhabitaten*. Im Besonderen gilt dies für Augenfalter und alle alpinen Arten. Neben den Lebensräumen der Eier und Raupen wären Kenntnisse zu den Verpuppungsorten sehr wichtig. Obwohl dies bei den meisten Arten methodisch sehr schwierig ist, können Puppen aufgrund der fehlenden Mobilität ein ökologisches Nadelöhr darstellen. Hier könnten z.B. Zuchten unter Freilandbedingungen hilfreich sein.

Die Mehrzahl der vorliegenden larvalökologischen Daten aus Mitteleuropa beruht auf geringen Stichprobengrößen und teilweise unsystematischen Erhebungen. Auch Studien mit umfangreicher Datenbasis haben meist nur deskriptiven Charakter. Hieraus lassen sich reale Präferenzen für eine Wirtspflanze, bestimmte Raumstrukturen, Expositionen usw. nur begrenzt ableiten. Dies geht nur durch *Präferenzanalysen* bei denen die genutzten Wirtspflanzen oder Habitate dem zur Verfügung stehenden Angebot gegenüber gestellt werden.

Aufgrund der vielfältigen Wechselwirkungen von Umweltfaktoren im Freiland, ist es häufig schwierig, die Einflussstärke eines Einzelfaktors auf einen Parameter zu bestimmen. Hier helfen sehr oft nur *experimentelle Ansätze* weiter. Teilweise sind derartige Untersuchungen auch nur im Labor möglich.

Der Einfluss von *Parasitoiden* auf die Populationsdynamik von Schmetterlingen ist bislang kaum bekannt. Insbesondere bei Gelege bildenden Arten können sie eine große Rolle spielen. Das Verständnis des Beziehungsgeflechts Parasitoid-Wirt könnte ein wichtiger Baustein zum Schutz dieser Arten sein. So sind die seit Jahrzehnten anhaltenden starken Rückgänge von *Euphydryas aurinia* in Mitteleuropa längst noch nicht hinreichend geklärt oder gar gestoppt (ANTHES et al. 2003a, b; ANTHES & NUNNER 2006). Die Bedeutung von Parasitoiden könnte hier ein Schlüssel zum Verständnis dieser Entwicklung sein. Aber auch bei noch vergleichsweise weit verbreiteten Arten wie *Pieris brassicae* sind Parasitoiden als Ursache für regional beobachtete Rückgänge (z.B. in Baden-Württemberg) denkbar.

Die Auswirkungen der *Klimaänderung* auf die Schmetterlingsfauna sind in Mitteleuropa bislang kaum bekannt. Selbst einfache ökologische Sachverhalte wie Arealexpansionen oder -regressionen sind fast nicht dokumentiert. Die konkreten Ursachen für diese Arealverschiebungen sind noch weniger erforscht. Auch hier dürfte sich die Larvalökologie vielfach als Schlüssel zum Verständnis der Zusammenhänge erweisen. Vor diesem Hintergrund spielen die Erweiterung oder Verschiebung des Wirtspflanzenspektrums und damit der Larvalhabitate sowie die sich daraus ergebenden Faktoren für die Populationsdynamik (Überlebensraten, Mortalitätsfaktoren) eine große Rolle. Eine besondere Bedeutung dürfte darüber hinaus den im Winter auf die Präimaginalstadien wirkenden Faktoren zukommen.

Inzwischen wurden wiederholt Erfassungen von Präimaginalstadien für die Analyse ökologischer Zusammenhänge im *Naturschutz* genutzt. Einen Querschnitt von Beispielen liefert TRAUTNER (2006). Dennoch wird die Bedeutung der Larvalökologie und Erhebung von Eiern und Raupen für naturschutzfachliche Aussagen bislang nur teilweise in Wis-

senschaft und Fachkreisen wahrgenommen. Hier besteht weiterer Aufklärungsbedarf. Quantitative Erfassungen von Präimaginalstadien im Rahmen von Monitoringprojekten wurden inzwischen mehrfach empfohlen (FARTMANN 2001, LEOPOLD & FARTMANN 2005), bislang fehlen allerdings Daten langfristiger Populations-Entwicklungen als Vergleichswerte, um Populations-Änderungen bewerten und interpretieren zu können.

Die Präimaginalstadien zeigen aufgrund ihrer geringen Mobilität eine besonders starke Abhängigkeit vom Management der besiedelten Flächen. Die Kenntnisse zu den diesbezüglichen Anforderungen der meisten naturschutzrelevanten Arten sind aber gering. Hier besteht intensiver Forschungsbedarf in einem möglichst breiten Spektrum an Habitat-typen der jeweiligen Art.

Ein dauerhafter Schutz von Tagfalter- und Widderchenarten in der mitteleuropäischen Kulturlandschaft vor dem Hintergrund sich wandelnder Landnutzungen und einer Änderung des Klimas ist nur auf Basis der Larvalökologie möglich. Dem sollte sowohl die Forschung als auch der angewandte Naturschutz Rechnung tragen!

Danksagung

Für kritische Anmerkungen zum Manuskript gilt unser herzlicher Dank Frau Dr. Irma Wynhoff (Wageningen, NL) und den Herren Nils Anthes (Tübingen), Dr. Patrick Gros (Salzburg, AT), Stefan Hafner (Freiburg), Axel Hofmann (Freiburg) und Andreas Nunner (Tübingen). Herrn Axel Hofmann verdanken wir umfangreiche Literaturhinweise zu den Zygaenidae.

5 Literatur

- ALBRECHT, M., GOLDSCHALT, M. & R. TREIBER (1999): Der Heilziest-Dickkopffalter *Carcharodus floccifera* (Zeller, 1847) (Lepidoptera, Hesperiiidae). Morphologie, Verbreitung, Ökologie, Biologie, Verhalten, Lebenszyklus, Gefährdung und Schutz einer interessanten Tagfalterart. – Nachrichten des Entomologischen Vereins Apollo **18**: 1–256.
- ALS, T. D., NASH, D. R. & J. J. BOOMSMA (2002): Geographical variation in host-ant specificity of the parasitic butterfly *Maculinea alcon* in Denmark. – Ecological Entomology **27**: 403–414.
- ANTHES, N., FARTMANN, T. & G. HERMANN (2003a): Wie lässt sich der Rückgang des Goldenen Scheckenfalters (*Euphydryas aurinia*) in Mitteleuropa stoppen? Erkenntnisse aus populationsökologischen Studien in voralpinen Niedermoorgebieten und der Arealentwicklung in Deutschland. – Naturschutz und Landschaftsplanung **35**: 279–287.
- ANTHES, N., FARTMANN, T., HERMANN, G. & G. KAULE (2003b): Combining larval habitat quality and metapopulation structure – the key for successful management of prealpine *Euphydryas aurinia* colonies. – Journal of Insect Conservation **7**: 175–185.
- ANTHES, N., FARTMANN, T. & G. HERMANN (submitted): The Duke of Burgundy and its dukedom: Habitat preferences of *Hamearis lucina* across Central European landscapes.
- ANTHES, N. & A. NUNNER (2006): Populationsökologische Grundlagen für das Management des Goldenen Scheckenfalters, *Euphydryas aurinia*, in Mitteleuropa. In: FARTMANN, T. & G. HERMANN (Hrsg.): Larvalökologie von Tagfaltern und Widderchen in Mitteleuropa. – Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde **68** (3/4): 323–352.
- ANTON, C., MUSCHE, M. & J. SETTELE (2005a): Parasitism of the predatory *Maculinea nausithous* by the parasitoid *Neotypus melanocephalus*. In: SETTELE, J., KÜHN, E. & J. A. THOMAS (eds.): Studies on the Ecology and Conservation of Butterflies in Europe. Vol. 2: Species ecology along a European gradient: *Maculinea* butterflies as a model. – Pensoft, Sofia, Moskau: 55–56.

- ANTON, C., MUSCHE, M., HULA, V. & J. SETTELE (2005b): Which factors determine the population density of the predatory butterfly *Maculinea nausithous*? In: SETTELE, J., KÜHN, E. & J. A. THOMAS (eds.): Studies on the Ecology and Conservation of Butterflies in Europe. Vol. 2: Species ecology along a European gradient: *Maculinea* butterflies as a model. – Pensoft, Sofia, Moskau: 57–59.
- ANWANDER, H. (2001) Artenhilfsprogramm für gefährdete Tagfalter der voralpinen Moorregion. – Schriftenreihe des Bayerischen Landesamt für Umwelt **156**: 319–339.
- ÁRNYAS, E., BEREZKI, J., TÓTH, A., PECSENYE, K. & Z. VARGA (2005): Egg-laying preferences of the xerophilous ecotype of *Maculinea alcon* (= *M. rebeli*; Lepidoptera: Lycaenidae) in the Aggtelek National Park. In: SETTELE, J., KÜHN, E. & J. A. THOMAS (eds.): Studies on the Ecology and Conservation of Butterflies in Europe. Vol. 2: Species ecology along a European gradient: *Maculinea* butterflies as a model. – Pensoft, Sofia, Moskau: 61–64.
- ASHER, J., WARREN, M., FOX, R., HARDING, P., JEFFCOATE, G. & S. JEFFCOATE (2001): The millennium atlas of butterflies in Britain and Ireland. – Oxford University Press, Oxford.
- AUE, A. U. E. (1930): *Argynnis adippe* L. (*cydippe* L.). – Internationale Entomologische Zeitschrift **24**: 285–288.
- BERGMAN, K.-O. (1999): Habitat utilisation by *Lopinga achine* (Nymphalidae: Satyrinae) larvae and ovipositing females. – Biological Conservation **88**: 69–74.
- BERGMANN, A. (1952): Die Großschmetterlinge Mitteldeutschlands. 2. Tagfalter. Verbreitung, Formen und Lebensgemeinschaften. – Urania-Verlag, Jena.
- BERGSTRÖM, A., NYLIN, S. & G. H. NYGREN (2004): Conservative resource utilization in the common blue butterfly – evidence for low costs of accepting absent host plants? – Oikos **107** (2): 345–351.
- BINK, F. A. & H.-J. WEIDEMANN (1995): Familie HesperIIDae, Dickkopffalter. In: WEIDEMANN, H.-J. (Hrsg.): Tagfalter: beobachten, bestimmen. 2. Aufl. – Naturbuch, Augsburg: 586–631.
- BINK, F. A. (1992): Ecologische Atlas van de Dagvlinders van Noordwest-Europa. – Schuyt, Haarlem.
- BINK, F. A. (1986): Acid stress in *Rumex hydrolapathum* (Polygonaceae) and its influence on the phytophage *Lycaena dispar* (Lep., Lycaenidae). – Oecologia **70**: 447–451.
- BOGGS, C.L. & M. NIEMINEN (2004): Checkerspot reproductive biology. In: EHRlich, P.R. & I. HANSKI (eds.). On the wings of checkerspots. A model system for population biology. Oxford University Press, Oxford: 92–111.
- BOLZ, R. (2001): Eschen-Scheckenfalter (*Euphydryas maturna*). In: FARTMANN, T., GUNNEMANN, H., SALM, P. & E. SCHRÖDER: Berichtspflichten in Natura-2000-Gebieten. Empfehlungen zur Erfassung der Arten des Anhangs II und Charakterisierung der Lebensraumtypen des Anhangs I der FFH-Richtlinie. – Angewandte Landschaftsökologie **42**: 368–374.
- BONELLI, S., CROCCETTA, A., BARBERO, F. & E. BALLETO (2005): Oviposition behaviour in the myrmecophilous butterfly *Maculinea alcon* (Lepidoptera: Lycaenidae). In: SETTELE, J., KÜHN, E. & J. A. THOMAS (eds.): Studies on the ecology and conservation of butterflies in Europe. Vol. 2: Species ecology along a European gradient: *Maculinea* butterflies as a model. – Pensoft, Sofia, Moskau: 65–68.
- BOURN, N. A. D. & J. A. THOMAS (1993): The ecology and conservation of the Brown Argus butterfly *Aricia agestis* in Britain. – Biological Conservation **63**: 67–74.
- BOURN, N. A. D. & J. A. THOMAS (2002): The challenge of conserving grassland insects at the margins of their range in Europe. – Biological Conservation **104**: 285–292.
- BRAKEFIELD, P. & T. G. SHREEVE (1992): Avoidance, concealment, and defence. In: DENNIS, R. L. H. (ed.): The ecology of butterflies in Britain. – Oxford University Press, Oxford: 46–72.
- BRÄU, M. & A. NUNNER (2003): Tierökologische Anforderungen an das Streuwiesen-Mahdmanagement. – Laufener Seminarbeiträge **1/03**: 223–239.
- BRÄU, M., GROS, P., NUNNER, A., STETTNER, C. & J. SETTELE (2006): Der verlustreiche Weg in die Sicherheit eines Wirtsameisen-Nestes – neue Daten zur Entwicklungsbiologie und zur Mortalität der Präimaginalstadien von *Maculinea alcon* sowie zum Einfluss der Mahd. In: FARTMANN, T. &

- G. HERMANN (Hrsg.): Larvalökologie von Tagfaltern und Widderchen in Mitteleuropa. – Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde **68** (3/4): 197–219.
- BROCKMANN, E., THUST, R. & P. M. KRISTAL (1996): Zur Biologie von *Pyrgus warrenensis* (Verity 1928) (Lep.: Hesp.). – Nachrichten des Entomologischen Vereins Apollo **17** (2): 183–189.
- BRUNZEL, S. & M. REICH (1996): Zur Metapopulationsstruktur des Roten Scheckenfalters (*Melitaea didyma* Esper 1779) auf der Schwäbischen Alb. – Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz **5**: 243–253.
- BURGHARDT, F. & K. FIEDLER (1996): Myrmecophilous behaviours in caterpillars of the butterfly, *Polyommatus icarus* (Rottemburg, 1775): temporal patterns and age dependency (Lepidoptera: Lycaenidae). – Nota Lepidopterologica **19** (3/4): 212–229.
- BUSZKO, J., SIELEZNIEW, M. & A. M STANKIEWICZ (2005): The distribution and ecology of *Maculinea teleius* and *M. nausithous* in Poland. In: SETTELE, J., KÜHN, E. & J. A. THOMAS (eds.): Studies on the ecology and conservation of butterflies in Europe. Vol. 2: Species ecology along a European gradient: *Maculinea* butterflies as a model. – Pensoft, Sofia, Moskau: 210–213.
- CASPARI, S. (2006): Der Blaue Eichen-Zipfelfalter (*Neozephyrus quercus*) – häufigster Tagfalter des Saarlandes? In: FARTMANN, T. & G. HERMANN (Hrsg.): Larvalökologie von Tagfaltern und Widderchen in Mitteleuropa. – Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde **68** (3/4): 233–242.
- CLARK, F. S. & S. H. FAETH (1997): The consequences of larval aggregation in the butterfly *Chlosyne lacinia*. – Ecological Entomology **22**: 408–415.
- CLARK, F. S. & S. H. FAETH (1998): The evolution of egg clustering in butterflies: A test of the egg desiccation hypothesis. – Evolutionary Ecology **12**: 543–552.
- CLARKE, R. T., THOMAS, J. A., ELMES, G. W. & M. E. HOCHBERG (1997): The effects of spatial patterns in habitat quality on community dynamics within a site. – Proceedings of the Royal Society of London B **264**: 347–354.
- COURTNEY S. P. (1986): The ecology of pierid butterflies: dynamics and interactions. – Advances in Ecological Research **15**: 51–131.
- COURTNEY, S. P. & S. COURTNEY (1982): The »edge effect« in butterfly oviposition: causality in *Anthocharis cardamines* and related species. – Ecological Entomology **7**: 131–137.
- DE LATTIN, G. (1957): Die Lepidopteren-Fauna der Pfalz. I. Teil. – Mitteilungen der Pollichia **3** (4): 51–167.
- DENNER, M. (2004): Untersuchungen zu den Präimaginalstadien des Blauen Eichen-Zipfelfalters *Quercusia quercus* (Linnaeus, 1758) im nordöstlichen Weinviertel/Niederösterreich (Lepidoptera: Lycaenidae). – Beiträge zur Entomofaunistik **4**: 27–35.
- DENNIS, R. L. H. (1983a): Hierarchy and pattern in the spatial responses of ovipositing *Anthocharis cardamines* (Lep.). – Vasculum **68**: 27–43.
- DENNIS, R. L. H. (1983b): Egg-laying cues in the wall brown butterfly, *Lasiommata megera* (L.) (Lepidoptera: Satyridae). – Entomologist's Gazette **34**: 89–95.
- DENNIS, R. L. H. (1983c): The »edge effect« in butterfly oviposition: A simple calculus for an insect in a hurry. – Entomologist's Gazette **34**: 5–8.
- DENNIS, R. L. H. (1984): Egg-laying sites of the Common Blue butterfly, *Polyommatus icarus* (Rottemburg) (Lepidoptera: Lycaenidae): the edge effect and beyond the edge. – Entomologist's Gazette **35**: 85–93.
- DENNIS, R. L. H. (1985): Choice of egg-laying sites in the green-veined white butterfly (*Artogeia napi*) (L.) (Lep. Pieridae). – Bulletin of the Amateur Entomologist's Society **44**: 199–219.
- DENNIS, R. L. H. (1995): *Euchloe ausonia* (Hübner) (Lepidoptera: Pieridae) oviposition on *Brassica nigra* (L.) Koch (Cruciferae): big immature plants are preferred. – Entomologist's Gazette **46**: 253–255.
- DENNIS, R. L. H. (2004): Butterfly habitats, broad-scale biotope affiliations, and structural exploitation of vegetation at finer scales: the matrix revisited. – Ecological Entomology **29** (6): 744–752.
- DENNIS, R. L. H. & H. T. EALES (1997): Patch occupancy in *Coenonympha tullia* (Müller, 1764) (Lepidoptera: Satyrinae): habitat quality matters as much as patch size and isolation. – Journal of

- Insect Conservation 1: 167–176.
- DETHIER, V. G. (1959): Food-plant distribution and density and larval dispersal as factors affecting insect populations. – Canadian Entomologist 91: 581–596.
- DOLEK, M. (2006): Die Bedeutung der Larvalökologie bei Artenschutzprojekten. In: FARTMANN, T. & G. HERMANN (Hrsg.): Larvalökologie von Tagfaltern und Widderchen in Mitteleuropa. – Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde 68 (3/4): 271–280.
- DOLEK, M. & A. GEYER (2000): Anwendung im Naturschutz: Fang-Wiederauffang-Studien in Kombination mit anderen Methoden am Apollofalter (*Parnassius apollo* L.). – Beiträge zur Ökologie 4 (2): 145–156.
- DOLEK, M., & A. GEYER (2001): Der Violette Feuerfalter (*Lycaena alciphron* Rottemburg, 1775): Artenhilfsprogramm für einen wenig bekannten Tagfalter. – Schriftenreihe des Bayerischen Landesamtes für Umweltschutz 156: 341–354.
- DOLEK, M., GEYER, A. & R. BOLZ (1998): Distribution of *Maculinea rebeli* and hostplant use on sites along the river Danube. – Journal of Insect Conservation 2: 85–89.
- EBERT, G. (Hrsg.) (2005): Die Schmetterlinge Baden-Württembergs. Band 10, Ergänzungsband. – Eugen Ulmer, Stuttgart.
- EBERT, G. & H. G. LUSSI (1994): Procridinae. In: EBERT, G. (Hrsg.): Die Schmetterlinge Baden-Württembergs. Band 3, Nachtfalter I. – Eugen Ulmer, Stuttgart: 153–195.
- EBERT, G. & E. RENNWALD (1991a): Die Schmetterlinge Baden-Württembergs. Band 1, Tagfalter I. – Eugen Ulmer, Stuttgart.
- EBERT, G. & E. RENNWALD (1991b): Die Schmetterlinge Baden-Württembergs. Band 2, Tagfalter II. – Eugen Ulmer, Stuttgart.
- EICHEL, S. (2005) Habitatbindung und Larvalökologie des Ehrenpreis-Scheckenfalters (*Melitaea aurelia*, Nickerl 1850) im mittleren und unteren Diemeltal. – Dipl.-Arb. Inst. f. Landschaftsökologie, Univ. Münster.
- ELLENBERG, H. (1986): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht. 4. verb. Auflage. – Eugen Ulmer, Stuttgart.
- ELMES, G. W., CLARKE, R. T., THOMAS, J. A. & M. E. HOCHBERG (1996): Empirical tests of specific predictions made from a spatial model of the population dynamics of *Maculinea rebeli*, a parasitic butterfly of red ant colonies. – Acta Oecologica 17: 61–80.
- ELMES, G. W. & J. A. THOMAS (1987): Die Gattung *Maculinea*. – In: SCHWEIZERISCHER BUND FÜR NATURSCHUTZ, LEPIDOPTEROLOGEN-ARBEITSGRUPPE (SBN) (Hrsg.) (1987): Tagfalter und ihre Lebensräume. Arten, Gefährdung, Schutz. – Fotorotar AG, Egg/ZH: 354–368.
- ELMES G. W., THOMAS, J. A., HAMMARSTEDT, O., MUNGUIRA, M. L., MARTIN, J. & J. G. MADE, VAN DER (1994) Differences in host-ant specificity between Spanish, Dutch and Swedish populations of the endangered butterfly, *Maculinea alcon* (Denis et Schiff.) (Lepidoptera). – Memorabilia zoologica 48: 55–68.
- ELMES G. W., THOMAS, J. A. & J. C. WARDLAW (1991): Larvae of *Maculinea rebeli*, a Large Blue butterfly, and their *Myrmica* host ants: wild adoption and behaviour in ant nests. – Journal of Zoology 223: 447–460.
- ELMES G. W., THOMAS, J. A., WARDLAW, J. C., HOCHBERG, M. E., CLARKE, R.T. & D. J. SIMCOX (1998): The ecology of *Myrmica* ants in relation to the conservation of *Maculinea* butterflies. – Journal of Insect Conservation 2: 67–78.
- EMMET, A. M. & J. HEATH (Hrsg.) (1989): The moths and butterflies of Great Britain and Ireland. Vol. 7, Part 1. Hesperiiidae to Nymphalidae. – Harley Books, Colchester.
- ERHARDT, A. (1985): Wiesen und Brachland als Lebensraum für Schmetterlinge. Eine Feldstudie im Tavetsch (GR). – Birkhäuser, Basel.
- ESCH, C. B. & C. M. NAUMANN (1998): Host-searching and host-discrimination of a pupal parasitoid of *Zygaena trifolii* (Esper, 1783) (Lepidoptera, Zygaenidae). In: TREMEWAN, W. G., WIPKING, W. & C. M. NAUMANN (eds.): Proceedings of the 5th international symposium on the biology of the Zygaenidae (Insecta, Lepidoptera). Grietherbusch (Germany), 10–12 September 1993. – Theses Zoologicae 30: 125–137.

- FALKENHAHN, H.-J. (2002) Ein gemeinsames Larvalhabitat von *Aricia agestis* ([D. & S.], 1755) und *Eilema lurideola* (Zincken, 1817) im Dill-Westerwald mit Beobachtungen zur Ökologie (Lepidoptera: Lycaenidae, Arctiidae). – Nachrichten des entomologischen Vereins Apollo **23**: 81–82.
- FARTMANN, T. (2001): Schmetterlinge (Lepidoptera). In: FARTMANN, T., GUNNEMANN, H., SALM, P & E. SCHRÖDER: Berichtspflichten in Natura-2000-Gebieten. Empfehlungen zur Erfassung der Arten des Anhangs II und Charakterisierung der Lebensraumtypen des Anhangs I der FFH-Richtlinie. – Angewandte Landschaftsökologie **42**: 356–357.
- FARTMANN, T. (2004): Die Schmetterlingsgemeinschaften der Halbtrockenrasen-Komplexe des Diemeltales. Biozönologie von Tagfaltern und Widderchen in einer alten Hudelandschaft. – Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde **66** (1): 1–256.
- FARTMANN, T. (2005a): *Hamearis lucina* prefers west-facing slopes for oviposition in calcareous grasslands in Germany. In: KÜHN, E., FELDMANN, R., THOMAS, J. A. & J. SETTELE (eds.): Studies on the Ecology and Conservation of Butterflies in Europe. Vol. 1: General concepts and case studies. – Pensoft, Sofia, Moskau: 12–14.
- FARTMANN, T. (2005b): Quendel-Ameisenbläuling *Glaucopteryx arion* (Linnaeus, 1758). In: DOERINGHAUS, A., EICHEN, C., GUNNEMANN, H., LEOPOLD, P., NEUKIRCHEN, M., PETERMANN, J. & E. SCHRÖDER (Bearb.): Methoden zur Erfassung von Arten der Anhänge IV und V der Fauna-Flora-Habitat-Richtlinie. – Naturschutz und Biologische Vielfalt **20**: 175–180.
- FARTMANN, T. (2006a): Oviposition preferences, adjacency of old woodland and isolation explain the distribution of the Duke of Burgundy butterfly (*Hamearis lucina*) in calcareous grasslands in Germany. – Annales Zoologici Fennici **43**: 335–347.
- FARTMANN, T. (2006b): Welche Rolle spielen Störungen für Tagfalter und Widderchen. In: FARTMANN, T. & G. HERMANN (Hrsg.): Larvalökologie von Tagfaltern und Widderchen in Mitteleuropa. – Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde **68** (3/4): 259–270.
- FARTMANN, T., DUDLER, H. & W. SCHULZE (2002): Zur Ausbreitung des Kleinen Sonnenröschen-Bläulings *Aricia agestis* ([Denis & Schiffermüller], 1775) in Westfalen (Lep., Lycaenidae) – eine erste Übersicht. – Mitteilungen der Arbeitsgemeinschaft westfälischer Entomologen **18** (2): 41–48.
- FARTMANN, T. & H. MATTES (2003): Störungen als ökologischer Schlüsselfaktor beim Komma-Dickkopffalter (*Hesperia comma*). – Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde **65** (1/2): 131–148.
- FARTMANN, T., RENNWALD, E. & J. SETTELE (2001): Großer Feuerfalter (*Lycaena dispar*). – In: FARTMANN, T., GUNNEMANN, H., SALM, P. & E. SCHRÖDER: Berichtspflichten in Natura-2000-Gebieten. Empfehlungen zur Erfassung der Arten des Anhangs II und Charakterisierung der Lebensraumtypen des Anhangs I der FFH-Richtlinie. – Angewandte Landschaftsökologie **42**: 379–383.
- FARTMANN, T. & K. TIMMERMANN (2006): Where to find the eggs and how to manage the breeding sites of the Brown Hairstreak (*Thecla betulae* (Linnaeus, 1758)) in Central Europe? – Nota lepid. **29** (1/2): 117–126.
- FATOUROS, N. E., HUIGENS, M. E., LOON VAN, J. J. A., DICKE, M. & M. HILKER (2005): Chemical communication – Butterfly anti-aphrodisiac lures parasitic wasps. – Nature **433**: 704–704.
- FIEDLER, K. (1988): Die Beziehungen von Bläulingsraupen (Lepidoptera: Lycaenidae) zu Ameisen (Hymenoptera: Formicidae). – Nachrichten des entomologischen Vereins Apollo N.F. **9** (1): 33–58.
- FIEDLER, K. (1990a): New information on the biology of *Maculinea nausithous* and *M. teleius* (Lepidoptera: Lycaenidae). – Nota lepidopterologica **12**: 246–256.
- FIEDLER, K. (1990b): Bemerkungen zur Larvalbiologie von *Callophrys rubi* L. (Lepidoptera: Lycaenidae). – Nachrichten des entomologischen Vereins Apollo N.F. **11** (3): 121–141.
- FIEDLER, K. (1991): Systematic, evolutionary, and ecological implications of myrmecophily within the Lycaenidae (Insecta: Lepidoptera: Papilionoidea). – Bonner Zoologische Monographien **31**: 1–210.
- FIEDLER, K. & U. MASCHWITZ (1987): Functional analysis of the myrmecophilous relationships between ants (Hymenoptera: Formicidae) and lycaenids (Lepidoptera: Lycaenidae). III. New

- aspects of the function of the retractile tentacular organs of lycaenid larvae. – Zoologische Beiträge N.F. **31**: 409–416.
- FIGURNY, E. & M. WOYCIECHOWSKI (1998): Flowerhead selection for oviposition by females of the sympatric butterfly species *Maculinea teleius* and *Maculinea nausithous* (Lepidoptera: Lycaenidae). – Entomologia Generalis **23**: 215–222.
- FIORI, G. (1956): *Strymon ilicis* Esp. – Bollettino dell'Istituto di Entomologia dell'Università di Bologna **22**: 205–256.
- FISCHER, K. & K. FIEDLER (2000): Response of the copper butterfly *Lycaena tityrus* to increased leaf nitrogen in natural food-plants: evidence against the nitrogen limitation hypothesis. – Oecologia **124**: 235–241.
- FLEISHMAN, E., RAY, C., SJÖRGEN-GULVE, P., BOGGS, C. L. & D. D. MURPHY (2002): Assessing the roles of patch quality, area and isolation in predicting metapopulation dynamics. – Conservation Biology **16**: 706–716.
- FORSBERG, J. (1987): Size discrimination among conspecific hostplants in two pierid butterflies, *Pieris napi* L. and *Pontia daplidice* L. – Oecologia **72**: 52–57.
- FRED, M. S. & J. E. BROMMER. (2003): Influence of habitat quality and patch size on occupancy and persistence in two populations of the Apollo butterfly (*Parnassius apollo*). – Journal of Insect Conservation **7**: 85–98.
- FREESE, A. & K. FIEDLER (2002): Experimental evidence for specific distinctness of two wood white butterfly taxa, *Leptidea sinapis* and *L. reali* (Pieridae). – Nota lepidopterologica **25**: 39–59.
- FRIEDRICH, E. (1966): Die Futterpflanzen von *Apatura iris* und *Limenitis populi*. – Entomologische Zeitschrift **76**: 90–96.
- FRIEDRICH, E. (1977a): Die Schillerfalter *Apatura iris*, *A. ilia*, *A. metis*. – Franckh'sche Verlagshandlung, Stuttgart.
- FRIEDRICH, E. (1977b): Beiträge zur Insekten-Faunistik Südwestdeutschlands. Lepidoptera, Nymphalidae. Gattungen *Apatura* F., *Ladoga* Moore und *Limenitis* F. – Mitteilungen des entomologischen Vereins Stuttgart **12**: 13–30.
- FRIITSCH, D. (2005): Der Brombeer-Perlmutterfalter (*Brenthis daphne*) – in Baden-Württemberg bodenständig. In: EBERT, G. (Hrsg.) (2005): Die Schmetterlinge Baden-Württembergs. Band 10, Ergänzungsband. – Eugen Ulmer, Stuttgart: 47–48.
- FRÖHLICH, M. (1998): Populationsbiologie und Verhaltensökologie des Bläulings *Polyommatus amandus* Schneider 1792 (Lepidoptera: Lycaenidae). – Dipl.-Arb. Lehrstuhl f. Tierökologie I, Univ. Bayreuth.
- GADEBERG, R. M. E. & J. J. BOOMSMA (1997): Genetic population structure of the large blue butterfly *Maculinea alcon* in Denmark. – Journal of Insect Conservation **1**: 99–111.
- GARCIA-BARROS, E. & T. FARTMANN (submitted): Oviposition sites. In: SETTELE, J., SHREEVE, T. G., KONVIČKA, M. & H. VAN DYCK (eds.): Ecology of Butterflies in Europe. Cambridge, Cambridge University Press.
- GARLING, B. (1984): *Hamearis lucina* L., der Braune Würfelfalter: Lebensraum, Flugzeiten und Entwicklungsdaten (Lep.: Riodinidae). – Entomologische Zeitschrift **94**: 321–329.
- GEISSLER-STROBEL, S. (1999): Landschaftsplanungsorientierte Studien zu ökologie, Verbreitung, Gefährdung und Schutz der Wiesenknopf-Ameisen-Bläulinge *Glaucopsyche (Maculinea) nausithous* und *Glaucopsyche (Maculinea) teleius*. – Neue Entomologische Nachrichten **44**: 1–105.
- GEISSLER-STROBEL, S. (2000): Autökologische Untersuchungen zu *Glaucopsyche (Maculinea) nausithous* (Bergsträsser, [1779]) (Lep.: Lycaenidae) im Filderraum bei Stuttgart. – UFZ-Bericht 1/2000: 1–72.
- GEYER, A. & M. DOLEK (1995): Ökologie und Schutz des Apollofalters (*Parnassius apollo*) in der Frankenalb. – Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie **10** (1-6): 333–336.
- GEYER, A. & M. DOLEK. (2000): Erfolgskontrollen an einer Population des Apollofalters in der Frankenalb. – Schriftenreihe des Bayerischen Landesamt für Umwelt **150**: 189–198.
- GEYER, A. & M. DOLEK (2001): Das Artenhilfsprogramm für den Apollofalter (*Parnassius apollo*) in Bayern. – Schriftenreihe des Bayerischen Landesamt für Umwelt **156**: 301–318.

- GROS, P. (1998a): Zwei für die Fauna des Bundeslandes Salzburg neue Dickkopffalter des *Pyrgus alveus* (HÜBNER, [1803]) – Artenkomplexes: *P. warrenensis* (VERITY, 1928) und *P. trebevicensis* (WARREN, 1926). Morphologie, Ökologie, Biologie und Rolle im Naturschutz (Lepidoptera: Hesperiiidae, Pyrginae). – Dipl.-Arbeit Inst. f. Zoologie, Univ. Salzburg.
- GROS, P. (1998b): Eiablage und Futterpflanzen der Falter der Gattung *Pyrgus* HÜBNER, 1819 im Bundesland Salzburg, unter besonderer Berücksichtigung von *Pyrgus andromedae* (Wallengren, 1853) (Lepidoptera: Hesperiiidae, Pyrginae). – Zeitschrift der Arbeitsgemeinschaft österreichischer Entomologen **50**: 29–36.
- GROS, P. (2002a): Habitatmanagement FFH-relevanter Tagfalterarten: Grundlagestudie für die Entwicklung eines Artenschutzprogrammes zur Förderung von Metapopulationssystemen des Eschen-Scheckenfalters (*Euphydryas maturna* Linnaeus, 1758) (Lepidoptera: Nymphalidae). – Diss. Inst. f. Zoologie, Univ. Salzburg.
- GROS, P. (2002b): Erfassung von Populationen naturschutzrelevanter Schmetterlingsarten in Bayern. Analyse der Situation von *Glaucopsyche alcon* ([Denis & Schiffermüller], 1775), dem Lungenenzian-Ameisenbläuling, in den Landkreisen Berchtesgaden und Traunstein. – Endbericht im Auftrag der ANL.
- GROS, P. & G. EMBACHER (1998): *Pyrgus warrenensis* (Verity, 1928) und *P. trebevicensis* (Warren, 1926), zwei für die Fauna Salzburgs neue Dickkopffalterarten (Lepidoptera: Hesperiiidae, Pyrginae). – Zeitschrift der Arbeitsgemeinschaft österreichischer Entomologen **50**: 3–16.
- GROS, P. & O. STÖHR (2000): Grundlagenstudie für die nachhaltige Entwicklung länderübergreifender Metapopulationssysteme im Grenzgebiet Berchtesgaden und Salzburger Land. I. Teil. – Endbericht im Auftrag der ANL.
- GRUNDEL, R., PAVLOIC, N. B. & C. L. SULZMAN (1998): Habitat use by the endangered Karner blue butterfly in oak woodlands: the influence of canopy cover. – Biological Conservation **85**: 47–53.
- HABEL, J. C. (2003): Auswirkungen der Fragmentierung von Lebensräumen am Beispiel von *Maculinea alcon* (Denis & Schiffermüller 1775). – Dipl.-Arb. Inst. f. Ökologie u. Umweltchemie, Univ. Lüneburg.
- HAFNER, S. (2005): Neue Beobachtungen zum Vorkommen von *Fabriciana niobe* im Schwarzwald und auf der Schwäbischen Alb. In: EBERT, G. (Hrsg.) (2005): Die Schmetterlinge Baden-Württembergs. Band 10, Ergänzungsband. – Eugen Ulmer, Stuttgart: 46–47.
- HAFNER, S. (2006): Einfluss der Bewirtschaftung auf die Besiedlung von Habitaten durch die Flockenblumen-Grünwidderchen *Jordanita globulariae* und *J. notata*. In: FARTMANN, T. & G. HERMANN (Hrsg.): Larvalökologie von Tagfaltern und Widderchen in Mitteleuropa. – Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde **68** (3/4): 309–322.
- HEATH, J., POLLARD, E. & J.A. THOMAS (1984): Atlas of butterflies in Britain and Ireland. – Viking, Harmondsworth.
- HEISTER, W. (1928): Einiges über die Raupe von *Argynnis amathusia* Esp. – Entomologische Zeitschrift **41**: 471.
- HENSLE, J. (2001): Die Überwinterung von *Vanessa atalanta* (Linnaeus, 1758) am Kaiserstuhl (Südwestdeutschland) (Lepidoptera, Nymphalidae). – Atalanta **32** (3/4): 379–388.
- HENSLE, J. (2005a): Jahresbericht der Deutschen Forschungszentrale für Schmetterlingswanderungen. Nymphalidae s.l. und Lycaenidae 2003. – Atalanta **35**: 207–238.
- HENSLE, J. (2005b): Kleiner Beitrag zur Biologie von *Lampides boeticus* (Linnaeus, 1767) (Lepidoptera, Lycaenidae). – Atalanta **35**: 295–301.
- HENSLE, J. & W. HENSLE (2002): Zur Frage der Frostempfindlichkeit der Raupe von *Colias crocea* (Geoffroy, 1785). (Lepidoptera, Pieridae). – Atalanta **33** (1/2): 37–45.
- HENSLE, J. & W. HENSLE (2004): Zur Frage der Frostempfindlichkeit der Raupe von *Colias crocea* (Geoffroy, 1785). (Lepidoptera, Pieridae). – <http://www.s2you.com/platform/monitoring/articles/index.do>
- HERMANN, G. & N. ANTHES (2003): Werden Populationen des Goldenen Scheckenfalters (*Euphydryas aurinia*, Rottemburg, 1775) durch Beweidung gefördert oder beeinträchtigt? – Artenschutzreport Jena **13**: 24–33.

- HERMANN, G. & N. ANTHES (2004): Goldener Scheckenfalter (*Euphydryas aurinia*). In: LEDERBOGEN, D., ROSENTHAL G., SCHOLLE, D., TRAUTNER, J., ZIMMERMANN B. & G. KAULE (Hrsg.): Allmendweiden in Südbayern: Naturschutz und landwirtschaftliche Nutzung. – Angewandte Landschaftsökologie **62**: 311–313.
- HERMANN, G. & C. GRÜNEBERG (2004): Hochmoor-Gelbling (*Colias palaeno*). In: LEDERBOGEN, D., ROSENTHAL G., SCHOLLE, D., TRAUTNER, J., ZIMMERMANN B. & G. KAULE (Hrsg.): Allmendweiden in Südbayern: Naturschutz und landwirtschaftliche Nutzung. – Angewandte Landschaftsökologie **62**: 307–311.
- HERMANN, G. (1992): Tagfalter und Widderchen. Methodisches Vorgehen bei Bestandsaufnahmen zu Naturschutz- und Eingriffsplanungen. – In: TRAUTNER, J. (Hrsg.): Arten- und Biotopschutz in der Planung: Methodische Standards zur Erfassung von Tierartengruppen. – Ökologie in Forschung und Anwendung **5**: 219–238.
- HERMANN, G. (1994a): Fettwiesen als Habitat des Kleinen Sonnenröschen-Bläulings (*Aricia agestis* Denis & Schiffermüller 1775, Lepidoptera, Lycaenidae). – Mitteilungen des Entomologischen Vereins Stuttgart **29**: 109–110.
- HERMANN, G. (1994b): Habitatbindung, Gefährdung und Schutz des Ulmen-Zipfelfalters (*Satyrium w-album* Knoch 1782) in Baden-Württemberg und Anmerkungen zur Verbreitung (Lepidoptera, Lycaenidae). – Jahreshefte der Gesellschaft für Naturkunde in Württemberg **150**: 223–236.
- HERMANN, G. (1996): Zum Eiablage-Habitat des pflaumen-Zipfelfalters (*Fixsenia pruni* Linnaeus, 1758) in den Naturräumen Henckengäu, Schönbuch und Glemswald (Lepidoptera: Lycaenidae). – Mitteilungen des Entomologischen Vereins Stuttgart **31**: 117–120.
- HERMANN, G. (1998a): Erfassung von Präimaginalstadien bei Tagfaltern. Ein notwendiger Standard für Bestandsaufnahmen zu Planungsvorhaben. – Naturschutz und Landschaftsplanung **30** (5): 133–142.
- HERMANN, G. (1998b): Zum Eiablagehabitat des Blauen Eichen-Zipfelfalters (*Neozephyrus quercus* Linnaeus, 1758) mit Anmerkungen zu Verbreitung und Rote-Liste-Status in Baden-Württemberg (Lepidoptera: Lycaenidae). – Mitteilungen des Entomologischen Vereins Stuttgart **33**: 9–10.
- HERMANN, G. (1999a): Methoden der qualitativen Erfassung von Tagfaltern. In: Settele, J., Feldmann, R. & Reinhardt, R. (Hrsg.): Die Tagfalter Deutschlands – Ein Handbuch für Freilandökologen, Umweltplaner und Naturschützer. – Eugen Ulmer, Stuttgart: 124–143.
- HERMANN, G. (1999b): Neue Beobachtungen zu Eiablage- und Raupennahrungspflanzen von Tagfaltern in Baden-Württemberg (Lepidoptera, Rhopalocera). – Atalanta **29** (1/4): 245–254.
- HERMANN, G. (1999c): Ist der Hufeisenklee-Gelbling, *Colias alfacariensis* Ribbe, 1905, in Südwestdeutschland derzeit in Ausbreitung begriffen (Lepidoptera: Pieridae). – Mitteilungen des Internationalen Entomologischen Vereins **24**: 1–13.
- HERMANN, G. (2005): Neue Beobachtungen zum Vorkommen des Großen Eisvogels (*Limenitis populi*) in Baden-Württemberg. In: EBERT, G. (Hrsg.) (2005): Die Schmetterlinge Baden-Württembergs. Band 10, Ergänzungsband. – Eugen Ulmer, Stuttgart: 43–46.
- HERMANN, G. (2006): Präimaginalstadien-Suche als Nachweismethode für Tagfalter – Rahmenbedingungen, Chancen, Grenzen. In: FARTMANN, T. & G. HERMANN (Hrsg.): Larvalökologie von Tagfaltern und Widderchen in Mitteleuropa. – Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde **68** (3/4): 223–231.
- HERMANN, G. & R. STEINER (1997a): Eiablage- und Larvalhabitat des Komma-Dickkopffalters (*Hesperia comma* Linné 1758) in Baden-Württemberg. – Carolea **55**: 35–42.
- HERMANN, G. & R. STEINER (1997): Ungewöhnliche Beobachtungen an überwinternden Raupen des Kleinen Schillerfalters (*Apatura ilia* Dennis & Schiffermüller, 1775) (Lepidoptera, Nymphalidae). – Mitteilungen des Entomologischen Vereins Stuttgart **32**: 110–111.
- HERMANN, G. & R. STEINER (1998): Eiablagehabitat und Verbreitung des Violetten Feuerfalters (*Lycaena alciphron*) in Baden-Württemberg (Lepidoptera, Lycaenidae). – Carolea **56**: 99–102.
- HERMANN, G. & R. STEINER (1999): Zur Bodenständigkeit des Vogelwicken-Bläulings (*Polyommatus amandus* Schneider, 1792) auf der Schwäbischen Alb (Lepidoptera: Lycaenidae). – Mitteilungen des Entomologischen Vereins Stuttgart **34**: 139–143.

- HERMANN, G. & R. STEINER (2000): Der Braune Eichen-Zipfelfalter in Baden-Württemberg. Ein Beispiel für die extreme Bedrohung von Lichtwaldarten. – *Naturschutz und Landschaftsplanung* **32** (9): 271–277.
- HERMANN, G. & R. STEINER (2002): Zur Raupennahrung von *Rhagades pruni* Denis & Schiffermüller, 1775 (Heide-Grünwidderchen) in Baden-Württemberg (Lepidoptera: Zygaenidae). – *Mitteilungen des Entomologischen Vereins Stuttgart* **36**: 153–154.
- HERMANN, G., STEINER, R. & J. TRAUTNER (2000): Zum Überwinterungsstadium und Larvalhabitat des Dickkopffalters *Pyrgus alveus* (Hübner, [1803]) in Baden-Württemberg (Lepidoptera, Hesperiiidae). – *Entomologische Zeitschrift* **110** (9): 275–277.
- HILL, J. K., THOMAS, C. D. & B. HUNTLEY (1999): Climate and habitat availability determine 20th century changes in a butterfly's range margin. – *Proceedings of the Royal Society of London B* **266**: 1197–1206.
- HOFMANN, A. (1994): Zygaeninae. – In: EBERT, G. (Hrsg.): *Die Schmetterlinge Baden-Württembergs*. Band 3, Nachtfalter I. – Eugen Ulmer, Stuttgart: 196–355.
- HOFMANS, K. & L.-M. DELESCAILLE (1992): L'écologie du flambé, *Iphiclides podalirius* (L., 1758) et ses implications pour la sauvegarde de l'espèce en Belgique. Résultats de la gestion expérimentale. – *Les Naturalistes Belges* **73**: 185–198.
- HOFMANS, K. & L.-M. DELESCAILLE (2000): Le flambé peut-il nous indiquer la marche à suivre pour une gestion des pelouses calcicoles garante du maintien d'une entomofaune riche et variée? In: BOULONGNE, R.: *Actes du Colloque La Gestion des Pelouses Calcicoles: Blois – Loir et Cher, France, 27 et 28 novembre 1999*. Orléans: Nature Centre, *Recherches naturalistes en région Centre* **7**: 89–101.
- HOHENADEL, T. (1960): Interessante Beobachtungen an Wanderfaltern in Nordbaden 1958. – *Entomologische Zeitschrift* **70**: 22–26, 42–46.
- HÖTTINGER, H. & TIMPE, W. (2002): Der Fetthennen-Bläuling *Scolitantides orion* (Pallas, 1771) im Burgenland. – *Joannea / Zoologie* **4**: 15–24.
- HÖTTINGER, H. (2003) Neue Erkenntnisse zur Verbreitung, Ökologie und Gefährdung des Osterluzeifalters *Zerynthia polyxena* (Denis & Schiffermüller, 1775) in Österreich mit besonderer Berücksichtigung des Burgenlandes (Lepidoptera: Papilionidae). – *Beiträge zur Entomofaunistik* **4**: 89–105.
- JANZ, N. (2002): Evolutionary ecology of oviposition strategies. In: HILKER, M. & T. MEINERS (eds.): *Chemoeology of Insect Eggs and Egg Deposition*. – Blackwell Science, Berlin: 349–376.
- JANZ, N. (2003): Sex linkage of host-plant use in butterflies. In: BOGGS, C. L., WATT, W. B. & P. R. EHRLICH (eds.): *Butterflies. Ecology and Evolution Taking Flight*. – The University of Chicago Press, Chicago: 229–239.
- JONES, R. E. (1991): Host selection and oviposition on plants. In: Bailey, W. J. & J. Ridsdill-Smith (eds.): *Reproductive Behaviour of Insects. Individuals and Populations*. – Chapman and Hall, London: 108–138.
- JUTZELER, D. (1989a): Weibchen der Bläulingsart *Lycaeides idas* L. riechen ihre Wirtsameisen (Lepidoptera, Lycaenidae). – *Mitteilungen der Entomologischen Gesellschaft Basel N.F.* **39**: 95–118.
- JUTZELER, D. (1989b): Kann das Weibchen von *Plebejus argus* (Linnaeus, 1761) Ameisen riechen? (Lepidoptera, Lycaenidae). – *Mitteilungen der Entomologischen Gesellschaft Basel N.F.* **39**: 150–159.
- KALLIES, A. (2000): *Helichrysum arenarium* (Asteraceae) – eine neue Futterpflanze von *Jordanita chloros* (Hübner, [1813]) (Lepidoptera, Zygaenidae, Procridinae). *Nachrichten des Entomologischen Vereins Apollo N.F.* **21** (2): 55–56.
- KALLIES, A., GELBRECHT, J., RICHERT, A. & F. ROSENBAUER (1999): Biologie und aktuelle Verbreitung von *Jordanita chloros* (Hübner, [1813]) in Deutschland (Lepidoptera, Zygaenidae). – *Brandenburger Entomologische Nachrichten, Supplement* **5**: 57–65.
- KASSAI, F. & L. PEREGOVITS (2005): Contrasting egg laying behaviour of the ecotypes of *Maculinea alcon* in Hungary. In: SETTELE, J., KÜHN, E. & J. A. THOMAS (eds.): *Studies on the ecology and conservation of butterflies in Europe. Vol. 2: Species ecology along a European gradient: *Maculinea* butterflies as a model*. – Pensoft, Sofia, Moskau: 73.

- KERY, M., D. MATTHIES & M. FISCHER (2001): The effect of plant population size on the interactions between the rare plant *Gentiana cruciata* and its specialized herbivore *Maculinea rebeli*. – Journal of Ecology **89** (3): 418–427.
- KINKLER, H. (1991): Der Segelfalter (*Iphiclides podalirius* L.) in Rheinland-Pfalz. Ein Artenschutzprojekt. – Beiträge zur Landespflege in Rheinland-Pfalz **14**: 7–94.
- KNÄLMANN, S. (1996): Zur Biologie und Ökologie von vier Zygaenidenarten (Lepidoptera, Zygaenidae) auf einem Kalkmagerrasenkomplex im Oberen Weserbergland. – Dipl.-Arb. Fachbereich Biologie, Univ. Marburg.
- KOCKELKE, K., HERMANN, G., KAULE, G., VERHAAGH, M. & J. SETTELE (1994): Zur Autökologie und Verbreitung des Kreuzenzian-Ameisenbläulings, *Maculinea rebeli* (HIRSCHKE, 1904). – Carolea **52**: 93–109.
- KÖHLER, J. & K.-H. MÜLLER-KÖLLIGES (1999): Die Tagfalter einschl. Dickkopffalter (Lepidoptera: Rhopalocera incl. Hesperidae) im Hannoverschen Wendland (Ost-Niedersachsen) – Neu- und Wiederfunde in Niedersachsen verschollener Arten. – Braunschweiger naturkundliche Schriften **5**: 883–904.
- KÖRÖSI, Á. (2005): Egg-laying behaviour of *Maculinea rebeli* Hirschke, 1904. In: SETTELE, J., KÜHN, E. & J. A. THOMAS (eds.): Studies on the ecology and conservation of butterflies in Europe. Vol. 2: Species ecology along a European gradient: *Maculinea* butterflies as a model. – Pensoft, Sofia, Moskau: 74.
- KOSCHUH, A. (2004): Eifunde vom Pflaumenzipfelfalter *Satyrrium pruni* (Linnaeus, 1758) in der südlichen Steiermark (Österreich) (Lepidoptera: Lycaenidae). – Nachrichten des Entomologischen Vereins Apollo **25** (4): 181–184.
- KOSCHUH, A. & V. SAVAS (2004): Eifunde vom Braunen Eichenzipfelfalter *Satyrrium ilicis* (Esper, 1779) im Raum Graz (Steiermark, Österreich) (Lepidoptera: Lycaenidae). – Nachrichten des Entomologischen Vereins Apollo **25** (3): 155–158.
- KOSCHUH, A., SAVAS, V. & J. GEPP (2005): Winter-Eifunde von Zipfelfalterarten (Lepidoptera: Lycaenidae) in Graz und Umland (Steiermark, Österreich). – Naturschutz und Landschaftsplanung **37** (2): 46–53
- KOLLIGS, D. (2000): Zur Ökologie des Brombeerzipfelfalters, *Callophrys rubi* (Linnaeus, 1758), in Schleswig-Holstein (Lepidoptera: Lycaenidae). – Nachrichten des Entomologischen Vereins Apollo **20** (3/4): 281–289.
- KÖNIGSDORFER, M. (1997): Die Berghexe (*Chazara briseis* L. Satyridae) in Schwaben und angrenzenden Gebieten. – Berichte des naturwissenschaftlichen Vereins für Schwaben e. V. **110**: 69–87.
- KONVIČKA, M. & T. KURAS (1999): Population structure, behaviour and selection of oviposition sites of an endangered butterfly, *Parnassius mnemosyne*, in Litovelské Pomoraví, Czech Republic. – Journal of Insect Conservation **3**: 211–223.
- KONVIČKA, M., HULA, V. & Z. FRIC (2003): Habitat of pre-hibernating larvae of the endangered butterfly *Euphydryas aurinia* (Lepidoptera: Nymphalidae): What can be learned from vegetation composition and architecture? – European Journal of Entomology **100**: 313–322.
- KRISMANN, A. (2000): Zum Eiablageverhalten von *Maculinea alcon* ([D. & S.], 1775) an *Gentiana pneumonanthe* und *Gentiana asclepiadea*. – UFZ-Bericht 2/2000: 104–110.
- KRISTAL, P. M. & W. A. NÄSSIG (1996): *Leptidea reali* Reissinger 1989 auch in Deutschland und einigen anderen europäischen Ländern (Lepidoptera: Pieridae). – Nachrichten des Entomologischen Vereins Apollo **16** (4): 345–361.
- KUDRNA, O. & W. SEUFERT (1991): Ökologie und Schutz von *Parnassius mnemosyne* (Linnaeus, 1758) in der Rhön. – Oedippus **2**: 1–44.
- KÜER, A. & T. FARTMANN (2005): Prominent shoots are preferred: microhabitat preferences of *Maculinea alcon* ([Denis & Schiffermüller], 1775) in Northern Germany (Lycaenidae). – Nota lepidopterologica **27** (4): 309–319.
- KÜHNE, L., HAASE, E., WACHLIN, V., LEIST, I., GELBRECHT, J. & R. DOMMAIN (2001): Die FFH-Art *Lycaena dispar* (Haworth, 1802) – Ökologie, Verbreitung, Gefährdung und Schutz im norddeutschen Tiefland (Lepidoptera, Lycaenidae). – Märkische Entomologische Nachrichten **3** (2): 1–32.

- LEDERER, G. (1960): Verhaltensweisen der Imagines und der Entwicklungsstadien von *Limenitis camilla camilla*. – Zeitschrift für Tierpsychologie **17**: 521–546.
- LEESTMANS, R. (1984): L'écologie et la biogéographie en Europe de *Lycaeides idas* L. (1761) (Lepidoptera Lycaenidae). – Linneana Belgica **9**: 370–408.
- LE MASURIER, A. D. (1994): Costs and benefits of egg clustering in *Pieris brassicae*. – Journal of Animal Ecology **63**: 677–685.
- LEOPOLD, P. & T. FARTMANN (2005): 10 Schmetterlinge (Lepidoptera): Allgemeine Hinweise zur Erfassung der Schmetterlinge. In: DOERPINGHAUS, A., EICHEN, C., GUNNEMANN, H., LEOPOLD, P., NEUKIRCHEN, M., PETERMANN, J. & E. SCHRÖDER (Bearb.): Methoden zur Erfassung von Arten der Anhänge IV und V der Fauna-Flora-Habitat-Richtlinie. – Naturschutz und Biologische Vielfalt **20**: 165–167.
- LEOPOLD, P. (2001): Schmetterlingszönosen ausgewählter Kalk-Magerrasen im Saale-Unstrut-Gebiet (Sachsen-Anhalt) unter besonderer Berücksichtigung der Habitate des Segelfalters und der Berghexe. – Dipl.-Arb. Inst. f. Landschaftsökologie, Univ. Münster.
- LEOPOLD, P. (2006a): Die Larvalökologie des Waldteufels (*Erebia aethiops*) und deren Bedeutung für den Erhalt der Art. In: FARTMANN, T. & G. HERMANN (Hrsg.): Larvalökologie von Tagfaltern und Widderchen in Mitteleuropa. – Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde **68** (3/4): 61–82.
- LEOPOLD, P. (2006b): Larvalökologie der Rostbinde *Hipparchia semele* (Linnaeus, 1758; Lepidoptera, Satyrinae) in Nordrhein-Westfalen – Die Notwendigkeit raumzeitlicher Störungsprozesse für den Arterhalt. – Diss. Inst. f. Landschaftsökologie, Univ. Münster.
- LOCHER, T. (1912): Mehrjährige Beobachtungen der Lebensweise etc. von Raupe und Falter der *Parn. mnemosyne* L. – Entomologische Zeitschrift **26** (21): 81, 86–87.
- LORITZ, H. & J. SETTELE (2002): Der Große Feuerfalter (*Lycaena dispar*, Haworth 1803) im Queichtal bei Landau in der Pfalz: Wirtspflanzenwahl und Eiablagemuster. – Mitteilungen der Pollichia **89**: 309–321.
- LORITZ, H. & J. SETTELE (2006): Eiablageverhalten des Großen Feuerfalters (*Lycaena dispar*, Haworth 1803) in SW-Deutschland – Wirtspflanzenwahl, Generationenvergleich und Hinweise zur Erfassung. In: FARTMANN, T. & G. HERMANN (Hrsg.): Larvalökologie von Tagfaltern und Widderchen in Mitteleuropa. – Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde **68** (3/4): 243–255.
- MAGNUS, D. (1950): Beobachtungen zur Balz und Eiablage des Kaisermantels *Argynnis paphia*. – Zeitschrift für Tierpsychologie **7**: 435–449.
- MALICKY, H. (1961) Über die Ökologie von *Lycaeides idas* L., insbesondere über seine Symbiose mit Ameisen. – Zeitschrift der Arbeitsgemeinschaft österreichischer Entomologen **13**: 33–49.
- MALICKY, H. (1969): Versuch der Analyse der ökologischen Beziehungen zwischen Lycaeniden (Lepidoptera) und Formiciden (Hymenoptera). – Tijdschrift voor Entomologie **112**: 213–298.
- MARKTANNER, T. (1985): Die Bedeutung des Schwalbenwurzenzians als Futterpflanze von *Maculinea alcon* (Lep.: Lycaenidae) im oberschwäbischen Alpenvorland und die Verbreitung der Lycaenidae in diesem Raum. – Entomologische Zeitschrift **95**: 257–272.
- MASCHWITZ, U. & K. FIEDLER (1988): Koexistenz, Symbiose, Parasitismus: Erfolgsstrategien der Bläulinge. – Spektrum der Wissenschaft **5**: 56–66.
- MAZEL, R. (2001): Le polymorphisme de deux “especies-jumelles” *Leptidea sinapsi* L. et *L. reali* Reissinger en France (Lepidoptera: Pieride). – Linneana Belgica **18**: 37–43.
- MAZEL, R. & R. LEESTMANS (1996): Relations biogéographiques, écologiques et taxonomiques entre *Leptidea sinapsis* Linne et *L. reali* Reissinger en France, Belgique et régions limitrophes (Lepidoptera: Pieridae). – Linneana Belgica **15**: 317–328.
- MEYER, A. (2006): Struktureiche Landschaft und kalte Winter – das Hochsauerland als Refugium des Dukaten-Feuerfalters (*Lycaena virgaureae*). – Dipl.-Arb. Inst. f. Landschaftsökologie, Univ. Münster.
- MEYER-HOZAK, C. (2000a): Population biology of *Maculinea rebeli* (Lepidoptera: Lycaenidae) on the chalk grasslands of Eastern Westphalia (Germany) and implications for conservation. – Journal of Insect Conservation **4**: 63–72.

- MEYER-HOZAK, C. (2000b): Zur Populationsbiologie von *Maculinea rebeli* Hirschke, 1904 (Lep.: Lycaenidae) auf ostwestfälischen Kalkmagerrasen und Empfehlungen zum Schutz. – UFZ-Bericht 1/2000: 72–89.
- MYERS, J. H. (1985): Effect of physical condition of the host plant on the ovipositional choice of the cabbage white butterfly, *Pieris rapae*. – Journal of Applied Ecology **54**: 193–204.
- MÖLLENBECK, V. (2006): Larvalökologie und Habitatbindung des Großen Waldportiers *Hipparchia fagi* Scopoli 1763 (Nymphalidae: Satyrinae) in den Rebböschungen des Kaiserstuhls – Grundlagen für eine naturschutzfachliche Bewertung des Brandmanagements. – Dipl.-Arb. Inst. f. Landschaftsökologie, Univ. Münster.
- NEL, J. (1985): Note sur l'écologie et la biologie de *Pyrgus foulquieri* Obth. en Provence et dans le Briançonnais. Comparaison avec *P. alveus* Hb. – Alexanor **14** (1): 3–7.
- NICK, A., STREHMANN, A., GOTTWALD, F. & J. MÖLLER (2006): Larvalhabitate der Feuerfalter *Lycaena hippothoe* und *L. alciphron* (Lepidoptera: Lycaenidae) auf einem ehemaligen Truppenübungsplatz in Nordost-Brandenburg. In: FARTMANN, T. & G. HERMANN (Hrsg.): Larvalökologie von Tagfaltern und Widderchen in Mitteleuropa. – Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde **68** (3/4): 123–134.
- NIEMINEN, M., SUOMI, J., VAN NOUHUYS, S., SAURI, P. & M. L. RIEKKOLA (2003): Effect of iridoid glycoside content on oviposition host plant choice and parasitism in a specialist herbivore. – Journal of Chemical Ecology **29** (4): 823–844.
- NUNNER, A. (2006): Zur Verbreitung, Bestandsituation und Habitatbindung des Blauschillernden Feuerfalters (*Lycaena helle*) in Bayern. In: FARTMANN, T. & G. HERMANN (Hrsg.): Larvalökologie von Tagfaltern und Widderchen in Mitteleuropa. – Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde **68** (3/4): 153–170.
- NYLIN, S., NYGREN, G.H., WINDIG, J.J., JANZ, N. & A. BERGSTRÖM (2005): Genetics of host-plant preference in the comma butterfly *Polygonia c-album* (Nymphalidae), and evolutionary implications. – Biological Journal of the Linnean Society **84**: 755–765.
- OHSAKI, N. (1982): Comparative population studies of three pierid butterflies, *P. rapae*, *P. melete* and *P. napi* living in the same area II. Utilization of patchy habitats by adults through migratory and non-migratory movements. – Research in Population Ecology **22**: 163–183.
- OHSAKI, N. & Y. SATO (1990): Avoidance mechanisms of three *Pieris* butterfly species against the parasitoid wasp *Apanteles glomeratus*. – Ecological Entomology **15** (2): 169–176.
- OHSAKI, N. & Y. SATO (1994): Food plant choice of *Pieris* butterflies as a trade-off between parasitoid avoidance and quality of plants. – Ecology **75**: 59–68.
- PARMESAN, C. (2003): Butterflies as bioindicators for climate change effects. In: BOGGS, C. L., WATT, W. B. & P. E. EHRLICH (eds.): Butterflies: Ecology and Evolution taking Flight. – The University of Chicago Press, Chicago and London: 541–560.
- PARMESAN, C., RYRHOLM, N., STEFANESCU, C., HILL, J. K., THOMAS, C. D., DESCIMON, H., HUNTLEY, B., KAILA, L., KULLBERG, J., TAMMARU, T., TENNANT, J., THOMAS, J. A. & M. S. WARREN (1999): Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. – Nature **399**: 579–583.
- PAULER, R., KAULE, G., VERHAAGH, M. & J. SETTELE (1995): Untersuchungen zur Autökologie des Schwarzgefleckten Ameisenbläulings, *Maculinea arion* (Linnaeus 1758) (Lepidoptera: Lycaenidae), in Südwestdeutschland. – Nachrichten des Entomologischen Vereins Apollo **16** (2/3): 147–186.
- PAULER-FÜRSTE, R. & M. VERHAAGH (2005): Habitat preferences of *Myrmica* (Hymenoptera: Formicidae) ant species in *Maculinea arion* (Lepidoptera: Lycaenidae) sites in South-Western Germany. In: SETTELE, J., KÜHN, E. & J. A. THOMAS (eds.): Studies on the ecology and conservation of butterflies in Europe. Vol. 2: Species ecology along a European gradient: *Maculinea* butterflies as a model. – Pensoft, Sofia, Moskau: 22–25.
- PETERSEN, B. (1954): Egg-laying and habitat selection in some *Pieris* species. – Entomologisk Tidsskrift **75**: 194–203.
- PETERSON, M. A. (1997): Host plant phenology and butterfly dispersal: Causes and consequences of uphill movement. – Ecology **78** (1): 167–180.

- PFAFF, S. (1997): Mikrohabitatpräferenzen von Dickkopffalterraupen (Lepidoptera: Hesperidae). – Mitteilungen der Zoologischen Gesellschaft Mainz **90**: 372.
- PFEUFFER, E. (1998): Zur Myrmekophilie des Idas-Bläulings (*Lycaeides idas* L.). Beobachtungen an Dämmen der Lechstauflächen im Unteren Lechtal. – Berichte des Naturwissenschaftlichen Vereins für Schwaben e.V. **102**: 41–56.
- PFEUFFER, E. (2000): Zur Ökologie der Präimaginalstadien des Himmelblauen Bläulings (*Lysandra bellargus* Rottemburg 1775) und des Silbergrünen Bläulings (*Lysandra coridon* Poda 1761), unter besonderer Berücksichtigung der Myrmekophilie. – Berichte des Naturwissenschaftlichen Vereins für Schwaben e.V. **104**: 72–98.
- PILSON, D. & M. D. RAUSHER (1988): Clutch size adjustment by a swallowtail butterfly. – Nature **333**: 361–363.
- PONT, B., PISSAVIN, S., SAILNIER, A. & C. DELARBRE (2000): Contribution to the knowledge of the ecology of the Lesser Purple Emperor (*Apatura ilia*) (Lepidoptera, Nymphalidae, Apaturinae). – Alexanor **21**: 113–128.
- PORTER, K. (1982): Basking behaviour in larvae of the butterfly *Euphydryas aurinia*. – Oikos **38**: 308–312.
- PORTER, K. (1983): Multivoltinism in *Apanteles bignelli* and the influence of weather on synchronisation with its host *Euphydryas aurinia*. – Entomologia Experimentalis et Applicata **34**: 155–162.
- PORTER, K. (1992): Eggs and egg-laying. – In: DENNIS, R. L. H (Hrsg.): The ecology of butterflies in Britain. – Oxford University Press, Oxford: 46–72.
- PULLIN, A. S. (1986): Influence of the food plant, *Urtica dioica*, on larvae development, feeding efficiency, and voltinism of a specialist insect, *Inachis io*. – Holarctic ecology **9**: 72–78.
- RAVENS-CROFT, N. O. M. (1994): The ecology of the chequered skipper butterfly *Carterocephalus palaemon* Pallas in Scotland. I. Microhabitat. – Journal of Applied Ecology **31**: 613–622.
- REINHARDT, R. & P. RICHTER (1978): Zur ökologischen Isolierung der an Brennessel (*Urtica dioica* L.) lebenden Nymphaliden (Lep., Nymphalidae). – Entomologische Nachrichten und Berichte **1978**: 43–50.
- REINHARDT, R. & J. SETTELE (1999): Arteninventar, Verbreitung und Gefährdungseinstufung. – In: SETTELE, J., FELDMANN, R. & R. REINHARDT (Hrsg.): Die Tagfalter Deutschlands. – Eugen Ulmer, Stuttgart: 18–33.
- RENNWALD, E. (1985): Notizen zur Ökologie von *Everes argiades* (PALLAS, 1771) (Lep., Lycaenidae). – Atalanta **16**: 88–94.
- RENNWALD, E. (1986): Wiesengraben und andere Sonderstrukturen im landwirtschaftlich genutzten Bereich. Ihre Bedeutung für Flora und tagfliegende Schmetterlinge. – Dipl.-Arb., Universität Freiburg.
- RENWICK, J. A. A. & F. S. CHEW (1994): Oviposition behavior in Lepidoptera. – Annual Review of Entomology **39**: 377–400.
- RETZLAFF, H. (1973): Die Schmetterlinge von Ostwestfalen-Lippe und einigen angrenzenden Gebieten Hessens und Niedersachsens (Weserbergland, südöstliches Westfälisches Tiefland und östliche Westfälische Bucht). I. Teil. – Berichte des Naturwissenschaftlichen Vereins Bielefeld **21**: 129–248.
- RICHARZ, N., NEUMANN, D. & W. WIPKING (1989): Untersuchungen zur Ökologie des Apollofalters (*Parnassius apollo vinningensis* Stichel 1899, Lepidoptera, Papilionidae) im Weinbaugebiet der unteren Mosel. – Mitteilungen der Arbeitsgemeinschaft rheinisch-westfälischer Lepidopterologen **5** (3/4): 108–259.
- ROER, H. (1965): Kleiner Fuchs, Tagpfauenauge, Admiral. – Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt.
- ROHLFS, H. O. (2002) Untersuchungen zur Verbreitung, Gefährdung und Ökologie des Lungenenzian-Ameisenbläulings, *Maculinea alcon*, (Denis & Schiffermüller 1775). – Dipl.-Arb. Inst. f. Ökologie u. Evolutionsbiologie, Univ. Bremen.
- ROSENBAUER, A. (1996): Gentianaceae – Enzinagewächse. In: SEBALD, O., SEYBOLD, S., PHILIPPI, G. & A. WÖRZ (Hrsg.): Die Farn- und Blütenpflanzen Baden-Württembergs. Band 5: Spezieller

- Teil (Spermatophyta, Unterklasse Asteridae) Buddlejaceae bis Caprifoliaceae. Eugen Ulmer, Stuttgart: 16–42.
- ROY, D.B. & J. A. THOMAS (2003): Seasonal variation in the niche, habitat availability and population fluctuations of a bivoltine thermophilous insect near its range margin. – *Oecologia* **134**: 439–444.
- SATO, Y., YANO, S., TAKABAYASHI, J. & N. OHSAKI (1999): *Pieris rapae* (Lepidoptera: Pieridae) females avoid oviposition on *Rorippa indica* plants infested by conspecific larvae. – *Applied Entomology and Zoology* **34**: 333–337.
- SCHÄFER, H. (1969): Schillerfalter (*Apatura iris* L.) im Raume Barntrop, Kreis Lemgo. – *Berichte des Naturwissenschaftlichen Vereins Bielefeld* **19**: 175–180.
- SCHLICK-STEINER, B. C., STEINER, F. M. & H. HÖTTINGER (2002) Gefährdung und Schutz des Kreuzenzian-Ameisen-Bläulings *Maculinea rebeli* in Niederösterreich und Burgenland (Lepidoptera, Lycaenidae). – *Linzer biologische Beiträge* **34**: 349–376.
- SCHMIDT, E. (1911): Die Entwicklung und Lebensweise von *Argynnis apherape* Hb. – *Entomologische Zeitschrift* **25**: 179–180.
- SCHMIDT-LOSKE, K. (1992): Lepidopterologisch-floristische Untersuchungen in einem ballungsnahen Naturschutzgebiet, dem Rodderberg-Vulkan bei Bonn. – *Verhandlungen des Westdeutschen Entomologentages* **1992**: 237–242.
- SCHMIDT-LOSKE, K. (1998): Spatial distribution and habitat use of *Zygaena filipendulae* (Linnaeus, 1758) (Lepidoptera, Zygaenidae) in a suburban nature reserve. In: TREMEWAN, W. G., WIPKING, W. & C. M. NAUMANN (eds.): *Proceedings of the 5th international symposium on the biology of the Zygaenidae* (Insecta, Lepidoptera). Grietherbusch (Germany), 10–12 September 1993. – Koeltz Scientific Books, Königstein: 165–175.
- SCHMITT, T. (1999): Eiablageverhalten und Raupenfutterpflanzen von Tagfaltern im südwestlichen Hunsrück. – *Faunistisch-floristische Notizen aus dem Saarland* **30**: 659–670.
- SCHMITT, T. (2001): Beobachtungen zum Eiablageverhalten und zu Raupenfutterpflanzen von Tagfaltern im südwestlichen Hunsrück im Jahr 2000. – *Abh. Delattinia* **26**: 143–148.
- SCHMITT, T. (2002): Beobachtungen zum Eiablageverhalten und zu Raupenfutterpflanzen von Tagfaltern im südwestlichen Hunsrück im Jahr 2001. – *Abh. Delattinia* **27**: 203–212.
- SCHMITT, T. (2003): Eiablageverhalten und Raupenfutterpflanzen von Tagfaltern und Widderchen in Rheinland-Pfalz und im Saarland (Lepidoptera). – *Verhandlungen des Westdeutschen Entomologentages* **2002**: 93–104.
- SCHULTZ, V. G. M. (1929): Die Nährpflanzen der Raupe von *Lycaena optilete* Knoch in der Lüneburger Heide. – *Internationale Entomologische Zeitschrift* **22**: 422–424.
- SCHÜTZE, E. (1941): *Procris subsolana* Stgr. ssp. *schützei* Alb. II. Ein Beitrag zur Ökologie dieser Art. – *Entomologische Zeitschrift* **55**: 51–53.
- SCHWEIZERISCHER BUND FÜR NATURSCHUTZ, LEPIDOPTEROLOGEN-ARBEITSGRUPPE (SBN) (Hrsg.) (1987): Tagfalter und ihre Lebensräume. Arten, Gefährdung, Schutz. – Fotorotar AG, Egg/ZH.
- SCHWEIZERISCHER BUND FÜR NATURSCHUTZ, LEPIDOPTEROLOGEN-ARBEITSGRUPPE (SBN) (Hrsg.) (1997): Schmetterlinge und ihre Lebensräume. Arten, Gefährdung, Schutz. – Fotorotar AG, Egg/ZH.
- SETTELE, J., STEINER, R., REINHARDT, R. & R. FELDMANN (2005): Schmetterlinge – Die Tagfalter Deutschlands. – Eugen Ulmer, Stuttgart.
- SHREEVE, T.G. (1992): Adult behaviour. In: DENNIS, R. L. H. (ed.): *The ecology of butterflies in Britain*. – Oxford University Press, Oxford: 22–45.
- SHREEVE, T. G. (1986): Egg-laying in the speckled wood butterfly (*P. aegeria*): the role of female behaviour host plant abundance and temperature. – *Ecological Entomology* **11**: 229–236.
- SIELEZNIOW, M., STANKIEWICZ, A. & C. BYSTROWSKI (2003): First observation of one *Maculinea arion* pupa in *Myrmica lobicornis* nest in Poland. – *Nota lepidopterologica* **25**: 249–250.
- SIELEZNIOW, M., BUSZKO, J. & A. STANKIEWICZ (2005): *Maculinea arion* in Poland: distribution, ecology and conservation prospects. In: SETTELE, J., KÜHN, E. & J. A. THOMAS (eds.): *Studies on the ecology and conservation of Butterflies in Europe. Vol. 2: Species ecology along a European gradient: Maculinea butterflies as a model*. – Pensoft, Sofia, Moskau: 231–233.

- SIELEZNIEW, M. & A. M. STANKIEWICZ (2004a): Simultaneous exploitation of *Myrmica vandeli* and *M. scabrinodis* (Hymenoptera: Formicidae) colonies by the endangered myrmecophilous butterfly *Maculinea alcon* (Lepidoptera : Lycaenidae). – *European Journal of Entomology* **101**: 693–696.
- SIELEZNIEW, M. & A. M. STANKIEWICZ (2004b): *Gentiana cruciata* as an additional host plant of *Maculinea alcon* on a site in eastern Poland (Lycaenidae). – *Nota lepidopterologica* **27**: 91–93.
- SILLÉN-TULLBERG, B. (1988): Evolution of gregariousness in aposematic butterfly: A phylogenetic analysis. – *Evolution* **42**: 293–305.
- SILLÉN-TULLBERG, B. & O. LEIMAR (1988): The evolution of gregariousness in distasteful insects as a defence against predators. – *The American Naturalist* **132**: 723–734.
- SINGER, M. C. (2003): Spatial and temporal patterns of checkerspot butterfly-host plant association: the diverse roles of oviposition preference. In: BOGGS, C. L., WATT, W. B. & P. R. EHRLICH (eds.) *Butterflies. Ecology and Evolution Taking Flight*. The University of Chicago Press, Chicago: 207–228.
- SINGER, M. C. (2004): Measurement, correlates, and importance of oviposition preferences in the life of checkerspots. In: EHRLICH, P. R. & HANSKI, I. (eds.) *On the Wings of Checkerspots. A Model System for Population Biology*. Oxford University Press, Oxford: 112–137
- SIX, A. (2000): Zur Populationsbiologie des Großen Perlmutterfalters *Argynnis aglaja* und des Feurigen Perlmutterfalters *Argynnis adippe* (Lepidoptera: Nymphalidae). – *Verhandlungen des Westdeutschen Entomologentages* **1999**: 81–89.
- SLANSKY, F. & P. FEENY (1977): Stabilization of rate of nitrogen accumulation by larvae of Cabbage Butterfly on wild and cultivated Food Plants. – *Ecological Monographs* **47** (2): 209–228.
- SPEYER, W. (1956): *Pieris brassicae* L. in den Dünen der Nordseeinsel Amrum. – *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz* **63**: 12–14.
- STANKIEWICZ, A. & M. SIELEZNIEW (2002a): First data on host-ant specificity of parasitic *Maculinea alcon* (Den. & Schiff.) (Lepidoptera: Lycaenidae) in Poland and eastern Europe. – *Fragmenta Faunistica* **45**: 123–130.
- STANKIEWICZ, A. & M. SIELEZNIEW (2002b): Host specificity of *Maculinea teleius* Bgstr. and *M. nausithous* Bgstr. (Lepidoptera: Lycaenidae) the new insight. – *Annales Zoologici* **52**: 403–408.
- STANKIEWICZ, A. M., SIELEZNIEW, M. & J. BUSZKO (2005A): *Maculinea alcon* and *M. rebeli* in Poland: distribution, habitats, host ant specificity and parasitoids. In: SETTELE, J., KÜHN, E. & J. A. THOMAS (eds.): *Studies on the ecology and conservation of Butterflies in Europe*. Vol. 2: *Species ecology along a European gradient: Maculinea butterflies as a model*. – Pensoft, Sofia, Moskau: 90–93.
- STANKIEWICZ, A., SIELEZNIEW, M. & G. SVITRA (2005b): *Myrmica schenki* (Hymenoptera: Formicidae) rears *Maculinea rebeli* (Lepidoptera: Lycaenidae) in Lithuania: new evidence for geographical variation of host-ant specificity of an endangered butterfly. – *Myrmecologische Nachrichten* **7**: 51–54.
- STANKIEWICZ, A., SIELEZNIEW, M. & J. SAWONIEWICZ (2004): *Neotypus pusillus* Gregor, 1940 (Hymenoptera, Ichneumonidae) endoparasite of *Maculinea nausithous* (Bergsträsser, 1779) (Lepidoptera, Lycaenidae): new data on distribution in Poland with remarks on its biology. – *Fragmenta Faunistica* **47**: 115–120.
- STEINER, F. M., SIELEZNIEW, M., SCHLICK-STEINER, B. C., HÖTTINGER, H., STANKIEWICZ A. & A. GORNICKI (2003): Host specificity revisited: New data on *Myrmica* host ants of the lycaenid butterfly *Maculinea rebeli*. – *Journal of Insect Conservation* **7**: 1–6.
- STEINER, H. (2004): Zwischen Licht und Schatten – zur Ökologie des Kleinen Eisvogels (*Limenitis camilla*) in der Davert/NRW. Einschließlich eines Überblickes über die Tagfalter des Gebietes. – *Dipl.-Arb. Inst. f. Landschaftsökologie, Univ. Münster*.
- STEINER, R. (1996): Habitatnutzung, Arealodynamik und Schutzaspekte einer Population des Segelfalters (*Iphiclides podalirius*, Linnaeus 1758) im Heckengäu (Baden-Württemberg). – *Dipl.-Arb. Inst. f. Landschaftsplanung u. Ökologie, Univ. Hohenheim*.
- STEINER, R. & G. HERMANN (1999): Freilandbeobachtungen zu Eiablageverhalten und -habitat des Wald-Wiesenvögelchens, *Coenonympha hero* (Linnaeus, 1761), an einer Flugstelle in Baden-

- Württemberg (Lepidoptera: Nymphalidae). – Nachrichten des Entomologischen Vereins Apollo **20** (2): 111–118.
- STEINER, R., TRAUTNER, J. & A.-C. GRANDCHAMP (2006): Larvalhabitate des Blauschillernden Feuerfalters (*Lycaena helle*) am schweizerischen Alpennordrand unter Berücksichtigung des Einflusses von Beweidung. In: FARTMANN, T. & G. HERMANN (Hrsg.): Larvalökologie von Tagfaltern und Widderchen in Mitteleuropa. – Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde **68** (3/4): 135–151.
- STEINER, R. & R. TRUSCH (2000): Eiablageverhalten und -habitat von *Hipparchia statilinus* in Brandenburg (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae). – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde / Serie A, Biologie **606**: 1–10.
- STETTNER, C., BINZENHÖFER, B., GROS, P. & P. HARTMANN (2001): Habitatmanagement und Schutzmassnahme für die Ameisenbläulinge *Glaucopsyche teleius* und *Glaucopsyche nausithous*. II Habitatansprüche, Gefährdung und Pflege. – Naturschutz und Landschaftspflege **76**: 366–375.
- TABASHNIK, B. E. (1982): Responses of pest and non-pest *Colias* butterfly larvae to intraspecific variation in leaf nitrogen and water-content. – Oecologia **55** (3): 389–394.
- TARMANN, G. (1979/1980): Zur Biologie und Zucht von *Procris (Lucasiterna) subsolana* (Staudinger, 1862). – Zeitschrift der Arbeitsgemeinschaft österreichischer Entomologen **31**: 81–91.
- TARTALLY, A. & Z. VARGA (2005): Host-ant specificity of *Maculinea* species in Hungary, connections with parasitoids and host plants. In: SETTELE, J., KÜHN, E. & J. A. THOMAS (eds.): Studies on the ecology and conservation of butterflies in Europe. Vol. 2: Species ecology along a European gradient: *Maculinea* butterflies as a model. – Pensoft, Sofia, Moskau: 94–98.
- THOMAS, C. D., BODSWORTH, E. J., WILSON, R. J., SIMMONS, A. D., DAVIES, Z. G., MUSCHE, M. & L. CONRADT (2001): Ecological and evolutionary processes at expanding range margins. – Nature **411**: 577–581.
- THOMAS, J. A. (1984): The behaviour and habitat requirements of *Maculinea nausithous* (the dusky large blue butterfly) and *M. teleius* (the scarce large blue) in France. – Biological Conservation **28**: 325–347.
- THOMAS, J. A. (1983a): The ecology and conservation of *Lysandra bellargus* (Lepidoptera: Lycaenidae) in Britain. – Journal of Applied Ecology **20**: 59–83.
- THOMAS, J. A. (1983b): The ecology and status of *Thymelicus acteon* (Lepidoptera: Hesperidae) in Britain. – Ecological Entomology **8**: 427–435.
- THOMAS, J. A. (1991): Rare species conservation: butterfly case studies. – In: Spellerberg, I. F., Goldsmith, F. B. & M. G. Morris, (Hrsg.): The scientific management of temperate communities for conservation. – Blackwell Scientific, Oxford: 149–198.
- THOMAS, J. A. (1993): Holocene climate change and warm man-made refugia may explain why a sixth of British butterflies inhabit innatural early-successional habitats. – Ecography **16**: 278–284.
- THOMAS, J. A. (2002): Larval niche selection and evening exposure enhance adoption of a predacious social parasite, *Maculinea arion* (large blue butterfly), by *Myrmica* ants. – Oecologia **132** (4): 531–537.
- THOMAS, J. A. & G. W. ELMES (1998): Higher productivity at the cost of increased host-specificity when *Maculinea* butterfly larvae exploit ant colonies through trophallaxis rather than by predation. – Ecological Entomology **23**: 457–464.
- THOMAS, J. A. & G. W. ELMES (2001): Food-plant niche selection rather than the presence of ant nests explains oviposition patterns in the myrmecophilous butterfly genus *Maculinea*. – Proceedings of the Royal Society of London B **268**: 471–477.
- THOMAS, J. A., ELMES, G. W., CLARKE, R. T., KIM, K. G., MUNGUIRA, M. L. & M. E. HOCHBERG (1997): Field evidence and model predictions of butterfly-mediated apparent competition between Gentian plants and Red ants. – Acta Oecologica **18**: 671–684.
- THOMAS, J. A., ELMES, G. W., WARDLAW, J. C. & W. WOYCIECHOWSKI (1989): Host specificity among *Maculinea* butterflies in *Myrmica* ant nests. – Oecologia **79**: 452–457
- THOMAS, J. A., BOURN, N. A. D., CLARKE, R. T., STEWART, K. E., SIMCOX, D. J., PEARMAN, G. S., CURTIS, R. & B. GOODGER (2001): The quality and isolation of habitat patches both deter-

- mine where butterflies persist in fragmented landscapes. – Proceedings of the Royal Society of London B **268**: 1791–1796.
- THOMAS, J. A., MUNGUIRA, M. L., MARTÍN, J. & G. W. ELMES (1991): Basal hatching by *Maculinea* butterfly eggs: a consequence of advanced myrmecophily? – Biological Journal of the Linnean Society **44**: 175–184.
- THOMAS, J. A., SIMCOX, D. J., WARDLAW, J. C., ELMES, G. W., HOCHBERG, M. E. & R. T. CLARKE (1998): Effects of latitude, altitude and climate on the habitat and conservation of the endangered butterfly *Maculinea arion* and its *Myrmica* ant hosts. – Journal of Insect Conservation **2**: 39–46.
- THOMAS, J. A., THOMAS, C. D., SIMCOX, D. J. & R. T. CLARKE (1986): The ecology and declining status of the silver-spotted skipper butterfly (*Hesperia comma*) in Britain. – Journal of Applied Ecology **23**: 365–380.
- THOMAS, J. A. & J. C. WARDLAW (1990): The effect of queen ants on the survival of *Maculinea arion* in *Myrmica* ant nests. – Oecologia **85**: 87–91.
- THOMAS, J. A. & J. C. WARDLAW (1992): The capacity of a *Myrmica* ant nest to support a predacious species of *Maculinea* butterfly. – Oecologia **91**: 101–109.
- TRÄNKNER, A. & M. NUSS (2005): Risk spreading in the voltinism of *Scolitantides orion orion* (Pallas, 1771) (Lycaenidae). – Nota lepidopterologica **28** (1): 55–64.
- TRAUTNER, J. (2006): Naturschutzfachliche Bewertungsfragen in der Praxis – Welche Rolle spielen Daten zu Art-Präsenz und Ausprägung spezifischer Larvalhabitate von Tagfaltern und Widderchen? In: FARTMANN, T. & G. HERMANN (Hrsg.): Larvalökologie von Tagfaltern und Widderchen in Mitteleuropa. – Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde **68** (3/4): 295–308.
- TREIBER, R. (2003): Genutzte Mittelwälder – Zentren der Artenvielfalt für Tagfalter und Widderchen im Südsass. Nutzungsdynamik und Sukzession als Grundlage für ökologische Kontinuität. – Naturschutz und Landschaftsplanung **35** (1): 50–63.
- TRUSCH, R. & S. HAFNER (2005): Neue Beobachtungen zu *Parnassius mnemosyne* auf der Schwäbischen Alb. In: EBERT, G. (Hrsg.) (2005): Die Schmetterlinge Baden-Württembergs. Band 10, Ergänzungsband. – Eugen Ulmer, Stuttgart: 38–41.
- ULRICH, R. (2000): Die Raupen-Nahrungspflanzen der Tagschmetterlinge des Saarlandes – eine erste zusammenfassende Darstellung. – Abhandlungen der Delattinia **26**: 99–142.
- ULRICH, R. (2002) Die Ausbreitung des Krüppelschlehen-Zipfelfalters *Satyrium acaciae* (Fabricius, 1787) im Bliessgau/Saarland. – Abhandlungen der Delattinia **28**: 109–116.
- ULRICH, R. (2003): Die Tagfalter der Kalkhalbtrockenrasen des Naturschutzgroßvorhabens „Bliessgau/Auf der Lohe“ – ein Tagfaltergebiet von bundesweiter Bedeutung (Lepidoptera: Hesperioidea und Papilionoidea). – Nachrichten des Entomologischen Vereins Apollo **24** (1/2): 83–96.
- ULRICH, R. (2004): Die Raupen-Nahrungspflanzen der Tagfalter und Widderchen des Saarlandes. – Entomologische Zeitschrift **114**: 29–45.
- URBAHN, E. & H. URBAHN (1939): Die Schmetterlinge Pommerns mit einem vergleichenden Überblick über den Ostseeraum. Macrolepidoptera. – Stettiner Ent. Z. **100**: 185–826.
- VAN DYCK, H., OOSTERMEIJER, J. G. B., TALLOEN, W., FEENSTRA, V., HIDDE, A. VAN DER & I. WYNHOFF (2000): Does the presence of ant nests matter for oviposition to a specialized myrmecophilous *Maculinea* butterfly? – Proceedings of the Royal Society of London B **267**: 861–866.
- VASCONCELLOSNETO, J. & R. F. MONTEIRO (1993): Inspection and evaluation of host-plant by the butterfly *Mechanitis lysimnia* (Nymph, Ithomiinae) before laying eggs – a mechanism to reduce intraspecific competition. – Oecologia **95** (3): 431–438.
- VOGEL, K. (1995): Populationsbiologie und Habitatwahl des Roten Scheckenfalters (*Melitaea didyma*, Esper 1779). – Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie **10**: 357–360.
- VOGEL, K. (1997): Sonne, Ziest und Flockenblumen: Was braucht eine überlebensfähige Population des Roten Scheckenfalters (*Melitaea didyma*)? – Cuvillier Verlag, Göttingen.
- VOGLER, W. (1969): Meeresstrandpflanzen als Nahrung von Raupen des Großen Kohlweißlings. – Atalanta **2**: 301–302.

- VON TÖRNE, H. (1941): Die Eiablage des Landkärtchens (*Araschnia levana* L.) und etwas über die Lichtempfindlichkeit. – Entomologische Zeitschrift **55**: 49–61.
- VULINEC, K. (1990): Collective security, aggregation by insects as a defence. In: EVANS, J. L. & J. O. SCHMIDT (eds.): Insects Defense: Adaptive mechanisms of prey and predators. – State University of New York Press, New York: 251–288.
- WAGNER, W. (1999): Einige bemerkenswerte Lepidopteren-Funde auf der Schwäbischen Ostalb bei Heidenheim. – *Carolina* **57**: 126–129.
- WAGNER, W. (2001): Regionale Einnischung der Rotwiderchen (Lepidoptera, Zygaenidae) auf Halbtrockenrasen der östlichen Schwäbischen Alb. – *Carolina* **59**: 102–124.
- WAGNER, W. (2002a): Zur Ökologie von *Pyrgus trebevicensis* (Warren, 1926) und *Pyrgus alveus* (Hübner, [1803]) (Lepidoptera: Hesperidae) auf der Schwäbischen Alb (Baden-Württemberg). – Entomologische Zeitschrift **112**: 145–156.
- WAGNER, W. (2002b) Notizen zur Ökologie einer Population von *Zygaena transalpina* (ESPER 1803) im Feuchtbereich (Lepidoptera Zygaenidae). – Nachrichten des Entomologischen Vereins Apollo **22**: 193–196.
- WAGNER, W. (2003a): Mechanismen der phänologischen und räumlichen Einnischung bei Rotwiderchen (Lepidoptera, Zygaenidae) auf Kalkmagerrasen der Schwäbischen Alb (Baden-Württemberg). – Entomologische Zeitschrift **113** (7): 194–209.
- WAGNER, W. (2003b): Ressourcenverfügbarkeit als Ursache phänologischer Einnischung bei Rotwiderchen (Lepidoptera: Zygaenidae) auf Magerrasen der Schwäbischen Alb (Baden-Württemberg). Entomologische Zeitschrift **113** (8): 226–238.
- WAGNER, W. (2005): Neue Erkenntnisse zur Ökologie der Dickkopffalter der Gattung *Pyrgus* in Baden-Württemberg. In: EBERT, G. (Hrsg.): Die Schmetterlinge Baden-Württembergs, Band 10 (Ergänzungsband): 48–66.
- WAGNER, W. (2006a): Präimaginalökologie mitteleuropäischer *Zygaena*-Arten – schwerpunktmäßig untersucht auf Magerrasen der Schwäbischen Alb. In: FARTMANN, T. & G. HERMANN (Hrsg.): Larvalökologie von Tagfaltern und Widderchen in Mitteleuropa. – Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde **68** (3/4): 171–196.
- WAGNER, W. (2006b): Die Gattung *Pyrgus* in Mitteleuropa und ihre Ökologie – Larvalhabitate, Nährpflanzen und Entwicklungszyklen. In: FARTMANN, T. & G. HERMANN (Hrsg.): Larvalökologie von Tagfaltern und Widderchen in Mitteleuropa. – Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde **68** (3/4): 83–122.
- WAHLBERG, N. (2001): The phylogenetics and biochemistry of host-plant specialisation in Melitaeine butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae). – *Evolution* **53** (3): 522–537.
- WALLISDEVRIES, M. F. (2001): Habitat quality assessment and its role in the conservation of the butterfly *Melitaea cinxia*. – Proceedings. – Experimental and Applied Entomology **12**: 141–146.
- WALLISDEVRIES, M. F. (2004): A quantitative conservation approach for the endangered butterfly *Maculinea alcon*. – *Conservation Biology* **18** (2): 489–499.
- WALLISDEVRIES, M. F. (2006): Larval habitat quality and its significance for the conservation of *Melitaea cinxia* in northwestern Europe. In: FARTMANN, T. & G. HERMANN (Hrsg.): Larvalökologie von Tagfaltern und Widderchen in Mitteleuropa. – Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde **68** (3/4): 281–294.
- WALLISDEVRIES, M. F. & C. VAN SWAAY (2005): Microclimatic cooling explains butterfly declines in the temperate zone. Abstracts of the 5th international symposium on “Lepidoptera as Indicators of Biodiversity Conservation“. – Butterfly Conservation, Southampton: 42.
- WARREN, M. S., HILL, J. K., THOMAS, J. A., ASHER, J., FOX, R., HUNTLEY, B., ROY, D. B., TELFER, M. G., JEFFCOATE, S., HARDING, P., JEFFCOATE, G., WILLIS, S. G., GREATORREX-DAVIES, J. N., MOSS, D. & C. D. THOMAS (2001): Rapid responses of British butterflies to opposing forces of climate and habitat change. – *Nature* **414**: 65–69.
- WARREN, M.S. (1992): Butterfly populations. In: DENNIS, R. L. H. (ed.): The Ecology of Butterflies in Britain. Oxford Science Publications, Oxford: 73–79.
- WATANABE, M. & H. YAMAGUCHI (1993): Egg cannibalism and egg distribution of two Pieris butter-

- flies, *Pieris rapae* and *P. melete* (Lepidoptera, Pieridae) on a host plant, *Rorippa indica* (Cruciferae). – Japanese Journal of Ecology **43**: 181–188.
- WEBB, M. R. & A. S. PULLIN (1996): Larval survival in populations on the large copper butterfly *Lycaena dispar* batavus. – Ecography **19**: 279–286.
- WEIDEMANN, H. J. & J. KÖHLER (1996): Nachtfalter. Spinner und Schwärmer. – Naturbuch-Verlag, Augsburg.
- WEIDEMANN, H. J. (1982a): Gedanken zum Artenschutz. 2. Über Mängel der herkömmlichen Lepidopterologie – ein Liebhaberentomologe gibt Denkanstöße. – Entomologische Zeitschrift **92** (8): 97–111.
- WEIDEMANN, H. J. (1982b): Gedanken zum Artenschutz. 1. Künstliche Freilandbiotope bedrohter Arten – eine wenig erfolgversprechende Lösung. – Entomologische Zeitschrift **92** (1/2): 1–7.
- WEIDEMANN, H. J. (1982c): Zum Verhalten nordbayerischer Populationen des Segelfalters (*Iphichides podalirius*), unter besonderer Berücksichtigung des Eiablageverhaltens schwalbenschwanzartiger Falter. – Entomologische Zeitschrift **92** (6): 65–76.
- WEIDEMANN, H. J. (1983): Gedanken zum Artenschutz 6. Artenschutz und Lebensraum. Ein Beitrag zum Ökologie-Verständnis der Lepidopterologie und der Artenschutzbestrebungen. – Entomologische Zeitschrift **93**: 49–64.
- WEIDEMANN, H. J. (1984): Gedanken zum Artenschutz 7. Lebensraum und Lebensweise – Schmetterlingskunde einaml anders? – Entomologische Zeitschrift **95**: 17–32.
- WEIDEMANN, H. J. (1985a): Ökologisch orientierte Lepidopterologie als Grundlage für Konzeption und Durchführung von Lepidopterenschutzprogrammen. – Entomologische Zeitschrift **95** (5) 49–64.
- WEIDEMANN, H. J. (1985b) Der Fränkische Apollo (*Parnassius apollo melliculus*) Lebensraum, Lebensweise und aktuelle Gefährdungssituation. – Berichte der naturforschenden Gesellschaft Bamberg **60**: 85–98.
- WEIDEMANN, H. J. (1985c): Zum Einfluss veränderter Bewirtschaftungsmaßnahmen auf bestandsbedrohte Tagfalterarten: Maivogel (*Euphydryas maturna*) und Storchschnabel-Bläuling (*Eumedonia eumedon*) in Franken. – Berichte der Naturforschenden Gesellschaft Bamberg **60**: 99–136.
- WEIDEMANN, H. J. (1986): Tagfalter. Band 1. Entwicklung – Lebensweise. – Neumann-Naudamm, Melsungen.
- WEIDEMANN, H. J. (1988): Tagfalter. Band 2. Biologie – Ökologie – Biotopschutz. – Neumann-Naudamm, Melsungen.
- WEIDEMANN, H. J. (1989a): Die Bedeutung von Sukzession und „Störstellen“ für den Biotopschutz bei Schmetterlingen. – Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz **29**: 239–247.
- WEIDEMANN, H. J. (1989b): Anmerkungen zur aktuellen Situation von Hochmoor-Gelbling (*Colias palaeno* L. 1758) und „Regensburger Gelbling“ (*Colias myrmidone* Esper 1781) in Bayern mit Hinweisen zur Biotop-Pflege. – Schriftenreihe des Bayerischen Landesamt für Umwelt **95**: 103–116.
- WEIDEMANN, H. J. (1995): Tagfalter: beobachten, bestimmen. 2. Aufl. – Naturbuch-Verlag, Augsburg.
- WIKLUND, C. (1984): Egg-laying patterns in butterflies in relation to their phenology and the visual apparency and abundance of their host plants. – Oecologia **63**: 23–29.
- WILLIAMS, K. S. & L. E. GILBERT (1981): Insects as selective agents on plant vegetative morphology: egg mimicry reduces egg laying in butterflies. – Science **212**: 467–469.
- WIPKING, W. (1998): Thermal biology and activity pattern of the diurnal alpine burnet moth *Zygaena* (*Zygaena*) *exulans* (Hohenwarth, 1792) (Lepidoptera, Zygaenidae). In: TREMEWAN, W. G., WIPKING, W. & C. M. NAUMANN (eds.) (1998): Proceedings of the 5th international symposium on the biology of the Zygaenidae (Insecta, Lepidoptera). Grietherbusch (Germany), 10–12 September 1993. Königstein, Koeltz Scientific Books: 31–44.
- WITEK, M., NOWICKI, P., SKÓRKA, P., SLIWINSKA, E. & M. WOYCIECHOWSKI (2005): Host ant specificity and integration rate with *Myrmica* ants in larvae of *Maculinea teleius* butterflies. In: SETTELE, J., KÜHN, E. & J. A. THOMAS (eds.): Studies on the ecology and conservation of butterflies

in Europe. Vol. 2: Species ecology along a European gradient: *Maculinea* butterflies as a model.
– Pensoft, Sofia, Moskau: 105–106.

WYNHOFF, I. (2001): At home on foreign meadows – the reintroduction of two *Maculinea* butterfly species. – Ph.D. Thesis, Univ. of Wageningen.

ZINNERT, K.-D. (1966): Beitrag zur Faunistik und Ökologie der in der Oberrheinebene und im Südschwarzwald vorkommenden Satyriden und Lycaeniden (Lepidoptera). – Berichte der Naturforschenden Gesellschaft Freiburg **56**: 77–141.

Anschrift der Verfasser:

Dr. Thomas Fartmann
AG Biozönologie, Institut für Landschaftsökologie
Westfälische Wilhelms-Universität Münster
Robert-Koch-Str. 26, 48149 Münster
E-Mail: fartmann@uni-muenster.de
Internet: <http://biozoenologie.uni-muenster.de>

Gabriel Hermann
Arbeitsgruppe für Tierökologie und Planung
Johann-Strauß-Str. 22, 70794 Filderstadt
E-Mail: info@tieroekologie.de
Internet: www.tieroekologie.de



Themenblock II: Larvalhabitate



Leopold, P. (2006): Die Larvalökologie des Waldteufels (*Erebia aethiops*) in Nordrhein-Westfalen und deren Bedeutung für den Erhalt der Art. – In: Fartmann, T. & G. Hermann (Hrsg.) (2006): Larvalökologie von Tagfaltern und Widderchen in Mitteleuropa. Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde. Heft 68 (3/4): 61–82.

Die Larvalökologie des Waldteufels (*Erebia aethiops*) in Nordrhein-Westfalen und deren Bedeutung für den Erhalt der Art

Patrick Leopold, Bonn

Abstract: Larval ecology of the Scotch Argus (*Erebia aethiops*) in North Rhine-Westphalia and its significance for the conservation of the species.

The Scotch Argus, *Erebia aethiops*, is vulnerable in Germany and critically endangered in North Rhine-Westphalia. The species is characteristic for open and grass dominated woodlands. Habitat requirements of *Erebia aethiops* were investigated on micro and macro level at 44 egg-deposition and larval sites. Feeding larvae were only found on *Brachypodium pinnatum*. Considering the wide range of host plants on the European scale, a regional specialisation was found in the North Eifel. This study shows that this preference is significantly correlated to a low C/N ratio. Most larval sites (56%) were situated in secondary dry carbonate pine forests (*Erico-Pinion*), about 32% in semi-dry calcareous grasslands (*Bromion*) and 12% in forest coats (*Berberidion*). The main habitat type is a forest on slopes with low tree cover (10–30%) and dry soils. This, a dense grass cover (mainly *Brachypodium pinnatum*) and a 6–10 cm thick layer of grass litter are regional key factors within the larval habitats. Scotch Argus seems to be adapted to high summer and low winter temperatures. This paper discusses the importance of dry pine forests as islands for survival of endangered woodland species.

Zusammenfassung

Der Waldteufel, *Erebia aethiops*, ist innerhalb Deutschlands „gefährdet“ und in Nordrhein-Westfalen „vom Aussterben bedroht“. Er kann als Charakterart von lichtdurchfluteten, grasdominierten Wäldern gelten. An 44 Eiablage- und Larvenfundorten wurde die Habitatbindung auf Mikro- und Mesoebene untersucht. Als Raupen-Wirtspflanze konnte nur die Fieder-Zwenke, *Brachypodium pinnatum*, nachgewiesen werden. Angesichts eines überregional sehr breiten Wirtspflanzen-Spektrums liegt in der Nordeifel demnach eine regionale Spezialisierung vor. Es wird gezeigt, dass diese signifikant an ein enges C/N-Verhältnis gekoppelt ist. Die Larvalhabitate befanden sich zu 56 % innerhalb sekundärer Karbonat-Kiefern-Trockenwälder (*Erico-Pinion*), zu 32 % in versauhten Kalk-Magerrasen (*Bromion*) und zu 12 % in Waldmänteln (*Berberidion*). Bei dem Haupt-Habitattyp handelt es sich um bodentrockene Hangwälder mit geringer Baumdeckung (10–30. %). Diese, eine fast geschlossene Krautschicht (vor allem von *Brachypodium pinnatum* gebildet) und die 6–10 cm mächtige Streuauflage aus Altgras sind als regionale Schlüsselfaktoren in den Larvalhabitaten anzusehen. Überregional liegt eine Anpassung an

sommerwarme, winterkalte Gebiete vor. Es wird auf den tierökologischen Wert lichter Kiefern-Trockenwälder als Überlebensinseln stark gefährdeter Lichtwaldarten hingewiesen.

1 Einleitung

„Aus Baden-Württemberg wurden bisher nur eine Eiablage-Beobachtung [...] und der Fund von drei erwachsenen Raupen [...] bekannt“ (EBERT & RENNWALD 1993: 55) – und weiter auf Seite 57: „glaubhafte Angaben über die Raupennahrung in anderen Gebieten sind sehr spärlich“. Einerseits ist dieser ernüchternde Befund in der versteckten Lebensweise von Raupen und eiablegenden Weibchen zu suchen, andererseits leider auch symptomatisch für das Wissen um einige unserer Tagfalterarten. Meist sind es die wenig mobilen Präimaginalstadien (Ei, Raupe, Puppe), die aufgrund ihrer Phagie und Strukturansprüche über eine Besiedlung der Art entscheiden (PORTER 1992, FARTMANN 2004, GARCÍA-BARROS & FARTMANN eingereicht). BINK (1982) wies bereits Anfang der 1980er Jahre darauf hin, dass die Kenntnis zu den im Freiland genutzten Raupen-Wirtspflanzen v.a. bei den Grasfressern unzureichend ist. Aufgrund des besonderen Selektionsdruckes während der Überwinterung, kommt der Habitatbindung der überwinternden Raupen eine zusätzliche Bedeutung zu.

In Nordrhein-Westfalen kommt *Erebia aethiops* nur noch in je zwei Vorkommen bei Warburg und Nettersheim vor (FARTMANN 2004, KINKLER 2005, eig. Daten) und wird in der Roten Liste als „vom Aussterben bedroht“ geführt (DUDLER et al. 1999). STAMM (1981) konnte für Teile Nordrhein-Westfalens und von Rheinland-Pfalz noch neunzehn¹, RETZ-



Abb. 1: Männchen (links oben) und Weibchen (links unten) sowie typischer Lebensraum des Waldteufels im Urfttal/Eifel (Artfotos: D. Sommerfeld, Habitatfoto: P. Leopold).

¹ Nach GLÖCKNER & FARTMANN (2002) betrifft der Nachweis bei Olsberg (Sauerland) *Erebia ligea*.

LAFF (1973) sieben Flugstellen auflisten (meist jedoch von vor 1960). Der Waldteufel siedelt aktuell in lichten, grasdominierten Kalk-Kiefernwäldern (Abb. 1), die durch Aufforstung aus Magerrasen hervorgegangen sind – ein naturschutzpolitisch umstrittener Punkt.

Ziele der Studie waren v.a. die Benennung von Schlüsselfaktoren bzgl. der Habitatbindung des Waldteufels und die Erarbeitung naturschutzfachlicher Grundlagen für den Erhalt der letzten intakten Population in Nordrhein-Westfalen.

2 Untersuchungsgebiet

Die Studie fand im Urfttal nördlich Nettersheim statt (MTB 5405, 400–500 m NN). Das Gebiet am Nordostrand der Kalkeifel gehört geologisch zur Sötenicher Kalkmulde. Als Ausgangsgestein stehen wasserdurchlässige, mitteldevonische Kalke an (STRUVE 1963). An den von *Erebia aethiops* genutzten Südhängen herrschen flachgründige, steinige Kalklehmböden (Rendzinen) vor. Die Region weist mit Jahresniederschlägen zwischen 675–725 mm (Maximum im Juli) und Jahresmitteltemperaturen zwischen 7,2–8 °C ein subatlantisches Großklima auf, es werden jedoch 100–120 Frosttage verzeichnet (SCHUMACHER 1977). Innerhalb der Sötenicher Mulde wird ein starker klimatischer Gradient mit Anklängen zu subkontinentalem Klima (Vorposten einiger subkontinentaler Pflanzensippen) beschrieben (ebd.).

Auf den betroffenen Kalkstandorten der meist steilen Südhänge ist potenziell natürlich vom Orchideen-Buchenwald (*Carici-Fagetum*) auszugehen, die weniger geneigten bzw. nicht südlich exponierten Bereiche würden vom Perlgras-Buchenwald (*Melico-Fagetum*) eingenommen (SCHUMACHER 1977). Zudem treten 4 km westlich des UG im NSG „Stolzenburg“ Felsenbirnen-Gebüsche (*Cotoneastro-Amelanchieretum*) als natürlich waldfreie Formation auf.

Zu ersten Rodungen kam es durch die Römer (seit 51 vor Christus), weitere „Waldverwüstungen“ folgten im Mittelalter (JAHN 1996). Die Hanglagen wurden dann als Weideland oder Hute- bzw. Niederwald genutzt (TACKENBERG 1954). Aufforstungen fanden ab Mitte des 19., in den steilen Hanglagen zu Beginn des 20. Jahrhunderts statt (SCHUMACHER 1977).

Die Krautschicht der heutigen Kalk-Kiefernwälder zeichnet sich durch eine große Anzahl an Arten der *Festuco-Brometea* aus. Nach SCHMIDT (2000) sind derartige Bestände dem anthropo-zoogenen *Erico-Pinion* zuzuordnen. Kleinere, blütenreiche Magerrasen sind dem *Bromion* zugehörig, die Fieder-Zwenke ist auch hier oft dominant (Versaumungsstadien mit Altgrasfilz). Arten wie *Carex humilis*, *Globularia punctata*, *Sesleria albicans* oder *Teucrium chamaedrys* weisen – trotz des relativ hohen Niederschlags – auf die extreme Bodentrockenheit der untersuchten Standorte aufgrund ihres geringen Wasserhaltevermögens hin (vgl. ELLENBERG 1996).

3 Methoden

Die Untersuchungen fanden in den Jahren 2003 und 2004 statt, wobei jeweils im Mai/Juni nach Raupen gesucht und im Juli/August 2003 Beobachtungen zur Eiablage gemacht wurden. Der Begriff „Larvalhabitat“ schließt im Folgenden alle Präimaginalhabitate (Eiablage-, Larval- und Verpuppungshabitat) ein. »Wirtspflanze« wird *nur* für nachweislich im

Freiland genutzte Raupen-Nahrungspflanzen verwendet. Daneben werden „Fraßpflanzen“ unterschieden, die von den Raupen unter Zuchtbedingungen gefressen werden oder die aufgrund ihrer Zugehörigkeit zu einer physiologisch verwertbaren Pflanzengruppe und ihrer Verfügbarkeit im Larvalhabitat als potenzielle Wirtspflanzen in Frage kommen.

3.1 Ei- und Raupenbeobachtungen

Erebia aethiops zählt zu den Tagfalterarten, bei denen nur mit vergleichsweise großem Aufwand Präimaginalstadien zu finden sind (vgl. HERMANN 2006). Die Verfolgung zur Eiablage bereiter Weibchen gestaltete sich v.a. innerhalb der steilen Kiefernwälder – dem Hauptlarvalhabitat im Urfttal (s.u.) – sehr beschwerlich und resultiert in der geringen Anzahl gefundener Eiablage-Stellen ($n = 27$). Eier aktiv, also ohne den „Hinweis“ ablegender Weibchen zu finden, war fast unmöglich ($n = 3$). Nachtaktive Raupen wurden durch Leuchten mit einer Taschenlampe gefunden ($n = 7$) oder mittels Streifkäscher aus der Feldschicht „geschlagen“ ($n = 11$). Das Leuchten kam dort zum Einsatz, wo mit hoher Wahrscheinlichkeit Raupen zu erwarten waren (vgl. „erfolgsorientierte Suche“ bei HERMANN 2006). Gekäschart wurde entlang von Transekten mit vierzig Schlägen auf fünfzig Meter und Kontrollen nach jeweils vier Käscherschlägen. Auf diese Weise war die Zuordnung gekäscharter Raupen zum jeweiligen Mikrostandort möglich.

Eiablage-Beobachtungen sind weitgehend unabhängig vom Beobachter – bei geringer Stichprobe jedoch geprägt von individuellen Präferenzen einzelner Weibchen. Die erfolgsorientierte Suche nach Raupen wird demgegenüber von der Erwartungshaltung und dem Erfahrungshorizont des Beobachters beeinflusst.

Die Raupen wurden anhand der Angaben von SBN (1994) bestimmt, zur Sicherheit jedoch bis zum Falter aufgezogen. Verwechslungsgefahr bestand v.a. zwischen *Erebia aethiops*- und *E. ligea*-Larven. Zu den Ei- und Raupenfunden wurden jeweils Ablage- bzw. Aufenthaltshöhe sowie Art, Höhe und Vitalität des Substrates notiert.

3.2 Habitatstruktur

Für die Ei- und Raupenfundstellen wurden auf zwei räumlichen Ebenen mikroklimatische sowie strukturelle Parameter erhoben und Vegetationsaufnahmen angefertigt.

Die Mikrohabitat-Aufnahmen (= 1 m² um die Fundstelle) umfassten in Anlehnung an FARTMANN (2004) folgende Angaben:

- Exposition und Inklination [°];
- maximale tägliche Besonnungsdauer [h] für die Monate Juni, März/September und Dezember mittels Horizontoskop nach TONNE (1954) unter Verwendung einer Sonnenscheibe für 51 °N;
- horizontale Deckungen der Baum- und Strauchschichten, der Kraut-, Streu- und Moosschicht sowie einzelner Grasarten und den Anteil unbedeckten Bodens [%];
- mittlere Höhen der genannten Schichten [cm bzw. m];
- vertikale Deckungen (Kehrwert der Durchsichten) in 5, 10, 15, 20, 25 und 30 cm Höhe innerhalb eines 20 cm tiefen und 40 cm breiten Raumausschnittes [%];
- Entfernung vom Waldrand (Wald im Sinne von geschlossenem Baumbestand) [m].

Zur Analyse der Mikrohabitat-Daten in einem weiteren räumlichen Kontext wurden fol-

gende Parameter in gleicher Weise nochmals in einem Umkreis von 15 m (= Mesohabitat, = 0,07 ha) erhoben: horizontale Deckungsgrade der Kraut-, Strauch- und Baumschichten sowie der Anteil unbedeckten Bodens. Zudem wurde der Anteil geeigneten Larvalhabitats geschätzt [%].

3.3 Vegetation

Zur weiteren Kennzeichnung der Larvalhabitate wurden Vegetationsaufnahmen angefertigt, deren Mittelpunkte die Mikrohabitate bildeten. Die Größe der Aufnahmen orientierte sich am Minimumareal des untersuchten Bestandes (nach DIERSCHKE 1994), die Artmächtigkeit wurde nach der von BARKMAN et al. (1964, zit. in DIERSCHKE 1994) verfeinerten Braun-Blanquet-Skala geschätzt. Die Zuordnung nach Kenn- und Differentialarten erfolgte v.a. nach SCHUMACHER (1977) sowie nach WEBER (1999; *Rhamno-Prunetea*) bzw. HÖLZEL (1996) und SCHMIDT (2000; beide *Erico-Pinion*). Aus den Aufnahmen wurden mittlere, qualitative Zeigerwerte nach ELLENBERG et al. (1992) errechnet. In den Vegetationstabellen werden folgende Stetigkeitsklassen in Anlehnung an DIERSCHKE (1996) angegeben: „r“ bis 5 %, „+“ > 5–10 %, „I“ 11–20 %, „II“ 21–40 % usw.

Farn- und Blütenpflanzen wurden v.a. anhand von ROTHMALER (1994) und OBERDORFER (1994) bestimmt. Die Determination der Moose übernahmen Melanie Neukirchen und Dr. Eckhard Schröder, Flechten wurden nicht unterschieden. Die Nomenklatur richtet sich für die Höheren Pflanzen nach HAEUPLER & MUER (2000), für die Moose nach FRAHM & FREY (1992) sowie für die Pflanzengesellschaften nach RENNWALD (2000).

3.4 Zucht, Fraßversuch und Laboranalyse

Neun Raupen konnten bei Freilandtemperaturen (auf dem Balkon) aufgezogen werden. Diese wurden bis kurz vor ihrer Verpuppung in Plastikdöschen gehältert, um einerseits anhand der Kotabgabe Aussagen über deren Aktivitätsrhythmus zu erzielen und andererseits Fraßversuche mit verschiedenen Grasarten zu ermöglichen. Als „Aktivitätsmaß“ zur Beurteilung der Dormanzform während der Überwinterung wurde die Anzahl an Kotballen pro Stunde ermittelt. In den Fraßversuchen bekamen die Raupen jeweils *zwei* kultivierte, im natürlichen Lebensraum vorkommende Grasarten zur Auswahl angeboten. Dabei wurden die Blattmengen je nach Blattbreite und -stärke standardisiert gereicht.

Zur Beantwortung der Frage, warum im Freiland bestimmte Grasarten anderen vorgezogen werden, wurden im Labor die Stickstoff- und Kohlenstoffgehalte ermittelt. Beprobte wurden pro Raupenfundstelle stets das befressene Gras sowie weitere vier bis sechs Grasarten mit hoher Artmächtigkeit innerhalb des Mikrohabitats. Das grüne Blattmaterial wurde pulverisiert und dann im *element analyzer* in drei Replikaten verbrannt (Nachweisgrenzen für C 0,001 mg, für N 0,1 mg).

4 Ergebnisse und Diskussion

4.1 Eiablage

Erebia aethiops flog im Urfttal ab dem 7. Juli (2003), Eiablagen konnten jedoch erst am 2. August, zu Beginn des Flugzeithöhepunktes beobachtet werden. Die Flugphase endete am 18. August (vgl. Tab. 1).

Siebzehn Weibchen konnten bei der Eiablage beobachtet werden. Viermal wurden 2 und zweimal 3 Eier in direkter Folge abgelegt. Die Ablagen fanden zwischen 9:55 und 15:40 Uhr MESZ bei warm-sonnigem Wetter statt. Die Weibchen flogen meist von am Waldrand gelegenen Blüten (Saum, Magerrasen, Ruderalflur) langsam suchend über hochwüchsigen Gras-Fazies hin und her, um schließlich in die Streuschicht „abzutauchen“. Dort wurde einige Zeit verweilt. Dann kletterten die Weibchen an einem Grasblatt bzw. -halm wieder empor, um letztlich in einer Höhe von durchschnittlich 26 cm jeweils ein einzelnes Ei anzuheften. Einige Weibchen flogen danach wenige Meter weiter, um nach 6–36 Minuten ein zweites oder drittes Ei abzulegen.

Tab. 1: Lebenszyklus des Waldteufels im Urftal/Eifel.

Eingeflossen sind ausschließlich eigene Beobachtungen aus dem Freiland (n_{Fr} = 543 Individuen) sowie aus dem Zuchtversuch (n_{Zu} = 264 Einzelbeobachtungen). Die Winterdipause ist grau dargestellt (ein Individuum: L₃).

	Jan	Feb	Mär	Apr	Mai	Jun	Jul	Aug	Sep	Okt	Nov	Dez	n_{Fr}	n_{Zu}	indiv. Alter
Ei								■	■				28	4	9–13 Tage (n = 3)
Raupe	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	18	216	243–272 Tage (n = 13)
Vorpuppe						■	■	■	■	■			0	19	2–3 Tage (n = 9)
Puppe						■	■	■	■	■			0	16	13–23 Tage (n = 9)
Falter							■	■	■	■			497	9	k. A.

In 24 Fällen wurde(n) ein, in 6 Fällen zwei Eier pro Quadratmeter gefunden, stets aber nur eines pro Ablagesubstrat (Blatt oder Stängel). Belegt wurden Fraßpflanzen wie *Brachypodium pinnatum* (18 mal), *Carex montana* und *Sesleria albicans* (je zweimal) sowie jeweils einmal *Carex humilis*, *C. flacca*, *Koeleria pyramidata* und *Poa angustifolia*. Es wurden aber auch andere Ablagesubstrate wie die Blütenstängel von *Campanula rotundifolia*, *Galium mollugo*, *Helianthemum nummularium* oder ein vergilbtes Blatt eines jungen *Salix purpurea*-Sprößlings belegt. Eine ungewöhnliche Beobachtung gelang R. STEINER (schriftl.) auf der Schwäbischen Alb: Ein Ei wurde in die Zweigspitze einer Kiefer (über der als Larvalhabitat geeigneten Feldschicht) gelegt.

Die meisten Eier ($n = 21$) wurden kurz unterhalb der Blattspitze angeheftet, wobei die Ablagebereiche oft Vergilbungen aufwiesen ($n = 18$). Die Mediane von Ablagehöhe und Höhe des Ablagesubstrats liegen bei 26 bzw. 28 cm (Median der mittleren Feldschichthöhe: 27 cm). Die Differenzen zwischen den Höhen der jeweiligen Ablagesubstrate (meist Blätter von *Brachypodium pinnatum*) und der Eiablagen zeigen einen signifikanten Zusammenhang (Wilcoxon-Signed-Rank-Test: $Z = -4,498$, $p < 0,001$, $n = 30$): Die Ablage erfolgte im Schnitt 2 cm unterhalb des Blatt- bzw. Stängelendes. Das Schema wird auch durch Beobachtungen von G. HERMANN (schriftl.; $n = 15$) und E. RENNWALD (EBERT & RENNWALD 1993) bestätigt. Die Ablagesubstrate ragten wiederum 1–2 cm über die Feldschicht hinaus, so dass sich die Eier selbst meist knapp unterhalb der mittleren Feldschichthöhe befanden (vgl. Abb. 2). Genau in dieser Höhe – zwischen Streu- und Feldschicht-Oberkante – dürften auch die höchsten Temperaturen im Vegetationsbestand erreicht werden (vgl. PORTER 1992).

4.2 Überwinterung

Bei den Satyriden wird meist von einer obligatorischen Ruhephase während der Hibernation ausgegangen, was zumindest für milde Winterklimata oft nicht der Realität entspricht. Anhand der Kotballen-Erfassung im Zuchtexperiment kann gezeigt werden, das

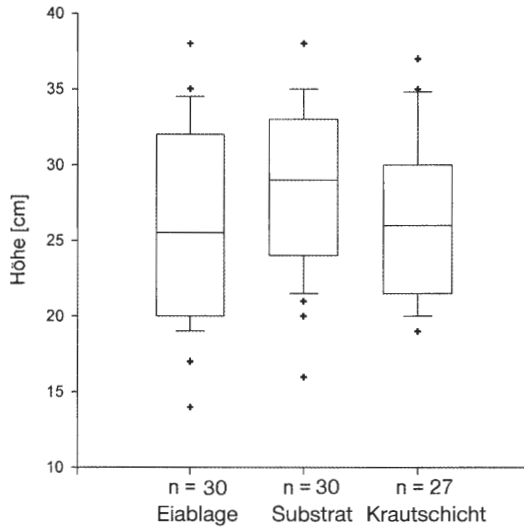


Abb. 2: Höhe von Eiablage und Ablagesubstrat sowie ergänzend die mittlere Krautschichthöhe. Im Box-Whisker-Plot sind jeweils Median und Interquartil (Box), der Vertrauensbereich zwischen 10- und 90 %-Quantil (Whisker) sowie die Extrema (Kreuze) dargestellt.

Arten wie *Hipparchia semele* oder *Lasiommata megera* im Winter keine kontinuierliche Ruhezeit, sondern kurze temperaturabhängige Ruhephasen (i.S. von Quieszenz) aufweisen (LEOPOLD 2007). Der Waldteufel dagegen – leider nur an einer Raupe belegt – stellte am 13. November seine Aktivität ein und wurde trotz zwischenzeitlicher Wärmeperioden (10–13 °C) nicht aktiv, um am 17. März wieder zu erwachen (vgl. auch EMMET & HEATH 1989). Möglicherweise ist in dem „Unvermögen“ kurze winterliche Fressphasen einzuschleiben (um mögliche Energieverluste bei hohen Temperaturen auszugleichen), die Ursache für den in Großbritannien beobachteten „Rückzug“ der Art ins schottische Hügel- und Bergland zu suchen (KIRKLAND 2005). Dort gilt *Erebia aethiops* als Indikator der globalen Erwärmung (ebd.). Demnach müsste die Art bei steigenden Wintertemperaturen in höhere Lagen oder winterkalte Lokalklimate ausweichen (vgl. auch LEOPOLD et al. 2005 zu *Parnassius mnemosyne*). Nach G. HERMANN (schriftl.) dürften kontinuierlich kalte Winter einen auch für südwestdeutsche Waldteufel-Vorkommen essenziellen Habitatfaktor darstellen: So ist die Art auf der (winterkalten) Schwäbischen Alb noch verbreitet und ungefährdet, in allen übrigen baden-württembergischen Naturräumen mit aktuellen Vorkommen (Tauberland, nördlicher Schwarzwald-Ostrand, südliche Oberrheinebene, südliches Oberschwaben) dagegen gefährdet bis extrem bedroht. Diese Vorkommen liegen auf „Inseln“ subkontinentalen Lokal- oder Regionalklimas (ebd.). Bei entsprechender Winterkälte werden auch aktuell noch planare und kolline Regionen besiedelt (z.B. südbadische Trockenaue, s.u.). Weiter unten im Text wird die lichte Baumschicht der Waldteufel-Lebensräume im Hinblick auf eine ausreichende Erwärmung der Larvalhabitate diskutiert. Das lückige Kronendach reduziert aber auch die Erwärmung im Verlauf sonniger Wintertage.

4.3 Raupen-Beobachtungen und Wirtspflanzen

Bei den meisten Satyriden sind die überregionalen wie regionalen Wirtspflanzenspektren noch unzureichend erforscht. Eine fatale Wissenslücke zu einer phytophagen Tiergruppe,

bei der zahlreiche Arten enge Habitatpräferenzen zeigen, obwohl Fraßpflanzen (also Gräser) in (fast) allen Lebensräumen mit meist mehreren Arten vertreten sind.

Im Freiland wurden zwischen dem 4. Mai und dem 16. Juni (2003/2004) nachtaktive L₅-Raupen gefunden bzw. gekäschert. Trotz vieler Begehungen waren nur wenige erfolgreich. Ein Schema günstiger Rahmenbedingungen zur Suche kann nicht erkannt werden. Eventuell ist die Fressdauer einer Raupe pro Tag nur sehr kurz, so dass stets nur ein Bruchteil der anwesenden Raupen beobachtbar ist. Möglicherweise lassen sich die nachtaktiven Raupen bei Lichteinwirkung aber auch schnell fallen und entziehen sich somit der Beobachtung (Pretschner mdl.). Die Raupen wurden zwischen 20:50 und 1:50 Uhr MESZ gefunden: sechzehn während der Dunkelphase, eine innerhalb der Dämmerung und eine vor Sonnenuntergang (bei trübem Nieselwetter). Die Temperaturen lagen zwischen 9 und 15 °C, meist war die Grasflur durch Niederschlag oder Tau (nach einem Temperatursturz) angefeuchtet. Die Raupen hielten sich im oberen Bereich der Feldschicht auf (Mittel 20 cm ± 5). Entlang der Käscher-Transekte wurde eine mittlere Dichte von 0,6 Raupen pro 100 m ermittelt. Von einer ausschließlichen Nachtaktivität der Raupen wird erst nach der Überwinterung ausgegangen (eig. Beob. sowie SBN 1994).

Als tatsächlicher Beweis für die Nutzung einer Fraßpflanze im Freiland ist allein die Beobachtung der fressenden Raupe heranzuziehen (vgl. WIROOKS & THEISSEN 1998). Alle fünf „fressend“ vorgefundenen Raupen nutzten *Brachypodium pinnatum*! Eine Raupe saß an *Sesleria albicans*, daneben Fraßspuren eines Phytophagen (gegebenenfalls selbiger Raupe). BINK (1982) diskutiert die Hypothese, Grasfresser sollten Pflanzen nutzen, die kurz vor ihrer Blüte stehen: Diese weisen dann einen hohen Gehalt an wasserlöslichen (also gut verdaulichen) Kohlenhydraten auf. Vier der fünf Pflanzen waren jedoch steril, hatten also keinen Blütenansatz. Im UG könnte die These aber eine Erklärung dafür liefern, warum weichblättrige *Carex*-Arten wie *C. humilis*, *C. caryophyllea* oder *C. montana* – anders als im Zuchtversuch – nicht als Wirtspflanzen nachgewiesen wurden: Deren Blühphase liegt zu früh im Jahr (vgl. SCHUMACHER 1977: 154ff.), teils noch vor dem Beenden der Hibernationsphase des Waldteufels.

Bezüglich der Wirtspflanzen-Präferenz kann ein weiterer Aspekt angeführt werden: ein günstiges C/N-Verhältnis. Viele Schmetterlingsarten bevorzugen nährstoffreiche Pflanzen oder -teile als Eiablage-Substrat oder Raupennahrung (PULLIN 1986, PORTER 1992, BOURN & THOMAS 1993; demgegenüber FISCHER & FIEDLER 2000 sowie LEOPOLD 2007). Zu hohe Stickstoffgehalte im Fett- und Intensivgrünland, so BINK (1982), werden gemieden. Dies ist aber auch eine Frage der Mikrohabitatstruktur – v.a. einer für viele Arten zu dicht- und hochwüchsigen Feldschicht. *Erebia aethiops* jedenfalls bevorzugte innerhalb der Larvalhabitate einen hohen Stickstoffgehalt. Im Schnitt boten die im Freiland gefressenen *Brachypodium*-Pflanzen gegenüber weiteren Grasarten des jeweiligen Mikrohabitats ein signifikant engeres C/N-Verhältnis (Abb. 3; Wilcoxon-Signed-Rank-Test: $Z = -5,045$, $p < 0,001$, $n = 35$). Werden *Brachypodium pinnatum*-Pflanzen aller Ei- und Raupenfundorte gegen jeweils weitere Fraßpflanzen getestet, so wird dieser Befund noch deutlicher (Abb. 4; Wilcoxon-Signed-Rank-Test: $Z = -6,166$, $p < 0,001$, $n = 53$). Hierbei wurden Unterschiede nur innerhalb der jeweiligen Mikrostandorte verglichen, so dass standörtliche Differenzen berücksichtigt sind: So wiesen z.B. nährstoffreichere Mikrostandorte (mit hohem mittleren Stickstoff-Zeigerwert) durchschnittlich höhere C/N-Werte der Fraßpflanzen auf (vgl. LEOPOLD 2007). Zudem unterscheidet sich das Angebot an Fraßpflanzen einzelner Larvalhabitate voneinander (vgl. Tab. 2). Die Fieder-Zwenke erreicht aber selbst über alle untersuchten Larvalhabitate hinweg einen hohen Stickstoffgehalt und wurde darin nur von *Arrhenatherum elatius* und *Dactylis glomerata* übertroffen (Tab. 2). Letztgenannte Arten traten an den Mikrostandorten jedoch nur mit geringer Deckung auf. Die im Larvalhabitat

präsen (und ggf. im Zuchtversuch angenommenen) Fraßpflanzen spielen demnach keine gleichrangige Rolle als Wirtspflanzen. Einige Grasarten erreichen nur geringe Stetigkeiten, stehen also höchstens in geringem Umfang als Wirtspflanzen zur Verfügung. Andere sind zwar stet, aber in geringer Deckung (also Blattmasse) vorhanden und können praktisch höchstens als Beikost eine Rolle spielen. Letztlich optimiert *Erebia aethiops* mit der Auswahl gut verwertbarer Fraßpflanzen die energetische Ausbeute für den jeweiligen Larvalstandort – auch eine Erklärung für regional unterschiedliche Wirtspflanzen-Präferenzen (s.u.).

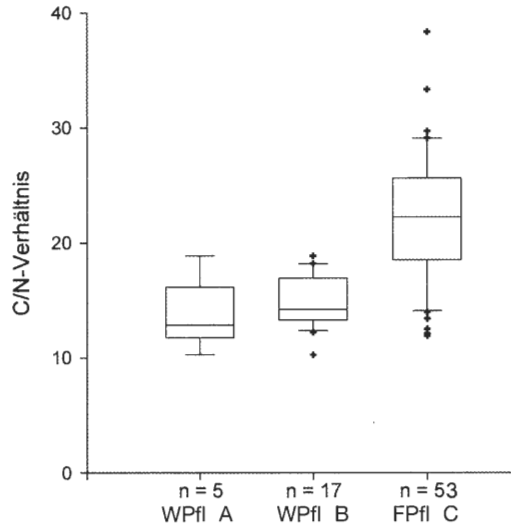


Abb. 3: C/N-Verhältnisse tatsächlich befressener Fieder-Zwenken (WPfl A bzw. B), der Fieder-Zwenken aller Raupenfundorte (WPfl A bzw. B) und weiterer Grasarten (FPfl C) in den Larvalhabitaten. Box-Whisker-Plot-Darstellung siehe Abbildung 3. WPfl = Wirtspflanze, FPfl = Fraßpflanze.

Tab. 2: Stickstoffgehalt und C/N-Verhältnis möglicher Fraßpflanzen im Freiland. An 17 Raupenfundorten wurde Blattmaterial zu den von der Raupe befressenen und zu weiteren häufigen Grasarten entnommen ($n = 70$). Dargestellt sind jeweils der Mittelwert sowie die Standardabweichung (sd) und die Extremwerte, bei $n < 3$ nur die Einzelwerte. Ergänzend sind Stetigkeiten und mittlere Deckungsgrade über alle Habitataufnahmen angegeben ($n = 43$).

Fraßpflanze	n	Stickstoff-Gehalt [%]		C/N-Verhältnis		Stetigkeit [%]	Deckung [%] Mittel ± sd
		Mittel ± sd	min – max	Mittel ± sd	min – max		
<i>Arrhenatherum elatius</i>	2	-	3,9/4,2	-	11,9/12,1	19	3 ± 2
<i>Dactylis glomerata</i> s. str.	3	3,4 ± 0,3	3,2–3,7	13,3 ± 0,8	12,5–14,0	30	3 ± 3
<i>Brachypodium pinnatum</i>	17	3,2 ± 0,5	2,4–4,5	14,8 ± 2,4	10,3–18,9	100	60 ± 19
<i>Poa nemoralis</i>	1	-	-	-	16,6	7	3 ± 2
<i>Sesleria albicans</i>	14	2,5 ± 0,5	1,8–3,3	19,9 ± 3,9	14,1–27,1	93	13 ± 12
<i>Carex montana</i>	3	2,3 ± 0,0	2,2–2,3	19,9 ± 0,8	19,5–20,8	67	14 ± 11
<i>Koeleria pyramidata</i>	2	-	2,4/2,5	-	19,9/22,2	37	3 ± 2
<i>Carex humilis</i>	6	2,1 ± 0,2	1,7–2,2	22,5 ± 1,7	21,1–25,7	67	15 ± 14
<i>Carex caryophyllea</i>	3	2,0 ± 0,2	1,8–2,3	24,1 ± 1,4	22,8–25,6	44	10 ± 9
<i>Festuca ovina</i> agg.	3	1,9 ± 0,2	23,7–26,4	24,8 ± 1,4	23,7–26,4	49	4 ± 3
<i>Poa angustifolia</i>	8	1,7 ± 0,2	1,3–2,1	27,2 ± 5,3	21,5–38,4	65	5 ± 4
<i>Bromus erectus</i>	5	2,0 ± 0,2	1,8–2,3	27,3 ± 8,4	21,4–41,6	49	9 ± 8
<i>Carex flacca</i>	2	-	1,6/2,0	-	26,3/29,7	74	4 ± 3
<i>Briza media</i>	1	-	-	-	33,4	28	2 ± 2

Die Fraßversuche erbrachten ein ähnliches Bild (Tab. 3): Nach den weichblättrigen *Carex*-Arten (*C. humilis*, *C. montana* und *C. caryophylla*) steht *Brachypodium* an vierter Stelle. Die Fieder-Zwenke wurde gegenüber allen Süßgräsern, teilweise sogar deutlich (gegenüber *Poa angustifolia* und *Bromus erectus*), präferiert. Alle im Zuchtversuch angebotenen Grasarten wurden gefressen, *Koeleria pyramidata* jedoch nur *einmal* in vernachlässigbarer Menge „angeknabbert“.

EBERT & RENNWALD (1993) geben *Brachypodium pinnatum*, *Bromus erectus* sowie *Calamagrostis epigejos* als Wirtspflanzen für Baden-Württemberg an. G. Hermann (schriftl.) beobachtete zudem zwei Eiablagen in Dominanzbestände von *Molinia caerulea* im Schönbusch. Von BERGMANN (1952) werden *Dactylis glomerata* sowie *Poa annua* und von ROCKSTROH (1869) „Hundsgras“ als Fraßpflanzen genannt. ZINNERT (1966) zählt noch *Agrostis capillaris* als „Futterpflanze“ auf. BINK (1992) nennt für Nordwest-Europa weiterhin *Festuca ovina*, *F. rubra* und *Phleum pratense*. SBN (1994) ergänzen für die Schweiz *Anthoxanthum odoratum*, *Briza media*, *Carex sempervirens*, *Luzula nivea*, *Poa trivialis* als „Nährpflanzen“. In Schottland und Nordengland fand KIRKLAND (schriftl.) fressende Raupen im Freiland (!) an *Anthoxanthum odoratum*, *Agrostis tenuis*, *Carex flacca*, *Deschampsia cespitosa*, *D. flexuosa*, *Festuca ovina* agg., *Molinia caerulea* und *Sesleria uliginosa*. Letztlich werden überregional scheinbar verschiedene Grasarten genutzt, wobei regionale Präferenzen ausgeprägt sind: In der Nordeifel wird *Brachypodium pinnatum* stark bevorzugt (wenn nicht gar ausschließlich gefressen).

Tab. 3: Fraßpflanzen-Präferenz (Zuchtversuch).
Zehn Grasarten wurden in Auswahlversuchen (mit 7 Falterindividuen) paarweise gegeneinander getestet ($n = 89$).

Fraßpflanze	Anteil verzehrten Blattmaterials ² [%]	<i>n</i>
<i>Carex humilis</i>	55	17
<i>Carex montana</i>	53	2
<i>Carex caryophylla</i>	52	3
<i>Brachypodium pinnatum</i> ¹	42	65
<i>Sesleria albicans</i>	40	17
<i>Festuca ovina</i> agg.	37	18
<i>Poa nemoralis</i>	33	1
<i>Poa angustifolia</i>	31	12
<i>Bromus erectus</i>	29	19
<i>Koeleria pyramidata</i>	1	6

1) einzige Wirtspflanze. 2) Berücksichtigt sind nur Paartests (Anzahl in Klammern), in denen 10–90 % der angebotenen Blattmasse verzehrt wurde.

4.4 Larvalhabitat

Aufgrund zusätzlicher Untersuchungen zu den Imagines wird deutlich, dass *Erebia aethiops* – anders als die Begriffe „Monobiotopbewohner“ (BROCKMANN 1989) oder „Verschiedenbiotop-Bewohner“ (WEIDEMANN 1995) suggerieren – im UG einen Biotop-

komplex bewohnt. Als Larvalhabitate werden zu 56 % lichte und bodentrockene Kalk-Kiefernwälder (*Erico-Pinion*) genutzt. Weitere 12 % befanden sich in standörtlich ähnlichen Waldmänteln (*Berberidion*) und 32 % innerhalb von versauften Kalk-Magerrasen (*Bromion*). Nur die letzten beiden Larvalhabitat-Typen stellten auch gleichzeitig Imaginalhabitate dar. Innerhalb der Kiefernwälder waren während der Flugzeit kaum Blühaspekte vorhanden, zumal die Falter größere Blütentrachten (Säume, Magerrasen, Ruderalfluren) verstreuten Einzelblüten vorzogen. Aspekte von zur Flugzeit blühenden, blauvioletten Körbchenblüten (*Centaurea*, *Knautia*, *Scabiosa*) waren auch die Hauptorte der Partnerfindung. Die Nutzung der Teilhabitate schlug sich letztlich in Unterschieden zwischen den Imaginalabundanzen nieder (Leopold n.p.). Larval- und Imaginal-Lebensraum sind somit auf über der Hälfte der genutzten Habitatfläche des UG räumlich voneinander getrennt. Angesichts der geringen Mobilität der Art (nach KIRKLAND 2005 bewegen sich die meisten Individuen im Umkreis von 100 m) ist unter energetischen Aspekten eine enge räumliche Verzahnung der Teilhabitate bedeutsam.

4.4.1 Vegetation

Bei den besiedelten Wäldern handelt es sich um mit Wald- und Schwarzkiefern aufgeforstete Kalkmagerrasen, deren Baumbestand einen sehr geringen Überschirmungsgrad aufweist. Die Feldschicht wird von licht- und oft auch wärmeliebenden Pflanzenarten aus den Klassen der Kalkmagerrasen (*Festuco-Brometea*) und Säume (*Trifolio-Geranietea*) besiedelt. Dabei bilden *Brachypodium pinnatum* oder *Sesleria albicans* oft Dominanzbestände. Vor allem das Blaugras weist auf den großen Lichteinfall hin. SCHUMACHER (1977: 61) interpretiert das Fehlen der Art an den Nordhängen des UG (in Anlehnung an ELLENBERG 1996) wie folgt: „dort ist es ihm nämlich zu schattig, nicht etwa zu kühl oder zu feucht“. Dafür spricht auch der hohe Anteil weiterer Rasen- und Saumarten sowie der Artenreichtum an Gehölzen, welche Laubwäldern der *Fagetalia* weitgehend fehlen (vgl. Anhang 2). Zu den stetigsten Arten gehören *Viola hirta*, *Carex flacca*, *Sanguisorba minor*, *Sesleria albicans* und *Brachypodium pinnatum*. Die Waldbestände sind den Schneeheide-Föhrenwäldern (*Erico-Pinion*) zuzuordnen. SCHMIDT (2000) beschreibt innerhalb des Verbandes eine *Sanguisorba minor-Pinus sylvestris*-Gesellschaft für den deutschen Mittelgebirgsraum (vgl. auch FARTMANN 2004), dem auch die Bestände des UG zugeordnet wurden (Anhang 2: Spalten 1 und 2). Ein Teil der Aufnahmen zeichnet sich durch eine Artenkombination um *Carex humilis* und *Thymus pulegioides* aus (Anhang 2: Spalte 1). Das *Erico-Pinion* nimmt gemeinsam mit dem Orchideen-Buchenwald (*Carici-Fagetum*) und den Flaumeichen-Mischwäldern (*Quercetalia pubescentis*) extrem trockene Waldgrenzstandorte ein (SCHMIDT 2000). Die hohe Wärmegunst der Südhänge östlich der Urft wird – trotz der submontanen Lage – durch das Vorkommen von *Carex humilis* sowie *Filipendula vulgaris*, *Geranium sanguineum*, *Laserpitium latifolium*, *Peucedanum carvifolia* oder *Teucrium chamaedrys* deutlich (SCHUMACHER 1977 sowie eig. Beob.).

Die Waldmäntel können den wärmeliebenden Gebüschern des *Berberidion* zugeordnet werden, die sich v.a. durch *Ligustrum vulgare*, *Sorbus aria* und *Viburnum lantana* sowie Arten der Kalkmagerrasen und Säume auszeichnen (Anhang 2: Spalte 3). Es handelt sich um Sukzessionsstadien des *Bromion*. Die Kalk-Halbtrockenrasen können vom Waldteufel genutzt werden, wenn sie stärker versauern. Namentlich *Brachypodium pinnatum* erlangt hohe Deckung, zudem sind oft Arten wie *Viola hirta*, *Poa angustifolia*, *Hypericum perforatum* oder *Primula veris* anwesend. Die Bestände sind einem Versaumungsstadium des *Gentiano-Koelerietum* zuzuordnen, einige Aufnahmen zeichnen sich zudem durch stetige Moos- und *Arrhenatheretalia*-Arten aus (frische Subassoziation).

4.4.2 Mikrohabitat

Auf kleinstem Raum von nur einem Quadratmeter zeichnen sich die Larvalhabitate von *Erebia aethiops* durch folgende Eigenschaften aus:

- eine maximale tägliche Besonnungsdauer der Mikrohabitate von 4–6 Stunden (Juni-Wert),
- eine fast kniehohe Grasflur und eine 6–10 cm mächtige, lockere Altgrasauflage sowie
- den kleinräumigen Wechsel von Sonnen- und Schattenflecken.

Eine zusammenfassende Tabelle im Anhang 1 zeigt alle erhobenen Parameter.

Am häufigsten werden südliche und südwestliche Expositionen besiedelt, wobei im UG nur hier die entsprechend lichten Kiefernwälder ausgebildet sind. Alle Larvalhabitate sind geneigt (mindestens 8°, im Schnitt sogar 18°), was in Verbindung mit den flachgründigen Böden und dem wasserdurchlässigen Ausgangsgestein eine große Bodentrockenheit hervorruft.

Die bestandsbildenden Wald- und Schwarzkiefern (teils auch Lärchen oder alternde Eichen) erzeugen ein lückiges Kronendach. Stark abschirmende Gehölze (v.a. Buchen oder Hainbuchen) fehlen weitgehend. Im Sommer werden mit durchschnittlich 5,3 Stunden 31 % und im Frühjahr bzw. Herbst (Raupenzeit) 36 % der möglichen Sonnenstunden erreicht (Abb. 4). Stets wechselten sich besonnene und beschattete Phasen mehrfach im Tagesverlauf ab. Die Aufenthaltsorte der Raupen sind somit nicht durchgängig der prallen Sonne ausgesetzt. Die Bedeckung der Mikrohabitate durch die beiden Baumschichten lag zwischen 5 und 30 % (Anhang 1). Das lückige Kronendach wie auch die lichten Baumkronen ermöglichen eine ausreichende Erwärmung der Larvalhabitate, verhindern andererseits aber eine zu starke Austrocknung der Streuschicht.

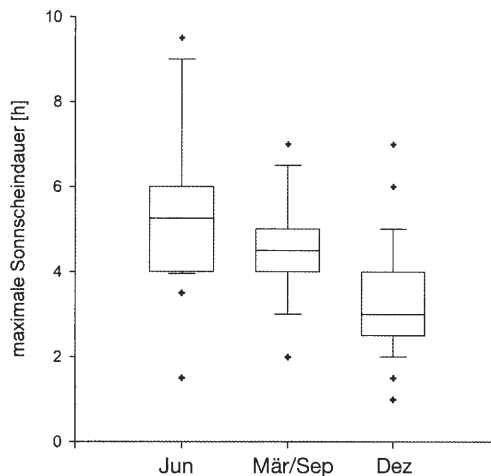


Abb. 4: Potenzielle Besonnungsdauer in den Larvalhabitaten ($n = 44$). Dargestellt für Juni (Sommer), März/September (Frühjahr/Herbst) und Dezember (Winter). Box-Whisker-Plot-Darstellung siehe Abbildung 3.

Die Krautschicht erreicht im Schnitt eine Höhe von 27 cm (minimal 15 cm) und eine Deckung von fast 80 % (minimal 45 %), sie wird überwiegend von *Brachypodium pinnatum* aufgebaut. Da sich das Altgras der Fieder-Zwenke unter den Standortbedingungen offenbar nur sehr langsam zersetzt, sind die Larvalhabitate durch eine mächtige Auflage aus Altgras bedeckt. Der Anteil offenen Bodens beträgt im Schnitt gerade 5 % (maximal 20 %). Die Streudecke erlangt eine mittlere Deckung von fast 80 % (minimal 45 %) und erreicht eine mittlere Höhe von 8 cm (Abb. 5 und 6). Gegenüber einer Streu aus dem Laub von Gehölzen oder Stauden wird eine sehr lockere und gut durchlüftete Streuschicht erzeugt.

Die Larvalhabitate liegen größtenteils im Wald (bis zu 70 m im Bestand) oder sie sind nur wenig vom Wald entfernt (im Schnitt 6 m, maximal 12 m). Dabei wären geeignete Grasfluren auch weiter entfernt vom Baumbestand oder ganz ohne Baumschicht vorhanden gewesen. Dieser Befund unterstützt die Notwendigkeit eines kleinräumigen Wechselspiels von Sonne und Schatten. Eine Anbindung an Wald wird auch bei EBERT & RENNWALD (1993) beschrieben.

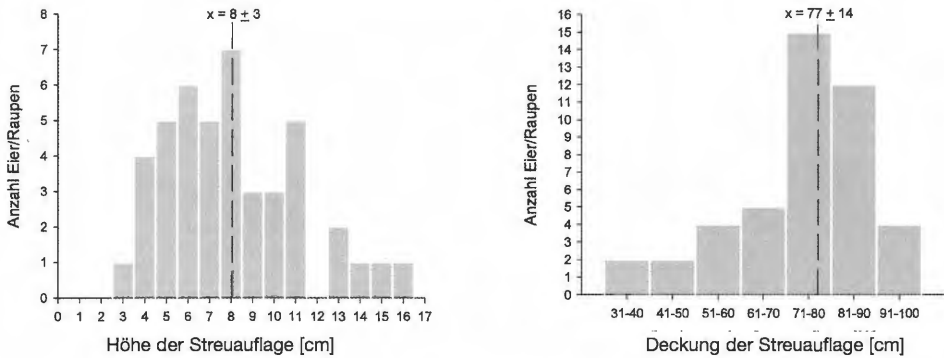


Abb. 5 und 6: Höhe (links) und Deckung (rechts) der Streuauflage in den Larvalhabitaten ($n = 44$). Ergänzende Darstellung der arithmetischen Mittelwerte (x) sowie der Standardabweichungen.

4.4.3 Mesohabitat

Wie sind die Mikrohabitate im weiteren räumlichen Kontext eingebunden? Standörtlich wurden die Mesohabitate bereits anhand der Vegetation beschrieben (Kapitel 4.4.1). Strukturell werden die Ausführungen zum Mikrohabitat bestätigt (vgl. Anhang 1): Es werden ausgedehnte Grasfluren genutzt (mittlere Deckung 70 %, minimal 40 %), die Strauchschichten erreichen nur geringe Deckungsgrade (6–15 %, maximal 25–70 %) und die Baumschicht schirmt auch auf dieser räumlichen Ebene nur sehr wenig ab (10–30 %, maximal 70 %). Im Vergleich der Medianwerte zur Feldschicht-Deckung zwischen den Mikro- und Mesohabitaten weisen die Larvalhabitate eine signifikant höhere Deckung der Feldschicht auf (Abb. 7; Mann-Whitney- U -Test: $U = 630$, $p < 0,05$). Analog ist der Anteil offenen Bodens sowie die Deckung der beiden Baumschichten in den Mikrohabitaten durchschnittlich kleiner als in den Mesohabitaten (Abb. 8; Mann-Whitney- U -Test: $U = 653$ bzw. 430 , $p = 0,149$ bzw. $0,157$). Innerhalb heterogen strukturierter Mesohabi-

tat-Flächen werden demnach Mikrostandorte mit geschlossener Feldschicht und geringer Überschildung besiedelt. Letztlich wurden meist ausgedehnte, hochwüchsige Grasfluren als Larvalhabitat genutzt: In ähnlich strukturierten linearen Säumen oder kleinen Grasfluren von wenigen Quadratmetern (z.B. innerhalb einer Schlagflur), konnten keine Eiablagen oder Larven festgestellt werden. Der Anteil geeigneten Larvalhabitats (siehe Kapitel 4.4) war mit durchschnittlich fast 80 % der Mesohabitat-Flächen relativ hoch und sank nie unter 30 %.

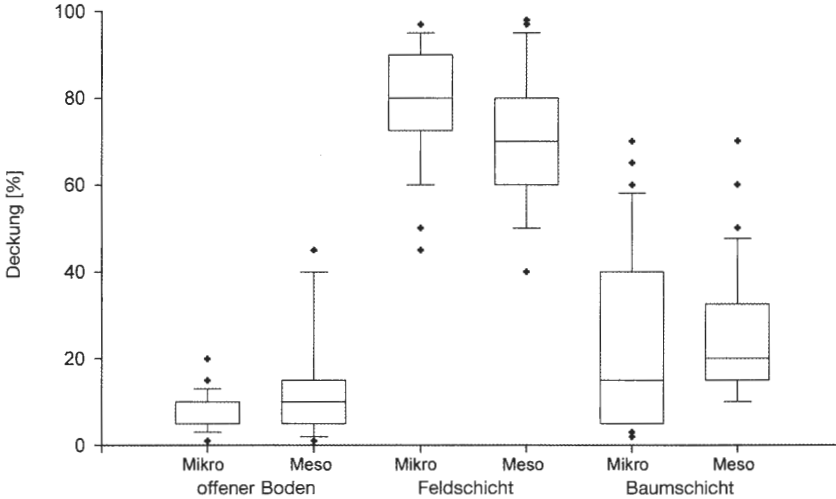


Abb. 7: Vergleich der Deckungsgrade von Offenboden, Feld- und Baumschicht zwischen Mikro- und Mesohabitat-Ebene ($n = 44$ bzw. $n = 41$) in den Larvalhabitaten. Box-Whisker-Plot-Darstellung siehe Abbildung 3.

5 Synopse und Naturschutz

Der Waldteufel ist in der nordöstlichen Eifel eine Charakterart von kniehohen Grasfluren lichter, floristisch artenreicher Karbonat-Kiefern-Trockenwälder und greift in angrenzende, walddnahe Versaumungsstadien von Magerrasen über. Die Fieder-Zwenke (*Brachypodium pinnatum*) scheint hier nicht nur präferiertes Raupen-Wirtsgras zu sein, sie baut im Wesentlichen auch die hochwüchsige Feldschicht und eine mehrere Zentimeter mächtige, aber lockere Streuauflage auf. Ein weiterer Schlüsselfaktor ist der geringe Überschildungsgrad der Baumschicht, der eine ausreichende Wärmegunst für die Entwicklung der Präimaginalstadien, Ausbildung einer geschlossenen Grasflur und fleckenhafte Besonnung erzeugt. Diese Besonnungsform verhindert eine zu starke Austrocknung der Streuschicht und ermöglicht den Raupen durch kleinere Ortsveränderungen die freie Wahl zwischen Sonne und Schatten (je nach Witterungsverlauf). Höhere Wintertemperaturen scheinen sich zudem negativ auf die Überlebenschancen der überwinterten Raupen auszuwirken.

5.1 Nichts als altes Gras?

Noch ungeklärt sind die genauen Überwinterungs- und Verpuppungsorte. Im Zuchtversuch verpuppte sich eine Raupe in der Altgrasstreu knapp über der Erde (2 cm), auch EMMET & HEATH (1989) vermuten die Verpuppung in der Streuauflage nahe am Boden (vgl. ECKSTEIN 1913). Als Aufenthaltsort der Raupen (v.a. während der Hibernation) könnte ebenfalls die Altgrasstreu dienen (WEIDEMANN 1995), z.B. als Schutz vor zu starker Austrocknung. In Großbritannien besiedelt der Waldteufel feuchte Regionen (THOMAS & LEWINGTON 1991, KIRKLAND 2005). Die Angaben von DE LATTIN et al. (1957), *Erebia aethiops* meide die rheinland-pfälzische Weinbauregion einerseits und andererseits das Vorkommen der Art in ehemaligen Torfstichgebieten Oberschwabens (MEINEKE 1982 zit. in EBERT & RENNWALD 1993) würden hierzu jedenfalls passen. Ist *Erebia aethiops* eine wärmeliebende Art, deren Raupen nur eingeschränkt trockenresistent sind? Benötigen Larven und Puppen möglicher Weise v.a. auf (boden)trockenen Standorten ein Substrat, in dem sich Tau und Niederschlag länger halten? Zumindest könnte damit die Besiedlung offener Habitate (ohne Schatten spendende Baumschicht) in kühl-feuchten Gebieten und die Notwendigkeit einer Teilbeschattung der Larvalhabitate in warmtrockenen (Flachland-) Regionen erklärt werden. Dafür würde auch das Eiablage-Verhalten sprechen, bei dem die Weibchen vor der Eiablage (im obersten Krautschichtbereich) zuerst die Streuschicht inspizieren.

5.2 Wertlose Kiefernforste?

Der Waldteufel besiedelt in vielen anderen Regionen Deutschlands ebenfalls lichte, grasdominierte Kiefernwälder. So beschreibt FARTMANN (2004) Vorkommen aus dem Warburger Raum aus der gleichen Vegetationseinheit. HÖLZEL (1996) führt die Art neben *Lopinoga achine* und *Erebia ligea* als typisch für das *Calamagrostio-Pinetum* auf, WEIDEMANN (1995) für das Frankenjura und die Altmühlalb im *Anemono-Pinetum*. Bei Berlin kam die Art in lichten Orchideen-Kiefernwäldern auf basischen Sanden vor (Gelbrecht mdl.), im südlichen Steigerwald in warmfeuchten Säumen und auf Pfeifengras-Lichtungen innerhalb eines Eichen-Mischwaldkomplexes (Bolz schriftl.). BROCKMANN (1989) beschreibt ehemalige hessische Vorkommen ebenso: breite, sehr lichte Waldsäume mit Altgrasbeständen. Auch die thüringischen Vorkommen entsprechen dem gezeichneten Bild des Karbonat-Kiefernwaldes mit angrenzenden, versauften Halbtrockenrasen. BERGMANN (1952) erwähnt zudem noch einige Kiefernwälder auf Sand. URBAHN & URBAHN (1939) zeichnen selbiges Bild für das Odertal (lichte Kiefern-Mischwälder). Nach RETZLAFF (2004) fliegt der Waldteufel zudem in Südostfrankreich, Belgien, Südtirol und im Wallis in ähnlich strukturiertem Nadelwald. Aus dem südlichen Elsass wird von TREIBER (2003) ein Komplex aus Eichen-Trockenwäldern (Labkraut-Eichen-Hainbuchenwald und/oder Weißfingerkraut-Eichenwald) und Lichtungen mit Magerrasen beschrieben. Nach Hermann (schriftl.) ähneln die potenziellen Larvalhabitate des Elsass und der südbadischen Trockenaue bzgl. Überschirmung, Feld- und Streuschicht denen des Urftals. ZINNERT (1966) beschrieb ehemalige Waldteufel-Vorkommen in Eichen-Hainbuchen- und Orchideen-Buchen-Wäldern des Kaiserstuhls.

Lange wurde der naturschutzfachliche Wert der – oft durch Aufforstung aus Magerrasen hervorgegangenen – Trocken-Kiefernwälder übersehen. „Ähnlich wie die wärmeliebenden Eichengebüsche sind auch diese lichten Waldbestände Erhaltungsstätten konkurrenzschwacher und schattenfliehender Pflanzenarten, die man als Zeugen von einstmalig weiter verbreiteten Vegetationstypen ansehen kann“ (ELLENBERG 1996: 366). Die vermeintlichen Kiefernforste beherbergen zahlreiche gefährdete sowie reliktsche Pflanzensippen. Tierökologisch kommt den beschriebenen Karbonat-Kiefernwäldern sogar noch ein höherer

Stellwert zu: als Überlebensinseln gefährdeter Lichtwaldarten, denen ehemalige Nutzungsformen wie Nieder-, Mittel- oder Hutewald fehlen (TREIBER 2003). Für diese Tierarten ist eine lichte Baumschicht oft zwingender Habitatbestandteil. RETZLAFF (2004) listet zahlreiche für Nordrhein-Westfalen typischerweise in lichten, trockenen Kieferbeständen vorkommende Tierarten auf, darunter viele gefährdete. Nach WALTER et al. (1998) sind Tagfalterarten lichter Wälder hochgradig bedroht, wobei die größten Verluste bei Arten kontinentaler Herkunft zu beklagen sind (bundesweit etwa *Coenonympha hero*, *Euphydryas maturna*, *Lopinga achine*, regional z.B. auch *Argynnis adippe*, *Boloria euphrosyne* oder *Erebia aethiops*) (WARREN & THOMAS 1992, THUST et al. 2001, TREIBER 2003; Hermann schriftl.).

5.3 Biotopmanagement

Bedeutsam für eine – scheinbar ausbreitungsschwache Art – dürfte eine ununterbrochene Habitatkonstanz innerhalb einzelner Vorkommen sein. Die Präsenz des Blaugrases im UG gibt nach ELLENBERG (1996) einen Hinweis auf eine kontinuierliche Nutzungsgeschichte: Die heutigen Wuchsorte waren scheinbar sehr lange keiner großen und anhaltenden Beschattung durch Bäume ausgesetzt. Aufgrund von Hute-, Mittel- oder Niederwaldnutzung aufgelichtete Laubwälder stellten – wie die Angaben von STOLLWERK (1863 zit. in KINKLER 2005) für das Siebengebirge (bei Bonn) nahe legen – geeignete Lebensräume für den Waldteufel dar. Solche Nutzformen sind auch für das UG belegt (s. Kap. 2.2).

Bei einer Mittelwaldnutzung folgt der zweijährigen Schlagphase (TREIBER 2003) – die von *Erebia aethiops* aufgrund der Habitatstruktur (schütter entwickelte Krautschicht) nicht besiedelt werden dürfte – eine grasreiche Saumphase. Diese kann je nach Standort zwischen fünf und elf Jahre andauern (ebd.) und dem Waldteufel Larvalhabitat bieten (vgl. auch BOLZ 1999). Danach folgt die Gebüschphase, die sicher auch noch einige Jahre von der Art nutzbar ist. Diese Waldnutzungsform könnte *Erebia aethiops* demnach langfristig erhalten, wenn stets ausreichende Flächenanteile der Saumphase vorhanden wären (Umtriebszeit 20–35 Jahre, partielle Besiedlung). Beim reinem Niederwald stellt sich die Frage der Schlaggröße: Ohne Überhälter der Baumschicht wären nur Randbereiche als Larvalhabitat nutzbar.

Einige Kiefernbestände im UG werden extensiv mit Rindern beweidet. Hier treten geeignete Larvalhabitate jedoch nur kleinflächig z.B. um und unter dornigen Gebüsch auf. Es konnten hier – trotz intensiver Suche – keine Eiablage- oder Larval-Beobachtungen erbracht werden. Eine Waldweide im Hütebetrieb ist damit kaum vergleichbar, dürfte aber wohl nur bei äußerst geringer Weidefrequenz verträglich sein. Nach Hermann (schriftl.) sind aktuell noch beweidete Schneeheide-Kiefernwälder im Alpenorland (Lkr. Garmisch-Partenkirchen) nur dort nennenswert vom Waldteufel besiedelt, wo das Vieh nur sporadisch weidet.

Derzeit werden die Waldteufel-Lebensräume im Urfttal v.a. durch die Arbeitsgemeinschaft rheinisch-westfälischer Lepidopterologen e.V. sehr schonend gepflegt: Jahr für Jahr werden stark beschattende Einzelbäume und -sträucher entnommen. Heutige Kernflächen (v.a. Larvalhabitate) müssen in ihrer Ausdehnung und Habitatqualität erhalten bleiben, da kaum Erkenntnisse zum Flächenbedarf einer langfristig überlebensfähigen Population vorliegen. Auf angrenzenden, derzeit wegen ungeeigneter Habitatstruktur nicht besiedelten Flächen sollte zudem eine entsprechende Mittel- oder Niederwaldnutzung eingeführt werden. Dadurch könnte die derzeit geringe Gesamtfläche, des von *Erebia aethiops* nutzbaren Lebensraumes, vergrößert werden. Solange dies nicht der Fall ist, sollten die wenigen ver-

säumten Magerrasen zunächst für den Waldteufel erhalten bleiben (sporadische Entbuschungen).

Danksagung

Herzlich danken möchte ich Dr. Thomas Fartmann, der die Studie in allen Teilen begleitete sowie meiner Frau Mareike Vischer-Leopold für die tatkräftige Unterstützung im Feld und beim Auswerten. Gabriel Hermann gab wertvolle Hinweise zur Habitatnutzung in anderen Regionen Deutschlands. Außerdem gebührt Jan Thiele Dank für die Unterstützung bei statistischen Fragen, Helmut Kinkler für zahlreiche Hinweise zu Ökologie und Verbreitung sowie Ralf Bolz, Dr. J. Gelbrecht, Dr. H. Gunnemann, Melanie Neukirchen, Peter Pretscher, Dr. Eckhard Schröder, Dietrich Sommerfeld, Dr. R. Thust, Julia Zehlius und den technischen Angestellten (Melanie Tappe und Ulrike Berning-Mader) des LÖK-Labors der Universität Münster.

6 Literatur

- BERGMANN, A. (1952): Die Großschmetterlinge Mitteldeutschlands. Band 2: Tagfalter. Verbreitung, Formen und Lebensgemeinschaften. – Urania Verlag, Jena.
- BINK, F. A. (1982): Host plant preference of some grass feeding butterflies. – Proceedings of the Royal Society of London B **1982**: 23–29.
- BINK, F. A. (1992): Ecologische Atlas van de Dagvlinders van Noordwest-Europa. – Schuyt & Co., Haarlem.
- BOLZ, R. (1999): Mittel- und Hudewälder als Leitbild für eine ‚natürliche‘ Waldform in Mitteleuropa. – Natur- und Kulturlandschaft **3**: 198–207.
- BOURN, N. A. D. & J. A. THOMAS (1993): The ecology and conservation of the brown argus butterfly *Aricia agestis* in Britain. – Biological Conservation **63**: 67–74.
- BROCKMANN, E. (1989): Schutzprogramm für Tagfalter in Hessen (Papilionidea und Hesperioidea). – In Zusammenarbeit mit der AG Hessischer Lepidopterologen.
- DE LATTIN, G., JÖST, H. & R. HEUSER (1957): Die Lepidopteren-Fauna der Pfalz. I. Teil. A. Systematisch-chorologischer Teil. I. Tagfalter (Rhopalocera, Grypocera). – Mitteilungen der Pollichia **III** (4): 51–167.
- DIERSCHKE, H. (1994): Pflanzensoziologie. – Ulmer Verlag Stuttgart.
- DUDLER, H., KINKLER, H., LECHNER, R., SCHMITZ, W. & H. SCHUMACHER (1999): Rote Liste der gefährdeten Schmetterlinge (Lepidoptera) in Nordrhein-Westfalen. – LÖBF/LAfAO NRW (Hrsg.): Rote Liste der gefährdeten Pflanzen und Tiere in Nordrhein-Westfalen. – Schriftenreihe der Landesanstalt für Ökologie, Bodenordnung und Forsten **17**: 575–626.
- EBERT, G. & E. RENNWALD (1993): Die Schmetterlinge Baden-Württembergs. Band 2, Tagfalter II. – Ulmer Verlag, Stuttgart.
- ECKSTEIN, K. (1913): Die Schmetterlinge Deutschlands mit besonderer Berücksichtigung der Biologie. Band 1. Allgemeiner Teil. Spezieller Teil. 1. Die Tagfalter. – Schriften des Deutschen Lehrervereins für Naturkunde **26**.
- ELLENBERG, H. (1996): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. – UTB, Stuttgart.
- ELLENBERG, H., WEBER, H. E., DÜLL, R., WIRTH, V., WERNER, W. & D. PAULISSEN (1992): Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. – Scripta Geobotanica **18**: 1–258.
- EMMET, A. M. & J. HEATH (Hrsg.) (1989): The moths and butterflies of Great Britain and Ireland (Hesperiidae to Nymphalidae). Volume 7, Part 1. – Harley Books, Colchester.
- FARTMANN, T. (2004): Die Schmetterlingsgemeinschaften der Halbtrockenrasen-Komplexe des Die-meltales. Biozönologie von Tagfaltern und Widderchen in einer alten Hudelandschaft. – Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde **66** (1): 1–256.

- FISCHER, K. & K. FIEDLER (2000): Response of the copper butterfly *Lycaena tityrus* to increased leaf nitrogen in natural food-plants: evidence against the nitrogen limitation hypothesis. – *Oecologia* **124**: 235–241.
- FRAHM, J.-P. & W. FREY (1992): Moosflora. – UTB, Stuttgart.
- GARCÍA-BARROS, E. & T. FARTMANN (submitted): Oviposition sites. In: SETTELE, J., SHREEVE, T. G., KONVIČKA, M. & H. VAN DYCK (eds.): Ecology of Butterflies in Europe.
- GELBRECHT, J., RICHERT, A. & H. WEGNER (1995): Biotopansprüche ausgewählter vom Aussterben bedrohter oder verschollener Schmetterlingsarten der Mark Brandenburg (Lep.). – *Entomologische Nachrichten und Berichte* **39**: 183–203.
- GLÖCKNER, M. & T. FARTMANN (2003): Die Tagschmetterlings- und Widderchenfauna der Briloner Hochfläche (Hochsauerlandkreis). – *Natur und Heimat* **63** (3): 81–96.
- HAEUPLER, H. & T. MUER (2000): Bildatlas der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands. – Ulmer Verlag, Stuttgart.
- HÖLZEL, N. (1996): *Erico-Pinetea* (H6) Alpisch-Dinarische Karbonat-Kiefernwälder. In: DIERSCHKE, H. (Hrsg.): Synopsis der Pflanzengesellschaften Deutschlands **1**.
- JAHN, G. (1996): Von der ursprünglichen zur heutigen potentiell natürlichen Vegetation. – *Natur- und Kulturlandschaft* **1**: 16–20.
- KINKLER, H. (2005): Restvorkommen der Mohrenfalterart Waldteufel *Erebia aethiops* (Esper, 1777) (Lepidoptera, Nymphalidae, Satyrinae) in der Eifel dank Pflegemaßnahmen gerettet. – *Entomologie Heute* **17**: 205–211.
- KIRKLAND, P. (2005): The Scotch Argus. – *Butterfly* (Magazin of Butterfly Conservation) **89**: 23–25.
- LEOPOLD, P. (2007, i.V.): Larvalökologie der Rostbinde *Hipparchia semele* (Linnaeus, 1758; Lepidoptera, Satyrinae) in Nordrhein-Westfalen – Notwendigkeit raumzeitlicher Störungsprozesse für den Arterhalt. – *Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde*.
- LEOPOLD, P., HAFNER, S. & P. PRETSCHER (2005): Schwarzer Apollofalter *Parnassius mnemosyne* (Linnaeus, 1758). In: DOERPINGHAUS, A., EICHEN, C., GUNNEMANN, H., LEOPOLD, P., NEUKIRCHEN, M., PETERMANN, J. & E. SCHRÖDER (Bearb.) (2005): Methoden zur Erfassung von Arten der Anhänge IV und V der Fauna-Flora-Habitat-Richtlinie. – *Naturschutz und Biologische Vielfalt* **20**: 196–201.
- OBERDORFER, E. (1994): Pflanzensoziologische Exkursionsflora. – UTB, Stuttgart.
- PORTER, K. (1992): Eggs and egg-laying. In: DENNIS, R. L. H. (ed.): The ecology of butterflies in Britain. – Oxford University Press, Oxford: 46–72.
- PULLIN, A. S. (1986): Influence of the food plant, *Urtica dioica*, on larvae development, feeding efficiency, and voltinism of a specialist insect, *Inachis io*. – *Holarctic Ecology* **9**: 72–78.
- RENNWALD, E. (2000): Verzeichnis und Rote Liste der Pflanzengesellschaften Deutschlands. – *Schriftenreihe für Vegetationskunde* **35**: 1–800.
- RETZLAFF, H. (1973): Die Schmetterlinge von Ostwestfalen-Lippe und einigen angrenzenden Gebieten Hessens und Niedersachsens (Weserbergland, südöstliches Westfälisches Tiefland und östliche Westfälische Bucht). I. Teil. – *Berichte des Naturwissenschaftlichen Vereins Bielefeld* **21**: 129–248.
- RETZLAFF, H. (2004): Die Verbreitung von *Erebia aethiops* (Esper, 1777) in Nordrhein-Westfalen und ihre lokalen Vorkommen in den lichten und thermophilen Kiefernbeständen der Kalklandschaften (Lep., Nymphalidae). – *Melanargia* **16** (2): 45–68.
- ROCKSTROH, H. (1869): Schmetterlinge und Raupen. – Reprint-Verlag, Leipzig, Holzminde.
- ROTHMALER, W. (1994): Exkursionsflora von Deutschland. Gefäßpflanzen: Kritischer Band. – Gustav Fischer Verlag, Jena.
- SBN (SCHWEIZERISCHER BUND FÜR NATURSCHUTZ) (Hrsg.) (1994): Tagfalter und ihre Lebensräume. Arten – Gefährdung – Schutz. Band 1. – Fotorotar AG, Egg/ZH.
- SCHMIDT, M. (2000): Die Blaugras-Rasen des nördlichen deutschen Mittelgebirgsraumes und ihre Kontaktgesellschaften. – *Dissertationes Botanicae* **328**: 1–294.
- SCHUMACHER, W. (1977): Flora und Vegetation der Sötenicher Kalkmulde (Eifel). – *Decheniana Beihefte* **19**: 1–199.

- STAMM, K. (1981): Prodomus der Lepidopteren-Fauna der Rheinlande und Westfalens. – Selbstverlag.
- STRUVE, W. (1963): Das Korallenmeer der Eifel vor 300 Millionen Jahren – Funde, Deutungen, Probleme. – *Natur und Museum* **93**: 237–276.
- TACKENBERG, K. (1954): Fundkarten zur Vorgeschichte der Rheinprovinz. – *Bonner Jahresberichte, Beihefte* **2**: 1–107.
- THOMAS, J. A. & R. LEWINGTON (1991): *The butterflies of Britain and Ireland*. – Dorling Kindersley, London.
- THUST, R., THIELE, A. & K. GÖHL (2001): Das Wald-Wiesenvögelchen (*Coenonympha hero*) Linnaeus, 1761; Lepidoptera: Nymphalidae in Thüringen – ein Nachruf und ein Lehrstück. – *Natur und Landschaft* **76** (12): 542–546.
- TONNE, F. (1954): Besser Bauen mit Besonnungs- und Tageslicht-Planung. – Hofmann, Schorndorf.
- TREIBER, R. (2003): Genutzte Mittelwälder – Zentren der Artenvielfalt für Tagfalter und Widderchen im Südsass. – *Naturschutz und Landschaftsplanung* **35** (1): 50–63.
- URBAHN, E. & H. URBAHN (1939): Die Schmetterlinge Pommerns mit einem vergleichenden Überblick über den Ostseeraum. – *Stettiner Entomologische Zeitung* **100** (I/II): 185–826.
- WALTER, R., RECK, H., KAULE, G., LÄMMLE, M., OSINSKI, E. & T. HEINL (1998): Regionalisierte Qualitätsziele, Standards und Indikatoren für die Belange des Arten- und Biotopschutzes in Baden-Württemberg. – Das Zielartenkonzept – ein Beitrag zum Landschaftsrahmenprogramm des Landes Baden-Württemberg. – *Natur und Landschaft* **73** (1): 9–25.
- WARREN, M. S. & C. D. THOMAS (1992): Butterfly responses to coppicing. In: BUCKLEY, G. P. (Hrsg.): *Biological habitat reconstruction*. – Belhaven Press, London: 249–270.
- WEBER, H. E. (1999): *Rhamno-Prunetea* (H2A) Schlehen- und Traubenholunder-Gebüsche. In: DIERSCHKE, H. (Hrsg.): *Synopsis der Pflanzengesellschaften Deutschlands* **5**.
- WEIDEMANN, H. J. (1995): Tagfalter beobachten, bestimmen. – Naturbuch-Verlag, Augsburg.
- WIROOKS, L. & B. THEISSEN (1998): Neue Erkenntnisse zur Nahrungsökologie und Phänologie von Makrolepidopterenraupen. – *Melanargia* **10** (3): 69–109.
- ZINNERT, K.-D. (1966): Beitrag zur Faunistik und Ökologie der in der Oberrheinebene und im Südschwarzwald vorkommenden Satyriden und Lycaeniden (Lepidoptera). – *Berichte der Naturforschenden Gesellschaft Freiburg* **56**: 77–141.

Anschrift des Verfassers:

Patrick Leopold
 AG Biozönologie
 Institut für Landschaftsökologie
 Westfälische Wilhelms-Universität Münster
 Robert-Koch-Straße 26
 48149 Münster
 E-Mail: patrickleopold@yahoo.de

Anhang 1: Strukturparameter der Mikro- ($n = 44$) und Mesohabitate ($n = 41$).

Strukturparameter	Mikrohabitat (= 1 m ²)			Mesohabitat (= 0,07 ha)	
	Median (Q1–Q3)	Min–Max	Häufigkeit [%]	Median (Q1–Q3)	Min–Max
Habitattyp					
Blaugras-Kalkkieferwald	-	-	56	-	-
<i>davon mit Carex humilis</i>	-	-	28	-	-
Kalkhalbtrockenrasen, versaumt	-	-	32	-	-
Waldrand/Gebüsch, wärmeliebend	-	-	12	-	-
Vegetationstyp					
<i>Erico-Pinion sylvestris</i>	-	-	55	-	-
<i>Bromion erecti</i>	-	-	33	-	-
<i>Berberidion vulgaris</i>	-	-	12	-	-
mittlere, qualitative Zeigerwerte					
Temperaturzahl	3,7 (3,3–4,3)	2,9–5,2	-	-	-
Feuchtezahl	4,1 (3,9–4,4)	3,6–5,0	-	-	-
Nährstoffzahl	5,1 (5,0–5,2)	4,6–5,5	-	-	-
Exposition					
Südwest	-	-	55	-	-
Süd	-	-	30	-	-
West	-	-	9	-	-
Südost, Nordwest, Nord	-	-	je 1	-	-
Inklination [°]					
	18 (15–21)	8–40	-	-	-
maximale Sonnenscheindauer für Juni [h]					
	5,3 (4,0–6,0)	1,5–9,5	-	-	-
mittlere Höhe [cm]					
Krautschicht	27 (25–32)	15–45	-	-	-
Streuauflage	8 (6–10)	3–16	-	-	-
horizontaler Deckungsgrad [%]					
Moosschicht	2 (1–5)	1–30	-	-	-
Streuauflage	80 (70–85)	45–95	-	-	-
Feldschicht	80 (74–90)	45–97	-	70 (60–80)	40–98
<i>davon Brachypodium pinnatum</i>	63 (49–71)	15–90	-	-	-
Strauchschicht 3 (0,3–0,5 m)	5 (3–5)	1–25	-	6 (5–14)	1–25
Strauchschicht 2 (0,5–1,5 m)	3 (2–5)	1–10	-	7 (5–15)	1–25
Strauchschicht 1 (1,5–6 m)	30 (3–50)	2–70	-	15 (5–20)	1–70
Baumschicht 2 (6–15 m)	10 (5–50)	5–70	-	15 (10–30)	2–70
Baumschicht 1 (15–25 m)	20 (10–30)	2–60	-	15 (10–15)	5–25
Anteil unbedeckten Bodens [%]					
	5 (5–10)	1–20	-	10 (5–15)	1–45
vertikaler Deckungsgrad [%]					
in 10 cm Höhe	80 (70–85)	55–97	-	-	-
in 15 cm Höhe	63 (55–75)	15–90	-	-	-
in 20 cm Höhe	50 (34–65)	2–85	-	-	-
in 25 cm Höhe	35 (20–45)	2–80	-	-	-
in 30 cm Höhe	20 (6–30)	1–60	-	-	-
Entfernung vom Waldrand [m]					
von außerhalb	5 (2–9)	1–12	-	-	-
von innerhalb	30 (18–40)	3–70	-	-	-
Anteil potenziellen Larvalhabitats [%]					
	-	-	-	80 (70–97)	30–100

Als Mikrohabitat wurde ein Quadratmeter um die Ei- bzw. Raupenfundstelle festgelegt, als Umkreis von 15 m darum war das Mesohabitat definiert. Metrische Variablen sind als Median mit Interquartil (Q1–Q3) sowie Extrema (Min–Max) dargestellt, nicht-metrische in ihrer relativen Häufigkeitsverteilung.

Anhang 2: Kalk-Trockenkiefernwald und wärmeliebende Gebüsch.

Erico-Pinetca Horvat 1959 (Nr. 1+2)				Rhanno-Prunetea R. Goday & B. Carbonell ex Tx. 1962 (Nr. 3)				
Erico-Pinetalia Horvat 1959 (Nr. 1+2)				Prunetalia spinosae Tx. 1952 (Nr. 3)				
Erico-Pinion sylvestris Br.-Bl. in Br.-Bl. et al. 1939 (Nr. 1+2)				Berberidion vulgaris Br.-Bl. 1950 (Nr. 3)				
Sanguisorba minor-Pinus sylvestris-Gesellschaft (Nr. 1+2)				Pruno-Ligustrum Tx. 1952 (Fragment) (Nr. 3)				
- Variante von <i>Carex humilis</i> (nach SCHMIDT 2000) (Nr. 1)								
- typische Variante (Nr. 2)								
Spalte		1	2	3	Spalte	1	2	3
Aufnahmen		14	11	5				
mittlere Artenzahl		34	33	30				
Strauchschicht				weitere Festuco-Brometea-Arten				
D1+2	<i>Pinus sylvestris</i> ssp. <i>sylvestris</i>	I ¹	r*	.	<i>Galium verum</i>	V ^{2m}	V ^{2m}	I ⁺
	<i>Lonicera xylosteum</i>	r ¹	III ¹	.	<i>Pimpinella saxifraga</i>	V ¹	IV ¹	V ¹
	<i>Daphne mezereum</i>	II ⁺	III ¹	I ⁺	<i>Centaurea scabiosa</i>	II ¹	II ⁺	IV ¹
AC3=VC	<i>Ligustrum vulgare</i>	r ¹	r ¹	V ¹	<i>Carex caryophylla</i>	III ^{2b}	I ¹	II ¹
VC3	<i>Sorbus aria</i>	II ¹	r ¹	I ³	<i>Bromus erectus</i>	II ^{2m}	I ¹	I ⁺
	<i>Viburnum lantana</i>	III ¹	II ¹	I ^{2a}	<i>Ophrys insectifera</i>	II ¹	r ⁺	.
OC3	<i>Prunus spinosa</i>	V ¹	III ^{3a}	V ^{2a}	<i>Asperula cynanchica</i>	.	.	I ¹
	<i>Crataegus monogyna</i> s. l.	V ¹	IV ¹	V ¹	<i>Entodon concinns</i>	.	.	II ¹
	<i>Crataegus laevigata</i> s. l.	II ¹	r ^{2a}	II ⁺	<i>Trifolium montanum</i>	.	.	I ¹
	<i>Rhamnus cathartica</i>	III ¹	II ¹	I ⁺				
OD3	<i>Quercus robur</i>	r ⁺	r ⁺	II ⁺	weitere Versaumungsarten			
KC3	<i>Corylus avellana</i>	I ¹	I ¹	IV ^{2a}	<i>Poa angustifolia</i>	IV ^{2a}	IV ^{2m}	I ^{2a}
	<i>Fraxinus excelsior</i>	II ¹	III ¹	I ⁺	<i>Hypericum perforatum</i> s. l.	II ¹	II ¹	IV ⁺
					<i>Laserpitium latifolium</i>	I ⁺	III ⁺	.
					<i>Origanum vulgare</i>	I ¹	II ¹	.
					<i>Medicago falcata</i>	r ¹	r ⁺	.
					<i>Solidago virgaurea</i> ssp. <i>virgaurea</i>	I ⁺	.	.
Baumschicht				Begleiter				
AC1+2	<i>Pinus sylvestris</i> ssp. <i>sylvestris</i>	IV ^{2b}	III ^{2a}	.	<i>Mercurialis perennis</i>	V ¹	V ^{2m}	II ^{2b}
OC1+2	<i>Pinus nigra</i> ssp. <i>nigra</i>	r ^{2a}	II ^{2a}	.	<i>Scleropodium purum</i>	IV ^{2m}	V ^{2a}	II ¹
VC3	<i>Sorbus aria</i>	III ^{2a}	III ^{2a}	.	<i>Carex montana</i>	IV ^{2b}	II ^{2m}	IV ^{2b}
KC3	<i>Fraxinus excelsior</i>	III ¹	II ^{2a}	.	<i>Galium mollugo</i> s. l.	III ⁺	V ¹	I ¹
					<i>Brachythecium rutabulum</i>	I ^{2m}	III ^{2m}	II ¹
					<i>Dactylis glomerata</i> s. str.	II ¹	III ¹	I ¹
					<i>Festuca altissima</i>	II ¹	III ¹	I ⁺
					<i>Bromus tectorum</i>	I ¹	III ¹	II ¹
					<i>Viola cf. reichenbachiana</i>	II ⁺	r ⁺	I ¹
					<i>Cirsium vulgare</i>	I ⁺	III ⁺	.
					<i>Aegopodium podagraria</i>	I ⁺	IV ⁺	.
					<i>Fagus sylvatica</i> (B)	II ¹	r ^{2a}	I ^{2a}
					<i>Fagus sylvatica</i> (Kr+Klg)	II ⁺	II ⁺	II ⁺
					<i>Rosa</i> spp. (Kr)	I ⁺	II ⁺	I ⁺
					<i>Vicia cracca</i>	II ⁺	r ^{2m}	.
					<i>Plagiommium affine</i> agg.	II ¹	II ^{2a}	.
					<i>Fissidens taxifolius</i>	.	II ¹	II ¹
					<i>Listera ovata</i>	II ¹	II ¹	.
					<i>Plagiommium undulatum</i>	.	II ¹	I ^{2m}
					<i>Rubus idaeus</i>	I ⁺	II ¹	.
					<i>Acer pseudoplatanus</i>	I ¹	II ⁺	.
					<i>Acer pseudoplatanus</i> (Kr)	r ⁺	II ⁺	.
					<i>Daphne mezereum</i> (Kr)	II ⁺	II ⁺	.
					<i>Picea abies</i> (Kr+Klg)	I ¹	II ⁺	.
					<i>Platanthera chlorantha</i>	II ⁺	II ⁺	.
					<i>Polygonatum multiflorum</i>	II ¹	II ⁺	.
					<i>Rubus idaeus</i> (Kr)	r ¹	II ⁺	.
					<i>Euonymus europaea</i> (Kr)	I ⁺	I ⁺	.
					<i>Arrhenatherum elatius</i>	I ⁺	I ^{2m}	.
					<i>Poa nemoralis</i>	r ¹	I ^{2m}	.
					<i>Fagus sylvatica</i> (Str)	II ¹	I ¹	.
					<i>Galium odoratum</i>	r ¹	I ¹	.
					<i>Lophocolea bidentata</i>	.	I ¹	I ^{2b}
					<i>Picea abies</i> (B)	I ¹	I ¹	.
					<i>Rubus fruticosus</i> agg. (Kr)	r ⁺	I ¹	.
					<i>Sorbus aucuparia</i> ssp. <i>aucuparia</i> (Kr)	I ¹	I ⁺	.
					<i>Briza media</i>	r ^{2m}	.	II ¹
					<i>Rubus fruticosus</i> agg.	.	II ^{2a}	.
					<i>Elymus caninus</i>	.	II ¹	.
					<i>Genista tinctoria</i> ssp. <i>tinctoria</i>	.	.	II ¹

Die Vegetationsaufnahmen wurden *nicht* nach pflanzensoziologischen Homogenitätskriterien ausgewählt, sondern um die Fundstellen der Ei- und Raupenorte gelegt (Wälder 100–400 m², Gebüsch 8–16 m²). Demnach wurden teilweise „nur“ Fragmente erhoben. Die pflanzensoziologischen Abkürzungen sind DIERSCHKE (1994) zu entnehmen, in der Tabelle sind die Stetigkeiten über die Einzelaufnahmen dargestellt, die Hochzahl entspricht der mittleren Deckung.

Anhang 3: Enzian-Fiederzwenken-Rasen.

Festuco-Brometea Br.-Bl. et Tx. in Br.-Bl. 1949
Brometalia erecti W. Koch 1926
Bromion erecti W. Koch 1926
Genentino-Koelerietum pyramidatae Knapp ex Bornkamm 1960
 - *typicum* (Nr. 1)
 - *trifolietosum* (Nr. 2)

		1	2			1	2
Spalte		1	2	Spalte		1	2
Aufnahmen		6	8				
mittlere Artenzahl		35	47				
Kraut- und Mooschicht				Strauchschicht (Forts.)			
AC	<i>Koeleria pyramidata</i>	V ^{2m}	IV ^{2m}	<i>Viburnum lantana</i>	III ⁺	III ¹	
d1	<i>Arrhenatherum elatius</i>	.	V ^{2m}	<i>Quercus robur</i>	III ⁺	IV ⁺	
	<i>Scleropodium purum</i>	.	V ^{2m}	<i>Rhamnus cathartica</i>	r ¹	IV ⁺	
	<i>Achillea millefolium</i> agg.	r ⁺	V ¹	<i>Fraxinus excelsior</i>	.	r ¹	
	<i>Plagiommium affine</i> agg.	r ⁺	IV ^{2m}	<i>Pinus sylvestris</i> ssp. <i>syvestris</i>	.	r ¹	
	<i>Plantago lanceolata</i>	r ⁺	IV ¹	<i>Populus tremula</i>	.	r ¹	
	<i>Rhytidadelphus squarrosus</i>	.	IV ¹	<i>Sorbus aria</i>	.	r ¹	
	<i>Calliergonella cuspidata</i>	.	II ^{2m}				
	<i>Lophocolea bidentata</i>	.	II ¹				
	<i>Trifolium pratense</i>	.	II ¹				
VC	<i>Ranunculus bulbosus</i>	r ¹	.	Gehölzaufwuchs in der Krautschicht			
	<i>Polygala amara</i> agg.	r ⁺	.	<i>Corylus avellana</i> (Kr)	IV ⁺	IV ⁺	
	<i>Euphrasia stricta</i>	.	r ¹	<i>Prunus spinosa</i> (Kr)	IV ⁺	III ¹	
	<i>Gentianaella ciliata</i>	.	r ⁺	<i>Quercus robur</i> Klgl.	III ⁺	II ⁺	
OC	<i>Bromus erectus</i>	V ^{2a}	V ^{2b}	<i>Acer campestre</i> (Kr+Klgl)	III ¹	r ¹	
	<i>Hippocrepis comosa</i>	III ¹	V ¹	<i>Crataegus monogyna</i> s. l. (Kr)	III ¹	r ¹	
	<i>Scabiosa columbaria</i> ssp. <i>columbaria</i>	III ⁺	IV ⁺	<i>Crataegus laevigata</i> s. l. (Kr+Klgl)	r ¹	IV ¹	
	<i>Teucrium chamaedrys</i>	III ^{2m}	II ¹	<i>Rhamnus cathartica</i> (Kr)	r ¹	II ⁺	
	<i>Orobanche elatior</i>	III ⁺	II ⁺	<i>Pinus sylvestris</i> ssp. <i>syvestris</i> (Kr+Klgl)	.	II ¹	
	<i>Thymus pulegioides</i> ssp. <i>pulegioides</i>	.	II ¹	<i>Rubus fruticosus</i> agg. (Kr)	r ⁺	r ¹	
	<i>Potentilla tabernaemontani</i>	.	r ¹	<i>Rosa corymbifera</i> agg. (Kr)	.	r ⁺	
KC	<i>Brachypodium pinnatum</i>	V ¹	V ^{2a}	<i>Rubus idaeus</i> (Kr)	.	r ¹	
	<i>Galium verum</i>	V ¹	V ^{2m}	<i>Sorbus aria</i> (Kr)	r ⁺	.	
	<i>Carex humilis</i>	V ^{2a}	V ^{2a}	<i>Viburnum lantana</i> (Klgl)	r ⁺	.	
	<i>Helianthemum nummularium</i> s. l.	V ^{2m}	V ^{2a}	<i>Viburnum opulus</i> (Kr)	r ⁺	.	
	<i>Centaurea scabiosa</i>	V ¹	V ^{2a}				
	<i>Pimpinella saxifraga</i>	V ¹	V ¹	Begleiter			
	<i>Sanguisorba minor</i> ssp. <i>minor</i>	V ¹	V ¹	<i>Sesleria albicans</i>	V ^{2a}	V ^{2a}	
	<i>Entodon concinnus</i>	IV ¹	r ^{2b}	<i>Lotus corniculatus</i> ssp. <i>corniculatus</i>	V ¹	V ¹	
	<i>Festuca ovina</i> agg.	IV ^{2m}	IV ^{2m}	<i>Genista tinctoria</i> ssp. <i>tinctoria</i>	III ¹	V ¹	
	<i>Prunella grandiflora</i>	III ¹	IV ¹	<i>Carex flacca</i>	III ^{2m}	V ¹	
	<i>Helictotrichon pratense</i>	III ¹	III ^{2m}	<i>Knautia arvensis</i>	III ⁺	V ¹	
	<i>Carex caryophyllaea</i>	V ^{2a}	III ^{2a}	<i>Briza media</i>	IV ¹	IV ^{2m}	
	<i>Cirsium acule</i>	r ¹	III ⁺	<i>Linum catharticum</i> ssp. <i>catharticum</i>	III ¹	IV ^{2m}	
	<i>Trifolium montanum</i>	IV ¹	III ⁺	<i>Carex montana</i>	IV ^{2b}	IV ^{2b}	
	<i>Asperula cynanchica</i>	III ^{2m}	II ⁺	<i>Dactylis glomerata</i>	III ¹	IV ¹	
	<i>Campanula glomerata</i>	r ¹	II ⁺	<i>Galium mollugo</i> s. l.	III ¹	IV ¹	
	<i>Festuca guestfalica</i>	.	II ^{2m}	<i>Rhinanthus minor</i>	IV ⁺	III ¹	
	<i>Anthyllis vulneraria</i> s. l.	.	II ¹	<i>Plantago media</i>	III ¹	II ⁺	
	<i>Filipendula vulgaris</i>	.	r ¹	<i>Taraxacum</i> sect. <i>Ruderalia</i>	r ⁺	II ⁺	
	<i>Salvia pratensis</i>	.	r ¹	<i>Prunella vulgaris</i>	r ⁺	II ¹	
				<i>Mercurialis perennis</i>	r ¹	II ⁺	
				<i>Thesium pyrenaicum</i> ssp. <i>pyrenaicum</i>	r ⁺	II ⁺	
Saumarten				<i>Festuca altissima</i>	r ¹	r ¹	
	<i>Viola hirta</i>	V ¹	V ^{2a}	<i>Rosa</i> spp.	r ¹	r ⁺	
	<i>Poa angustifolia</i>	V ^{2m}	IV ^{2m}	<i>Aegopodium podagraria</i>	r ⁺	r ⁺	
	<i>Hypericum perforatum</i> s. l.	V ⁺	III ¹	<i>Centaurea jacea</i> s. l.	r ⁺	r ¹	
	<i>Primula veris</i> ssp. <i>veris</i>	IV ¹	II ⁺	<i>Leontodon hispidus</i> ssp. <i>hispidus</i>	r ⁺	r ⁺	
	<i>Lasertium latifolium</i>	r ⁺	II ^{2a}	<i>Phyteuma orbiculare</i> s. l.	III ¹	.	
	<i>Clinopodium vulgare</i>	.	II ⁺	<i>Campanula rotundifolia</i>	.	III ¹	
	<i>Frageira viridis</i>	.	r ¹	<i>Plagiommium undulatum</i>	.	II ^{2m}	
	<i>Medicago falcata</i>	.	r ⁺	<i>Gymnadenia conopsea</i>	.	II ⁺	
				<i>Leontodon hispidus</i> ssp. <i>hispidus</i>	r ⁺	r ⁺	
Strauchschicht				<i>Phyteuma orbiculare</i> s. l.	III ¹	.	
	<i>Corylus avellana</i>	V ^{2a}	IV ^{2a}	<i>Campanula rotundifolia</i>	.	III ¹	
	<i>Crataegus monogyna</i> s. l.	IV ¹	II ¹	<i>Plagiommium undulatum</i>	.	II ^{2m}	
	<i>Prunus spinosa</i>	IV ¹	II ¹	<i>Viola</i> cf. <i>reichenbachiana</i>	.	II ^{2m}	
	<i>Crataegus laevigata</i> s. l.	III ^{2a}	r ⁺	<i>Gymnadenia conopsea</i>	.	II ⁺	
	<i>Quercus robur</i>	III ⁺	IV ⁺				

Die Vegetationsaufnahmen wurden *nicht* nach pflanzensoziologischen Homogenitätskriterien ausgewählt, sondern um die Fundstellen der Ei- und Raupenorte gelegt (4–16 m²). Demnach wurden teils „nur“ Fragmente erhoben. Die pflanzensoziologischen Abkürzungen sind DIERSCHKE (1994) zu entnehmen, in der Tabelle sind die Stetigkeiten über die Einzelaufnahmen dargestellt, die Hochzahl entspricht der mittleren Deckung.



Wagner, W. (2006): Die Gattung *Pyrgus* in Mitteleuropa und ihre Ökologie – Larvalhabitate, Nährpflanzen und Entwicklungszyklen. – In: Fartmann, T. & G. Hermann (Hrsg.) (2006): Larvalökologie von Tagfaltern und Widderchen in Mitteleuropa. Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde. Heft 68 (3/4): 83–122.

Die Gattung *Pyrgus* in Mitteleuropa und ihre Ökologie – Larvalhabitate, Nährpflanzen und Entwicklungszyklen

Wolfgang Wagner, Kronburg

Abstract: The genus *Pyrgus* in Central Europe and its ecology – larval habitats, host plants and life cycles.

This paper deals with the preimaginal ecology of European *Pyrgus* species. Mainly host plants, larval habitats and life cycles of the examined species are summarized. Further, the author's results are critically compared to those in the literature. Finally a brief determination key to the older larvae of Europe north of the Alps is presented.

The larval ecology of the closely related species groups *P. andromedae* – *P. cacaliae*, *P. malvae* – *P. malvoides*, *P. onopordi* – *P. armoricanus*, *P. cirsi* – *P. carlinae*, *P. bellieri* – *P. alveus* – *P. warrenensis*, *P. serratulae* and *P. sidae* – *P. carthami* is compared.

In the literature so far there are only incomplete or partly incorrect papers dealing with *Pyrgus* spp. For that reason this paper aims at summarizing the author's knowledge that is based on own observations. In this context, conclusions, information in literature and open questions are discussed. Furthermore, correlations of the life cycles stages and larval habitats with factors of endangerment and management possibilities are revealed.

Zusammenfassung

In vorliegender Arbeit werden larvalökologische Daten zu europäischen *Pyrgus*-Arten zusammengefasst. Dabei stellen Raupennahrungspflanzen, Larvalhabitat und Entwicklungszyklus im Freiland und unter Zuchtbedingungen die Schwerpunkte dar. Weiterhin werden die Eigenergebnisse kritisch mit der bisherigen Literatur verglichen. Zur Abrundung wird ein kleiner Bestimmungsschlüssel für die ausgewachsenen Raupen des mitteleuropäischen Raumes vorgestellt.

Verglichen werden larvalökologische Befunde der nahe miteinander verwandten Arten *P. andromedae* – *P. cacaliae*, *P. malvae* – *P. malvoides*, *P. onopordi* – *P. armoricanus*, *P. cirsi* – *P. carlinae*, *P. bellieri* – *P. alveus* – *P. warrenensis*, *P. serratulae* sowie schließlich *P. sidae* – *P. carthami*.

Bisher existieren bei *Pyrgus* spp. in der Literatur bis auf wenige Ausnahmen unvollständige und vor allem fehlerdurchsetzte Beiträge, so dass mit vorliegender Arbeit eine Zusammenfassung des auf gesicherten Beobachtungen beruhenden Kenntnisstands des Autors versucht werden soll. Von diesem ausgehend werden dann Schlussfolgerungen, Literaturangaben und noch offene Fragen diskutiert. Ein weiterer Punkt ist hierbei die Korrelation von Entwicklungszyklus und Larvalhabitat mit Gefährdungsfaktoren und die Ableitung von Schutzmöglichkeiten.

1 Einleitung

Die Vertreter der Würfel-Dickkopffalter der Gattung *Pyrgus* weisen Eigenschaften auf, die die Erforschung ihrer ökologischen Ansprüche bis in die Gegenwart mehr oder weniger stark behindern. Zum einen handelt es sich um eher unscheinbare Falter, die sich zudem untereinander sehr ähnlich sind. Zum anderen ist ihr Verhalten durch einen Pfeilschnellen, sehr unstenen Schwirrflug geprägt, so dass sich ein Beobachten über längere Zeit als sehr schwierig erweist. Deshalb haben sich in der Vergangenheit nur sehr wenige Entomologen mit dieser Gruppe befasst. Besonders Angaben zur Biologie und Ökologie sind in der Literatur sehr spärlich und von Fehldeterminationen durchsetzt, so dass wenige wirklich verlässliche Meldungen vorliegen. Zudem treten bis auf *P. malvae* alle weiteren Arten mittlerweile selten bis sehr selten auf, so dass die Wahrscheinlichkeit einer Begegnung zumindest im außeralpinen Mitteleuropa nicht sehr groß ist. Noch die besten modernen Arbeiten, die zumindest teilweise brauchbare Daten liefern, sind u. a. die Beobachtungen von NEL (1985), BINK & WEIDEMANN (1995), GROS (1998) sowie diejenigen des Schweizerischen Bundes für Naturschutz (SBN 1997). Doch besonders bei letzterem Werk sind falsche (Larvalstadien von *P. andromedae*, WAGNER 2003) oder zumindest nicht schlüssig nachvollziehbare und zu überprüfende Angaben enthalten, besonders was die Nahrungspflanzenwahl verschiedener Arten wie beispielsweise *P. accretus* angeht. Die Raupen dieser Art sollen angeblich sowohl an *Potentilla* als auch an *Helianthemum* leben.

Vorliegende Arbeit soll die lückenhaften und teilweise falschen Kenntnisse über die europäischen *Pyrgus*-Arten – außer *P. cinarae* (Rambur, 1839) und *P. centaureae* (Rambur, 1839) – insbesondere auf dem Gebiet der Präimaginalökologie erweitern.

Verglichen werden larvalökologische Befunde der nahe miteinander verwandten Arten *P. andromedae* (Wallengren, 1853) – *P. cacaliae* (Rambur, 1839), *P. malvae* (Linnaeus, 1758) – *P. malvoides* (Elwes & Edwards, 1897), *P. onopordi* (Rambur, 1839) – *P. armoricanus* (Oberthür, 1910) – *P. cirsii* (Rambur, 1839) – *P. carlinae* (Rambur, 1839) – *P. bellieri* (Oberthür, 1910) – *P. alveus* (Hübner, 1803) – *P. warrenensis* (Verity, 1928), *P. serratulae* (Rambur, 1840) sowie schließlich *P. sidae* (Esper, 1784) – *P. carthami* (Hübner, 1813).

2 Methoden

Das Untersuchungsgebiet umfasst Mitteleuropa, Norditalien und Südfrankreich (Tab. 1). Die wichtigsten Freiland-Methoden waren Eiablagebeobachtungen und Raupen- bzw. Eiersuche, wobei ausgehend von ersteren ein Suchschema für ein erfolgsorientiertes, effizientes Vorgehen bei der falterunabhängigen Suche nach Präimaginalstadien entwickelt wurde. Im Prinzip sind bei einiger Erfahrung und zur richtigen Zeit am geeigneten Ort Raupen und Eier der *Pyrgus*-Arten durch visuelle, bodennahe („auf allen Vieren“) Nachsuche vergleichsweise leicht zu finden. Die beiden folgenden Faktoren bedingen diese leichte Nachweisbarkeit:

- Bevorzugt werden von den meisten Arten frei dem Boden aufliegende, also im spärlich bewachsenen Bereich befindliche Exemplare der Nahrungspflanze belegt. Da solche Standorte meist nur einen kleinen Teil der Habitats ausmachen, sind hier oftmals höhere Konzentrationen zu erwarten.
- Die Raupen leben in einem Gehäuse aus versponnenen Pflanzenteilen und teils Substrat, sind also ortsbunden und ziehen sich nicht zurück wie etwa Satyrinenraupen. Sie können somit bequem tagsüber und bei jedem Wetter gesucht werden. Die Gehäuse sind zudem für ein geübtes Auge recht schnell auszumachen.

Tab. 1: Untersuchungsgebiete und -zeitraum. Bei mehreren Gebieten sind die wichtigeren fett gedruckt.

Art	Untersuchungsgebiet	Zeitraum
<i>Pyrgus andromedae</i>	Rätikon (A) , Allgäu, Wallis	2003–2005
<i>P. cacaliae</i>	Rätikon, Silvretta (A)	2003–2005
<i>P. malvae</i>	Schwäbische Alb, Allgäu	1998–2005
<i>P. malvoides</i>	Wallis (CH), Rätikon, Südwestalpen (I, F), Provence	2003–2005
<i>P. onopordi</i>	Provence	2004–2005
<i>P. armoricanus</i>	Donaumoos , Valle di Susa (Cottische Alpen, I), München	2003–2005
<i>P. cirsii</i>	Schwäbische Alb	2000–2005
<i>P. carlinae</i>	Wallis (Täschalpe)	2004–2005
<i>P. bellieri</i>	Alpi maritime (I) , Alpes-de-Haute-Provence (F), Massif de la Ste. Baume (Provence)	2004–2005
<i>P. alveus</i>	Schwäbische Alb, Allgäu, Wallis, Rätikon , Hautes-Alpes (F)	1999–2005
<i>P. warrenensis</i>	Wallis (Täschalpe)	2004–2005
<i>P. serratulae</i>	Schwäbische Alb, Allgäu, Rätikon, Silvretta , Hautes-Alpes	1999–2005
<i>P. sidae</i>	Massif de la Sainte Baume	2004–2005
<i>P. carthami</i>	Valle di Susa, Alpes-de-Haute-Provence	2002–2005

Dort, wo eine hohe Deckung der Raupennährpflanze in geeigneten Habitaten mit einer geringen Populationsdichte der gesuchten Art korreliert, kann die Erfassung der Präimaginalstadien schwierig sein. Zudem ist bei unzureichender Erfahrung die Bestimmung der gefundenen Raupen nicht immer leicht, sofern sie nicht zum Falter durchgezüchtet und diese dann im Zweifelsfall genitaluntersucht werden. Insgesamt ist zum reinen Artnachweis bei den meisten *Pyrgus*-Arten die Suche nach Imagines leichter und schneller, sofern zur richtigen Zeit gesucht werden kann. Schließlich muss noch betont werden, dass nicht auf diese Gruppe spezialisierte Entomologen je nach Erfahrung bei bestimmten Arten Freiland-Eiablagebeobachtungen ohne anschließende Zucht nicht einfach einer vermuteten Art zuordnen können, da dieses Vorgehen in der Literatur schon oft zu Fehlinterpretationen geführt hat.

Zusätzlich zu den Freilanduntersuchungen wurden die meisten Arten (außer *P. sidae*) auch ex ovo gezüchtet, wobei ein Teil der Larven unter Freilandbedingungen (600 m NN, sonnig bis halbschattig) in mit der Nahrungspflanze besetzten, gazeüberspannten Blumentöpfen und der andere im Zimmer einzeln in perforierten, weißen Filmdöschen gehalten wurde. *Pyrgus*-Raupen sind prinzipiell sehr einfach zu ziehen, wenn die Überwinterung an der lebenden Pflanze erfolgen kann und in Zuchtgefäßen für ausreichend Sauberkeit gesorgt wird.

Die Eiablage in Gefangenschaft (Freiland-Weibchen) erwies sich als nicht ganz einfach, aber zumeist erreichbar. Dabei wurden die gefangenen Weibchen zunächst mit feuchtem Zellstoff für zwei Tage im Kühlschrank aufbewahrt und dann in gazeüberspannte Töpfe ins Freiland gebracht. Erfolgreich war diese Methode bei allen dahingehend getesteten Arten (*P. alveus*, *P. andromedae*, *P. cacaliae*, *P. carthami*, *P. warrenensis*, *P. malvoides*), wenn auch nicht bei allen Weibchen. Deutlich leichter scheinen Weibchen abzulegen, die in Kopula gefunden wurden (bei *P. cacaliae* und mehrfach bei *P. alveus* beobachtet) und somit vermutlich noch keine Eier gelegt hatten.

3 Larvalhabitate und Entwicklungszyklen: Ergebnisse und Diskussion

3.1 *Pyrgus andromedae* – *P. cacaliae*

Beide Arten sind in ihrem Entwicklungszyklus zweijährig. Dabei überwintert einmal jeweils die Raupe meist im ersten Stadium, was an insgesamt 15 Raupen von *P. cacaliae* und 7 von *P. andromedae* festgestellt wurde. Vier Raupen von *P. cacaliae* wurden bei der ersten Überwinterung im zweiten Stadium beobachtet. Die zweite Überwinterung erfolgt als Puppe, auch bei *P. cacaliae*, wie im Herbst/Winter 2004/05 bei 5 Puppen beobachtet wurde. Dabei entwickelt sich die Raupe von *P. andromedae* im zweiten Jahr im Freiland etwas schneller und gleichmäßiger als die der Vergleichsart und erreicht regelmäßig das Puppenstadium (Zucht- und Freilandbeobachtungen). Freilandraupen fanden sich im Rätikon oberhalb von 2000 m NN im normalen bis eher späten Bergjahr (späte Schneeschmelze) 2004 am 26. Juni (Ende L₃) und 4. Juli (bei letzter Häutung). Larvalhabitat sind zumeist stark sonnenexponierte, niedrigwüchsige und oft steinige Bergmatten des *Caricetum firmae* mit *Dryas octopetala* (Rosaceae), der alleinigen Raupen-nahrungspflanze. Falter wurden 2004 im Gegensatz zu 2003, wo sie recht zahlreich waren, nicht registriert. Im Jahr 2005 waren sie dann wieder häufig – bei allerdings deutlich späterer Flugzeit als 2003 (18. Juni: 18 sicher determinierte Falter, 3. Juli: 25 Falter, 3 Eiablagen, 1 Kopula). Am 16. Juli konnte überdies auf der Täschalpe (Wallis) ein stark abgeflogenes Weibchen bei der Eiablage an *Dryas* beobachtet werden.

Die Eiablage ($n = 15$) erfolgt auf die Blattunterseite in eher kräftigen Polstern. Die Raupen schlüpfen nach gut einer Woche (je nach Temperatur). Die Raupen fressen einige Tage und fertigen dann ihr Überwinterungsgehäuse. Diese Überwinterungseinleitung wird wie bei den anderen *Pyrgus*-Arten durch die kühlen Nachttemperaturen induziert (eig. Beob.). Bei Zucht im Flachland oder im Zimmer entwickeln sich die Larven ($n = 20$) direkt zur Puppe, die dann überwintert oder – warmgehalten – nach wenigen Wochen den Falter ergibt. Die jüngeren Raupen leben mehr in Gehäusen, die zwischen lebenden und teils auch toten Blättern im oberflächennahen Bereich der Polster angelegt sind, die älteren hingegen tief im Inneren verborgen. Die Verpuppung ist je nach Ausaperung mit Mitte Juli bis Ende August anzunehmen, in wärmeren Jahren auch schon Anfang Juli.

Vor allem die Männchen können auch viele 100 Meter entfernt vom nächsten *Dryas*-Vorkommen etwa in Hochstaudenfluren oder an Bachrändern angetroffen werden, wo Reviere zur Partnerfindung besetzt werden (WAGNER 2003).

Bei *P. cacaliae* wurden über 20 Raupen am 26. Juni (L₂–L₃) und 4. Juli 2004 (L₂–L₄) ebenfalls im Rätikon (2200 m NN) an *Potentilla aurea* gefunden. Zwei weitere Raupenfunde an *P. aurea* gelangen im Silvrettagebiet (2300 m NN) am 18. Juli 2004 (L₃). Am 16. Oktober 2005 fanden sich im Rätikongebiet in 2150 m NN neben 6 Raupen im ersten, als Über-

winterungsstadium bereits festgestellten Stadium auch 4 Raupen, die im zweiten Stadium die Überwinterung begannen.

Larvalhabitat waren trockene bis feuchte, südexponierte, oft sehr magere, manchmal aber auch etwas dichterwüchsige Stellen in extensiv runderbeweideten Bergwiesen. Wichtigste Entwicklungsgebiete waren Borstgrasrasen (*Nardion*) mit viel *Potentilla aurea*. Es wurden einzelne Eiablagen aber auch in anderen, basiphileren Gesellschaften beobachtet. Die Raupegehäuse waren meist direkt auf der Erde, bei jüngeren Raupen aber auch teils leicht erhöht zwischen Blättern und Stängeln angelegt. Im Herbst legten die Larven ihre Überwinterungsgehäuse meist (zumindest nach den eigenen Beobachtungen) an den jüngsten und noch grünen Blättern im Zentrum der Pflanze einige Millimeter erhöht an (z.B. Freilandbeobachtung vom 16.10.2005) und waren dadurch ziemlich leicht zu finden. Diese Überwinterungsgehäuse waren recht dichte, schneeweiße „Kokons“, die aus engmaschigen, feinen Fäden gewebt waren und dadurch von den gröberen, mehr grauen anderer Arten wie *P. serratulae* abwichen.

In der Zucht entwickelten sich die meisten Raupen bis Anfang August/Anfang September zur Puppe ($n = 11$). Warmgehalten, schlüpfen die Falter nach etwa 3–4 Wochen. Puppen ($n = 5$), die tags bei Zimmertemperatur und nachts im Kühlschrank (ca. 6 °C) gehalten wurden, gingen ähnlich denen von *P. andromedae* in Hibernation, wurden ab Ende Oktober unter Freilandbedingungen gehalten und überwinterten erfolgreich. Bei *P. andromedae* war bereits zusätzlich 2003/04 eine erfolgreiche Puppenüberwinterung ($n = 3$) gelungen. *Pyrgus cacaliae* tendiert aber offensichtlich in stärkerem Maße als das bei *P. andromedae* der Fall ist zu einer dritten Überwinterung. So stellten einige Raupen ($n = 3$) als L_3/L_4 das Fressen ein und begannen eine weitere Dormanzphase. 2004 dürfte dies insbesondere an lange schneebedeckten Stellen wie im Silvrettaggebiet der Fall gewesen sein. Im Folgejahr ist dann eine Puppenüberwinterung wahrscheinlich. Dies ist auch der Grund, warum bei *P. cacaliae* deutlich mehr Falter in geraden Jahren zu finden sind als bei der Vergleichsart (eig. Beob.). Durch eine partielle dritte Überwinterung wird die bei *P. andromedae* stärker gleichsinnig erfolgende Entwicklung bei *P. cacaliae* verwischt. Tatsächlich wurden am 18. Juli und 8. August 2004 einige Falter ($n = 7$) im Silvrettaggebiet beobachtet. Frühere Begehungen im Juni blieben ergebnislos, während im heißen Jahr 2003 Falter ab dem 1. Juni bis höchstens Anfang Juli zu finden waren (WAGNER 2003). Im Rätikon wurden 2004 keine Falter festgestellt. Im Jahr darauf konnten hier dann wieder Falter am 16. Juni (6 Männchen) und 3. Juli (40 Falter) beobachtet werden.

Die Raupen von *P. cacaliae* sind im Freiland sehr variabel gefärbt. So überwiegt eine eher dunkle Färbung, so dass im Gegensatz zu ex-ovo-Zuchten nur wenige lehmgelbe Raupen auftraten (vgl. aber SBN 1997). Junge Raupen können teilweise ein sklerotisiertes Analschild aufweisen, wie das bei den meisten *Pyrgus*-Arten gelegentlich vorkommt. Aber bei fast allen L_4 -Raupen und sämtlichen ausgewachsenen Tieren aller Arten außer *P. andromedae* und *P. warrenensis* fehlt dieses Analschild. Jüngere Raupen der beiden Arten sind einander aber ähnlich, wohingegen ältere Tiere und die Puppen durch die bereits bei WAGNER (2003) beschriebenen Merkmale leicht zu trennen sind.

3.2 *Pyrgus malvae* – *P. malvoides*

Der euryöke *P. malvae* ist als einzige Art des mitteleuropäischen Tieflandes noch nicht stärker bedroht und auch deshalb am besten erforscht (z.B. EBERT & RENNWALD 1991, SBN 1997). Die Art kann unterschiedliche, zumindest teilweise offene Lebensräume, die nicht unbedingt mager sein müssen, und eine breite Palette krautiger und teils strauchförmiger (*Rubus* spp.) Rosaceen nutzen. So liegen eigene Raupenfunde von unterschiedlichen *Potentilla*-Arten, *Sanguisorba minor*, *Rubus canescens*, *Fragaria vesca* und *F. viridis*,

Agrimonia eupatoria und *Filipendula ulmaria* vor. Bei *P. malvoides* wurden Raupen und Eier an *Alchemilla hybrida*, *Potentilla tabernaemontani*, *P. grandiflora* (Täschalpe), *P. reptans*, *P. pusilla* und *Rubus idaeus* (Provence, Cottische Alpen, Seealpen) sowie *P. aurea* (Rätikon) beobachtet. Larvalhabitate können Magerrasen aller Art, größere Böschungen, Alpenmatten, Kahlschläge, breite Waldsäume, Dämme oder auch Feuchtwiesen sein. In Magerrasen werden von *P. malvae* einerseits flachgründige, heiße Felshalden mit *P. tabernaemontani* (vgl. auch FARTMANN 2004) genutzt, andererseits aber auch verfilzende Bereiche mit *Agrimonia eupatoria*. Meist sind diese zumindest zur Eiablagezeit noch niedrigwüchsig. Im Feuchtbereich wurde aber auch in 30 cm Höhe noch eine Eiablage an Mädesüß beobachtet.

Die Raupen beider Arten zeichnen sich im letzten Stadium dadurch aus, dass das sonst bei allen Arten vorkommende, schwarz-sklerotisierte Nackenschild zurückgebildet ist und entweder gänzlich fehlt oder nur mehr als dünne, bräunliche Linie zu erkennen ist. Dabei sind Raupen von *P. malvae* im letzten Stadium meist hellgrün, solche von *P. malvoides* dagegen öfters grünbraun. Insbesondere in der Nähe der Verbreitungsgrenze der beiden Arten in den schweizer und österreichischen Alpen (vgl. hierzu AISTLEITNER 1995 und SBN 1997) kommen auch mehr hellgrüne Individuen vor (Täschalpe, Rätikon). Die Variationsbreite überschneidet sich allerdings deutlich. Ähnliches gilt auch für die Puppen, die bei *P. malvae* dorsal fast immer mehr oder weniger ausgedehnt braun gefärbt sind, während bei *P. malvoides* sehr oft eine ausgedehntere weißliche Bestäubung sowie eine deutlich markantere schwarze Zeichnung auftritt. Insgesamt ist nach Ansicht des Autors die Einstufung der beiden Taxa als eigene Arten durchaus vertretbar, wie es heute in den meisten Arbeiten gehandhabt wird. Dasselbe gilt allerdings auch für eine Einstufung als Subspezies einer Art *P. malvae*. Solche Unterschiede in den Genitalien wie bei den beiden Taxa treten auch bei anderen bislang derart behandelten Arten auf, etwa bei *Melitaea athalia* und *M. a. celadussa*.

Beide Taxa sind in Mitteleuropa mehrheitlich univoltin mit Puppenüberwinterung und Faltern von April (im Extrem bereits Ende März wie 2002 in einem Feuchtbiotop am Alpennordrand am 31.3. beobachtet) bis Anfang Juli, vor allem im Hochgebirge auch noch später (SBN 1997, eig. Beob.). Besonders in heißen Sommern schlüpfen vereinzelte Puppen auch schon im selben Jahr Ende Juli oder im August (Zucht- und Freilandbeobachtungen). Ob diese sich vor Wintereinbruch noch in jedem Fall zur Puppe entwickeln, ist ungewiss. Bei *P. malvoides* wird die zweite Generation erst in tieferen Lagen südwestlich der Alpen dann regelmäßig (NEL 1985b, eig. Beob.).

Bei *P. malvoides* wurde am 30. Oktober 2005 eine überwinternde Puppe in einem lockeren Gehäuse in einem flachen Polster von *Helianthemum alpestre* gefunden (Täschalpe, 2300m NN), was zeigt, dass auch bei dieser Art die Verpuppung nicht im letzten Raupengehäuse stattfindet.

3.3 *Pyrgus cirsii* – *P. carlinae*

Die beiden Taxa werden in neuerer Zeit meist als eigene, wenn auch nah verwandte Arten aufgefasst (z.B. SBN 1997). Auch meine Beobachtungen zur Ökologie und Morphologie stützen diese Auffassung.

Sehr ähnlich sind sich die beiden Arten in ihren Ansprüchen an das Larvalhabitat, die Raupennahrung und die Überwinterungsstrategie. Daneben zeigen Larval- und Pupal-morphologie sowie -färbung die nahe Verwandtschaft. Beide Taxa legen nach eigenen

Beobachtungen ihre Eier nur an *Potentilla*-Polster, die in schütterer Vegetation direkt dem nackten Boden, Fels oder der an den Entwicklungsstätten meist sehr gut ausgebildeten Mooschicht aufliegen (Eiablagen/Eifunde bei *P. cirsi*: ca. 45). *P. cirsi* benötigt wie die meisten *Pyrgus*-Arten einen recht großen Lebensraum (eig. Beob., auch in der Provence) und besiedelt xerotherme Kalkmagerrasen. Dabei wurden die insgesamt gut 50 beobachteten Raupen (Entwicklungsgang siehe Tab. 2) nur an den magersten, trockensten Stellen (ausschließlich an *Potentilla tabernaemontani* [(Rosaceae)] gefunden, deren Rückgang (Eutrophierung unter anderem aus der Luft, Rückgang der Wanderschäferei) neben dem allgemeinen Lebensraumschwund (Verlust an Magerrasen-Gesellschaften aller Art), Klimaveränderungen und der zunehmenden Isolation der Hauptgrund für die stark regressive Bestandsentwicklung der Art sein dürfte. Sobald die Vegetation dichter wird und *Potentilla* zwischen dichteren, höheren Pflanzen steht, ist keine erfolgreiche Larvalentwicklung und meist auch keine Eiablage mehr zu erwarten. Der Entwicklungszyklus ist verzögert, da sich die Raupe sehr langsam entwickelt und immer fünf Häutungen (sechs Larvalstadien) aufweist. Die Raupe überwintert im Ei, schlüpft im März und ist Ende Juni oder Anfang Juli verpuppungsreif. Dann macht sie aber – eingeleitet durch allmählich abnehmende Fraßtätigkeit – noch eine zwei- bis dreiwöchige Ruhephase (bei etwa 20 Freilandraupen beobachtet) durch, bei der sie ohne zu fressen in ihrem Gehäuse ruht und eine dunkle rotbraune Färbung annimmt (vormals hell grünlich-beige). Sie ist dabei normal beweglich und verlässt nach Störungen sowie vermutlich fast immer regulär einige Tage vor der Verpuppung ihr Gehäuse, um nach kurzer Wanderung ein dichteres Verpuppungsgehäuse anzulegen. In der Zucht trat diese Ruhephase so nicht auf, und die (wenigen, $n = 3$) Raupen verfärbten sich ähnlich denen von *P. carlinae* nur geringfügig nach grünbraun. Die Verpuppung erfolgt im Freiland zumeist zwischen dem 12. und etwa 28. Juli. Die Raupenzeit dauert somit bis zu viereinhalb Monate. Die Flugzeit (beobachtete Falter: über 60) liegt zwischen Anfang August (selten eventuell schon ab Ende Juli) bis Mitte September, wobei eine deutliche Protandrie festgestellt wurde. Die Eiablagen ($n = 30$) fanden fast ausschließlich in der zweiten Augushälfte und Anfang September statt.

Tab. 2: Funddatum, Anzahl und Entwicklungsstadium von *P. cirsi*-Raupen 2004 im Kreis Heidenheim (ca. 600 m NN). Die Begehungen erfolgten meist abends, um die Raupen bei der Kontrolle nicht durch Sonnenhitze zu veranlassen, ihr geöffnetes Gehäuse zu verlassen, sondern dieses zu reparieren. Letzteres geschah je nach Temperatur bereits innerhalb von ein bis zwei Stunden.

Monat	Datum	Stadium					
		L ₁	L ₂	L ₃	L ₄	L ₅	L ₆
März	18.	2
April	02.	.	1
	17.	.	1	1	.	.	.
	25.	.	.	1	.	.	.
Mai	08.	.	.	6	5	.	.
	25.	.	.	1	10	2	.
Juni	11.	14	2
	18.	3	17
	25.	21
Juli	05.	12
	16.	6
	29.

Pyrgus carlinae überwintert ebenfalls als Raupe im Ei. Hier wurde allerdings im Zuchtversuch festgestellt, dass ein Teil der Raupen ($n = 20$) unter Flachlandbedingungen noch im Oktober schlüpfte und bei anschließender Zimmerzucht eine partielle zweite Generation im Dezember ergab. Im Freiland kommt ein solcher Schlupf wohl nicht vor, wie über 50 Eifunde auf 2300 m NN am 24. Oktober 2004 und 15 Eifunde am 30. Oktober 2005 zeigen. Hier dürften die kalten Nachttemperaturen mit Frost ausschlaggebend sein, da tagsüber in Bodennähe bei Sonnenschein noch weit über 20 °C erreicht werden können. Wie bei *P. cirsii* fanden sich Raupen und Eier (meist Blattunterseite, aber auch Stängel) nur an extrem schütter mit Flechten und Moosen bewachsenen Stellen an Polstern von *Potentilla pusilla*. Fünf Eier wurden zudem an kleinwüchsigen Pflanzen von *Potentilla grandiflora* gefunden. Die Raupen (teils mehrere pro Pflanze) lebten dabei wie bereits von SBN (1997) beschrieben fast stets in Gehäusen, die mit dem Erdboden und einem oder mehreren *Potentilla*-Blättern versponnen waren. Sie leben demnach durchschnittlich noch bodennäher als die von *P. cirsii*, wohl um die Bodenwärme angesichts der Höhenlage besser auszunutzen zu können. Die Raupen schlüpfen im Freiland auf über 2000 m NN an den stark sonnenexponierten Stellen etwa im April, entwickeln sich sehr schnell, machen nur vier Häutungen durch (Zuchtbeobachtung) und sind bereits im Juni verpuppungsreif. Sie sind somit trotz der Höhenlage nur etwa zwei bis zweieinhalb Monate im Raupenstadium. So wurden am 30. Mai 2004 20 Raupen von L₃ bis L₅ gefunden und am 13. Juni 2004 dann noch 4 im letzten Stadium. Die Verpuppung ist auf dieser Höhe mit Ende Juni bis Anfang Juli anzusetzen und dürfte in niedrigeren Lagen früher, in höheren naturgemäß später erfolgen. Eine Ruhephase vor der Verpuppung kommt offenbar nicht vor. Es war aber wie bei *P. cirsii* in der Zucht teils eine leichte Verfärbung nach schmutzig-grünbraun festzustellen (Foto 2), ähnlich wie dies bei den ebenfalls grünen Raupen von *P. malvae/malvoides* vorkommt. Hält man die *P. carlinae*-Raupen in der Zucht kühl (ca. 12–15 °C) und dunkel, kommt es zu einer langsameren Entwicklung, teils fünf Häutungen und hohen Ausfällen (an ca. 15 Raupen beobachtet). In der Natur ist die hohe Sonneneinstrahlung an den Eiablagestellen für die schnelle Entwicklung mit vier Häutungen unabdingbar. An Stellen mit weniger xerothermen Mikroklima abgelegte Eier dürften keine Falter ergeben, wie das bei *P. cirsii* im Freiland beobachtet wurde. Hier waren einzelne Jungraupen ($n = 4$) auch in nordwestexponierten Felsnischen innerhalb der mehrheitlich südwestexponierten Hänge zu finden. Doch über das L₃-Stadium kam keine dieser Raupen hinaus. Demnach können Raupen beider Taxa nur an den flachgründigen, unbeschatteten und lückig bewachsenen, bereits beschriebenen Stellen eine erfolgreiche Entwicklung durchlaufen.

Pyrgus carlinae ist in allen Stadien durchschnittlich etwas kleiner als *P. cirsii* und die Falter weisen auf der Hinterflügeloberseite eine meist wesentlich undeutlichere weiße Fleckung auf. Die Raupenfärbung überschneidet sich hingegen deutlich, so dass bei *P. carlinae* zwar eher eine beige Färbung vorkommt als bei *P. cirsii*, dies aber kein verlässliches Merkmal ist und unter Zuchtbedingungen wie auch im Freiland stark variiert. Jüngere Raupen in den ersten drei Stadien sind meist dunkelbraun, während *P. cirsii* hier stets heller grün-beige gefärbt ist. Beide Arten weisen eine verglichen mit Raupen von *P. malvae*, *P. malvoides*, *P. serratulae*, *P. armoricanus* u.a. recht lange Behaarung auf, vor allem auch am Kopf. Zudem ist das schwarze Nackenschild immer gut ausgebildet. Ein Analschild kommt gelegentlich bei jungen Tieren beider Arten vor, bei erwachsenen hingegen nie. Beide Arten nehmen in der Zucht auch *Helianthemum nummularium* (Cistaceae) an, woran aber keine Eiablage erfolgt, wenn auch ein seltenes Überwechseln möglich erscheint. Die Puppenzeichnung ist identisch. Allerdings ist diejenige von *P. cirsii* nach einigen Tagen deutlich stärker bereift, wodurch die Zeichnung dann nicht mehr so gut zu erkennen ist.

Am 23. August 2004 wurden neben 25 bereits mehrheitlich abgeflogenen Faltern mehrere

Eiablagen und auch bereits 35 Eier von *P. carlinae* beobachtet. Die Falter saugten besonders an *Carlina acaulis*, *Hieracium* spp. (beide Asteraceae), *Euphrasia* spp. (Scrophulariaceae) und *Lotus alpinus* (Fabaceae).

Pyrgus carlinae steigt nur deswegen in den Süd- und Zentralalpen so hoch (über 2600 m NN) und ist wohl auf diese Region beschränkt (fehlt im Norden), weil hier wesentlich häufigere Hochdruckwetterlagen mit reichlicher Besonnung eine erfolgreiche Entwicklung gewährleisten.

3.4 *Pyrgus armoricanus* – *P. onopordi*

Diese Arten ähneln sich sehr stark, was Raupen- und Puppenfärbung sowie -zeichnung betrifft. Die Raupen sind in der Regel dunkel braun (*P. onopordi* leicht heller) gefärbt und dabei durch hellere Nebenrückenlinien recht kontrastreich gezeichnet. Die Raupe von *P. armoricanus* kann im voll ausgewachsenen Zustand selten eine schwach bräunlich-grüne oder eine rotbraune Färbung annehmen. Die Puppen sind kontrastreich gezeichnet, wobei die Zeichnung auf dem dorsalen Thorax oft nicht zusammenhängend, sondern in Flecke und Striche getrennt ist. Unter den mitteleuropäischen Arten haben *P. alveus*, *P. warrenensis*, *P. cacaliae* und besonders *P. serratulae* relativ ähnliche Puppen im Vergleich zu diesen Arten. Bei *P. alveus* ist die Thorax-Zeichnung allerdings meist zusammenhängend.

Alle Raupen von *P. armoricanus* und *P. onopordi* nahmen zumindest in der Zucht problemlos auch *Helianthemum nummularium* an.

P. armoricanus besiedelt im Donaumoos trockengefallene, schafbeweidete ehemalige Niedermoore, wo die Eier nur an den trockensten und lückig bewachsenen, oft in Form von kleinen, einige Dezimeter hohen Böschungen ausgebildeten erhöhten Bereichen an zwergwüchsiger *Potentilla reptans* abgelegt werden. An solchen Stellen legt dort auch *Pseudophilotes baton* an *Thymus pulegioides* ab. Insgesamt wurden 2003 und 2004 im Donaumoos etwa 160 Falter, um 100 Eiablagen und Eifunde sowie ca. 240 Raupen und 5 Puppen von *P. armoricanus* beobachtet (WAGNER 2005).

Anderswo werden *Potentilla tabernaemontani* in Kalkmagerrasen (z.B. nach Ulrich, Reinelt, Hermann [n.p.] u.a. im Saarland, in der Umgebung Münchens [eig. Beob., Schwibinger mdl.]) oder *P. pusilla* in *Stipa*-Felssteppen (Valle di Susa, Piemont, 500 m NN, eig. Beob.) an kaum bewachsenen Stellen belegt. Im Gegensatz zu den meisten anderen *Pyrgus*-Arten ist *P. armoricanus* ein potentiell azyklischer Schnellentwickler, der eine unter warmen Bedingungen ununterbrochene Generationenfolge ausbilden kann. Bei uns kommt es meist zur Ausbildung von zwei Generationen, in warmen Jahren wie 2003 auch zu einer nennenswerten partiellen dritten im September/Anfang Oktober. Den Entwicklungsgang 2004 (ohne dritte Generation) zeigt Tabelle 3. Die Raupen können als L₁ bis L₄ überwintern, wobei das vorletzte Stadium bei ausreichend früher Eiablage am häufigsten vorkommt. Bringt man Raupen in Dormanz zu einem beliebigen Zeitpunkt (etwa bereits im November/Dezember) ins Warme, geht die Entwicklung im Gegensatz zu anderen Arten wie *P. serratulae* umgehend weiter. Dasselbe ist im Frühjahr der Fall, wo *P. armoricanus*-Raupen oft bereits am ersten warmen Tag zu fressen beginnen, während etwa *P. serratulae* mindestens 3 Tage Wärme benötigt.

Pyrgus onopordi, der in Deutschland nur an einer Stelle auf der Schwäbischen Alb nachgewiesen wurde, dort aber seit langem ausgestorben ist, verhält sich in der Provence ähnlich wie *P. armoricanus*. Raupen fand ich 2004 im April an *Potentilla hirta* in trockengefallenen Bachschluchten im Massif de la Sainte Baume bei Marseille in der

Provence (Bouches-Du-Rhône). Die Art scheint sich aber unter gleichen klimatischen Bedingungen langsamer als *P. armoricanus* zu entwickeln (Zuchtbeobachtungen), so dass es unklar ist, ob auf der Schwäbischen Alb mehr als nur eine einzige Generation ausgebildet wurde. Ende Mai fanden sich Eier an *P. pusilla* in einem Magerrasen zwischen lockeren Bäumen von *Quercus pubescens* am Lac de S^e Croix (Alpes-De-Haute-Provence). Am 17. Juli 2005 wurden ebendort neben Faltern auch 5 Raupen gefunden, von denen drei als L₄ trotz relativ warmer Zuchtbedingungen in Hibernation gingen, was deutlich von den Befunden bei *P. armoricanus* abweicht. In der Crau beobachtete ich einige Falter (1 Männchen genitaluntersucht) Ende Juli 2002 in einem ebenen, ruderalisierten, teilweise feuchten Gelände am Rande eines Kanals. Teils war diese Fläche aber auch sehr trocken und mit *Thymus vulgaris* durchsetzt. *Potentilla reptans* war hier sehr häufig und dürfte an den mehr trockenen, niedrigwüchsigen Bereichen als Nahrungspflanze dienen. Insofern weist dieser Fundort deutliche Parallelen zu Biotopen des sehr nahe verwandten *P. armoricanus* auf.

Tab. 3: Beobachtungen von *P. armoricanus* nach Entwicklungsstadien im Jahr 2004 im bayrischen Donaumoos (450 m NN).

Monat	Datum	Stadium							
		Ei	L ₁	L ₂	L ₃	L ₄	L ₅	Puppe	Falter
März	12.	.	1	.	.	1	.	.	.
	31.	.	.	.	3	5	1	.	.
April	17.	.	.	.	3	3	7	.	.
	29.	1	5	2	.
Mai	14.	2	1	2
	29.	18	2	19
Juni	15.	8	7	11	5	.	.	.	5
	29.	2	5	8	31	7	3	.	2
Juli	16.	.	1	3	11	6	7	1	.
	28.	2	7	.	3
August	03.	4	3	1	7
	16.	17	5	4	2	.	.	.	34
	27.	21	5	6	2	1	.	.	11
September	05.	5	6	6	2	3	.	.	8
	17.	.	2	3	9	8	1	.	3

3.5 *Pyrgus serratalae*

Das Larvalhabitat von *P. serratalae* ist in mageren, niedrigwüchsigen Bereichen in Magerrasen gelegen, wobei durchaus noch etwas weniger xerotherme Bestände als bei *P. cirsii* besiedelt werden können. Aber auch diese Art belegt nur frei wachsende, nicht zu sehr von höherwüchsigen Arten durchsetzte *Potentilla*-Pflanzen, die meist direkt der an solchen Stellen gut entwickelten Mooschicht aufliegen. Insgesamt gelangen bislang über 80 Eiablagebeobachtungen bzw. Eifunde sowie 19 Raupenfunde. In Wacholderheiden sind nach eigenen Beobachtungen ähnlich *P. carthami* und *Spialia sertorius* manchmal Eikonkonzentrationen am unteren, sonnenexponierten Rand einzelner Wacholderbüsche zu beobachten, die – wie das unterschiedliche Alter der Eier (die zudem stets einzeln abgelegt werden) zeigt – von verschiedenen Weibchen stammen (eig. Beob.). Da auch bei *P. armoricanus* in kleinen Nischen sonnenexponierter Böschungen Eikonkonzentrationen zu verzeichnen waren, scheint die Bevorzugung von trockenen Nischen ein verbreitetes Muster im Eiablageverhalten der Pyrginae zu sein. Im Tiefland überwintern wohl immer die L₄-Rau-

pen (eig. Beob. überwinterrnder Raupen, $n = 4$; Falterphänologie, eigene Zuchtbeobachtungen und Literaturhinweise dazu [BINK & WEIDEMANN 1995, SBN 1997]), im Hochgebirge dagegen bedingt durch spätere Eiablagen und die klimatischen Bedingungen jüngere Stadien (L_2 – L_3). So fand sich noch am 18. Juli 2004 eine erwachsene Raupe in 2300 m NN im Silvrettagebiet an einem südexponierten Hang an *P. aurea*, so dass sich die Flugzeit in ungünstigen Jahren in dieser Höhe wohl bis Anfang September ziehen kann.

Die tief schwarz-braunen Raupen (neben *P. warrenensis* dunkelste Färbung der einheimischen *Pyrgus*-Arten) werden im Mittelgebirge bereits ab Ende Februar bis Mitte März aktiv und sind im April verpuppungsreif. Sie leben sehr bodennah in Gehäusen meist in einer Höhlung im Moos innerhalb der *Potentilla*-Polster oder an der Erdoberfläche. Die Raupen erreichen hier nach Eiablagen Ende Mai bis Mitte Juni ab Ende Juli/Anfang August das Überwinterungsstadium L_4 .

Die Larven von *P. serratulae* fressen normalerweise nur *Potentilla*. Die meisten Raupen verhungern eher, als dass sie *Helianthemum* fressen würden. Im Versuch nahmen allerdings doch ausnahmsweise zwei Raupen (Schwäbische Alb) nach einigen Tagen *H. nummularium* an und waren dann mit dieser Pflanze zur Verpuppung zu bringen. Raupen und Puppen weisen in Färbung und Zeichnung Ähnlichkeit zu *P. armoricanus* und *P. onopordi* auf. Die Puppen besitzen aber u.a. einen viel breiteren Kremaster.

3.6 *Pyrgus alveus* – *P. bellieri* – *P. warrenensis*

Nach Ansicht des Autors handelt es sich bei Tieren aus dem *Pyrgus alveus*-Komplex auf der Schwäbischen Alb nur um eine Art, nämlich *P. alveus* (*P. trebevicensis* Renner 1991 ist somit mit dieser zu vereinigen) (WAGNER 2002), die je nach Fundort und Jahr von Mitte Mai bis etwa September (seltene spätere Nachweise) fliegt und ihre Eier ausschließlich an *Helianthemum nummularium* ablegt. Larvalhabitat sind hier magere Flächen mit viel *Helianthemum* spp., besonders in südlicher Exposition. Allerdings ist die Art etwa im Kreis Heidenheim weit weniger anspruchsvoll als *P. cirsii* oder *P. serratulae*, was Exposition und Xerothermie der Habitate anbelangt. Ausschlaggebend sind nur eine gewisse Magerkeit, wie sie langfristig nur durch Wanderschäferie gewährleistet werden kann sowie das Vorkommen von *Helianthemum* spp. (WAGNER 2002). Ähnlich verhält es sich im Alpenraum, wo eigene Eiablagebeobachtungen an *Helianthemum nummularium* aus dem Allgäu, dem Rätikon und dem Wallis aus Höhen von 1500 m bis 2300 m NN vorliegen. Larvalhabitate sind hier meist süd- bis südwestexponierte, magere extensiv mit Rindern beweidete Bergwiesen. So wurde am 23. August 2004 ein Weibchen auf der Walliser Täschalpe bei der Eiablage an denselben xerothermen Stellen in etwa 2300 m NN beobachtet, wo Ende Mai eine erwachsene Raupe gefunden wurde. Im Alpenraum ist deshalb die alleinige Nutzung von *Helianthemum* spp. äußerst wahrscheinlich. Gleiches berichten GROS (1998) für Salzburg, NEL (1985a, b) für die französischen Südwestalpen, und auch nach BINK & WEIDEMANN (1995) lebt die Raupe nur an *Helianthemum* spp. Da sowohl Raupen von der Alb als auch aus den Alpen kein *Potentilla* annehmen (sie gehen in der Regel eher zuvor oder zumindest nach einer zögerlichen Annahme ein), ist es sehr fraglich, ob überhaupt irgendwo *Potentilla* genutzt wird. Nur eine Raupe aus dem Rätikon nagte etwas an *P. tabernaemontani*, ging dann jedoch ein.

Interessanterweise schwankt bei *P. alveus* die Zahl der Häutungen in der Zucht von vier bis fünf. Bei der Nachkommenschaft eines einzigen Weibchens aus dem Rätikon machten viele Raupen fünf Häutungen durch, andere hingegen – wie schon bei anderen Populationen (Täschalpe, Schwäbische Alb) beobachtet – nur vier. Vermutlich tritt diese Variabilität der Häutungsanzahl auch bei anderen Populationen auf. Inwieweit dabei abiotische (Zucht-) Einflüsse (Helligkeit, Temperatur) eine Rolle spielen (vgl. *P. carlinae*), bliebe zu unter-

suchen. Es besteht aber der Verdacht, dass *P. alveus*-Raupen, die sich langsamer entwickeln als andere Artgenossen, auch mehr Häutungen benötigen.

Die Überwinterung erfolgt bei früh fliegenden, außeralpinen Populationen mehrheitlich im vorletzten Stadium (Zuchtbeobachtungen sowie ein Freiland-Raupenfund am 9. April 2001, Schwäbische Alb, s. WAGNER 2002), bei später fliegenden bzw. alpinen Populationen im zweiten bis dritten Stadium (ob auch L_1 ?). Am 30. Oktober 2005 wurden auf der Täschalpe 3 Raupen beobachtet (2 L_2 , eine L_3), die in Gehäusen zwischen lebenden Blättern von *H. nummularium* ssp. *grandiflorum* überwinterten. Trotz der im Vergleich zu *P. warrenensis* etwas späteren Flugzeit findet hier demnach noch ein deutliches Spätsommer-Wachstum der Raupe statt (weitere Daten s.u. bei *P. warrenensis*).

Eine im Rätikon beobachtete Kopula verhielt sich sehr ähnlich wie bei WAGNER (2002) beschrieben. Das Weibchen strich dabei mit seinen Hinterbeinen auch über die Abdomenspitze des Männchens, wo sich Dufthaarbüschel befinden.

Pyrgus bellieri, der insbesondere in Mittel- und Nordwestitalien sowie in Südostfrankreich vorkommt, weist die längste Raupenbehaarung unter den europäischen *Pyrgus*-Arten auf. Es kommen aber auch Raupen vor, die *P. alveus* recht ähnlich sehen. Im Massif de la Sainte Baume fanden sich einige wenige Raupen im Januar 2004 in ca. 600 m NN an *Helianthemum hirtum*. Das kugelige Überwinterungsgehäuse der vermutlich als L_2 überwinterten Tiere befand sich in mehreren Zentimetern Höhe zwischen einigen Blättern der Nahrungspflanze. Am selben Fundort wurde Ende Mai dann eine Raupe gegen Ende des drittletzten Stadiums beobachtet, deren Gehäuse ebenfalls erhöht angelegt war. Larvalhabitat war ein locker mit Kiefern bestandener Westhang. Die Raupenfunde erfolgten dabei an kleinen, etwas offeneren Stellen. Stellen an völlig kahlen Hängen scheinen vor allem im Tiefland hitzebedingt eher gemieden zu werden, was auch für *P. sidae* zutrifft. Begleitart ist dort die in der Provence häufige *Zygaena fausta*. Am 28. Mai 2005 wurden in den italienischen Seealpen bei Cuneo in ca. 1200 m NN an einem Magerrasenhang mit Lavendel und *Helianthemum nummularium* ssp. *grandiflorum* sowie den Falterarten *Carcharodus floccifera*, *C. lavatherae*, *Chelis maculosa*, *Heterogynis penella*, *Melitaea phoebe*, *Parnassius apollo*, *Satyrus ferula*, *Zygaena carniolica* und vielen anderen teils alpinen, teils mediterranen Arten 10 Raupen im letzten und vorletzten Stadium gefunden. Diese waren an mäßig mageren bis mageren, offenen bis leicht in Saumposition gelegenen Stellen in ihren meist innerhalb der etwa 10–20 cm hohen Polster der dortigen, recht behaarten, großwüchsigen Kleinart von *H. nummularium* angelegten Gehäusen gefunden. Die Falterart scheint ihre Gehäuse meist nicht mit der Erde zu verspinnen, sondern gerne leicht erhöht anzulegen. Neben der meist recht langen Behaarung fiel an diesen Raupen wie auch bei der Zucht (s.u.) auf, dass auch im letzten Larvalstadium oft ein schwarzes, sklerotisiertes Analschild zumindest teilweise vorhanden war (kann aber auch ganz fehlen). Ein solches Analschild war bislang – zumindest voll ausgebildet – bei Raupen im letzten Stadium nur von *P. andromedae* bekannt (WAGNER 2003, vgl. aber *P. warrenensis* weiter unten). Am 22. Juli 2005 wurden ebendort zahlreiche Falter sowie drei Eiablagen (Blattunterseite) beobachtet. Die territorialen Männchen saßen zumeist an Lavendelblüten (auch wichtigste Saugpflanze) an und verfolgten andere Falter. Die anschließende Zucht ergab bei Subitanentwicklung vier Häutungen. Die Raupen nahmen *Potentilla* spp. nicht an. Weitere Details zu *P. bellieri* sind NEL (1985a) zu entnehmen.

Die Puppe der Art steht in Färbung und Zeichnung etwa zwischen *P. alveus* und *P. cirsii/carlinae*. Nachdem auch die Raupe mit ihrer langen Behaarung Parallelen zu *P. cirsii* aufweist, ist eine nahe Verwandtschaft der Artengruppen recht wahrscheinlich.

Wie *P. andromedae* und *P. cacaliae* ist *P. warrenensis* (Verity, 1928) ebenfalls zweijährig (vgl. GROS & EMBACHER 1998), von dem ich einige wenige Raupen neben solchen von

P. alveus Anfang Juni 2004 auf der Täschalpe (Wallis) in lückig mit *Helianthemum alpestre* bestandenen Magerrasenböschungen auf 2300 m NN finden konnte. Diese im drittletzten Stadium gefundenen Tiere begannen die zweite Überwinterung einige Wochen später im vorletzten Stadium.

Im Jahr 2005 konnte die Art ebendort ausgiebiger untersucht werden. Am 26. Mai konnten 8 Raupen im letzten und (mehrheitlich) vorletzten Stadium an *H. alpestre* beobachtet werden. An *H. nummularium* ssp. *grandiflorum* fanden sich 7 Raupen von *P. alveus*, aber keine von *P. warrenensis*. Diese befanden sich – durchschnittlich noch deutlich kleiner – im drittletzten bis vorletzten Stadium. Zwischen dem 10. und 24. Juli konnten bei drei Exkursionen insgesamt ca. 45 Falter, 10 Eiablagen, 14 Eier und noch eine (parasitierte) Raupe von *P. warrenensis* beobachtet werden, immer an *H. alpestre*. Am 10. Juli war die *P. warrenensis*-Flugzeit offenbar gerade am Höhepunkt, wie zahlreiche frische Weibchen und frische bis leicht abgeflogene Männchen zeigten. Es waren gleichzeitig erst zwei frische Männchen von *P. alveus* zu beobachten. Die Männchen von *P. warrenensis* zeigten ähnlich den anderen Arten ein Territorialverhalten mit Ansitzen und Verfolgen anderer Falter, das innerhalb des Larvalhabitats stattfand. Ein Ansitzen entlang des Bachlaufs wie von SBN (1997) beschrieben, konnte nur vereinzelt festgestellt werden. Wichtigere Nektarpflanzen waren insbesondere *Aster alpinus*, *Lotus alpinus*, *Thymus* spp., *Trifolium* spp. und *Semperivivum* spp. Am 16. Juli waren bereits weniger *P. warrenensis* (ca. 12) zu beobachten, dafür aber bereits 10 frische *P. alveus*. Am 24. Juli fanden sich nur noch ein Weibchen von *P. warrenensis* (sowie mehrere Eier), dafür aber 12 *P. alveus*. Diese frühere Flugzeit stimmt mit den Befunden von SBN (1997) sowie BROCKMANN et al. (1996) gut überein. *P. alveus* weist auf der Täschalpe in 2300 m NN eine zumindest größtenteils einjährige Entwicklung auf (eig. Beob.).

Am 30. Oktober 2005 wurden auf der Täschalpe sieben Raupen im ersten Stadium beobachtet, die sich am unteren Bereich des Südhanges in trockenen Magerweiden in Gehäusen fanden, die ähnlich den beiden Raupen vom 24. Juli 2005 (s.u.) in Triebspitzen von *H. alpestre* angelegt waren. Solche Gehäuse sind bei einiger Geduld relativ leicht zu finden, da sie sich dadurch auszeichnen, dass die beiden letzten größeren Blätter der Triebspitze nach oben an der Spitze zusammengesponnen sind und dieser somit ein etwas spindelförmiges, verdicktes Ende verleihen. Zudem sind diese Blätter an ihrer Spitze aufgrund des Raupenfraßes weißlich-bräunlich verfärbt. Meist sind auch deutliche Gespinstspuren zu erkennen. Im Inneren sitzt die Raupe ohne weitere Gespinsthülle genau im Zentrum, wo sie noch von den nächst kleineren Blättern umgeben wird. Der unmittelbare Vegetationspunkt wird offenbar immer abgenagt. So ist ein lebendes, hermetisches von der Außenwelt abgeschirmtes Gehäuse entstanden, das der winzigen L₁-Raupe eine sichere Überwinterung gewährt. Eine wahrscheinlich *P. warrenensis* betreffende ähnliche Beobachtung machte Brockmann (schriftl.), der Anfang April im Aosta-Tal eine *Pyrgus*-Raupe im ersten Stadium in einer Triebspitze von *H. alpestre* fand, die aber leider verloren ging.

Somit stellt sich der Entwicklungszyklus ähnlich dar wie bei den anderen hochalpinen Arten mit zweijähriger Entwicklung. In einem Jahr erfolgt die Eiablage und die Eientwicklung, aber nur in sehr geringem Umfang ein Larvalwachstum. Im zweiten Jahr erfolgt das Larvalwachstum, das sich bei *P. warrenensis* wohl verwandtschaftsbedingt (im Vergleich zu *P. andromedae* und *P. cacaliae*) als Grundmuster noch mit einem Stadium ins übernächste Jahr (mit Falterflug und Eiablage) hinzieht. Zudem zeichnet sich als Grundmuster für die Überwinterung ab, dass *Pyrgus*-Raupen, die als L₁-L₂ überwintern, dies in der Regel in einem leicht erhöhten Gehäuse an der Triebspitze bzw. zwischen einzelnen Blättern tun und solche, die in einem späteren Stadium hibernieren (etwa auch wie *P. warrenensis* das zweite Mal überwintern), dazu ein bodennahes Gehäuse aus Erde, Moos, trockenen und lebenden Blättern der Nahrungspflanze anlegen.

Larvalhabitat waren ebene bis hängige, nordwest- bis südexponierte, vor allem aber sehr

magere, trockene, nur lückig bewachsene, sonnige und extensiv mit Rindern beweidete Magerrasen mit einer reichen Begleitfauna in 2300 bis 2500 m NN. Interessanterweise war die Art am unteren Bereich des Nordhangs etwas häufiger zu beobachten als im Bereich des Südhangs, wofür hier aber vermutlich die Verteilung von *H. alpestre* ursächlich war. Zwischen den Magerrasen fanden sich niederliegende Wacholder- und Richtung Bach auch Weidenfluren, die gelegentlich als Ansitz genutzt wurden. Die Eiablagestellen zeichneten sich zumindest teilweise (aber nicht immer) durch offenen, sandigen Boden oder flache Felsen aus, die randlich von den *Helianthemum alpestre*-Polstern besiedelt waren. Ähnliches wurde von BROCKMANN et al. (1996) im Großglockner-Gebiet festgestellt. Bei der Eiablage wurde das relativ häufige *H. nummularium* ssp. *grandiflorum* nicht beachtet. Bei gelegentlich vorkommenden Landungen auf dieser Pflanze zeigten die Weibchen keinerlei Erregung und flogen bald wieder ab. Nach der Landung krabbelten die Tiere im Bereich einiger Zentimeter umher und untersuchten die Vegetation. Trafen sie auf *H. alpestre*, wurde umgehend die Eiablage eingeleitet, indem sie mit gekrümmtem Abdomen eine günstige Ablagestelle suchten (meist Blattunterseite oder Triebspitze, aber auch Stängel).

Die Jungraupe lebte im Zuchtversuch wie auch im Freiland (hier aber nur $n = 2 + 7$, 24. Juli bzw. 30. Oktober 2005) im ersten Stadium in einem Gehäuse, das in einer Triebspitze angelegt wurde. Ähnliches beobachtete auch Brockmann (n.p.). Aber schon im zweiten Stadium (Zucht) wurde das Gehäuse bodennäher innerhalb des Polsters angelegt, was bis zur Verpuppung beibehalten wurde. Die Raupen waren in Übereinstimmung mit SBN (1997) sehr dunkel gefärbt (außer im ersten Stadium). Im letzten Stadium waren sie leicht von den *P. alveus*-Raupen zu unterscheiden. Neben ihrer Färbung zeichneten sie sich durch eine deutlich schwächere helle Netzzeichnung (hellere Haaransatzstellen) aus als dies bei den meisten anderen *Pyrgus*-Arten der Fall ist. Zudem wiesen alle beobachteten Raupen (bislang über 30) ein schwarzes, gut ausgebildetes und sklerotisiertes Analschild auf, so dass sie der Raupe von *P. andromedae* (WAGNER 2003) ziemlich ähnlich sahen, allerdings etwas kleiner waren.

Die Puppen (bislang $n = 12$) wiesen eine bereits bei SBN (1997) erwähnte deutliche Punktierung auf der Dorsalseite zwischen den „normalen“ Zeichnungselementen auf. Zudem war die Wachsbereifung etwas schwächer als bei *P. alveus* ausgebildet. Die Untersuchung des Entwicklungszyklus ist noch nicht gänzlich abgeschlossen. Dennoch ist wohl überall von einem zweijährigen Zyklus auszugehen mit Raupenüberwinterung in beim ersten Mal sehr jungen (L_1) und beim zweiten Mal fast ausgewachsenen Raupen (vorletztes Stadium). Hierfür sprechen neben eigenen Beobachtungen auch Hinweise von Brockmann (n.p.) und GROS (1998). Erste (Zucht-)Ergebnisse zeigen zudem, dass *P. warrenensis* 5 Häutungen durchmacht und somit das vorletzte Stadium als L_5 zu bezeichnen ist.

Als Freiland-Nahrungspflanze dient sehr wahrscheinlich ausschließlich *Helianthemum alpestre*. Diese Pflanze unterscheidet sich habituell sehr deutlich durch ihre sehr schmalen Blätter und die kleinen Blüten von *H. nummularium*. Beobachtungen des SBN (1997) von *H. nummularium* ssp. *grandiflorum* von der Täschalpe halte ich für Verwechslungen mit *P. alveus* oder einfach einen Druckfehler. Beide Arten haben offenbar ein sich ausschließendes Spektrum, was die Eiablagepflanzen betrifft. *P. alveus* belegt kein *H. alpestre*. Die Raupe von *P. warrenensis* kann in der Zucht zumindest in späteren Stadien auch mit *H. nummularium* ernährt werden, wenn auch im ersten Stadium bei 10 Raupen ein hoher Ausfall von 7 Raupen entstand, der bei *H. alpestre* nicht auftrat. In die gleiche Richtung deuten die Freiland-Untersuchungen von BROCKMANN et al. (1996). Deshalb sollte sich eine Nachsuche etwa im deutschen Alpenraum auf Fundorte konzentrieren, an denen *H. alpestre* große Bestände bildet.

3.7 *Pyrgus carthami* – *P. sidae*

Beide Arten sind nahe verwandt. Als dritte Art könnte der noch wenig untersuchte *P. cinarae* zu dieser nach DE JONG (1972) vermutlich aus tertiären Warmzeiten „stammenden“ Gruppe gehören. Im Falterstadium sind die regelmäßige Reihe weißer Submarginalflecke auf der Hinterflügel-Oberseite sowie Details auf der Unterseite gemeinsame Merkmale. Auch Raupen und Puppen sind ähnlich, wobei *P. sidae* einen rötlichen Einschlag besitzt. Die Puppen zeigen eine dichte Bereifung, aber außer einer feinen schwarzen, zentralen Linie auf dem dorsalen Thorax nur eine schwache Zeichnung. Die Segmenteinschnitte am Abdomen sind bei *P. sidae* rotbraun, bei *P. carthami* hingegen schwarzbraun. Die Raupe von *P. sidae* hat einen leicht rötlich-pinken Farbhauch in der sonst *Pyrgus*-typischen braungrauen Grundfärbung.

Der bei NEL (1984) ausgezeichnet beschriebene Lebenszyklus konnte im Massif de la Sainte Baume in der Provence vom Autor teilweise beobachtet werden. Am 9. April 2004 fanden sich bereits fast ausgewachsene Raupen an *Potentilla hirta* in mit der Bodenoberfläche versponnenen Gehäusen in einer trockenen Bachschlucht (lockere Flaumeichenzone in 400–500 m NN, strauchige Felshänge in der Umgebung). Die Eiablage findet Ende Mai und im Juni in Blüten an den Fruchtblättern statt. Die Raupen entwickeln sich zunächst zwischen Kelchblättern, dann in Gehäusen aus Stängelblättern. Die trockenheiße Hochsommerzeit wird als L₃-Raupe erhöht in einem Gehäuse aus Stengelblättern zugebracht und dauert bis zu den ersten Herbstregen. Eine solche Raupe in Sommerruhe wurde am 4. August 2004 an exakt derselben Stelle gefunden, an der im April ein Raupenfund gelang. Das zum Gehäusebau benutzte Blatt war zwar wie die ganze Pflanze wegen der Trockenheit welk, lebte aber noch, was sicher eine Rolle bei der Verhinderung des Vertrocknens der Raupe spielen dürfte. Das Tier begann in der Zucht einige Tage später *P. tabernaemontani* zu fressen und entwickelte sich ohne Überwinterung zum Falter. Im Jahr 2005 wurde Mitte Juli eine L₂-Raupe in einem vertrockneten Fruchtstand von *P. hirta* gefunden. Im Freiland werden die Tiere nach den Herbstregen wieder aktiv, ziehen zu den frisch austreibenden Rosettenblättern um und häuten sich bis zum Winter zu L₄, dem Hibernationsstadium (NEL 1984). Die Art ist demnach sehr gut in das mediterrane Klimageschehen eingepasst. Die Raupennahrungspflanze ist eine hochwüchsige *Potentilla*-Art, in deren Stängelblättern die heißen Sommermonate geschützt vor der sonst schädlichen Bodenhitze sicher zugebracht werden können. Sowohl der Herbstaustrieb als auch derjenige im Frühjahr wird genutzt, und das dann bodennah bei gemäßigten kleinklimatischen Bedingungen.

Pyrgus carthami lebt als Raupe an *Potentilla*-Arten, besonders *P. tabernaemontani* und *P. pusilla*. In den Cottischen Alpen kommen individuenreiche Populationen in der Valle di Susa in etwa 500 m NN in heißen *Stipa*-Felssteppen vor. Die Raupe überwintert dort im vorletzten Stadium und ist im April und Anfang Mai ausgewachsen (Raupenfunde am 18.4.2003, 7.4.2005, Puppenfunde am 9./10.5.2002). Das Larvalhabitat bilden größere Polster von *P. pusilla* an sonst weitgehend unbewachsenen bis schütter bewachsenen Stellen oder in kleinen Felsnischen an Magerrasenhängen (Felsheiden) mit *Stipa* spp. unterhalb lockerer, krüppeliger Flaumeichenwälder mit den Begleitarten *Carcharodus lavatherae*, *Eilema palliatella* und *Hipparchia statilinus*. Am 25./26. Mai 2002 wurden neben Faltern über 20 Eier an Blattunterseiten (nur sehr selten auch Oberseite) meist großer Blätter von *P. pusilla* gefunden, besonders an sehr schwach bewachsenen Stellen am unteren Rand von kleinen Büschen. Die Art ist ein typisches „Steppenheidetier“, das aber recht großflächige und sehr lückig bewachsene Bestände mit Felsen oder Offenbodenstellen braucht und deswegen bei uns vom Aussterben bedroht ist (EBERT & RENNWALD 1991, BINK & WEIDEMANN 1995).

Die Überwinterung im vorletzten Stadium dürfte bei den meisten Populationen vorherrschen (BINK & WEIDEMANN 1995, SBN 1997, eig. Beob.) und daher eine frühe Flugzeit von (Anfang) Mitte Mai bis Anfang (Mitte) Juli bedingen. Nach Literaturberichten (SBN 1997) scheint aber auch eine verzögerte Entwicklung mit Hibernation in jüngeren Stadien gelegentlich vorzukommen, wobei dann Falter im August oder noch Anfang September auftreten, deren Nachkommen dann ebenfalls klein überwintern dürften. Ähnliche Beobachtungen gelangen 2005 in den Alpes-De-Haute-Provence, wo am 21. Juli Eiablagen in etwa 1300 m NN an *Potentilla pusilla* registriert wurden. Die resultierenden Raupen begannen mehrheitlich ab Ende August die Überwinterung im drittletzten Stadium.

Auch bei dieser Art wurden aktuell bei bislang allerdings erst drei genau dokumentierten Raupen (vom 21.7.05) 5 Häutungen beobachtet. Inwieweit dies bei den Arten *P. alveus*, *P. warrenensis* und *P. carthami* auf Zuchtfaktoren beruht und ob dies im Freiland ebenfalls so auftritt, muss weiter untersucht werden, während die Zahl von 6 Larvalstadien bei *P. cirsii* auch im Freiland und als einzig mögliche abgesichert ist.

Obwohl *P. carthami* die größte europäische *Pyrgus*-Art ist, sind die Eier am kleinsten (THUST et al. 1997). Zudem sind die Kotballen der erwachsenen Raupen nur halb so groß wie die der übrigen *Pyrgus*-Arten (eig. Beob.).

4 Determinanten des Entwicklungszyklus

Bei den Arten der Gattung *Pyrgus* wie auch bei anderen Pyrginae wird die Überwinterung in erster Linie durch kühle Temperaturen induziert. Dabei reicht es offenbar aus, wenn diese nur nachts herrschen, auch wenn tagsüber noch höhere Temperaturen von bodennah über 20 °C vorkommen können. Die Tageslänge dürfte ebenfalls eine Rolle spielen, prinzipiell aber dem Einfluss der Temperatur untergeordnet sein. Auffallend ist, dass sich bei nah verwandten Arten wie *P. cirsii*/*P. carlinae* die alpinen Taxa stärker auf die Temperatur als alleinige Kontrolle verlassen. So ist es bei *P. carlinae* leicht möglich, durch Warmhalten (15–20 °C genügen) der Eier diese zum Schlupf zu bringen und eine zweite Generation zu erlangen. Selbiges ist bei *P. cirsii* kaum zu erreichen. Hier zeigt sich die Anpassung an die Höhenlage, wo ab August immer kühle Nächte herrschen. Dies dürfte auch ein Grund dafür sein, dass *P. carlinae* in tiefen Lagen weitgehend fehlt, wenn auch eine etwaige regionale, höhenbezogene Anpassung einzelner Populationen denkbar wäre.

Bei *P. alveus* ist bei hochalpinen Populationen bei ex-ovo-Zimmerzucht leicht auch bei Ablagen ab August eine Subitanentwicklung zu erzielen, bei Mittelgebirgspopulationen nur mehr bei früherer Eiablage, so dass hier eine Anpassung an die regionalen Klimabedingungen nach dem Prinzip des minimalen Aufwands zu beobachten ist. Lediglich *P. seratulae* entwickelt sich nur in seltenen Fällen bei Zimmerzucht subitan.

Gänzlich azyklisch ist *P. armoricanus*. Bei genügend Wärme wäre eine ununterbrochene Generationenfolge zu erwarten. Bei uns kommt so im Herbst jeweils ein gewisser Prozentsatz der Individuen (L₅-Raupen, Eier, Puppen, Falter) bei Einsetzen kalter Witterung um, da nur L₁- bis L₄-Raupen überwintern können.

Die sich mutmaßlich in Wärmezeiten (Tertiär) differenzierte Art *P. sidae* (vermutlich auch der verwandtschaftlich nahe stehende *P. cinarae*) hingegen hat eine Strategie zum Überdauern der Sommerhitze und -dürre als inaktive L₃-Raupe entwickelt. Ähnliches ist, wenn auch in abgeschwächter Form, bei *P. carthami* zu vermuten. Auch dieser Zyklus wird durch exogene Faktoren (Temperatur, Feuchte, Licht) gesteuert und tritt bei Zimmerzucht so nicht auf (ununterbrochene Larvalentwicklung). Diese Beeinflussung durch exogene Faktoren in teils recht enger Spannweite bedingt wahrscheinlich über die klimatischen

Bedingungen das Verbreitungsbild und die Habitatbindung der Arten.

Prinzipiell sind die meisten als Raupe überwinternden einheimischen Arten in der Lage, zwischen L_1 und L_4 zu überwintern. Nachdem die meisten Taxa univoltin sind und im Flachland und Mittelgebirge zur Ausbildung ihrer Generation nicht die gesamte Vegetationsperiode benötigen, ist bei einigen Arten ein Hauptüberwinterungsstadium ausgebildet. Dies liegt meist im vorletzten Stadium L_4 , so bei *P. serratulae*. Dies hat dann zur Folge, dass im Flachland eine – meist eher früh von Mitte Mai bis Anfang Juli liegende – Hauptflugzeit ausgebildet ist. Aufgrund dieser frühen Flugzeit erreichen die Raupen recht geschlossen das vorletzte Stadium, wodurch die Flugzeit gefestigt und synchronisiert wird. Bei später Eiablage, etwa im Hochgebirge, wird in früheren Stadien überwintert, was eine nicht nur rein an der Höhenlage liegende spätere Flugzeit zur Folge hat – wenn die betreffende Art nicht bereits zweijährig ist. Bei manchen Arten wie insbesondere *P. alveus*, aber offensichtlich auch bei *P. carthami*, kommt es bei Populationen in niederen Lagen (etwa Schwäbische Alb) hier zu regionalen Abweichungen (Spätfliieger mit Überwinterung in jüngeren Stadien), die dann gelegentlich zu Fehlinterpretationen führten (siehe *P. „trebevicensis“*).

Schließlich führt prinzipiell eine langsame Ontogenese (außerhalb der Dormanzphasen gerechnet) zu mehr Häutungen (fünf bei *P. cirsii* im Vergleich zu vier bei *P. armoricanus*).

5 Anforderungen eines effizienten Biotopschutzes für mitteleuropäische *Pyrgus*-Arten

Mitteleuropäische *Pyrgus*-Arten leben in großflächigen Magerrasen (Magerweiden, Wacholderheiden, Halb- bis Volltrockenrasen, oft über Kalk). Nur in Gegenden, wo diese noch großflächig vorkommen, sind die Arten regelmäßig vertreten. Somit ist in Mitteleuropa nur mehr im Alpenraum mit einer geringen Gefährdung zu rechnen und im Gegenzug für alle außeralpinen Arten (nur nicht für *P. malvae*) eine existenzielle Bedrohung zu konstatieren.

Damit sind die beiden in Mitteleuropa nur in den Hochlagen der Alpen vorkommenden und relativ weit verbreiteten Arten *P. andromedae* und *P. cacaliae* noch wenig und nur punktuell gefährdet, so durch überbordenden Tourismus und die dazugehörige Infrastruktur und – am unteren Rand der Verbreitung – gelegentlich wohl auch durch landwirtschaftliche Intensivierung. Auch für *P. warrenensis* ist dies wahrscheinlich, wenn auch durch das lokalere Vorkommen eine potenzielle Gefährdung durch Einzelmaßnahmen gegeben ist. Diese Arten kommen meist oberhalb der Waldgrenze vor und benötigen keinerlei Pflegemaßnahmen. Eine sehr extensive Beweidung dürfte eher fördernd, wenn auch nicht unbedingt nötig sein. Die heutzutage praktizierte oft zu intensive Schaf- oder Rinderbeweidung ist allerdings sicher in vielen Gebieten negativ und führte bislang nur aufgrund der Großflächigkeit der alpinen Hangsysteme noch nicht zu einem starken Rückgang. Innerhalb der Waldstufe ist für die vorkommenden Arten (*P. alveus*, *P. serratulae*) dagegen eine extensive Weidenutzung und Entbuschung (Fichte etc.) nötig. Hier gehen durch Wiederbewaldung, aber auch Intensivierung viele Habitate verloren.

Im außeralpinen Mitteleuropa ist die Erhaltung der noch verbliebenen Magerrasenflächen in vollem Umfang zu fordern. Diese dürfen auch nicht durch Zerschneidungsmaßnahmen (etwa Umgehungsstraßen) oder völlige Einschließung in Wohngebiete beeinträchtigt werden. Diese Magerrasenflächen benötigen ein dauerhaftes Management, um in einem qualitativ ausreichenden Zustand für die Larvalentwicklung der vorkommenden Arten zu

verbleiben. Dieses Management umfasst vor allem eine in Wanderschäferei betriebene Beweidung, ohne die niedrigwüchsige, lückige Bestände je nach Ausgangslage mittel- bis langfristig nicht zu erhalten sind. Begleitend ist eine regelmäßige Entbuschung sowie Schutz vor Eutrophierung nötig. Reine Mahd als Ersatz für Beweidung oder Beweidung in Koppelhaltung sind nur als Notlösungen kurzzeitig möglich, wobei Mahd (führt zur Uniformisierung) wohl noch besser als Koppelhaltung (starker Verbiss und Eutrophierung) geeignet ist. Brachfallen führt auf Dauer unweigerlich zum Aussterben der anspruchsvolleren *Pyrgus*-Arten, die sich je nach Ausgangslage zunächst noch auf Ameisenhügel und an felsige Stellen zurückziehen können.

Soweit zu den bekannten Faktoren des allgemeinen Magerrasenschutzes. Wichtig sind aber auch Termine und Intensität der Beweidung. Im Folgenden soll kurz für einige Arten eine Ableitung spezieller Empfehlungen aus der bisherigen Kenntnis des Entwicklungszyklus und anderer Faktoren vorgestellt werden, die natürlich die gesamte jeweilige Biozönose berücksichtigen muss.

Bei *P. serratulae* ist eine auch intensivere Beweidung ab August gut möglich (Hibernationsstadium erreicht). Zudem sollte auch in der zweiten Aprilhälfte eine Beweidung erfolgen (Rauhen/Puppen im Moos/an der Erde geschützt). Nicht mehr oder nur sehr extensiv beweidet sollte ab Anfang Mai bis Ende Juni werden (kurz vor und während der Flugzeit/Eiphasen). Im Juli ist extensive Beweidung zu empfehlen.

Bei *P. alveus* ist die lokale Flugzeit zu beachten. Populationen mit Hauptflugzeit Ende Mai bis Juli werden am besten Anfang Mai und ab August stärker beweidet und dazwischen höchstens extensiv. Die Art benötigt nicht unbedingt ganz so lückig-niedrigwüchsige Bereiche wie etwa *P. cirsii* oder *P. serratulae*.

P. cirsii ist auf Strukturen angewiesen, wie sie nur durch relativ intensive Beweidung erhalten werden können. Dabei ist allerdings der Termin wohl sehr ausschlaggebend. Keine (März bis Mitte Mai) oder nur eine schwache (möglich vor allem ab Mitte Mai) Beweidung sollte von März bis Mai/Anfang Juni erfolgen, weil die Rauhen dann recht oberflächlich die *Potentilla*-Polster besiedeln und diese als früh austreibende Pflanzen bevorzugt von den Schafen befreiten würden. Eine intensive Beweidung sollte dann Ende Juni bis etwa spätestens zum 25. Juli erfolgen, um optimale Eiablagestrukturen zu gewährleisten. Danach ist eine Beweidung mit Blick auf die Nektarpflanzen und das Ablagesubstrat bis mindestens Mitte September nicht mehr möglich. In großflächigen Habitaten kann aber durchaus eine Teilbeweidung erfolgen, wenn die Hauptlarvalstellen ausgespart werden. Ab Ende September kann wieder eher extensiv beweidet werden, sofern die Rosetten mit den bodennahen Eiern nicht zu sehr verbissen werden (optimale Struktur für Raupenentwicklung im Frühjahr).

Ähnlich ist *P. armoricanus* auf Störstellen angewiesen. Hier ist es wegen jährlicher Unterschiede im Entwicklungsgang schwierig, genaue Termine anzugeben. Am besten ist es wohl, ab Mitte Mai bis Mitte Juni und ab Ende Juli bis Ende August schwächer zu beweidet und ansonsten intensiver. Ohne Beweidung würde die Art etwa im Donaumoos in kürzester Zeit aussterben. Aber auch eine zu intensive Beweidung bzw. ein zu intensiver Tritt können sich wie bei allen *Pyrgus*-Arten schädlich auswirken. Eine Beweidung ist wohl nur stellenweise südlich der Alpen, etwa in einigen natürlich sehr xerothermen Felssteppen (z.B. Valle di Susa) für längere Zeit gänzlich verzichtbar. Weiterhin braucht die Art auch auf (ehemaligen) Niedermoorstandorten trockene, erhöhte Stellen, da sie sich nicht im feuchten Bereich entwickeln kann. Speziell im Leipheimer Moos soll eine „Naturschutzmaßnahme“ zur Verbesserung der Wasserversorgung durchgeführt werden, die mit dem Anstieg des Wasserspiegels die feuchten Bereiche ausdehnen und die trockenen zum Verschwinden bringen wird. Mit der dadurch dichter- und höherwüchsigen Veg-

etation und der Verringerung der Beweidbarkeit wird sich dann das Ende dieser bislang jahrweise abundanten Population abzeichnen. Somit sind oftmals widerstrebende und einseitige Interessen innerhalb des Naturschutzes zu den Gefährdungsursachen der letzten Falterpopulationen zu rechnen.

Bei *Pyrgus carthami* ist eine Beweidung Ende April bis Anfang Mai (Raupen/Puppen bodennahe an Erdoberfläche) möglich, dann bis Mitte/Ende Juli nur mehr sehr extensiv (Flugzeit/Eier/Jungraupe) und danach wieder intensiver zu empfehlen.

Allein für die euryöke Art *P. malvae* sind allgemeine Erhaltungsmaßnahmen für Mager- rassen ausreichend. Dazu kommen Moor- und Feuchtwiesenpflege und möglichst ein Erhalt von offenen Böschungen und breiten Säumen. Im Wald verliert die Art mit der Entsaumung und dem Übergang zur Plenterwirtschaft in Hochwäldern viele Habitate. Hier wäre wie für alle Tagfalter der Waldsäume eine Kahlschlagwirtschaft (mittlere Größen) sinnvoller.

6 Abschließende Diskussion und Ausblick

Anschließend werden die eigenen Ergebnisse in Bezug auf die Präimaginalökologie und -morphologie mit denen einiger anderer Werke verglichen. Rein imaginalmorphologische Betrachtungen wie etwa RENNER (1991) bleiben hier unberücksichtigt. Die auf Eigenbeobachtungen beruhenden Ergebnisse in Bezug auf die Raupennahrung der *Helianthemum* spp. oder *Potentilla* spp. fressenden Arten zeigt Tabelle 4, die Entwicklungszyklen der meisten Arten Tabelle 5.

Leider zeichnet sich die bisherige Literatur früherer Jahrzehnte dadurch aus, dass larvalökologische Befunde undifferenziert abgeschrieben wurden. So werden etwa Malven als Raupennahrungspflanzen für *P. andromedae* u.a. bis heute in einigen Werken angeführt (z.B. über HENRIKSEN & KREUTZER 1982 zu TOLMAN & LEWINGTON 1998). Malvengewächse für europäische *Pyrgus*-Arten sind wohl insgesamt abwegig (z.B. auch *P. sidae*), wenn auch bei *P. onopordi* weitere Untersuchungen etwa mit nordafrikanischem Material wünschenswert wären. Die zahlreichen Meldungen von *Pyrgus*-Raupen an Malven dürften mit dem im mediterranen Raum ubiquitären Vorkommen von *Carcharodus alceae* zusammenhängen, dessen Raupe dort häufig an Malvengewächsen aller Art zu finden ist. Zudem wurden vor 100 Jahren die meisten Arten noch nicht als eigenständig erkannt. So wurde einer Art damals oft das gesamte Spektrum aller für irgendeine Hesperiden-Art bekannter Pflanzen zugeordnet. In DE JONG (1972: 36) werden für *P. carthami* diverse Malvaceae, Asteraceae, Rosaceae und sogar Poaceae aufgezählt. Dieser Autor gibt allerdings sauber die jeweiligen Quellen an und schreibt weiter: „presumably some of them are false, but this is difficult to prove“.

Ab 1990 erschienen dann vermehrt Arbeiten, die bewusst auf das althergebrachte Abschreiben verzichteten und eigene oder überprüfte plausible und als solche kenntlich gemachte Fremdbeobachtungen anführen. So blieben bei EBERT & RENNWALD (1991) zwar aus Kenntnismangel noch viele Bereiche offen, dafür sind aber auch keine irreführenden falschen Angaben dabei. Selbst in SETTELE et al. (2000) ist noch bei zahlreichen *Pyrgus*-Arten zu lesen, dass die Ökologie in Deutschland noch weitgehend unbekannt ist.

Erste Werke, die nicht nur Einzelbeobachtungen, sondern umfangreichere Eigenbeobachtungen zu zahlreichen Arten anführen konnten, sind etwa NEL (1985b), BINK & WEIDEMANN (1995), SBN (1997) und GROS (1998).

Tab. 4: Raupennahrungspflanzen einiger *Pyrgus*-Arten (eig. Beob.). ++: in der Zucht: problemlose Annahme, im Freiland: belegte Raupenfunde; +: in der Zucht Annahme von allen Raupen, wenn auch oft weniger gern; -: im Freiland: wohl keine Eiablage an der Pflanze, in der Zucht Weigerung der allermeisten Raupen; ?: möglich, aber genauer zu untersuchen; --: keine Annahme.

Art	Wirtspflanze			
	<i>Helianthemum</i> spp.		<i>Potentilla</i> spp.	
	Freiland	Zucht	Freiland	Zucht
<i>Pyrgus alveus</i>	++ (<i>H. nummularium</i> , <i>H. n. ssp.</i> <i>grandiflorum</i>)	++	-- (aber in Diskussion)	-
<i>P. warrenensis</i>	++ (nur <i>H. alpestre</i>)	++ (auch <i>H.</i> <i>nummularium</i>)	--	--
<i>P. armoricanus</i>	??	++	++ (<i>P. reptans</i> , <i>P.</i> <i>tabernaemontani</i> , <i>P.</i> <i>pusilla</i>)	++
<i>P. onopordi</i>	??	++	++ (<i>P. hirta</i> , <i>P. pusilla</i>)	++
<i>P. serratulae</i>	--	-	++ (<i>P. aurea</i> , <i>P. taber-</i> <i>naemontani</i> , <i>P.</i> <i>heptaphylla</i>)	++
<i>P. carlinae</i>	-	+	++ (<i>P. tabernaemon-</i> <i>tani</i> , <i>P. grandiflora</i>)	++
<i>P. cirsii</i>	-	+	++ (<i>P. tabernaem-</i> <i>montani</i>)	++
<i>P. cacaliae</i>	-	-	++ (<i>P. aurea</i> , <i>P.</i> <i>crantzii</i>)	++
<i>P. malvae/</i> <i>malvoides</i>	--	--	++ *	++*
<i>P. carthami</i>	--	--	++ (<i>P. pusilla</i> , <i>P.</i> <i>tabernaemontani</i>)	++

*: auch weitere Rosaceen

Bei BINK & WEIDEMANN (1995) sind gute Hinweise und Photos zur Larvalökologie vorhanden. Leider wird aber nicht ausreichend zwischen Zucht- und Freilandbeobachtungen unterschieden. Zudem werden Spekulationen als tatsächlich real hingestellt. So soll *P. cirsii* wegen seiner langsamen Entwicklung innerhalb der Trockenstandorte auf ruderalisierte, feuchte Bereiche mit *P. reptans* angewiesen sein, was nicht korrekt ist.

Bei SBN (1997) werden erstmals alle schweizer Arten in allen Stadien beschrieben und abgebildet. Leider haben sich in diesem an sich sehr guten Werk eine Reihe von mehr oder weniger schwerwiegenden Fehlern eingeschlichen. So wurden die Raupen und Puppen von *P. andromedae* mit denen von *P. cacaliae* verwechselt (WAGNER 2003). Weiterhin zeigt die Abbildung 6 auf Seite 151 nicht *P. cirsii* sondern eine Raupe von *P. malvae*. Dazu passt auch die zumindest als fragwürdig zu charakterisierende Larvalhabitatbeschreibung aus

Tab. 5: Daten zum Entwicklungszyklus einiger *Pyrgus*-Arten. Bei Arten, die sowohl außeralpin als auch im Hochgebirge vertreten sind und die in tieferen Lagen eine allgemeine Vereinheitlichung der Flugzeit zeigen, sind die Tieflanddaten zu Raupen- und Flugzeit fett gedruckt, ebenso beim Überwinterungsstadium das Hauptstadium bei früher Eiablage bis etwa Anfang oder Mitte August. Bei *P. onopordi* beziehen sich die Daten auf Gebiete südwestlich der Alpen, sonst auf Mitteleuropa. Bei *P. warrenensis* sind eigene Untersuchungen noch nicht abgeschlossen. Die Monate sind grob nach Dritteln in Anfang (A), Mitte (M) und letztes Drittel (E) unterteilt. Die Zahl der Häutungen muss bei *P. carthami* noch besser untersucht werden. Eigene, neueste Ergebnisse weisen auf 5 Häutungen hin.

Art	Generationen/a	Überwinterungsstadium		Anzahl Häutungen	Phänologie	
		1. Überwinterung	2. Überwinterung		Letztes Raupenstadium [Monat]	Flugzeit [Monat]
<i>Pyrgus alveus</i>	1	(L ₁ ?) L ₂ -L ₄ (vorl. Stad.)	- (im Hochgebirge?)	4 (-5)	4/6 (-8)	E5/9 (-A10)
<i>P. armoricanus</i>	2-3	L ₁ -L ₄	-	4	4/A5-E6/A8-8/A9	5/6-7/A9-9/M10
<i>P. warrenensis</i>	zweijährig	L ₁	L ₂ (immer?)	5	(6)	E6-M8
<i>P. onopordi</i>	2-3 (im Süden)	L ₁ -L ₄	-	4	E3/A5-E6/A8-8/A9	E4/A6-7/8-8/10
<i>P. serratulae</i>	1	(L ₂) L ₃ -L ₄	- (im Hochgebirge?)	4	E3/4 (-7)	5/6 (-A9)
<i>P. carlinae</i>	1	Raupe im Ei	-	4 (-selten 5 ¹)	(6)	M7/8
<i>P. cirsii</i>	1	Raupe im Ei	-	5	M6/7	(E7)A8/M9
<i>P. cacaliae</i>	zweijährig	L ₁ -L ₂	Puppe (L ₃ ?)	4 (-5?)	(E6/9)	6/8
<i>P. andromedae</i>	zweijährig	L ₁ (-L ₂ ?)	Puppe	4	(E6/8)	E5/8
<i>P. carthami</i>	1	L ₂ -vorletztes Stadium	-	5 (?)	4/5 (-6)	M5/A7 (-8)
<i>P. sidae</i>	1	vorletztes Stadium	-	4 ²	4	M5-6
<i>P. bellieri</i>	1	L ₂ -L ₄	-	4	M5/6	7-A9
<i>P. malvoides</i>	1-2 (-3)	Puppe	-	4	6/M7-8/10	3-5/7-8
<i>P. malvae</i>	1 (-selten part. 2)	Puppe	- (selten Überliegen)	4	E6/M9	(E3) 4/A7 (-E7/8)

1: wohl nur unter abweichenden, kühl-dunklen Zuchtbedingungen auftretend.

2: laut NEL (1984)

dem Elsass, wo Raupen an *Potentilla arenaria* nur dort gefunden wurden, wo diese Pflanze in der dichten Bodenvegetation wuchs und langstielige Blätter ausgebildet hatte. Nach meinen Beobachtungen lebt die Raupe nur an magersten Stellen ohne dichtwüchsige andere Vegetation. Die anderen Abbildungen sind dann aber wieder korrekt (z.B. Abb. 2), so dass eine undurchsichtige Vermischung stattgefunden hat.

Ein weiterer Themenkomplex sind die angeführten Raupennahrungspflanzen. So soll *Pyrgus accretus* (VERITY, 1925) nur im Jura vorkommen, wo die Eiablage einmal nur an *Helianthemum* spp., ein anderes Mal aber nur an *Potentilla* spp. erfolgt sein soll. *P. alveus* soll dort ganz fehlen, was unwahrscheinlich ist. Da im Schweizer Jura zudem *P. armoricanus* vertreten ist, wäre eine Verwechslung nicht auszuschließen. Eiablegende Weibchen sind nicht leicht zu bestimmen. Ohne dass wenigstens ein abgelegtes Ei zum Falter durchgezüchtet wird (oder – weniger empfehlenswert – das Weibchen mitgenommen wird), ist eine für Publikationen gültige Aussage zumindest in Gebieten mit mehreren vorkommenden Arten nicht zu erreichen.

Weiterhin wurde die Eiablage von *P. armoricanus* an *Helianthemum* spp. beobachtet und *P. onopordi* soll im Wallis angeblich ganz auf diese Gattung beschränkt sein. Beides wäre durchaus denkbar, da die Raupen problemlos *Helianthemum* spp. fressen. Allerdings ist eine Überprüfung durchaus wünschenswert, auch in anderen Gebieten der Verbreitung der beiden Arten.

Die Angaben bei NEL (1985b) sind zwar teils etwas knapp und pauschalisiert, aber nach jetzigem Stand der Kenntnis in allen Punkten korrekt. Zusammen mit seinen weiterführenden

Arbeiten über *P. bellieri* und *P. sidae* hat dieser Autor einen sehr wichtigen Beitrag geleistet. Auch GROS (1998) ist in diese Kategorie einzuordnen, wenn auch mangels Beobachtungen noch nicht der komplette Lebenszyklus der Arten beschrieben werden konnte.

Der Beitrag baut auf anderen Publikationen auf, so WAGNER (2002) zum *P. alveus*-Komplex und WAGNER (2003) zu *P. andromedae* und *P. cacaliae*. Weiterhin ist ein Beitrag über die *Pyrgus*-Arten Baden-Württembergs (WAGNER 2005) erschienen. Hier sind weitere Beobachtungen – neben den erwähnten Artengruppen in letzterem Beitrag beispielsweise zu *P. cirsii* und *P. armoricanus* – etwa zum Verhalten angeführt, die in vorliegender Arbeit nur teilweise behandelt werden.

In Zukunft ist nach Ansicht des Autors eine Bearbeitung folgender Themenkomplexe zur Klärung noch offener Fragen zur Präimaginalökologie notwendig:

Raupennahrungspflanzen

Ist *P. alveus* s.l. in irgendeinem Gebiet seiner Verbreitung nicht ausschließlich auf *Helianthemum* spp. fixiert? Werden etwa bei den Taxa *P. scandinavicus* oder *P. accretus* doch irgendwo *Potentilla*-Pflanzen im Freiland belegt? Hier liegen Hinweise aus Norddeutschland und Polen (Brockmann mdl.) vor, die aber nach meiner Meinung noch besser konkretisiert werden müssen (Zuchten mit anschließender Genitalpräparation).

Inwieweit legen *P. armoricanus* und *P. onopordi* tatsächlich im Freiland an *Helianthemum* spp. ab? Dies wäre wesentlich wahrscheinlicher, da die Raupen Sonnenröschen problemlos fressen.

Entwicklungszyklus

Wie genau kommt es zur Herausbildung regional unterschiedlicher Flugzeiten etwa bei *P. alveus*? Welche Faktoren bestimmen im Einzelnen die Einpassung des Entwicklungszyklus einer Art (z.B. Überwinterungsstrategie) in das lokale Klimageschehen? Die Fähigkeit der Einpassung spielt wohl eine Schlüsselrolle beim potentiell besiedelbaren Verbreitungsgebiet der Arten.

Artenschutz

Lässt sich der permanente Rückgang der außeralpinen *Pyrgus*-Arten in Mitteleuropa überhaupt noch aufhalten? Wie lassen sich die noch besiedelten Habitate trotz ständiger Eutrophierung aus der Luft und anderer Probleme in einem zur Larvalentwicklung geeigneten Zustand erhalten bzw. eventuell verbessern. Welche Faktoren beeinflussen die Abundanz? Welche Bewirtschaftungs- bzw. Pflegemaßnahmen sind langfristig sinnvoll? Hier wären langjährige Untersuchungen nötig.

Weitere Untersuchungen zu Verwandtschaftsbeziehungen durch biochemische bzw. genetische Methoden wären ebenfalls interessant. Hier hat SBN (1997) bereits einen interessanten Anfang gemacht.

7 Raupen-Bestimmungsschlüssel der mitteleuropäischen Arten

Im Folgenden soll der Versuch unternommen werden, zu den rezent noch vorkommenden mitteleuropäischen Arten nördlich des Alpenhauptkamms einen kurzen Bestimmungsschlüssel zu entwerfen. Der Schlüssel gilt nur für Raupen im letzten Stadium, da halberwachsene Tiere ohne große Erfahrung oft nicht sicher zugeordnet werden können. Es werden leicht nachvollziehbare Merkmale gewählt, die nach dem jetzigen Kenntnisstand zumeist zutreffen sollten. Für jede aufgeführte Art wird auch eine Farabbildung jeweils von ausgewachsener Raupe und Puppe dargestellt (Fotos 1–36). Insgesamt muss dennoch betont werden, dass eine gewisse Erfahrung Voraussetzung für ein korrektes Bestimmen

und ein Durchzüchten zum Falter empfehlenswert ist.

1. Raupe ohne gut ausgebildetes schwarzes, sklerotisiertes, mehr oder weniger breites Halsschild.

Pyrgus malvae/malvoides (meist anhand der Verbreitung zu trennen). Bei diesen ± grünlich gefärbten Arten ist im letzten Stadium das Halsschild entweder völlig oder zu einem dünnen, bräunlichen Strich geringer Breite reduziert. Behaarung sehr kurz, am Kopf ohne längere „Tasthaare“.

1a. Raupe mit ± breitem, schwärzlichem, mittig unterbrochenem Halsschild (kann kurz nach der Häutung noch nicht gut sichtbar sein) 2

2. Raupe mit einem großen schwarzen, deutlich sklerotisierten Analschild

2.1 Raupe dunkel schwarzbraun (verpuppungsreif auch gelblichbraun) mit deutlicher Dorsallinie, die helle Gitterzeichnung aus hellen Stellen fehlt weitgehend. Körperbehaarung sehr kurz, spärlich. Kopfkapselbreite über 2 mm.

P. andromedae. Bei uns nur in den Alpen oberhalb ca. 1700 m NN an *Dryas octopetala*.

2.2 Raupe dunkel braun, Nebenrückenlinien fehlen weitgehend. Körperbehaarung größtenteils rein schwarz, nicht so kurz wie bei *P. andromedae*. Helle Gitterzeichnung schwächer als bei *P. alveus*. Kopfkapselbreite 1,6–2 mm.

P. warrenensis. Raupe nur im Gebirge, meist oberhalb 1700 m NN. Nur an *Helianthemum alpestre*.

2a. Raupe ohne schwarzes Analschild. Höchstens helle, kaum sklerotisierte Platte oder einzelne dunkle Punkte vorhanden 3

3. Raupe grün oder grünlich-beige. Behaarung relativ lang und außer am Kopf und Halsschild immer hell. Am Kopf stets einige nach vorne gerichtete, etwas längere „Tasthaare“ von über einem Millimeter (bis gut 1,5 mm) Länge.

P. cirsii. Raupe im Juni/Juli in xerothermen Magerrasen (in Mitteleuropa unterhalb von 800 m NN, in Südwesteuropa bis 1600 m NN) an *Potentilla*. Vor der Verpuppung dunkel rotbraun werdend. Ähnlich ist *P. carlinae* (nur in den Südwestalpen vom Westtessin an).

3a. Raupe nicht grün 4

4. Raupe dunkel schwarzbraun, selten heller mit rötlichem Einschlag wenn voll erwachsen. Immer kontrastreich gezeichnet mit außen helleren, deutlichen Nebenrückenlinien.

4.1 Tief schwarzbraun. Körperbehaarung großteils schwarz, kurz. Am Kopf wenige leicht längere, schwarze Tastborsten. Kopfkapselbreite (Projektion von oben) um 2,5 mm.

P. serratulae. Im Mittelgebirge nur im März bis April (–A Mai) ausgewachsen zu finden, im Hochgebirge später, hier aber nicht 4.2. Nur an *Potentilla* (eventuell selten *Fragaria*) in ± xerothermen Magerrasen.

4.2 Kopfkapselbreite kaum über 2 mm, Raupe klein, von *P. malvae*-Größe. Körperbehaarung mehrheitlich schwärzlich, teils auch heller gemischt, recht kurz. Tastborsten am Kopf kürzer als bei *P. alveus* und zumindest in der basalen Hälfte, oft auch ganz dunkel.

P. armoricanus. Von April bis August (September) erwachsen zu finden. Nicht oberhalb etwa 1200 m NN. Schnelle Entwicklung an *Potentilla*, Raupe frisst im Versuch auch *Helianthemum*, aber im Freiland bislang ungesichert.

4.a Raupe heller, seltener ebenfalls dunkel (vor allem *P. warrenensis* und *P. cacaliae*), außen helle Nebenrückenlinien können vorkommen, doch meist weniger kontrastreich.

4a.1. Raupe heller olivbraun, Kopfkapselbreite deutlich über 2 mm (meist 2,5 mm). Mit mittellanger Behaarung am Kopf und Rumpf (kürzer als bei *P. cirsii*). Körperbehaarung

hell (v.a. lateral) und dunkel gemischt. Am Kopf neben kurzen schwarzen Borsten stets einige längere, helle Tastaare. Nebenrückenlinien oft schwach vorhanden, bei manchen Populationen auch deutlich (Schweizer Jura).

P. alveus (incl. »*trebevicensis*«). Nach bisheriger, eigener Kenntnis ausschließlich an *Helianthemum*. *Potentilla* wird jedoch berichtet.

4a.2. Raupe groß, Kopfkapselbreite über 2 mm. Mit deutlicher Rückenlinie, schwachen Nebenrückenlinien und mittellanger Behaarung. Diese Haare am Rumpf immer hell. Am Nackenschild und vor allem Kopf kurze schwarze Borsten (wie bei den anderen Arten) und einige lange, helle Tastaare (länger als bei *P. alveus*). Im Brustbereich oft rauchig schwärzlich überhaucht, ansonsten hell beige. Unterseite oft leicht rötlich-pink angehaucht, vor allem am Nachschieber (wie beim ähnlichen *P. sidae*). Analschild meist als größere, weißlich-gelbe Platte erkennbar (nicht stärker sklerotisiert). Kotballen im letzten Stadium vergleichsweise sehr klein (halbe Größe von etwa *P. alveus*).

P. carthami. Ausschließlich an *Potentilla*. Nicht im Nordalpenraum.

4a.3. Sehr variabel von lehmgelb bis dunkelbraun. Keine kontrastreichen Nebenrückenlinien. Behaarung kurz, mit der Körperfarbe variierend.

P. cacaliae. Nur in den Alpen oberhalb 1700 m NN und nur an *Potentilla* (eventuell auch *Sibbaldia procumbens*).

8 Literatur

- AISTLEITNER, E. (1995): Die Arealgrenzen der beiden Dickkopffalterarten *Pyrgus malvae* und *P. malvoides* (Lep., Hesperiiidae) in Vorarlberg und Liechtenstein. – Vorarlberger Naturschau 1: 335–343.
- BINK, F. A., & H.-J. WEIDEMANN (1995): Familie Hesperiiidae, Dickkopffalter. In: WEIDEMANN, H.-J.: Tagfalter: beobachten, bestimmen. 2. Aufl. – Naturbuch-Verlag, Augsburg: 586–631.
- BROCKMANN, E., THUST, R. & P. M. KRISTAL (1996): Zur Biologie von *Pyrgus warrenensis* (Verity 1928) (Lepidoptera: Hesperiiidae). – Nachrichten des Entomologischen Vereins Apollo 17 (2): 183–189.
- DE JONG, R. (1972): Systematics and geographic history of the genus *Pyrgus* in the Palaearctic region (Lep. Hesperiiidae). – Tijdschrift voor Entomologie 115: 1–121, Taf. 1–6.
- EBERT, G. & E. RENNWALD (Hrsg.) (1991): Die Schmetterlinge Baden-Württembergs 2: Tagfalter II. – Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- FARTMANN, T. (2004): Die Schmetterlingsgemeinschaften der Halbtrockenrasenkomplexe des Diemeltales. – Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde 66 (1): 1–256.
- GROS, P. (1998): Eiablage und Futterpflanzen der Falter der Gattung *Pyrgus* Hübner, 1819 im Bundesland Salzburg (Lepidoptera: Hesperiiidae, Pyrginae). – Zeitschrift der Arbeitsgemeinschaft österreichischer Entomologen 50: 29–36.
- GROS, P. & G. EMBACHER (1998): *Pyrgus warrenensis* (Verity, 1928) und *P. trebevicensis* (Warren, 1926), zwei für die Fauna Salzburgs neue Dickkopffalterarten (Lepidoptera: Hesperiiidae, Pyrginae). – Zeitschrift der Arbeitsgemeinschaft österreichischer Entomologen 50: 3–16.
- HENRIKSEN, H. J. & I. KREUTZER (1982): The Butterflies of Scandinavia in Nature. – Apollo Books, Stenstrup.
- NEL, J. (1984): Note sur *Pyrgus sidae* Esper: sa plante-hôte et son cycle biologique en Provence (Lep. Hesperiiidae). – Alexanor 13 (6): 275–281.
- NEL, J. (1985a): Note sur l'écologie et la biologie de *Pyrgus bellieri* Obth. en Provence et dans le Briançonnais. Comparaison avec *P. alveus* Hb. – Alexanor 14 (1): 3–7.
- NEL, J. (1985b): Note sur la répartition, les plantes-hôtes et le cycle de développement des Pyrginae en Provence (Lep. Hesperiiidae). – Alexanor 14 (2): 51–63.
- RENNER, F. (1991): Neue Untersuchungsergebnisse aus der *Pyrgus alveus* Hübner-Gruppe in der

- Paläarktis unter besonderer Berücksichtigung von Süddeutschland (Lepidoptera: HesperIIDae). – Neue Entomologische Nachrichten **28**: 1–157.
- SBN (Schweizerischer Bund für Naturschutz) (Hrsg.) (1997): Schmetterlinge und ihre Lebensräume 2. – Fotorotar AG, Egg/ZH.
- SETTELE, J., FELDMANN, R. & R. REINHARDT (Hrsg.) (2000): Die Tagfalter Deutschlands – Ein Handbuch für Freilandökologen, Umweltplaner und Naturschützer. – Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- TOLMAN, T. & LEWINGTON, R. (1998): Die Tagfalter Europas und Nordwestafrikas. – Franckh-Kosmos, Stuttgart.
- THUST, R., VOIGT, M. & E. BROCKMANN (1997): Zur rasterelektronenmikroskopischen Morphologie der Eier europäischer Pyrginae (Lepidoptera: HesperIIDae). – Nachrichten des Entomologischen Vereins Apollo **18** (2/3): 109–128.
- WAGNER, W. (2002): Zur Ökologie von *Pyrgus trebevicensis* (Warren, 1926) und *Pyrgus alveus* (Hübner, [1803]) (Lepidoptera: HesperIIDae) auf der Schwäbischen Alb (Baden-Württemberg). – Entomologische Zeitschrift **112**: 145–156.
- WAGNER, W. (2003): Beobachtungen zur Biologie von *Pyrgus andromedae* (Wallengren, 1853) und *P. cacaliae* (Rambur, 1840) in den Alpen (Lepidoptera: HesperIIDae). – Entomologische Zeitschrift **113**: 346–353.
- WAGNER, W. (2005): Neue Erkenntnisse zur Ökologie der Dickkopffalter der Gattung *Pyrgus* in Baden-Württemberg. In: EBERT, G. (Hrsg.): Die Schmetterlinge Baden-Württembergs, Band 10 (Ergänzungsband): 48–66.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Wolfgang Wagner
 Anton-Hohl-Str. 21a
 87758 Kronburg
 E-Mail: wagner.kronburg@web.de

Neueste Ergänzungen zu dieser Arbeit finden Sie unter
http://www.pyrgus.de/download/wagner_2006.pdf



Foto 1: Dunkel gefärbte Raupe von *Pyrgus cacaliae* im letzten Stadium. Rätikon, Juli 2004. Eine lehmgelbe Raupe siehe WAGNER (2003).



Foto 2: Puppe von *Pyrgus cacaliae* (dorsal). Die Bereifung ist auch auf den mittleren Abdominalsegmenten gut ausgebildet. Ventral ist dort eine deutliche schwarze Zeichnung vorhanden. Silvretta, ex-ovo-Zucht, 2003.



Foto 3: Verpuppungsreife Raupe von *Pyrgus andromedae*. Die sonst dunkleren Tiere sind voll ausgewachsen etwas aufgehellt. Rätikon, ex-ovo-Zucht, 2003.



Foto 4: Puppe von *Pyrgus andromedae*. Bereifung auf dem mittleren dorsalen Abdomen nur schwach ausgeprägt. Rätikon, ex-ovo-Zucht, 2003.



Foto 5: Raupe von *Pyrgus malvoides*. Die Tiere sind meist deutlich bräunlich-beige überhaucht. Man beachte, dass das Nackenschild reduziert ist. Provence, Juni 2004.



Foto 6: Puppe von *Pyrgus malvoides* mit starker Bereifung und deutlicher Zeichnung. Provence, Juli 2004.



Foto 7: Raupe von *Pyrgus malvae*. Die Tiere sind grün und im letzten Stadium wie *P. malvoides* meist ohne Halsschild. Die Variationsbreite überschneidet sich mit der von *P. malvoides*, wenn auch tendenzielle Unterschiede erkennbar sind. Memmingen, Juli 2004.



Foto 8: Puppe von *Pyrgus malvae* mit meist viel schwächerer Bereifung als bei *P. malvoides*. Es kommen aber auch etwas stärker bereifte Individuen vor als das abgebildete Tier. Schwäbische Alb, August 1999.



Foto 9: Raupe von *Pyrgus carlinae*. Die Färbung schwankt von grünlich (hier) bis beige. Wallis, Täschalpe, Juni 2004.



Foto 10: Puppe von *Pyrgus carlinae*. Die Bereifung ist schwächer, die Zeichnung besser sichtbar. Wallis, Juni 2003.



Foto 11: Raupe von *Pyrgus cirsii*. Die Merkmale (grünliche Färbung, relativ lange Behaarung, deutliches Halsschild) sind gut erkennbar. Schwäbische Alb, Juni 2002.



Foto 12: Puppe von *Pyrgus cirsii*. Die Zeichnung ist von der Wachsberiefung weitgehend verdeckt. Schwäbische Alb, Juli 2004.



Foto 13: Raupe von *Pyrgus onopordi*. Eine gewisse Ähnlichkeit besteht mit *P. armoricanus*. Provence, Mai 2004.



Foto 14: Puppe von *Pyrgus onopordi*. Die Zeichnung ist kontrastreich und auf dem Thorax in einzelne Flecken getrennt. Provence, Mai 2004.



Foto 15: Raupe von *Pyrgus armoricanus*. Erkennbar sind die dunkle Rückenlinie und die heller begrenzten Subdorsallinien. Donaumoos, 2004.



Foto 16: Puppe von *Pyrgus armoricanus*. Ähnlichkeit besteht neben *P. onopordi* vor allem zu den allerdings größeren und mit breiterem Kremaster ausgestatteten *P. alveus* und *P. serratulae*. Donaumoos, 2004.



Foto 17: Raupe von *Pyrgus serratalae*. Die Art weist die dunkelste Färbung der heimischen *Pyrgus*-Arten auf. Schwäbische Alb, März 2003.



Foto 18: Puppe von *Pyrgus serratalae*. Ähnlichkeit besteht zu *P. onopordi* und einigen Puppen von *P. armoricanus* (Thorakalflecke aufgelöst). Allerdings ist der Kremaster deutlich breiter als bei diesen Arten. Schwäbische Alb, 2001.



Foto 19: Raupe von *Pyrgus bellieri*. Deutlich ist die lange Behaarung zu erkennen. Provence (Massif de la Ste. Baume), Mai 2004.



Foto 20: Puppe von *Pyrgus bellieri*. Sie steht in Färbung und Zeichnung etwa zwischen *P. alveus* und *P. carlinae*. Provence, Juni 2004.



Foto 21: Raupe von *Pyrgus alveus*. Bräunlich-beige Grundfarbe und mittellange Behaarung sind typisch für die Art. Schwäbische Alb (Heidenheim), ex-ovo-Zucht, 03. Juni 2000 (August).



Foto 22: Puppe von *Pyrgus alveus*. Die Zeichnung am Thorax ist zusammenhängend. Schwäbische Alb (Heidenheim), ex-ovo-Zucht, 03. Juni 2000 (August).



Foto 23: Raupe von *Pyrgus sidae*. Ähnlichkeit besteht zur größeren *P. carthami*-Raupe, der aber zumindest oberseits meist die schwach rosa Überhauchung fehlt. Provence (Massif de la Ste. Baume), April 2004.



Foto 24: Puppe von *Pyrgus sidae*. Merkmale sind die weitgehend fehlende Thoraxzeichnung, was wie bei *P. carthami* und im Gegensatz zu *P. cirsii* und *P. carlinae* nicht ausschließlich durch die starke Bereifung bedingt ist, und die rötlichen Segmenteinschnitte. Provence (Massif de la Ste. Baume), ex-larva-Zucht, April 2004 (Mai).



Foto 25: Raupe von *Pyrgus carthami*. Groß und mit meist schwarz überhauchtem Thorax. Piemont (Valle di Susa), ex-ovo-Zucht, Mai 2002 (August).



Foto 26: Puppe von *Pyrgus carthami*. Merkmale sind die Größe, die weitgehend fehlende Thoraxzeichnung und die orangebraunen Segmenteinschnitte. Piemont (Valle di Susa), ex-ovo-Zucht, Mai 2002 (August).



Foto 27: Raupe von *Pyrgus warrenensis* im letzten Stadium. Die Art ähnelt als Larve *P. andromedae*. Sie weist eine ähnliche Grundfärbung sowie ebenfalls ein Analschild auf. Täschalpe, ex-ovo-Zucht, September 2005.



Foto 28: Puppe von *Pyrgus warrenensis*. Typisch sind die vielen kleinen, scharf markierten Flecken, die insbesondere auf den ersten Abdominalsegmenten dorsal auffallen. Täschalpe, ex-ovo-Zucht, September 2005.



Foto 29: Larvalhabitat von *Pyrgus cirsii* auf der Schwäbischen Alb: ein steiler, xerothermer Mager-
rasenhang mit Polstern von *P. tabernaemontani*. An *Helianthemum nummularium* legt dort *P. alveus*
ab.



Foto 30: Larvalhabitat von *Pyrgus cacaliae* und *P. serratulae* im Silvrettagebiet. Insbesondere an den
lückig bewachsenen Stellen am Hang gelangen zahlreiche Raupenfunde von *P. cacaliae*, einzeln aber
auch *P. serratulae* an *Potentilla aurea*. Juni 2004.



Foto 31: Lebensraum von *Pyrgus carlinae*, *P. alveus* und *P. malvoides* auf der Walliser Täschalpe in ca. 2000–2300 m NN, Mai 2004. *P. carlinae* (später im Jahr) und *P. malvoides* belegen hier *Potentilla* an nur sehr spärlich bewachsenen Hangstellen.



Foto 32: Habitat von *P. carthami* und *P. armoricanus*, eine *Stipa*-Steppe in der italienischen Valle di Susa. Etwa 500 m NN, Mai 2002.



Foto 33: Larvalhabitat von *Pyrgus warrenensis* auf der Täschalpe (2300 m NN). Belegt wurden insbesondere *H. alpestre*-Polster, die in lückig bewachsenen Bereichen bzw. zumindest sehr niedrigwüchsiger Struktur stockten. Juli 2005.



Foto 34: Larvalhabitat von *Pyrgus bellieri* (und *P. malvoides*) in den italienischen Seealpen bei Cuneo. Belegt wurde *Helianthemum nummularium* sowohl im offenen Bereich als auch im Saum zu Gebüsch. Juli 2005.



Foto 35: Lebensraum von *Pyrgus andromedae* am Lüner See (Rätikon), 16. Oktober 2005. Zu dieser Zeit sind in den Polsterseggen-Rasen zwischen Kalkschutt die Raupen im Wintergehäuse (als L_1 , vielleicht auch L_2).



Nick A., Strehmann A., Gottwald F. & J. Möller (2006): Larvalhabitate der Feuerfalter *Lycaena hippothoe* und *L. alciphron* auf einem ehemaligen Truppenübungsplatz in Nordost-Brandenburg. In: Fartmann, T. & G. Hermann (Hrsg.) (2006): Larvalökologie von Tagfaltern und Widderchen in Mitteleuropa. Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde. Heft 68 (3/4): 123–134.

Larvalhabitate der Feuerfalter *Lycaena hippothoe* und *L. alciphron* auf einem ehemaligen Truppenübungsplatz in Nordost-Brandenburg

Andreas Nick (Bernburg), Antje Strehmann (Bernau),
Frank Gottwald (Brodowin), Jens Möller (Eberswalde)

Abstract: Larval habitats of the coppers *Lycaena hippothoe* and *L. alciphron* on a former military training area in northeast Brandenburg.

During spring and summer 2001, larval habitats of the two butterfly species *Lycaena hippothoe* and *L. alciphron* (Lepidoptera: Lycaenidae), both extremely threatened in the Federal State of Brandenburg, were studied at a former military training area. 19 patches of 0.05 to 0.5 ha were searched for eggs on the supposed larval hostplants *Rumex acetosa* and *R. thyrsiflorus*. Habitat patches were characterised by a set of parameters including vegetation density in different layers, Ellenberg indicator values for humidity and nitrogen supply, sun and wind exposure and supply of blossoms. The microhabitats around egg laying spots (1 m²) were analysed with respect to vegetation density in different layers, humidity and nitrogen supply, height of egg locations and height of host plants. *L. hippothoe* mostly used *Rumex acetosa* for egg laying, *R. thyrsiflorus* was used by both *Lycaena* species. In comparison to *L. alciphron* the preferred larval habitats of *L. hippothoe* were characterised by higher density of vegetation, higher Ellenberg indicator values for humidity and nitrogen supply as well as better wind protection due to shrub succession. Thus, this study confirms the widespread view that *L. hippothoe* prefers a more humid, *L. alciphron* a drier microclimate in its larval habitats. Nevertheless, contrary to other studies, eggs of *L. alciphron* were found in a wide range including habitats with dense vegetation and humid soil conditions. We assume that this shift in the habitat spectrum is caused by the comparatively dry macroclimate of North-East Brandenburg. The variation of recorded parameters at the egg laying spots was generally higher for *L. alciphron* than for *L. hippothoe*. This holds for the Ellenberg indicator values, the density of vegetation and the egg-height. The average height of eggs correlated with the height of the host plants for both species. From the results of the study an optimised area management is derived, considering the habitat demands of the butterflies. The current utilization of the area (rotation pasture with cattle twice a year) is necessary to preserve the open landscape, however, grazing with a large number of cattle per pasture unit (up to 40 animals per hectare) probably leads to a significant reduction of the pre-imaginal stages of the species in the short term and could affect the populations seriously. As a solution for this conflict a three-stage pasture system is suggested where one of three patches is set aside for the duration of 18 months in order to enable safe reproduction of the butterflies.

Zusammenfassung

Auf einem ehemaligen Truppenübungsplatz wurden die Vorkommen des Lilagold-Feuerfalters (*Lycaena hippothoe*) und des Violetten Feuerfalters (*L. alciphron*) (Lepidoptera: Lycaenidae) im Frühjahr/Sommer 2001 untersucht. Schwerpunkt war die Kartierung und Charakterisierung der Larvalhabitate im Untersuchungsgebiet. Auf 19 ausgewählten Flächen wurde nach Eiern beider Falterarten am Wiesen-Sauerampfer (*Rumex acetosa*) und am Rispen-Sauerampfer (*R. thyrsoiflorus*) gesucht und eine Reihe von Parametern zur Charakterisierung der Habitate sowie der Eiablageplätze aufgenommen. Die hauptsächlich genutzte Ablagepflanze von *L. hippothoe* war der Wiesen-Sauerampfer. Den Rispen-Sauerampfer nutzten beide Falterarten. Die von *L. hippothoe* bevorzugten Larvalhabitate waren im Vergleich zu *L. alciphron* u.a. charakterisiert durch höhere Vegetationsdichte, höhere Ellenberg-Zeigerwerte für Feuchte und Stickstoff sowie einen besseren Windschutz infolge von beginnender Verbuschung. Damit bestätigt die Untersuchung die verbreitete Auffassung, dass *L. hippothoe* ein tendenziell feuchteres, *L. alciphron* ein trockeneres Mikroklima im Larvalhabitat bevorzugt. Im Gegensatz zu Literaturangaben nutzte *L. alciphron* jedoch auch Bereiche mit relativ dichter Vegetation und mäßig feuchten Bodenverhältnissen zur Eiablage. Wahrscheinlich bewirkt das trockene Makroklima in Nordost-Brandenburg eine entsprechende Verschiebung des Habitatspektrums. Die Variation der Zeigerwerte an den Eiablageplätzen sowie der Vegetationsdichte und der Eihöhe war bei *L. alciphron* größer als bei *L. hippothoe*. Bei beiden Arten korrelierte die Eiablagehöhe mit der Höhe der Ablagepflanze. Aus den Ergebnissen der Untersuchung werden Maßnahmen zum Schutz der Feuerfalter abgeleitet. Die derzeitige Nutzung (Umtriebsweide mit Rindern in zwei Durchgängen) erhält langfristig die Eigenschaften des Lebensraums, kurzfristig kann die Beweidung mit sehr hoher Besatzdichte pro Weidefläche (bis zu 40 GVE/ha) jedoch zu einer starken Dezimierung von Präimaginalstadien führen. Für Flächen mit hoher Bedeutung als Larvalhabitat wird deshalb ein dreiteiliges Beweidungssystem vorgeschlagen, in dem jeweils eine Teilfläche für die Zeitdauer von anderthalb Jahren als Brache ungenutzt bleibt und eine sichere Reproduktion der Falter ermöglicht.

1 Einleitung

Lycaena hippothoe (Linnaeus, 1761) (Lilagold-Feuerfalter) und *L. alciphron* (Rottemburg, 1775) (Violetter Feuerfalter) zählen deutschlandweit zu den stark gefährdeten Tagfalterarten (PRETSCHER 1998). Im nördlichen Tiefland hat sich besonders die Situation von *L. hippothoe* in den letzten Jahrzehnten stark verschlechtert. Für Brandenburg sind aktuell lediglich zwei Inselvorkommen bekannt (GELBRECHT et al. 2001). Die nächsten vereinzelt Vorkommen im Flachland liegen in Mecklenburg-Vorpommern (REINHARDT & THUST 1993, Matthes mdl.). In Mittel- und Süddeutschland ist *L. hippothoe* hingegen gebietsweise noch verbreitet anzutreffen (z.B. Schwarzwald, Hermann schriftl.), gilt aber auch dort auf der Ebene der Länder als gefährdet (SETTELE et al. 2005).

Als Lebensraum von *L. hippothoe* in Brandenburg geben GELBRECHT et al. (1995) und RICHERT (1999) extensiv genutzte Flachmoorwiesen an. *L. alciphron* kommt vorzugsweise auf Sandtrockenrasen und trockenen, sonnigen Waldlichtungen vor (RICHERT 1999). Diese Angaben decken sich im Wesentlichen mit den Habitatbeschreibungen aus anderen Regionen Deutschlands (z.B. EBERT & RENNWALD 1991, WEIDEMANN 1995). Über die Larvalhabitate der beiden Falterarten ist aus Norddeutschland sehr wenig bekannt. In Süddeutschland liegen die bevorzugten Eiablagestellen von *L. alciphron* in trockenen Magerasen an Stellen mit niedriger und lückiger Vegetation (WEIDEMANN 1995, HERMANN & STEINER 1998, DOLEK & GEYER 2001). *L. hippothoe* scheint ein breites Spektrum von feuchten bis eher trockenen Standorten in 1- bis 2-schürigen Mähwiesen, Brachen sowie

Extensivweiden zu nutzen (EBERT & RENNWALD 1991, FISCHER 2000, Hermann schriftl.).

In der folgenden Arbeit werden die Eiablagehabitats der beiden Arten auf dem ehemaligen Truppenübungsplatz Trampe (TÜP) im Naturpark Barnim analysiert. Von *L. hippothoe* lebt hier die einzige bekannte individuenstarke Population Brandenburgs. Die Untersuchungen fanden im Frühjahr/Sommer 2001 im Rahmen einer Diplomarbeit statt (NICK & STREHMANN 2003). Mit Hilfe der Ergebnisse werden die Gefährdungssituation unter der derzeitigen Nutzung erörtert und Maßnahmenvorschläge zum Schutz der Falter entwickelt.

2 Untersuchungsgebiet

Der ehemalige TÜP Trampe befindet sich im Bundesland Brandenburg, nordöstlich von Berlin nahe der Stadt Eberswalde. Das Klima der Region liegt im Übergangsbereich vom atlantischen zum kontinentalen Einfluss. Der Jahresniederschlag beträgt im Durchschnitt ca. 570 mm (MÜLLER 2002). Das Gebiet ist als FFH-Schutzgebiet im Rahmen von NATURA 2000 gemeldet und Bestandteil des Naturparks Barnim. Es umfasst eine Fläche von 808 ha. Von 1945 bis 1993 wurde der TÜP militärisch genutzt. Infolgedessen besaßen ungefähr 400 ha Offenlandcharakter geprägt durch relativ nährstoffarmes Grasland. Ungefähr 200 ha des ehemaligen Offenlandes liegen seit 1993 brach und verbuschen zunehmend. Seit dem Jahr 1995 wird das Gebiet in Teilen durch Beweidung mit Rindern bewirtschaftet (MÖLLER & RINNHOFER 1999). Zum Zeitpunkt der Untersuchung wurden ca. 200 ha in Form einer Umtriebsweide mit 200 Rindern (und Kälbern) in zwei Durchgängen beweidet (Besatzstärke ca. 1,2–1,5 GVE/ha). Die Besatzdichte je einzelner Weidefläche ist dabei zeitweise sehr hoch (ca. 37–40 GVE/ha). Diese Nutzung führte zu einer wiesenartigen Vegetation mit temporär devastierten Bereichen. Der überwiegende Teil der beweideten Flächen ist durch frische bis mäßig trockene Standorte gekennzeichnet, die pflanzensoziologisch in den Verband *Arrhenatherion elatioris* W. Koch 1926 einzuordnen sind. Dieses Grünland ist sehr arten- und strukturreich und weist Einflüsse der Sandtrockenrasen, der ruderalen Möhren-Steinkleegesellschaften und vereinzelt der basiphilen Trockenrasen auf. Kleinfächig, an Rändern von Gewässern oder in Senken, befinden sich Übergänge von Frisch- zu Feuchtgrünland. Weiterhin sind im Gebiet Gräben, Tümpel mit Röhricht, feuchte Hochstaudenfluren und Feuchtbrachen vorhanden.

3 Methoden

3.1 Auswahl und Charakterisierung der Untersuchungsflächen

Grundlage für die Auswahl der 19 Untersuchungsflächen war das Vorkommen potentieller Raupenfraßpflanzen (*Rumex acetosa*, *R. acetosella*, *R. thyrsiflorus*). Der überwiegende Teil der Flächen befand sich im beweideten Gebiet, im Untersuchungsjahr wurden jedoch alle Flächen von der Beweidung ausgenommen. Weiterhin wurden 2 ältere Feuchtwiesenbrachen untersucht. Die Größe der Flächen variierte von ca. 0,05 ha bis 0,5 ha. Für die Untersuchungsflächen wurden halbquantitative Pflanzenartenlisten erstellt und daraus die ungewichteten mittleren ökologischen Zeigerwerte für Feuchte, Reaktion und Stickstoff nach ELLENBERG et al. (1991) berechnet. Zur weiteren Charakterisierung dienten folgende Parameter: Häufigkeit von Raupenfraßpflanzen (*Rumex* spp.), Windexposition, Besonnung, Vegetationsdichte und Blütenangebot. Die Parameter wurden mit einer 3 bis 4-stufigen Skala (0 = kein Vorkommen, 1 = wenig/gering, 2 = mäßig/mittel, 3 = hoch/viel) eingeschätzt.

3.2 Erfassung der Eier

Auf den 19 Untersuchungsflächen erfolgte die Suche nach Eiern an *Rumex thyrsiflorus* und *R. acetosa*. Es wurden alle vorhandenen Pflanzen abgesucht, die Auffindbarkeit der Eier an diesen beiden Pflanzenarten erschien identisch. Die Suche an *Rumex acetosella* war hingegen wegen der ausgedehnten Bestände im Gebiet sehr zeitaufwendig und im Rahmen dieser Arbeit nicht möglich. Die Bestimmung der Eier fand mit Hilfe einer 10-fach vergrößernden Lupe statt. Als Bestimmungshilfen dienten Abbildungen in SBN (1997), HERMANN & STEINER (1998) und eigene Beobachtungen von Faltern bei der Eiablage. Die Eier von *L. alciphron* sind eindeutig durch ihre charakteristische Oberflächenstruktur zu erkennen. Die Eier von *L. hippothoe* ähneln denen anderer Feuerfalterarten (*L. phlaeas*, *L. virgaureae*, *L. tityrus*), die ebenfalls im Gebiet vorkommen. Die Unterscheidung konnte nur unter Berücksichtigung des zeitlichen Auftretens der Arten getroffen werden.

3.3 Standortparameter von Eiablageplätzen

Die Untersuchungen erfolgten an einer möglichst repräsentativen Auswahl von Ablageplätzen. Als Eiablageplatz wurde die Fläche von 1 m² um die Ablagepflanze (als Mittelpunkt) betrachtet. Für diese Fläche wurde die Vegetationsstruktur aufgenommen über a) die Gesamtdeckung (%) in Ansicht von oben und b) die horizontale Vegetationsdichte (%) in verschiedenen Höhenschichten in Seitenansicht auf eine gerasterte Platte aus 1 m Entfernung. Weiterhin wurden Pflanzenartenlisten erstellt und nach den ökologischen Zeigerwerten Feuchte und Stickstoff (ELLENBERG et al. 1991) ausgewertet. Um die Aussagekraft zu gewährleisten, wurden dabei nur Aufnahmen mit mindestens fünf Zeigerwerten einbezogen. Aufgrund des Verhaltens der Falter die Eier einzeln abzulegen, wurde bei Mehrfachbelegungen an einer Pflanze jedes Ei einzeln bewertet.

Die statistische Bearbeitung erfolgte mit Excel 2000 (F-Test) und SPSS 12.0 (übrige Tests).

4 Ergebnisse

4.1 Wirtspflanzen

Die weitaus größte Anzahl der Eier von *L. hippothoe* (86 %) wurde am Wiesen-Sauerampfer (*Rumex acetosa*) gefunden, die übrigen Eier (14 %) am Rispen-Sauerampfer (*R. thyrsiflorus*) ($n = 463$, nur Daten aus direkter Eisuiche ohne Ablagebeobachtung). Eier von *L. alciphron* befanden sich hingegen zu 70 % auf *Rumex thyrsiflorus* und nur zu 30 % auf *R. acetosa* ($n = 155$, $p < 0,001$, χ^2 -Test). Einige Beobachtungen ablegender Falter zeigten, dass *Rumex acetosella* ebenfalls von beiden Tagfalterarten im Gebiet genutzt wird, eine nähere Quantifizierung ist jedoch nicht möglich. Weiterhin wurden zufällig 7 Eier von *L. alciphron* auf *Rumex hydrolapathum* entdeckt.

4.2 Eidichten und Standortparameter der Untersuchungsflächen

Die nachgewiesenen Eidichten von *L. hippothoe* variierten zwischen den Untersuchungsflächen von < 2 bis zu > 50 Eier pro 0,1 ha. Die gefundenen Eidichten von *L. alciphron* waren generell viel geringer (< 2 bis 5 Eier pro 0,1 ha). Die Eidichten dienten als Grundlage für eine Einstufung der Untersuchungsflächen hinsichtlich ihrer relativen Bedeutung als Larvalhabitat in hohe oder niedrige Bedeutung. Für die Flächen dieser beiden Bedeutungsklassen wurden jeweils die Mittelwerte der Standort- und Vegetationsparameter (Windexposition, Besonnung, Vegetationsdichte usw.) berechnet (Tab. 1).

Die bevorzugten Eiablageflächen von *L. hippothoe* sind demnach vor allem gekennzeichnet durch Windschutz, relativ hohe Vegetationsdichte und Standortfeuchte. Das Angebot der Hauptfraßpflanze *Rumex acetosa* ist auf den bevorzugten Flächen im Mittel nicht größer als auf den Flächen mit geringer Eidichte, die Häufigkeit der beiden anderen Ampferarten ist deutlich geringer, ebenso das Angebot von Nektarpflanzen auf der Untersuchungsfläche.

Die Flächen mit relativ hohen Eidichten von *L. alciphron* sind gegenüber den Flächen mit geringer Eidichte gekennzeichnet von einem relativ höheren Angebot der potentiellen Raupenfraßpflanzen *Rumex thyrsiflorus* und *R. acetosella*, relativ stärkerer Besonnung, hohem Angebot von Nektarpflanzen und geringerer Feuchte. Im Vergleich zwischen *L. hippothoe* und *L. alciphron* sind die bevorzugten Flächen von *L. hippothoe* charakterisiert durch Seltenheit von *Rumex acetosella*, besseren Windschutz, höhere Vegetationsdichte, geringeres Nektarpflanzenangebot und höhere Zeigerwerte für Feuchte und Stickstoff.

Tab. 1: Mittelwerte der Standort- und Vegetationsparameter von Flächen mit hoher und niedriger Bedeutung als Larvalhabitat für *Lycaena hippothoe* und *L. alciphron*.

Flächenklassifizierung für *L. hippothoe*: hohe Bedeutung = Flächen mit Eidichte ≥ 10 je 0,1 ha. Klassifizierung für *L. alciphron*: hohe Bedeutung = Flächen mit Eidichte ≥ 2 je 0,1 ha. Zeigerwerte nach ELLENBERG et al. (1991), Feuchte: 3 = trocken, 5 = frisch, 7 = feucht, Reaktion: 3 = sauer, 5 = mäßig sauer, 7 = schwach sauer bis schwach basisch, Stickstoff: 3 = stickstoffarm, 5 = mäßig stickstoffreich, 7 = stickstoffreich. Klassifizierung der übrigen Parameter: 0 = nicht vorhanden, 1 = wenig/gering, 2 = mittel/mäßig, 3 = viel/hoch.

Parameter	Relative Flächenbedeutung			
	<i>Lycaena hippothoe</i>		<i>Lycaena alciphron</i>	
	hoch	niedrig	hoch	niedrig
Häufigkeit von <i>Rumex acetosa</i>	1,0	1,2	1,0	1,3
Häufigkeit von <i>Rumex thyrsiflorus</i>	0,8	1,5	1,4	0,9
Häufigkeit von <i>Rumex acetosella</i>	0,3	1,0	1,2	0,2
Windexposition	1,3	2,3	2,0	1,7
Besonnung	2,3	2,4	2,7	2,2
Vegetationsdichte	2,8	2,1	2,1	2,3
Nektarpflanzen auf der Fläche	1,2	1,7	2,0	1,1
Nektarpflanzen in der Umgebung	2,0	2,2	2,0	2,2
Zeigerwert Feuchte	6,1	4,7	4,2	5,1
Zeigerwert Reaktion	5,8	5,3	5,2	5,2
Zeigerwert Stickstoff	5,0	4,4	4,2	4,5
Anzahl Flächen	11	8	9	10

4.3 Charakterisierung der Eiablageplätze

Die Gesamtdeckung an Eiablageplätzen von *L. hippothoe* lag bei über der Hälfte der betrachteten Eiablageplätze im Bereich von 90–100 %, *L. alciphron* nutzte dagegen ein breiteres Spektrum mit Schwerpunkt in den Deckungskategorien zwischen 70 und 100 % (Tab. 2, $p < 0,001$, χ^2 -Test).

Tab. 2: Vegetationsdeckung an Eiablageplätzen von *Lycaena hippothoe* und *L. alciphron*. Angegeben ist der Anteil von Ablageplätzen innerhalb der jeweiligen Deckungsklasse (Gesamtdeckung in Aufsicht auf 1 m²) in %.

Art	Gesamtdeckung [%]				
	< 60	60–65	70–75	80–85	90–100
<i>Lycaena hippothoe</i> (n = 187)	5	9	10	15	61
<i>L. alciphron</i> (n = 75)	7	12	26	24	31

Die Aufnahmen der horizontalen Vegetationsdichte zeigen für *L. hippothoe* von 0 bis 40 cm meist hohe und mittlere Dichten (Abb. 1 und 3). Bei *L. alciphron* (Abb. 1 und 2) wies ein großer Teil der Eiablageplätze relativ lückige und niedrige Vegetation auf, die Variabilität im genutzten Strukturspektrum ist insgesamt größer als bei *L. hippothoe*. Die Eier von *L. hippothoe* befanden sich meist zwischen 40 und 80 cm in der Übergangsschicht zwischen Ober- und Mittelgräsern oder in der Schicht der Mittelgräser, ca. 20–40 cm unterhalb der Ampferhöhe (Abb. 3). Bei *L. alciphron* ist das Ablageschema weniger eindeutig, die Streuung von Eihöhe und Ampferhöhe ist signifikant größer (Abb. 4). Bei beiden Arten korrelierte die Ablagehöhe der Eier signifikant mit der Höhe der Ablagepflanze (Abb. 5).

Die Zeigerwerte nach Ellenberg weisen die Ablagorte von *L. hippothoe* im Mittel als feuchter und nährstoffreicher aus als die von *L. alciphron* (Abb. 6). Die Variation ist bei *L. alciphron* wiederum deutlich größer, hinsichtlich der Bodenfeuchte werden Standorte von trocken bis mäßig feucht belegt.

5 Diskussion

Die Merkmale der von *L. hippothoe* zur Eiablage bevorzugten Flächen, frische bis mäßig feuchte Verhältnisse der Bodenfeuchte, eine vergleichsweise hohe Vegetationsdichte sowie geringe Windexposition, weisen auf ein Kleinklima der Larvalhabitate mit relativ hoher Luftfeuchte hin. Dadurch erklärt sich vermutlich auch die Präferenz für die Raupenfraßpflanze *Rumex acetosa*, da diese Ampferart höhere Feuchteansprüche an den Standort hat als *R. thyrsoiflorus*.

In der regionalen Literatur werden als Lebensraum von *L. hippothoe* ausschließlich Feuchtwiesen genannt (GELBRECHT et al. 1995, RICHERT 1999). Die zu Grunde liegenden Beobachtungen beziehen sich allerdings nicht auf die Larvalstadien. In der vorliegenden Untersuchung war die Eidichte auf einigen Flächen frischer Standorte noch höher als auf den Feuchtflächen. Eine kleinere Population von *L. hippothoe* lebt 30 km nördlich des TUP in einer wechselfeuchten Brache (Wunderseggen-Pfeifengras-Staudenflur) mit ausgeprägter Bultstruktur (Gottwald unpubl.). Dort wurden Eier hoch über dem Boden an *Rumex acetosa*-Pflanzen gefunden, die hier fast ausschließlich auf den Bulten wachsen. Für den Schwarzwald in Baden-Württemberg wird auch der „trocken-magere Flügel“ von Wiesenbrachen als Larvalhabitat angegeben (EBERT & RENNWALD 1991) und Hermann (schriftl.) berichtet aus diesem Naturraum von Eiablagen in „ziemlich trockene, saure (bzw. basenarme) Magerrasen, in denen *Rumex acetosa* aufgrund der hohen Niederschläge noch regelmäßig vorkommt“. *L. hippothoe* scheint also bezüglich der Bodenfeuchte eine potentiell breitere Potenz zu haben – was jedoch nicht für das Mikroklima am Ort der Eiablage gelten muss. Die Bodenfeuchte ist zwar der bestimmende Faktor für die Ausbildung von Pflanzengesellschaften, das Mikroklima in der Vegetation wird jedoch auch von anderen

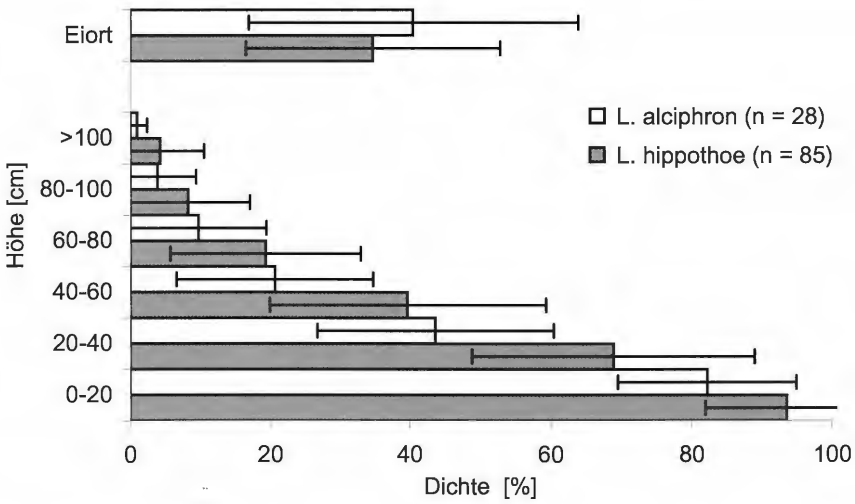


Abb. 1: Horizontale Vegetationsdichten im Mikrohabitat der Eiablageplätze von *Lycaena hippothoe* und *L. alciphron*. Dargestellt sind jeweils Mittelwert und Standardabweichung aller Eifunde. Der Mittelwert des Variationskoeffizienten (CV) für die Vegetationsdichte über alle Höhenklassen beträgt für *L. hippothoe* 70 % und für *L. alciphron* 87 %.

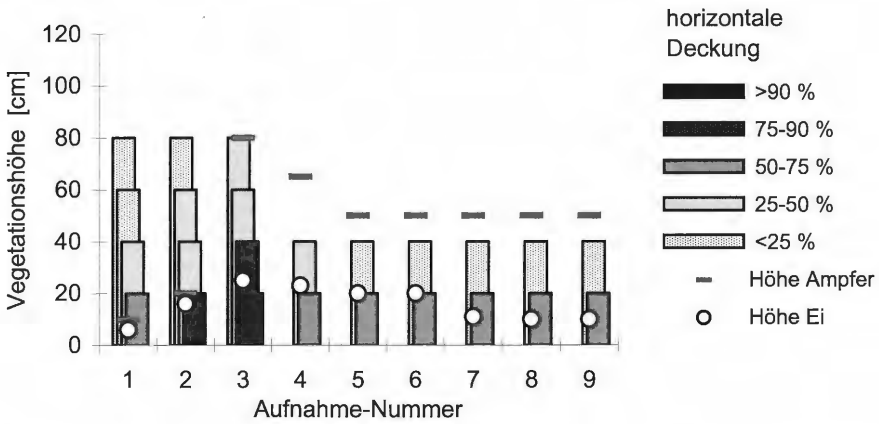


Abb. 2: Horizontale Vegetationsdichte und Eihöhe an Ablageplätzen von *Lycaena alciphron* auf einer Untersuchungsfläche mit hoher Eidichte.

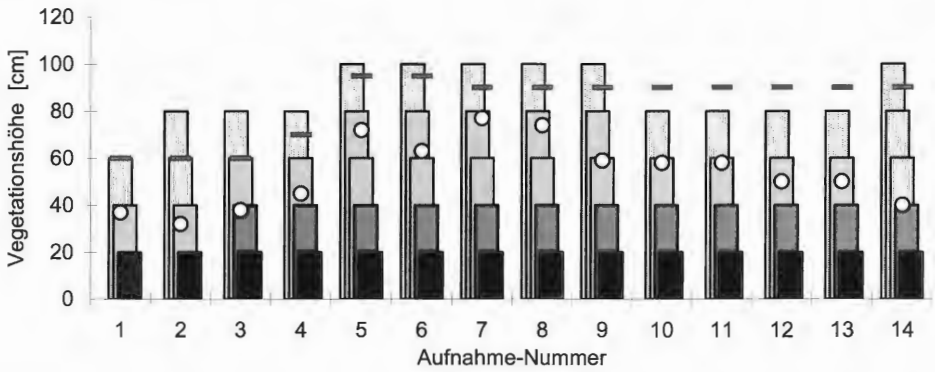


Abb. 3: Horizontale Vegetationsdichte und Eihöhe an Ablageplätzen von *Lycaena hippothoe* auf einer Untersuchungsfläche mit sehr hoher Eidichte. Legende s. Abb. 2.

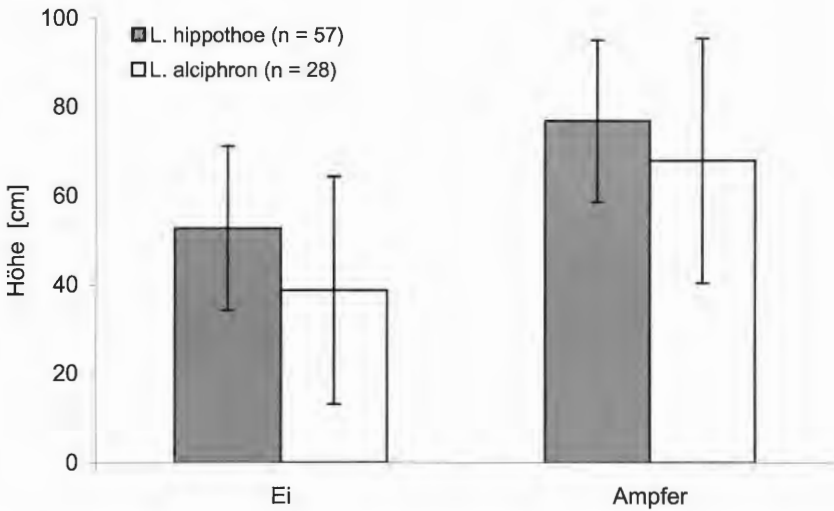


Abb. 4: Mittelwerte und Standardabweichung für die Höhe der Eiablageorte (Ei) und die Höhe der Ablagepflanze (Ampfer). F-Test auf ungleiche Varianzen: $p < 0,05$ für Eihöhe, $p < 0,01$ für Ampferhöhe.

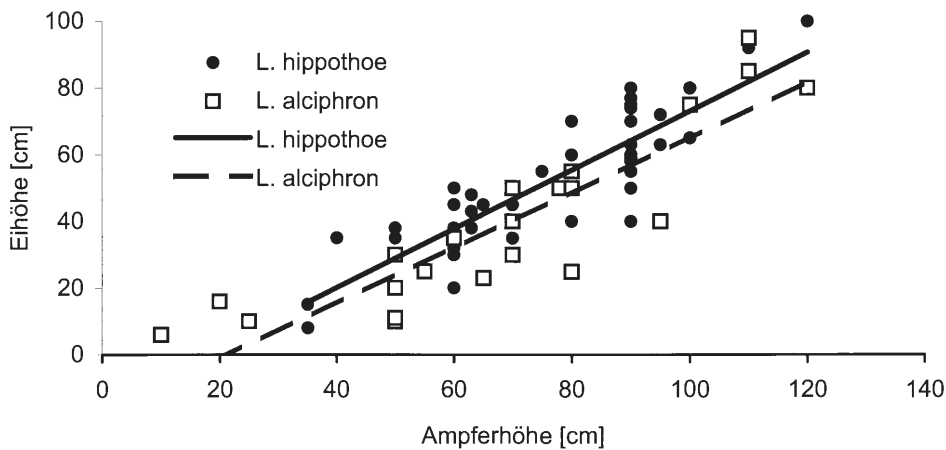


Abb. 5: Eiablagehöhe in Abhängigkeit von der Höhe der Ablagepflanze (*Rumex* spp.). $r_s = 0,85$, $n = 57$, $p < 0,01$ für *Lycaena hippothoe*, $r_s = 0,89$, $n = 28$, $p < 0,01$ für *L. alciphron*.

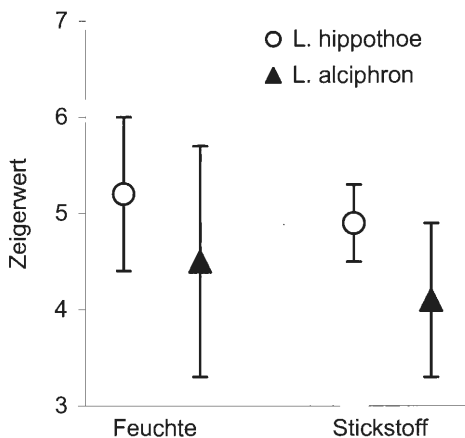


Abb. 6: Mittelwerte und Standardabweichung für die Ellenberg-Zeigerwerte des Pflanzenbestandes der Eiablageplätze (1 m²). Zeigerwerte für Feuchte: $n = 44$ für *Lycaena hippothoe*, $n = 19$ für *L. alciphron*, Zeigerwerte für Stickstoff: $n = 76$ bzw. $n = 20$). Legende der Zeigerwerte s. Tab. 1.

Faktoren beeinflusst. Neben dem großräumigen Klima (feucht in montanen Regionen des Schwarzwaldes) könnte im Untersuchungsgebiet Trampe (mit relativ trockenem Makroklima) die Windexposition eine wichtige Rolle spielen: Die zwei Flächen mit der höchsten Eidichte wiesen frische Bodenverhältnisse auf, waren aber auch in besonderem Maße durch umgebende Gehölzsukzession geschützt und nur nach Süden hin geöffnet. Innerhalb dieser Flächen waren südexponierte Bereiche am dichtesten belegt, wobei die Häufigkeitsverteilung der Ampferpflanzen keine Rolle spielte. Eine ausreichende Besonnung scheint daher für *L. hippothoe* auch von Bedeutung zu sein. Dieser Eindruck wird dadurch verstärkt, dass eine nordexponierte Untersuchungsfläche, die sonst sehr günstige Eigenschaften aufwies, nicht zur Eiablage genutzt wurde.

Die von *L. hippothoe* bevorzugten Eiablagehabitats wiesen im Gegensatz zu denen von *L. alciphron* nur ein gering ausgebildetes Blütenangebot auf. Nektarressourcen spielen eine große Rolle für die potentielle Eiproduktion der Weibchen (FISCHER 2000). Der diesbezügliche Nachteil der *L. hippothoe*-Larvalhabitate dürfte sich im Untersuchungsgebiet allerdings kaum negativ auswirken, da aufgrund der kleinräumig heterogenen Landschaftsstruktur in der Regel gute Blütenvorkommen in unmittelbarer Nähe aller Larvalhabitate vorhanden waren. Möglicherweise ist eine derartige Mosaikstruktur der Landschaft für *L. hippothoe* ein wichtiger Faktor in Bezug auf die Habitatqualität.

Bei *L. alciphron* weisen die Daten zur Vegetationsdichte, Windexposition und Bodenfeuchte der bevorzugten Eiablageflächen auf ein trockeneres Mikroklima der Larvalhabitate im Vergleich zu *L. hippothoe* hin. Daraus resultiert vermutlich auch die Bevorzugung der Raupenfraßpflanze *Rumex thyrsoiflorus* vor *R. acetosa*. In Untersuchungen in Bayern und Baden-Württemberg wurden die meisten Eiablagen hingegen auf dem Kleinen Sauerampfer *Rumex acetosella* festgestellt (HERMANN & STEINER 1998, DOLEK & GEYER 2001). Es ist anzunehmen, dass *Rumex acetosella* ebenfalls eine wichtige Fraßpflanze im Gebiet darstellt. In Brandenburg ist *Rumex acetosella* eine der häufigsten Ampferarten in den für die Falter genannten Habitats. Auch die wesentlich geringere Anzahl von Eifunden von *L. alciphron* im Vergleich zu *L. hippothoe* weist in diese Richtung, da sich die Dichte der Imagines beider Arten bei Transektzählungen kaum unterschied (NICK & STREHMANN 2003) und die Angaben der potentiellen Eiproduktion für *L. alciphron* sogar etwas höher liegen (BINK 1992). Allerdings wurde bei insgesamt 11 Beobachtungen von ablegenden *L. alciphron*-Weibchen im Untersuchungsgebiet 9-mal *Rumex thyrsoiflorus* belegt. Die Larvalhabitate von *L. alciphron* in Bayern und Baden-Württemberg werden als mäßig bis extrem trocken mit sehr lückiger Vegetationsstruktur charakterisiert (HERMANN & STEINER 1998, DOLEK & GEYER 2001). Dagegen erstreckt sich das Habitatspektrum im Untersuchungsgebiet bis in Bereiche mit dichter Vegetation und mäßig feuchten Bodenverhältnissen. Für diesen Unterschied könnte das kontinentalere, trockenere Klima in Nordost-Brandenburg verantwortlich sein (standörtliche Kompensation). Die Aussagen müssen allerdings unter der Einschränkung gesehen werden, dass hier die vermuteten Eiablageorte an *Rumex acetosella* in der Analyse nicht berücksichtigt werden konnten. Da diese Art im Vergleich mit den anderen beiden Ampferarten den trockensten Flügel des Standortspektrums besiedelt, ist das tatsächliche Standortspektrum von *L. alciphron* im Untersuchungsgebiet wahrscheinlich entsprechend verschoben.

Gefährdung und Maßnahmen

Langfristig wird durch die Beweidung des Untersuchungsgebietes der Offenlandcharakter erhalten und verschiedene für die Falter wichtige Sukzessionsstadien mit ihren Nektar- und Eiablagepflanzen entstehen immer wieder neu. Auf den ungenutzten Flächen wird die Bewaldung zum Verlust des Lebensraumes führen. Kurzfristig kann die Beweidung jedoch

zu einer starken Dezimierung von Präimaginalstadien führen, da die Besatzdichte pro Weidefläche sehr hoch ist (bis zu 40 GVE/ha). Problematisch für die Populationen ist dies, wenn Flächen betroffen sind, die für die Reproduktion insgesamt eine hohe Bedeutung haben. Hier soll deshalb ein dreiteiliges Beweidungssystem erprobt werden, in dem jeweils eine Teilfläche für die Zeitdauer von anderthalb Jahren als Brache ungenutzt bleibt und eine sichere Reproduktion der Falter ermöglicht. Ergänzende Maßnahmen sind die teilweise Gehölzentfernung auf bewaldeten Flächen und die Mahd von Feuchtwiesenbrachen.

Die Untersuchung hat gezeigt, dass für effektive Schutzmaßnahmen für spezialisierte Tagfalter die regionale Kartierung der Larvalhabitate und die Einschätzung ihrer Qualität sehr wichtig sein kann. Aufgrund der regionalen Anpassungen vieler Arten, die zu Besonderheiten in der Habitatwahl und dem Spektrum der genutzten Raupenfräßpflanzen führen, kann die ausschließliche Berücksichtigung von Literaturangaben zu Fehlschlüssen führen.

Danksagungen

Wir danken T. Fartmann für die Durchsicht des Manuskriptes und wertvolle Verbesserungsvorschläge, G. Hermann für aktuelle Angaben zum Vorkommen und Larvalhabitat der Arten in Baden-Württemberg und H. Sonnenburg für die Korrektur der Endfassung.

Literatur

- BINK, F. A. (1992): Ecologische Atlas van de Dagvlinders van Noordwest-Europa. – Schuyt, Haarlem.
- DOLEK, M. & GEYER, A. (2001): Der Violette Feuerfalter (*Lycaena alciphron*): Artenhilfsprogramm für einen wenig bekannten Tagfalter. Artenhilfsprogramme - Beiträge zum Artenschutz des Bayerischen Landesamtes für Umweltschutz **23** (156): 341–354.
- EBERT, G. & RENNWALD, E. (1991): Die Schmetterlinge Baden-Württembergs, Band 2 Tagfalter II. Ulmer, Stuttgart.
- ELLENBERG, H., WEBER, H.E., DÜLL, R., WIRTH, V., WERNER, W. & PAULISSEN, D. (1991): Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. – Scripta Geobotanica **18**, Verlag Erich Goltze KG, Göttingen.
- FISCHER, K. (2000): Life-history-Plastizität in den Lebenszyklen der Feuerfalter *Lycaena hippothoe* und *Lycaena tityrus*. – Dissertation Universität Bayreuth.
- GELBRECHT, J., EICHSTÄDT, D., GÖRITZ, U., KALLIES, A., KÜHNE, L., RICHERT, A., RÖDEL, I., SOBCZYK, T. & WEIDLICH, M. (2001): Gesamtartenliste und Rote Liste der Schmetterlinge („Macrolepidoptera“) des Landes Brandenburg. – Naturschutz und Landschaftspflege in Brandenburg **10** (3): Beilage.
- HERMANN, G. & STEINER, R. (1998): Eiablagehabitat und Verbreitung des Violetten Feuerfalters (*Lycaena alciphron*) in Baden-Württemberg. – Carolina **56**: 99–102.
- MÖLLER, J. & RINNHOFFER, G. (1999): Der Truppenübungsplatz Trampe. Ein ehemaliges militärisches Ausbildungsgelände bei Eberswalde und dessen Bedeutung für ausgewählte Tierartengruppen. – Naturschutz und Landschaftspflege in Brandenburg **8** (3): 102–107.
- MÜLLER, J. (2002): Naturraum und Landnutzung. Klima. In: GRÄNITZ, F. & L. GRUNDMANN: Um Eberswalde, Chorin und den Werbellinsee. Landschaften in Deutschland. Werte der deutschen Heimat **64**: 9–11. – Böhlau Verlag Köln, Weimar, Wien.
- NICK, A. & STREHMANN, A. (2003): Ökologische Untersuchungen und Maßnahmenvorschläge zum Schutz gefährdeter Feuerfalter (*Lycaeninae*) auf einem ehemaligen Truppenübungsplatz im Naturpark Barnim. Diplomarbeit Fachhochschule Eberswalde

- PRETSCHER, P. (1998): Rote Liste der Großschmetterlinge (Macrolepidoptera). In: Rote Liste gefährdeter Tiere Deutschlands. – Schriftenr. für Landschaftspflege und Naturschutz **55**: 78–111.
- REINHARDT, R. & THUST, R. (1993): Zur Entwicklung der Tagfalterfauna 1981–1990 in den ostdeutschen Ländern mit einer Bibliographie der Tagfalterliteratur 1949–1990 (Lepidoptera, Diurna). – Neue Entomologische Nachrichten **30**: 3–275.
- RICHERT, A. (1999): Die Großschmetterlinge (Macrolepidoptera) der Diluviallandschaft um Eberswalde. Teil I: Allgemeiner Teil und Tagfalter. – Deutsches Entomologisches Institut Eberswalde.
- SBN (Pro Natura - Schweizerischer Bund für Naturschutz) (1997): Schmetterlinge und ihre Lebensräume, Band **1**. – Verlag Fotorotar Egg, Schweiz.
- SETTELE, J., STEINER, R., REINHARDT, R. & FELDMANN, R. (2005): Schmetterlinge. Die Tagfalter Deutschlands. – Ulmer Stuttgart.
- WEIDEMANN, H. J. (1995): Tagfalter beobachten, bestimmen. – Naturbuch Augsburg.

Anschriften der Verfasser:

Andreas Nick
Ulmenweg 6
06406 Bernburg
E-Mail: andreas.nick@gmx.de

Antje Strehmann
Pappelallee 5
16321 Bernau
E-Mail: strehma@web.de

Frank Gottwald
Naturschutzhof Brodowin
Pehlitz 3
16230 Chorin OT Brodowin
E-Mail: gottwald@naturschutzhof.de

Jens Möller
Fachhochschule Eberswalde
Fachbereich Landschaftsnutzung und Naturschutz
F.-Ebert-Str. 28
16225 Eberswalde
E-Mail: jmoeller@fh-eberswalde.de.



Steiner, R., Trautner, J. & A.-C. Grandchamp (2006): Larvalhabitate des Blauschillernden Feuerfalters (*Lycaena helle*) am schweizerischen Alpennordrand unter Berücksichtigung des Einflusses von Beweidung.
– In: Fartmann, T. & G. Hermann (Hrsg.) (2006): Larvalökologie von Tagfaltern und Widderchen in Mitteleuropa. Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde. Heft 68 (3/4): 135–151.

Larvalhabitate des Blauschillernden Feuerfalters (*Lycaena helle*) am schweizerischen Alpennordrand unter Berücksichtigung des Einflusses von Beweidung

Roland Steiner, Filderstadt, Jürgen Trautner, Filderstadt und
Anne-Catherine Grandchamp, Birmensdorf

Abstract: Larval habitats of the Violet Copper (*Lycaena helle*) at the northern border of the Alps in Switzerland under consideration of the influence of grazing.

Within the framework of the EU-project LACOPE (Landscape Development, Biodiversity and Co-operative Livestock Systems in Europe) the conservation relevant target species *Lycaena helle* was investigated within selected parts of the UNESCO biosphere reserve Entlebuch in Switzerland in June 2004. Main targets of the investigation were (i) presence-absence recording in as many potential habitats as possible, (ii) an assessment of the steadiness of the species within the investigated area, and (iii) the characterization of habitats and of egg-laying sites. It was of interest, whether an influence of grazing on the occurrence of the species is recognizable and what role it may play in the conservation of species habitats. 69 potential habitats were investigated within 8 “Alps” (management units). Evidence of *L. helle* was recorded in 46 sites by the finding of eggs, egg-skins or larvae. In total 144 eggs or larvae were found. Butterflies were additionally observed in a few cases. A large part of the finds were made in sites close to shrubs or trees, which show an inhomogeneous vegetation structure and are well protected against wind. The eggs were mostly laid on sun-exposed plants of *Bistorta officinalis*. However, the butterflies show some flexibility in their egg-laying behaviour, as they also use divergent sites, e. g. areas with low vegetation cover. By way of exception eggs were found in completely shaded places. Fallows are rare in the area, but 80% of investigated sites where proved as habitat. Surprisingly also in more than 50% of investigated grazed sites *L. helle* was recorded. Within pastures moist to wet sites with – depending on relief and other specific site conditions – lower grazing intensity are the most important habitat elements. Hay meadows do not play a relevant role in the area, whereas open areas in forests are suitable habitats if the larval food plant occurs. Based on these results the importance of an extensive grazing system within the Biosphere reserve Entlebuch is discussed. Maintenance or extension of extensive grazing is assessed as favourable for *Lycaena helle*.

Zusammenfassung

Im Rahmen des EU-Forschungsvorhabens LACOPE (Landscape Development, Biodiversity and Co-operative Livestock Systems in Europe) wurden im UNESCO-Biosphärenre-

servat Entlebuch in der Schweiz Vorkommen der Zielart Blauschillernder Feuerfalter (*Lycaena helle*) im Juni 2004 näher untersucht. Die wichtigsten Ziele waren Präsenz-/Absenz-Kontrollen in möglichst vielen potenziellen Habitaten, die Ermittlung der Stetigkeit des Auftretens der Art sowie eine Charakterisierung von Eiablagestellen und Habitaten. Von Interesse war dabei, ob ein Einfluss der Beweidung auf das Vorkommen der Art erkennbar ist und welche Rolle diese bei der Erhaltung von Habitaten spielen kann. Bearbeitet wurden insgesamt 69 potenzielle Habitats in 8 ‚Alpen‘ (Bewirtschaftungseinheiten). An 46 überprüften Standorten konnte *Lycaena helle* anhand von Eiern, Eihüllen oder Junglarven nachgewiesen werden; insgesamt wurden 144 Eier bzw. Junglarven gefunden. Zusätzlich wurden in einzelnen Fällen Falter beobachtet. Ein großer Teil der Funde gelang an gut besonnt stehenden Pflanzen des Schlangenknotens (*Bistorta officinalis*) auf windgeschützten, gehölznahen Standorten mit stark heterogener Vegetationsstruktur. Eine gewisse Plastizität im Eiablageverhalten zeigen gleichzeitige Funde auf niedrigwüchsigen, teilweise sogar rasenartig strukturierten Standorten. Ausnahmsweise wurden Eier sogar im Vollschatten oder in windexponierten Flächen mit geringer Vegetationsdeckung nachgewiesen. Obwohl Brachen im Untersuchungsgebiet flächenmäßig eine untergeordnete Rolle spielen, ist ihr Besiedlungsgrad durch *Lycaena helle* mit 80 % erwartungsgemäß hoch. Überraschend war, dass die Art auch in mehr als 50 % der untersuchten Weiden an feuchten bis nassen, oft unterbeweideten Standorten nachgewiesen werden konnte. Darüber hinaus gelangen relativ viele Eifunde in stark aufgelichteten Bergwald-Beständen. Mehrschürigen Wirtschaftswiesen kommt dagegen kaum eine relevante Rolle als Habitat zu. Auf Basis der Untersuchungsergebnisse wird die Bedeutung eines extensiven Beweidungssystems für die Art im Biosphärenreservat Entlebuch diskutiert. Die Aufrechterhaltung oder Ausdehnung einer extensiven Beweidung wird für *Lycaena helle* als günstig bewertet.

1 Einleitung und Fragestellung

Im Rahmen des EU-Forschungsvorhabens LACOPE (Landscape Development, Biodiversity and Co-operative Livestock Systems in Europe, finanziert durch die Europäische Union, Contract No. EVK2-CT-2002-00150, sowie im Schweizer Projektteil durch das Staatssekretariat für Bildung und Forschung der Schweiz, Contract No. 01.0476-1), steht die Bedeutung historisch gewachsener Weidesysteme für Aspekte des Biodiversitätsschutzes im Vordergrund. In diesem Rahmen wurde in einem der Untersuchungsgebiete, dem schweizerischen Biosphärenreservat Entlebuch, der Blauschillernde Feuerfalter *Lycaena helle* ([Denis & Schiffermüller] 1775), als naturschutzrelevante Zielart ausgewählt. Vorkommen der Art sind aus diesem Raum seit langem dokumentiert (z.B. GONSETH 1987). Zugleich ist das Entlebuch ein Gebiet, in dem Almwirtschaft und extensive Beweidung auch aktuell eine zentrale Rolle in der Landnutzung spielen und großflächig betrieben werden.

Lycaena helle gilt als einer der seltensten Schmetterlinge in der Schweiz (SBN 1994). Die Art kommt den bisher publizierten Angaben zufolge sehr lokal im Schweizer Jura sowie in der Zentral- und Westschweiz zwischen 600–1.800 m NN vor. „Im Jura befinden sich diese Lebensräume meist im Bereich schattiger Waldränder, an Wassergräben sowie an buschigen Stellen am Rand von Hochmooren“ (SBN 1994: 333). Aus dem Biosphärenreservat Entlebuch lagen mehrere Fundmeldungen der Art vor. Nachweise jüngerer Datums waren jedoch nur sehr spärlich vorhanden und bezogen sich ausschließlich auf das Falterstadium. Präzise Angaben zur aktuellen Verbreitungssituation sowie zu Eiablage- und Larvalhabitaten fehlten für das Untersuchungsgebiet bisher.

Primäre Ziele der Untersuchung waren, über Präsenz-/Absenz-Kontrollen in möglichst vielen potenziellen Habitaten zu klären, wie die Art im Landschaftsmaßstab verbreitet ist,

wie stetig sie an den Wuchsorten ihrer Wirtspflanze *Bistorta officinalis* (Schlangenknöterich; = *Polygonum bistorta* bzw. *Persicaria bistorta*) auftritt und welche Lebensräume zur Reproduktion genutzt werden. Darauf aufbauend sollte die Frage diskutiert werden, welchen Einfluss die Beweidung auf Habitatangebot und Vorkommen von *Lycaena helle* ausüben kann und welche Rolle sie für die Erhaltung der Art zu spielen vermag.

2 Untersuchungsgebiet und Methoden

Das Untersuchungsgebiet liegt im UNESCO-Biosphärenreservat Entlebuch, im Kanton Luzern an der Grenze zu Bern. Das Gebiet ist gering besiedelt, auf 395 km² leben 17.000 Einwohner. Kleinstrukturierte, auf Viehwirtschaft spezialisierte Betriebe bestimmen das Landschaftsbild. Das voralpine Gebiet wird begrenzt durch das Briener Rothhorn und das Waldemmental. Geprägt durch kleinflächige Struktur, die sich durch häufige Wechsel von Höhenlage, Exposition und Bodenbeschaffenheit ergibt, differiert die Höhe zwischen rund 1.200 und rund 2.300 m NN. Geologisch ist das Gebiet durch Flysche und Schrattekalke gekennzeichnet. Die Bodenverhältnisse sind sehr unterschiedlich, zum Teil trocken und flachgründig oder aber nass und tiefgründig. Der starke Ton- und Lehmenteil führt zu Vernässung und Moorbildung. Das Untersuchungsgebiet liegt in einem kalt-feuchten Bereich, mit Jahresniederschlägen von über 1.600 mm. Die Jahresdurchschnittstemperatur beträgt 4,6 °C. Im Winter sind die untersuchten Alpen wochenlang von einer starken Schneeschicht bedeckt. Die Bodenfruchtbarkeit ist durch die Vernässung stark beeinträchtigt, vielerorts handelt es sich um Grenzertragsböden. Bis Mitte der 1970er Jahre versuchte man, großflächige Entwässerungen durchzuführen, um eine bessere Weidequalität zu erzielen (alle Angaben nach dem Schweizerischen Alpkataster, MARTI 1976).

Die Alpen werden im späten Frühjahr und Sommer großteils als Umtriebsweiden mit Rindern genutzt, wobei die Intensität der Nutzung stark differiert. Bei 1–6 jährlichen Umtrieben werden im Durchschnitt auf den Alpen teilweise knapp 2, teilweise aber bis über 10 GVE/ha erreicht (THÜRIG 2005).

Als Bearbeitungsgrundlage lagen Luftbilder sowie eine vorläufige Gliederung der Alpen nach Hauptnutzungstypen vor. Die Untersuchung erfolgte Ende Juni 2004 (28.–30.06.) unter Beteiligung mehrerer BearbeiterInnen. Die Gebietsauswahl folgte den im Rahmen des Gesamtprojektes LACOPE bearbeiteten Alpen, wobei allerdings in zwei Fällen keine Geländearbeiten durchgeführt werden konnten. Es verblieben 8 Alpen. In diesen war im zur Verfügung stehenden Zeitrahmen keine vollständige, flächendeckende Erfassung möglich. Gleichzeitig verbot sich aufgrund des zu Beginn der Untersuchung unzureichenden Kenntnisstandes zur Verbreitung und zu Habitaten der Art im Gebiet ein regelmäßiges Stichprobenraster, weil hierbei die Gefahr bestanden hätte, die wesentlichen Habitate nicht zu erfassen. Daher wurde ein im Wesentlichen „erfolgsorientierter“ Ansatz gewählt (s. auch Beitrag von HERMANN 2006).

Hierbei wurden bei einem Begang bzw. einer Befahrung eines großen Teils der jeweiligen Alpen sowie unter Heranziehung vorliegender Unterlagen und Gebietskenntnisse gezielt potenzielle Habitate der Art überprüft. In den meisten Fällen waren dies alle Standorte mit Auftreten der Eiablage- und Raupenfutterpflanze Schlangenknöterich. Soweit diese eine zu große Ausdehnung oder Häufigkeit erreichten, wurden repräsentativ erscheinende Teilflächen ausgewählt. Vorrangig abgesucht wurden potenzielle *Lycaena helle*-Habitate innerhalb von Weiden ($n = 29$) und Brachen ($n = 26$). Beweidung ist flächenmäßig neben Wald die dominierende Landnutzungsform, während Brachen relativ selten zu finden sind. Ergänzend wurden – teils außerhalb der Alpen – potenzielle Habitate in Wiesen ($n = 9$) und deren Begleitstrukturen sowie im lichten Bergwald ($n = 5$) hinsichtlich einer

möglichen Besiedlung durch *Lycaena helle* überprüft. In den meist steilen Bergwäldern konnten nur sehr wenige Stichproben in aufgelichteten Bereichen durchgeführt werden. Von Interesse war hierbei insbesondere die Frage, inwieweit *Lycaena helle* im Untersuchungsgebiet auch primäre, also nicht direkt von anthropogenen Einflüssen abhängige Habitats besitzt. Der Untersuchung lag somit – und dies ist bei Auswertung und Interpretation der erlangten Daten zu berücksichtigen – keine standardisierte, alle relevanten Biotop- bzw. Nutzungstypen gleichrangig berücksichtigende Auswahl von Probeflächen zugrunde.

Wichtigster methodischer Ansatz der vorliegenden Arbeit war die Suche nach Eiern. Da die Eiablage fast ausschließlich an die Blattunterseiten erfolgt, wurden Blätter der Wirtspflanze Schlangenknöterich umgedreht und deren Unterseite nach ‚hellen Punkten‘ abgesehen (vgl. Abb. 1). Alle Funde wurden mit Hilfe einer Lupe hinsichtlich ihrer Oberflächenstruktur überprüft. Anhand ihrer typisch wabenartigen Oberfläche sowie ihrer verhältnismäßig geringen Größe sind sie zweifelsfrei *Lycaena helle* zuzuordnen. Eine theoretisch denkbare Verwechslungsmöglichkeit mit Eiern des verwandten Lilagold-Feuerfalters, *Lycaena hippothoe* (L., 1758), der teilweise in denselben Biotopen fliegt, ist auszuschließen. Zum einen sind die Eier von *L. hippothoe* etwas größer als die von *L. helle*. Zum anderen ist *L. hippothoe* nach vorliegendem Kenntnisstand oligophag an das Vorkommen von Sauerampferarten (*Rumex acetosa*, *R. acetosella*, *R. thyrsoiflorus*) gebunden; Eiablagen an *Bistorta officinalis* sind für *L. hippothoe* weder dokumentiert noch anzunehmen.

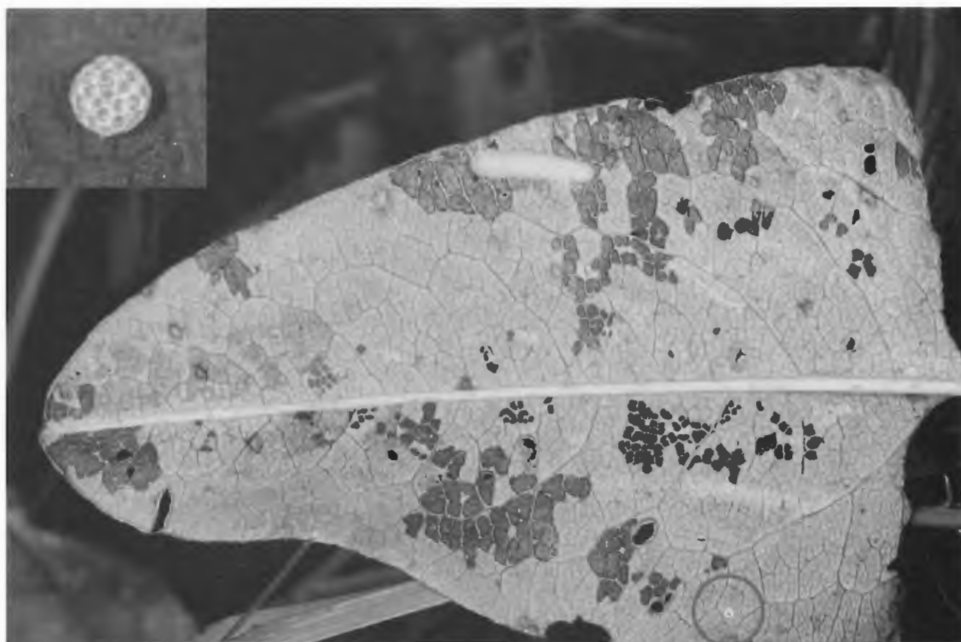


Abb. 1: Blattunterseite von *Bistorta officinalis* mit Eihülle (dunkler Kreis) und Jungraupe mit Fraßbild von *Lycaena helle*; die Jungraupe schabt die Endodermis ab, wobei die Leitbündel stehen bleiben. Links oben: Ei-Detaillaufnahme.

Zusätzlich wurden die Blattunterseiten nach leeren Eihüllen sowie nach Jungraupen und deren Fraßbild abgesehen, die ab Mitte Juni bereits zu erwarten sind. Eihüllen und Jungraupen sind ebenfalls zweifelsfrei bestimmbar, nicht jedoch das Fraßbild, das in sehr ähn-

licher Weise auch von anderen, nicht im einzelnen bestimmten Phytophagen erzeugt wird. Deshalb wurden Fraßbilder ohne gleichzeitigen Eihüllen- oder Jungraupenfund grundsätzlich nicht als Fund oder Nachweis gewertet. Die meisten Untersuchungsgebiete wurden bei sonniger Witterung begangen, um zusätzliche Informationen über die Häufigkeit der Falter zu erlangen. Falter-Beobachtungen wurden stets mit protokolliert.

Im Vordergrund stand zunächst das Ziel, Vorkommen von *Lycaena helle* auf den jeweiligen Flächen überhaupt nachzuweisen (Präsenz-Kontrolle). Hierzu wurde i.d.R. nur bis zum Erstnachweis eines Eies, einer Eihülle oder einer Jungraupe gesucht. Soweit vorher nicht bereits ein Nachweis erfolgte, wurden allerdings mindestens 200 Blatt-Unterseiten der Wirtspflanzenart pro Fläche abgesucht.

Zur detaillierteren Charakterisierung von Eiablagestellen und Habitaten wurde im größten Teil der festgestellten Habitate darüber hinaus bis zum Auffinden von 5 Eiern, Eihüllen oder Jungraupen gesucht, i.d.R. jedoch niemals länger als 30 min. An jeder Eiablagestelle wurden anschließend die in Tabelle 1 erläuterten Parameter aufgenommen. Mit Ausnahme der Besonnungsdauer, die für den Monat Juni mit dem Horizontoskop nach TONNE (1954) ermittelt wurde, basieren alle Angaben auf einer jeweiligen Schätzung (keine Messungen).

Tab. 1: Parameter zur Charakterisierung der Eiablagestellen/Habitate.

Fundort	Angabe der Alp und Habitatnummer lt. Verzeichnis	
Blattgröße [Länge cm]	0	klein (< 6)
	1	mittel (6–12)
	2	groß (>12 cm)
Veg.-Struktur (r = 1 m)	0	relativ einförmig niedrig (z. T. rasenartig)
	1	stark inhomogen
	2	relativ einförmig hoch
Besonnung	Besonnungszeitraum/d nach Messung mit Horizontoskop	
Gehölznähe [m]	0	> 100
	1	51–100
	2	11–50
	3	5–10
	4	< 5
Veg.-Deckung [%] (r = 1 m)	0	nahezu vegetationsfrei
	1	gering < 30
	2	mittel 30–60
	3	hoch 61–90
	4	sehr hoch > 90
Hangneigung [%]	0	eben bis schwach geneigt (< 5)
	1	mittel (5–25)
	2	stark (>25)
Relief (r = 5 m)	0	Untergrund nicht oder kaum reliefiert
	1	Untergrund stärker reliefiert (z. B. bultig)
	2	Untergrund sehr stark reliefiert (z. B. mit großem Felsblock, Graben)
Zugänglichkeit	0	vollständig frei (von zumindest einer Seite)
	1	eingeschränkt (Barrieren vorhanden)
	2	stark eingeschränkt (kaum fliegend erreichbar)

Ergänzend zur Charakterisierung einzelner Eiablagestellen wurde jeweils auch das Gesamthabitat kurz beschrieben. Im Wesentlichen wurden hierbei Notizen zu Biototyp, Standort und Nutzung (bzw. Pflege) gemacht, soweit vor Ort erkennbar.

3 Ergebnisse

3.1 Artnachweis und Stetigkeit des Vorkommens

Im Rahmen der vorliegenden Untersuchung wurden insgesamt 144 Eier bzw. Jungraupen von *Lycaena helle* gefunden. Eier fanden sich ausschließlich auf der Blattunterseite, meist einzeln, in wenigen Fällen wurden zwei, maximal in einem Fall drei Eier festgestellt. Vorkommen konnten in sämtlichen Untersuchungsgebieten nachgewiesen werden (Aengelauene, Aenxihütte, Baersel, Junkholz, Mittlistgfael, Rischli-Salwiden, Schlacht und Schneeberg). 46 von 69 untersuchten Wuchsorten des Schlangenknoterichs waren nachweislich von *Lycaena helle* besetzt, d. h. es gelangen dort Ei-, Eihüllen- oder Jungraupenfunde (vgl. Abb. 2). Die Zeit bis zum Artnachweis (= 1. Fund) lag in 75 % der Fälle unter 20 Minuten, lediglich in einem Fall konnte nach 30-minütiger, zunächst erfolgloser Suche doch noch ein Ei-Nachweis erbracht werden. Falterbeobachtungen gelangen – trotz meist sonniger Witterung – nur in 9 von 46 besiedelten Flächen, das entspricht lediglich 19 %. Umgekehrt gelangen nur in einer Untersuchungsfläche trotz Falternachweis keine Funde von Präimaginalstadien.

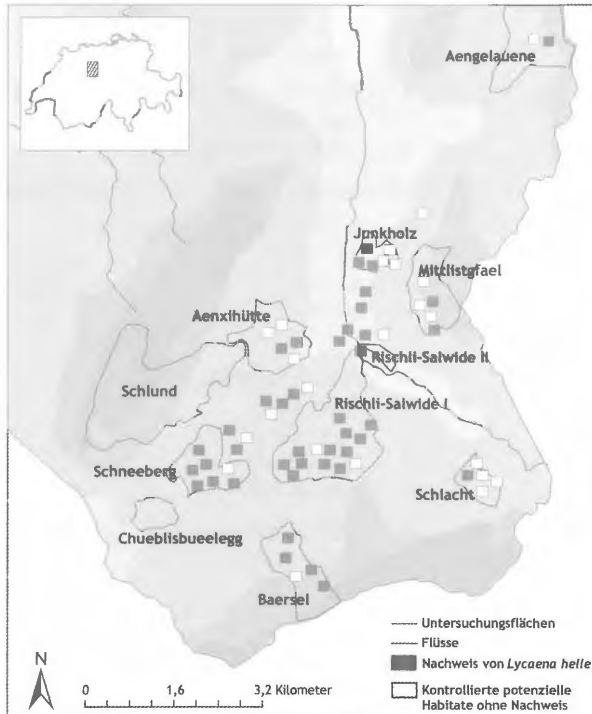


Abb. 2: Verteilung der Fundstellen auf die untersuchten ‚Alpen‘ und deren Umgebung im Biosphärenreservat Entlebuch. Dunkle Vierecke: Nachweise von *Lycaena helle*. Weiße Vierecke: Kontrollierte potenzielle Habitate ohne Nachweis. (Copyright der Abbildungsgrundlage: GIS Kanton Luzern)



Abb. 3: Eiablagehabitat von *Lycaena helle* in ungemähtem Grabensaum zwischen Mähwiesen.



Abb. 4: Ei-Fundstelle von *Lycaena helle* an einer Straßenböschung.



Abb. 5: Ei-Fundstellen von *Lycaena helle* innerhalb beweideter Flächen: Oben (links und rechts): unterbeweidete Flächen entlang kleiner Bachläufe; unten links: Weide mit wiesenartigem Charakter; unten rechts: vom Vieh verschmähte Schlangenknöterich-Blätter an Geilstelle.

3.2 Habitate

Ei-Nachweise gelangen hauptsächlich in den bevorzugt abgesuchten Nutzungstypen Brache (21 Funde) und Weide (16 Funde). Bezogen auf die insgesamt abgesuchte Zahl von Flächen des jeweiligen Typs konnten in über 80 % der untersuchten Brachen sowie in mehr als 50 % der untersuchten Weiden Präimaginalstadien gefunden werden. Beispiele für Fundstellen in Brachen sind Vorkommen der Wirtspflanze in ungenutzten Senken und Geländerinnen oder in Bach- oder Grabensäumen zwischen Wiesen (Abb. 3), in jungen Weide- und Streuwiesenbrachen oder sogar an Straßenböschungen (Abb. 4).

In Brachen mit homogen hochwüchsigen Staudenfluren und Dominanzbeständen des Schlangenknöterichs konnten Präimaginalstadien teilweise überhaupt nicht oder nur mit hohem Zeitaufwand gefunden werden. Hierbei ist ungeklärt, ob dieser Vegetationstyp von *Lycaena helle* tatsächlich weniger stark besiedelt wird oder ob die Eier hier aufgrund des sehr hohen Angebotes potenzieller Ablagemedien nur schwieriger auffindbar sind.

Typische Fundstellen innerhalb beweideter Flächen (Abb. 5) sind selten oder jahrweise nicht bestoßene, ganzjährig nasse oder sickerfeuchte Rinnen, an denen der Schlangenknöterich auch zum Blühen gelangt, oder standörtlich ähnliche Uferbereiche kleinerer Bäche. Potenzielle Habitate sind hier häufig am Blühaspekt des Weißen Hahnenfußes (*Ranunculus aconitifolius*) zu erkennen, der regelmäßig mit dem Schlangenknöterich vergesellschaftet und zudem eine beliebte Nektarpflanze von *Lycaena helle* ist. Dieser Aspekt



Abb. 6: Oben und unten links: Eifundstelle von *Lycaena helle* in einer trockenen, südwestexponierten Weide. Unten rechts: Eifundstelle im lichten Bergwald.

wird auch in der Literatur erwähnt (SBN 1994), jedoch nicht explizit für beweidete Standorte. Auch auf frischeren Standorten mit meist wiesenartig strukturierter Krautschicht gelangen regelmäßig Eifunde, hier jedoch immer an speziellen Kleinstandorten, deren Struktur sich von umliegenden Bereichen unterschied. Beispiele sind vom Vieh verschmähte Geilstellen um Rinderdung (Abb. 5) oder anderweitige »Störstellen«, wie z.B. eine ehemalige Holzrückestelle mit eher spärlichem Bewuchs und noch offenem Boden. Bemerkenswert sind mehrere Ei-Funde in einer trockenen, SW-exponierten und windoffenen Weide in ca. 1.800 m NN (Abb. 6). Der Schlangenknöterich bleibt hier meist steril und wächst fast ausschließlich im Schutz größerer Felsblöcke, vermutlich, weil nur dort ganzjährig genügend Feuchtigkeit für die Pflanzen verfügbar bleibt. Auch diese Stellen sind etwas unterbeweidet, da sie für die Rinder schwieriger zugänglich sind. Zumindest für Mitteleuropa ungewöhnlich ist neben der Trockenheit dieses Standortes auch dessen Vegetationszusammensetzung. So wachsen unmittelbar neben einem mit Eiern belegten Schlangenknöterich Trockenheitszeiger wie Feld-Thymian (*Thymus pulegioides*) und Besenheide (*Calluna vulgaris*).

Daneben fanden sich – teilweise jedoch erst nach vergleichsweise intensiver Suche – einzelne Eier in mehrschürigen Mähwiesen (1 Eifund auch in gedüngter Fettwiese) sowie in jährlich gemähten Straßenböschungen (6 Funde). Offenbar gut besiedelt sind auch Waldlichtungen (Schlagfluren, Windwurfflächen), soweit in ihnen der Schlangenknöterich vorkommt (insgesamt 3 Fundstellen; geringe Zahl insgesamt kontrollierter Flächen dieses Typs ist zu berücksichtigen). Auf diesen Standorten im lichten Bergwald bleibt die Wirtspflanze oft steril, ohne dass dies einen Einfluss auf die Habitatsignung auszuüben scheint.

Eines dieser „Wald-Habitate“ ist durch eine Pfeifengras-Fazies (*Molinia caerulea* agg.) mit starker Durchdringung durch nicht blühende Schlangenknöterich-Pflanzen gekennzeichnet (Abb. 6, unten rechts). Die Habitateignung dürfte hier mit Aufwachsen der Jungbäume zurückgehen.

3.3 Charakterisierung einzelner Eiablagestellen

Von 144 Eiablagestellen wurden 113 genauer hinsichtlich der in Tabelle 1 aufgeführten Parameter charakterisiert. Im Folgenden werden die Ergebnisse getrennt für verschiedene Parameter(gruppen) beschrieben.

Größe und Zugänglichkeit belegter Blätter

Die meisten Funde gelangen an mittelgroßen Blättern von 6–12 cm Länge (72 Funde), die Hälfte weniger an großen, also über 12 cm langen Blättern (36 Funde). Sehr wenige Funde wurden an kleinen Blättern registriert (5 Funde). Zu berücksichtigen ist aber, dass keine Präferenzanalyse durchgeführt wurde, in die auch die Größenklassen der nicht mit Eiern belegten Blätter hätte einfließen müssen.

Die überwiegende Zahl der mit Eiern oder Raupen besetzten Blätter (89 %) war zumindest von einer Seite her frei zugänglich (100 Funde), lediglich in 11 Fällen war die Anfliegbarkeit durch umgebende Vegetationsbestandteile eingeschränkt. Nur zwei mit Eiern oder Raupen besetzte Blätter konnten von den Weibchen nicht in direktem Anflug erreicht worden sein. In diesen Fällen muss sich das Weibchen über eine kurze Distanz hinweg 'zu Fuß' fortbewegt haben, um zur Eiablagestelle zu gelangen.

Vegetationsstruktur im Umfeld der Eiablagestellen

Die meisten Nachweise konnten in Flächen mit stark inhomogener Vegetationsstruktur erbracht werden, d. h. einem kleinräumig wechselnden Mosaik aus niedrig- und höherwüchsigen Bereichen (86 Funde). In homogen-hochwüchsigen, nassen Staudenfluren gelangen dagegen insgesamt nur 5 Eifunde. Abweichend von obigen Strukturtypen wurden 22 Eier in niedrigwüchsigen, teilweise sogar rasenartig strukturierten Flächen gefunden. Letztere lagen durchweg in beweideten Gebieten.

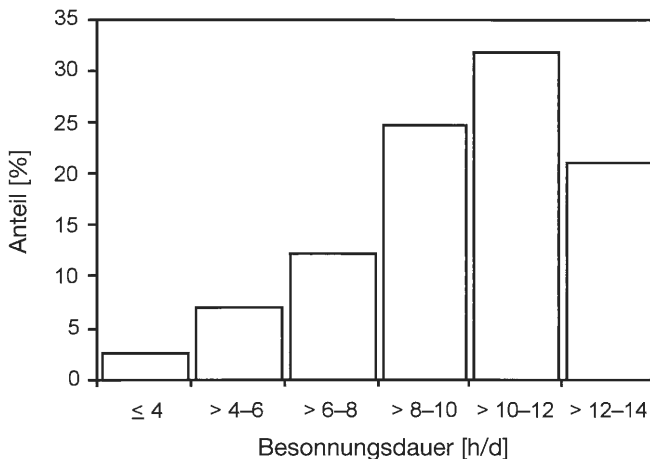


Abb. 7: Tägliche Besonnungsdauer (Maximum) der mit Eiern und Raupen von *Lycaena helle* belegten Wirtspflanzen im Monat Juni ($n = 113$). Messungen erfolgten mit einem Horizontoskop nach TONNE (1954).

Besonnung, Hangneigung und Relief der Eiablagestellen

Bei 80 % der protokollierten Eifundstellen ($n = 88$) handelt es sich um gut besonnte Standorte, die zur Flugzeit (Juni) bei wolkenlosem Himmel täglich über 8 Stunden ungehinderter Sonneneinstrahlung ausgesetzt sind, 35 % ($n = 36$) davon werden 10–12 Stunden täglich besonnt (Abb. 7). Gleichwohl kommen Eiablagen auch an eher schattigen Standorten vor, knapp 3 % der Fundstellen ($n = 3$) werden im Juni weniger als 4 Stunden täglich besonnt. Ein Einzelfund im Vollschatten einer Fichte zeigt, dass es – zumindest in offener und relativ warmer Umgebung – mitunter sogar Eiablagestellen gibt, die den ganzen Tag vollständig beschattet sind bzw. ausschließlich Streulicht erhalten.

Die meisten Eier fanden sich nicht auf ebenen, sondern auf deutlich hanggeneigten Flächen. 53 % der Eiablagestellen ($n = 60$) sind mäßig geneigt (5–25 % Hangneigung), fast 10 % der Eiablagestellen ($n = 11$) weisen eine starke Hangneigung (> 25 %) auf. Nur etwas mehr als ein Drittel (37 %, $n = 42$) der registrierten Eier wurden auf ebenen bis schwach geneigten Flächen gefunden (< 5 % Hangneigung). Die Bodenoberfläche im Umfeld der Eiablagepflanzen ist häufig reliefiert (50 Eifundstellen). An 38 Eifundstellen bestand sogar ein stark ausgeprägtes Relief, etwa durch große Felsblöcke oder durch einen Graben. Ein die Besiedlung limitierender Einfluss der Parameter Hangneigung und Relief ist aus den Ergebnissen nicht abzuleiten.

Entfernung zu als Windschutz relevanten Strukturen

In der vorliegenden Untersuchung waren Funde an windgeschützten, gehölznahen Standorten die Regel. Die meisten mit Eiern oder Raupen besetzten Pflanzen standen in geringer Entfernung zu Gehölzen oder großen, Windschutz bietenden Felsblöcken. Überwiegend betrug die Distanz weniger als 50 m. Einzelne Eifunde gelangten jedoch auch an geradezu windexponierten Standorten. In neun Fällen waren Eier in mehr als 100 m Entfernung zum nächsten Gehölz abgelegt (Abb. 8).

Vegetationsdeckung

Bezüglich der Vegetationsdeckung im Umfeld belegter Pflanzen sind die Fundstellen überwiegend als vegetationsreich zu bezeichnen. Hohe und sehr hohe Deckungsgrade sind an den Eifundstellen häufiger; insgesamt wurden an 85 Fundstellen (75 %) Deckungsgrade ≥ 61 % geschätzt (Abb. 9). Fünf Funde an Standorten mit geringer Vegetationsdeckung zeigen auch in diesem Punkt eine gewisse Plastizität.

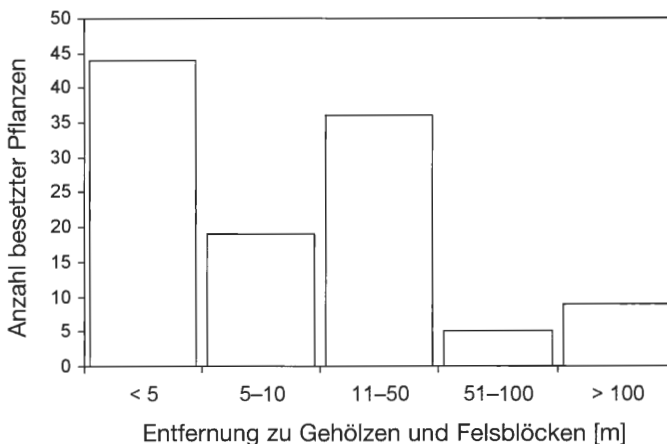


Abb. 8: Entfernung der mit Eiern oder Raupen von *Lycaena helle* belegten Wirtspflanzen zu Gehölzen und Felsblöcken ($n = 113$).

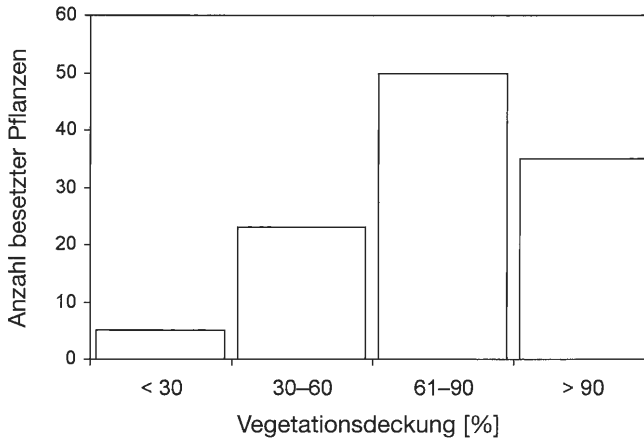


Abb. 9: Vegetationsdeckung im Umfeld (Radius = 1 m) der mit Eiern oder Raupen von *Lycaena helle* belegten Wirtspflanzen ($n = 113$).

4 Diskussion

4.1 Arterfassung

Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit zeigen, dass eine effiziente Erfassung von Vorkommen und Verbreitung des Blauschillernden Feuerfalters nur über die Suche nach Eiern und Jungraupen erfolgen kann. Lediglich in 9 von 46 besiedelten Flächen konnten – trotz zumeist sonniger Witterung – auch Falter nachgewiesen werden. Umgekehrt gelangen nur in einem von 9 besiedelten Habitaten trotz Falternachweis keine Nachweise von Präimaginalstadien. Die Erfassung der Imagines von *Lycaena helle* wird durch deren geringe Größe, den bei sonnigem Wetter ungestümen Flug und oft geringe Abundanzen erschwert. Insbesondere kleinflächige Ablagestellen sind fast ausschließlich durch die Suche nach Präimaginalstadien nachzuweisen, da diese nur kurzzeitig von einzelnen umher fliegenden Weibchen besucht werden und in diesem Fall die Antreffwahrscheinlichkeit selbst bei mehreren Begehungen gering ist (vgl. Beitrag von HERMANN 2006). Eier und Jungraupen sind dagegen im Juni und Juli einfach, witterungsunabhängig und oft in größerer Anzahl auffindbar. Insofern überrascht es, dass die Ei- und Jungraupensuche bei Untersuchungen an *Lycaena helle* bis dato nur von wenigen Autoren gezielt angewandt wurde (s. NUNNER 1995, DREWS & FECHNER 1996).

Für den vorliegenden Fall kann davon ausgegangen werden, dass keine vollständige Erfassung der Vorkommen von *Lycaena helle* in den untersuchten Alpen gelungen ist, die Ergebnisse aber ein – mit Ausnahme der nur stichprobenhaft berücksichtigten Wälder – repräsentatives Bild der Verbreitung und Häufigkeit liefern. Für den Waldbereich wäre eine ergänzende Untersuchung interessant, um neben der bereits belegten prinzipiellen Eignung lichter Waldstandorte als Habitat der Art die Frage zu klären, wie bedeutend (quantitativ und qualitativ) deren Anteil für die Population von *Lycaena helle* im Untersuchungsgebiet sein kann.

4.2 Habitats und Eiablagestellen

Auch für die weitergehende Analyse der Habitatsansprüche sind die durch Präimaginalstadienfunde gewonnenen Ergebnisse aussagekräftig. Einschränkend ist – worauf bereits im Kapitel Methodik hingewiesen wurde – allerdings hervorzuheben, dass im vorliegenden Fall keine eigentliche Analyse der Habitatpräferenz vorgenommen wurde. Hierzu wäre es u. a. erforderlich gewesen, auch die Nicht-Nachweise mit entsprechenden Parametern zu protokollieren, was jedoch aus Gründen des Aufwandes nicht durchführbar war.

Aus den vorliegenden Ergebnissen kann demnach z.B. nicht abgeleitet werden, dass *Lycaena helle* mittelgroße Blätter bei der Eiablage bevorzugen würde, auch wenn an diesen die meisten Funde gelangen. Denn hierbei bleibt die Gesamtzahl der jeweils pro Größenklasse abgesuchten Blätter (einschließlich Negativ-Ergebnissen) unbekannt und nur eine entsprechende relative Auswertung wäre hier entscheidend. Demgegenüber kann jedoch konstatiert werden, dass die Weibchen von *L. helle* keine Blatt-Größenklasse prinzipiell meiden, also durchaus auch an kleinen oder besonders großen Blättern Eier gefunden werden können. In Südbayern (vgl. NUNNER 1995) wurden z.B. an kleinen, < 10 cm großen Blättern etwas mehr Eier gefunden als an mittelgroßen Blättern (15–20 cm). Entsprechend sind auch die übrigen mitgeteilten Ergebnisse zur Charakterisierung der Eiablagestellen zu interpretieren, die hier nicht im Detail diskutiert werden sollen. Eine relativ hohe Plastizität bei der Eiablage wird u. a. auch durch die Beobachtungen von MEYER & HELMINGER (1994) unterstrichen.

Lycaena helle wird von den meisten Autoren als Art nährstoffreicher Feuchtwiesenbrachen (z.B. Binsen- und Kohldistelwiesen), Hochstaudengesellschaften oder nur teilweise beschatteter Quellfluren jeweils mit Beständen des Schlangenknöterichs an permanent kalten Standorten genannt. Betont wird in diesem Kontext oft die unmittelbare Nähe der Habitats zu Gehölzen (EBERT & RENNWALD 1991, SBN 1994, NUNNER 1995) und dass Windschutz eine wichtige Rolle für die Art spielt (s. auch Beitrag von NUNNER 2006).

DREWS & FECHNER (1996) untersuchten Eiablagehabitats von *Lycaena helle* in der Eifel. Die mit Abstand meisten Funde (214 von 271 Eiern) gelangen dabei in einem als „*Angelica sylvestris*-*Polygonum bistorta*-Gesellschaft“ bezeichneten Vegetationstyp. Deutlich weniger Eier wurden in einer „*Scirpetum sylvatici*-[*Calthion*]-Basalgesellschaft“ (42 Eier) bzw. in den Typen „*Phalaridetum arundinaceae*“ (6 Eier) und „montanes *Arrhenatheretum elatioris* frisch“ (9 Eier) registriert. Die hierbei v. a. genutzten Typen sind als Brachestadien feuchter bis nasser Standorte anzusprechen. Auch FISCHER et al. (1999) betonen die Bevorzugung von Vegetationstypen, die als Brachestadien von Feuchtgrünland zu charakterisieren sind.

Für den schweizerischen Alpenraum werden als Fundstellen von *Lycaena helle* „feuchte Hänge“ und „versumpfte Senken“ (SBN 1994: 333) bzw. „Feuchtwiesen der montanen und subalpinen Stufe“ angegeben (GONSETH 1987: 171). KISER (1987: 40) bezeichnet *L. helle* sogar als eine „Charakterart der Heu-/Streuwiese“, wobei dieser letztgenannten Arbeit ausschließlich Imaginalbeobachtungen zu Grunde liegen. Konkrete Angaben zu Eiablage- oder Raupenfundstellen sind keiner dieser oben zitierten Arbeiten aus der Schweiz zu entnehmen.

Die eigenen Daten fügen sich gut in das bekannte Bild der Lebensräume von *Lycaena helle* ein und liefern für ein Gebiet der Schweiz detailliertere Informationen zu Präimaginalhabitats. Die Bedeutung von beweideten Standorten wird stärker betont (s. folgendes Kapitel) und – auch mit den Beispielen extremer Eiablagestandorte wie im Vollschatten einer Fichte oder aber in der in Abb. 6 dargestellten Weide im Schutz größerer Felsblöcke – eine relativ hohe Vielfalt an besiedelten Lebensraumtypen und -ausprägungen unterstrichen.

Lycaena helle kann – wie einzelne Funde im Entlebuch zeigen – auch an Standorten mit geringer Vegetationsdeckung auftreten. Keinesfalls ist *L. helle* jedoch ein ausgesprochener „Störstellenbesiedler“ wie etwa die verwandten Arten Kleiner Feuerfalter, *Lycaena phlaeas* (Linnaeus, 1761) oder Violetter Feuerfalter, *Lycaena alciphron* (Rottemburg, 1775) (vgl. HERMANN & STEINER 1998).

4.3 Welche Rolle spielt Beweidung?

Lebensräume von *Lycaena helle* innerhalb von Weiden werden in der Literatur nur relativ selten erwähnt (z.B. HASSELBACH 1985, FASEL 1988) bzw. Beweidung schwerpunktmäßig als Problem bewertet. So schreibt der Verfasser des schweizerischen Tagfalter-Verbreitungsatlasses über Gefährdungsfaktoren von *Lycaena helle* Ende der 1980er Jahre: „Die Hauptgefahren, die die letzten Populationen dieser Art bei uns bedrohen, sind die Entwässerung und das Zertrampeln der Wirtspflanzen durch weidendes Vieh“ (GONSETH 1987: 171).

Die vorgestellten Ergebnisse lassen jedoch darauf schließen, dass extensivere Beweidungssysteme – wie im Untersuchungsgebiet zumindest zum Teil noch großflächig praktiziert – von *Lycaena helle* nicht nur toleriert werden, sondern die Art sogar fördern bzw. zu ihrer Erhaltung in einem größeren Bezugsraum wesentlich beitragen können. Denn Beweidung ist eine erfolgreich praktizierte und relativ kostengünstige Möglichkeit zur Offenhaltung der Landschaft und damit der Lebensräume von *Lycaena helle*.

Die meisten im Untersuchungsgebiet besiedelten Standorte sind prinzipiell waldfähig und würden ohne jegliche Nutzung langfristig zu großen Teilen als Habitats entfallen. Was also wären die Alternativen für eine Beweidung?

Die Mähwiesennutzung stellt nach derzeitiger Kenntnis keine geeignete Alternative dar. Mehrschürige Mähwiesen spielen im Gegensatz zu beweideten Habitats und Brachen im Untersuchungsgebiet nur eine sehr untergeordnete Rolle als Habitat, zumal hier allenfalls nach intensiver Suche einzelne oder keine Ei- bzw. Raupenfunde gelangen. Die Frage, warum gemähte Bestände für die Art ungünstig sind, wird u. a. bereits von FISCHER (1998) angesprochen, jedoch ohne eine entsprechende Klärung. Eine Hypothese wäre, dass schon bei der Eiablage aus strukturellen oder mikroklimatischen Gründen großflächige, homogene Wiesen von den Weibchen gemieden oder lediglich randlich einbezogen werden. Dies passt zu den Ergebnissen von DREWS & FECHNER (1996: 122), die u. a. ausführen: „Sogar im genutzten Teil des Tales konnten Eiablagen gefunden werden. Je weiter man sich jedoch in die genutzte Fläche hineinbegibt, desto weniger Eiablagen sind zu entdecken. In den Untersuchungsquadraten des frischen montanen *Arrhenatheretum elatioris*, die mitten im genutzten Bereich liegen, waren keine Eier abgelegt worden, obwohl gerade hier der Knöterich in einer sehr hohen Deckung von 80 % und von guter Vitalität stand“. Die Situation einer zweibrütigen Population in Deutschland (Mecklenburg-Vorpommern, Talmoorwiesen bei Ueckermünde), bei der Eifunde auch im zweiten Hochstand gemähter Flächen gelangen (HENNICKE 1996), ist dagegen sicherlich nicht auf die Verhältnisse im Entlebuch übertragbar. Interessant ist in diesem Zusammenhang, dass HENNICKE (1996: 129–130) für die dortigen Flächen als Pflegemaßnahme auch „lockere Beweidung“ erwägt. Neben dem Einfluss struktureller oder mikroklimatischer Parameter wäre zu diskutieren, ob die Überlebenschancen der Präimaginalstadien bei Juni- oder Juli-Mahd gering sein könnten. Dann wären Mähwiesen selbst bei massenhaftem Vorkommen von Schlangenknöterich nur so genannte »sink-Habitats«, die Individuen »verschlucken« und bei einbrütigen Populationen wie denen der Schweiz selbst bei Belegung nicht in relevantem Umfang zur Reproduktion beitragen. Die nahe verwandten Arten *L. tityrus* und *L. hippothoe* kommen allerdings gut mit extensiven Formen der Mahd zurecht. Die letztgenannte Art tritt im

Untersuchungsgebiet Entlebuch mit hoher Stetigkeit in ein- bis zweischürigen Wiesen auf und belegt ihre Wirtspflanze (hier: *Rumex acetosa*) im gleichen jahreszeitlichen Aspekt. Gerade im Vergleich mit dieser Art wäre eine deutlich erhöhte Mortalität der Raupen von *L. helle* als Folge einer Mahd nicht ohne weiteres plausibel. Dagegen könnte die unterschiedliche Präimaginalphänologie ab dem Sommer eine Rolle spielen, denn im Gegensatz zu *L. hippothoe* verpuppt sich *L. helle* bereits ab Juli (s. SBN 1994) und ist dann in einbrütigen Populationen eventuell auf eine gut ausgeprägte Streuschicht angewiesen, die regelmäßig gemähten Flächen im Allgemeinen fehlt. DREWS & FECHNER (1996: 139) konnten im Freiland Anfang August zwei Gürtelpuppen finden, die an totem Pflanzenmaterial der Streuschicht angeheftet waren.

Die meisten Wälder des Untersuchungsgebietes sind „dicht“ und daher nicht für *Lycaena helle* als Habitat geeignet. *Lycaena helle* ist aber an ausreichend besonnten Stellen oder Lichtungen mit Vorkommen von Schlangenknöterich auch im Waldverband zu finden. Insgesamt konnten nur 5 solcher Waldhabitate untersucht werden, so dass eine genauere Skalierung ihres Stellenwertes nicht möglich ist. Lichte Waldstandorte könnten jedoch als „Primärhabitat“ eine relativ große Bedeutung aufweisen und durch dynamische Prozesse wie Schneebruch und Wildverbiss, aktuell auch Borkenkäfer, gefördert werden. Entscheidend ist hierbei die Frage, ob die jeweiligen standörtlichen Bedingungen ein Vorkommen der Raupenfraßpflanze zulassen. Auch im bayerischen Voralpenland war *Lycaena helle* „wohl ursprünglich ein Bewohner von Lichtlücken in Bruch- und Auwäldern“ (NUNNER 1995: 136; s. auch Beitrag von NUNNER 2006). Es kann jedoch davon ausgegangen werden, dass das Habitangebot für *L. helle* bei weitgehender Nutzungsaufgabe und Bewaldung gegenüber der heutigen Situation wesentlich reduziert würde.

Eine erfolgreiche Reproduktion ist innerhalb der Weiden im Entlebuch zu erwarten, vor allem im Bereich unterbeweideter Stellen mit speziellen standörtlichen oder strukturellen Gegebenheiten wie Rinnen, Bachufern, zwischen Felsblöcken oder an Geilstellen, an denen Eier mit überraschend hoher Stetigkeit innerhalb der Weidekomplexe festgestellt werden konnten. Für die erfolgreiche Reproduktion innerhalb von Weiden spricht neben der hohen Fundstetigkeit auch die Beobachtung mehrerer frisch geschlüpfter Falter in den Weiden in relativ weiter Entfernung zu Habitaten außerhalb.

Intensivere Weidesysteme, die keine oder kaum unterbeweidete Strukturen aufweisen oder mit anderen Arten betrieben werden, können – vor allem im Falle kleinerer und lokal eng begrenzter Bestände – vermutlich zum Erlöschen von *Lycaena helle* führen. So führt FALKENHAHN (1995: 43ff.) aus, dass nach dem Durchtrieb einer Schafherde für einen Zeitraum von rund 2 Wochen keine Falter in vorher zahlreich besiedelten Flächen mehr angetroffen werden konnten und später offensichtlich eine »Re-Kolonisation« von anderen Flächen (hier Grabenränder in geringer Entfernung) aus erfolgen musste. Wäre eine Vorkommensfläche großräumig isoliert, so könnte ein solches Ereignis zum massiven Rückgang oder letztendlich zum dortigen Erlöschen der Art führen. Eine solche Situation ist im Entlebuch jedoch nicht gegeben. Hier ist von einer großen Population, vermutlich von einem als Metapopulation strukturierten Vorkommen mit zahlreichen »patches«, davon viele auch innerhalb von Weiden, auszugehen. Selbst bei punktuellen Totalausfällen durch zeitlich ungünstige Pflegemaßnahmen oder eine zeitweise intensivere Beweidung besteht nur ein sehr geringes Risiko eines großräumigen Erlöschens.

Die Aufrechterhaltung und gegebenenfalls Ausdehnung einer extensiven Beweidung auf größerer Fläche im Entlebuch stellt für *Lycaena helle* nach Einschätzung der Autoren auf Basis der jetzt vorliegenden Daten kein Problem, sondern vielmehr eine besonders günstige Landschaftsentwicklung dar. Die weitgehende Aufgabe einer Beweidung oder eine Umstellung auf Mähwiesennutzung würden, gegebenenfalls auch mit begleitenden meliorierenden Maßnahmen (Entwässerung, Düngung, Reliefnivellierung), dagegen langfristig

weitaus eher ein Risiko für die Art bedeuten, da solche Szenarien mit Sicherheit zur deutlichen Abnahme der Zahl und Größe von Habitatpatches im Gebiet führen.

Wesentlich ist, auf meliorierende Maßnahmen und zu intensive Weidpflege zu verzichten und Besatz bzw. Umtrieb so auszurichten, dass auch langfristig unterbeweidete Strukturen innerhalb der Weidekomplexe existieren können.

Inwieweit eine ähnliche oder aber eine abweichende Situation bei weiteren Populationen der Art in der Schweiz gegeben ist sollte überprüft werden.

Danksagung

Die Untersuchungen wurden teilweise durch das genannte EU-Forschungsvorhaben finanziert. Für die Unterstützung durch das Biosphärenreservat Entlebuch, insbesondere die Erteilung einer Fahrgenehmigung sowie die Bereitstellung von Unterlagen möchten wir uns an dieser Stelle herzlich bedanken. Besonderer Dank gilt Metke Lilienthal und Gabriel Hermann für die Mitarbeit im Gelände und weitere Hilfe bei der Auswertung. Darüber hinaus möchten wir uns bei Sabine Thürig bedanken, die uns Material aus ihrer Diplomarbeit zur Verfügung gestellt hat, sowie bei Hans-Peter Wyman (Zollikofen) und Andreas Nunner (Tübingen) für Hinweise und hilfreiche Diskussionsbeiträge.

5 Literatur

- EBERT, G. & E. RENNWALD (Hrsg.) (1991): Die Schmetterlinge Baden-Württembergs. Bd. 2: Tagfalter II. – Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- DREWS, M. & S. FECHNER (1996): Beziehungen zwischen Vegetation und den Tagfalterarten Blauschillernder Feuerfalter (*Lycaena helle*, Denis & Schiffermüller 1775) und Randring-Perlmutterfalter (*Proclossiana eunomia*, Esper 1799) im Nonnenbachtal bei Blankenheim (Eifel). – Dipl.-Arb. Inst. f. Landwirtschaftliche Botanik, Univ. Bonn.
- FALKENHAHN, H.-J. (1995): Der Blauschillernde Feuerfalter in der hessischen Westerwaldgemeinde Breitscheid-Rabenscheid (Lahn-Dill-Kreis). – Unveröffentlichtes Gutachten im Auftrag des Regierungspräsidiums Gießen.
- FASEL, P. (1988): Faunistisch-ökologische Untersuchung eines montanen Magerweidenkomplexes im NSG Fuchskaute, Hoher Westerwald. – Fauna Flora Rheinland-Pfalz 5: 180–222.
- FISCHER, K. (1998): Zu Fekundität, Fertilität und Präimaginalbiologie des Blauschillernden Feuerfalters *Lycaena helle* (Lepidoptera: Lycaenidae). – Verhandlungen des Westdeutschen Entomologentages 1997: 167–176.
- FISCHER, K., BEINLICH, B. & H. PLACHTER (1999): Population structure, mobility and habitat preferences of the Violet Copper *Lycaena helle* (Lepidoptera: Lycaenidae) in Western Germany: implications for conservation. – Journal of Insect Conservation 3: 43–52.
- GONSETH, Y. (1987): Verbreitungsatlas der Tagfalter der Schweiz (Lepidoptera Rhopalocera) mit Roter Liste. – Documenta Faunistica Helvetiae 6: 1–242.
- HASSELBACH, W. (1985): *Lycaena helle* – die Zucht einer in der Bundesrepublik Deutschland vom Aussterben bedrohten Art (Lep.: Lycaenidae). – Entomologische Zeitschrift 95: 70–76.
- HENNICKE, M. (1996): Entdeckung eines Vorkommens von *Lycaena helle* Schiff. in Mecklenburg-Vorpommern (Lep., Lycaenidae). – Entomologische Nachrichten und Berichte 40 (2): 129–130.
- HERMANN, G. (2006): Präimaginalstadien-Suche als Nachweismethode für Tagfalter – Rahmenbedingungen, Chancen, Grenzen. In: FARTMANN, T. & G. HERMANN (Hrsg.): Larvalökologie von Tagfaltern und Widderchen in Mitteleuropa. – Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für

- Naturkunde **68 (3/4)**: 223–231.
- HERMANN, G. & R. STEINER (1998): Eiablagehabitat und Verbreitung des Violetten Feuerfalters (*Lycaena alciphron*) in Baden-Württemberg (Lepidoptera, Lycaenidae). – *Carolinea* **56**: 99–102.
- KISER, K. (1987): Tagaktive Grossschmetterlinge als Bioindikatoren für landwirtschaftliche Nutzflächen der Zentralschweizer Voralpen. Eine ökologisch-faunistische Erhebung im Sarneraa-Tal, Kanton Obwalden, Schweiz, 1981-1985 (Lepidoptera: Diurna und heliophile Macroheterocera). – *Entomologische Berichte Luzern, Supplement* **1987**: 1–138.
- MARTI, E. (1976): Die Land- und Alpwirtschaft im Kanton Luzern. In: ABTEILUNG FÜR LANDWIRTSCHAFT DES EIDGENÖSSISCHEN VOLKSWIRTSCHAFTSDEPARTEMENTS (Hrsg.): *Schweizerischer Alpka-taster*. – Bern.
- MEYER, M. & T. HELMINGER (1994): Untersuchungen zu einer Population von *Lycaena helle ardu-niae* Meyer, 1980 im nordwestlichen Ösling (Lepidoptera, Lycaenidae). – *Bulletin de la Société des Naturalistes Luxembourgeois* **95**: 315–326.
- NUNNER, A. (1995): Zur Autökologie von *Boloria eunomia* (Esper 1799) und *Lycaena helle* ([Denis & Schiffermüller] 1775) (Lepidoptera: Rhopalocera) im bayerischen Alpenvorland. – *Dipl.-Arb. Fakultät f. Biologie, Univ. Tübingen*.
- NUNNER, A. (2006): Zur Verbreitung, Bestandsituation und Habitatbindung des Blauschillernden Feuerfalters (*Lycaena helle* D. & S. 1775) in Bayern. In: FARTMANN, T. & G. HERMANN (Hrsg.): *Larvalökologie von Tagfaltern und Widderchen in Mitteleuropa*. – *Abhandlungen aus dem West-fälischen Museum für Naturkunde* **68 (3/4)**: 153–170.
- SBN – SCHWEIZERISCHER BUND FÜR NATURSCHUTZ (1994): *Tagfalter und ihre Lebensräume. Arten, Gefährdung, Schutz*. 4. Aufl. – Fotorotar AG, Egg/ZH.
- THÜRIG, S. (2005): *Sömmerungsflächen und Biotopschutz in der UNESCO Biosphäre Entlebuch*. – *Diplomarbeit*.
- TONNE, F. (1954): *Besser bauen mit Besonnungs- und Tageslicht-Planung*. Teil 1: Text, Teil 2: Abbil-dungen, Kurvenblätter, Diagrammscheiben. – Hofmann Verlag, Schorndorf.

Anschriften der Verfasser:

Roland Steiner und Jürgen Trautner
Arbeitsgruppe für Tierökologie und Planung
Johann-Strauß-Str. 22
D-70794 Filderstadt
E-Mail: info@tieroekologie.de
Internet: www.tieroekologie.de

Anne-Catherine Grandchamp
Eidgenössische Forschungsanstalt WSL
Ökologische Genetik
Zürcherstraße 111
CH-8903 Birmensdorf
E-Mail: anne.grandchamp@wsl.ch



Nunner, A. (2006): Zur Verbreitung, Bestandssituation und Habitatbindung des Blauschillernden Feuerfalters (*Lycaena helle*) in Bayern. – In: Fartmann, T. & G. Hermann (Hrsg.) (2006): Larvalökologie von Tagfaltern und Widderchen in Mitteleuropa. Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde. Heft 68 (3/4): 153–170.

Zur Verbreitung, Bestandssituation und Habitatbindung des Blauschillernden Feuerfalters (*Lycaena helle*) in Bayern

Andreas Nunner, Tübingen

Abstract: Distribution, status and habitat preferences of the Violet Copper (*Lycaena helle*) in Bavaria.

This report describes the distribution, status and habitat preferences of the critically endangered Violet Copper (*Lycaena helle* [Denis & Schiffermüller, 1775]) in Bavaria. After a strong decline during the last century, the distribution is now restricted to the pre-alpine region of Southern Bavaria, where the species is known from nearly 70 locations. Recently, a single population was discovered in the Bavarian Alps near Garmisch-Partenkirchen. Discontinuity in the regional range and differences in population dynamics on a local scale indicate a metapopulation structure in *L. helle*.

The monophagous species is strongly dependent on the occurrence of Knotgrass (*Bistorta officinalis*), which seems to be the only host plant in Central Europe. Deposition of eggs was observed at places with different conditions relating to the parameters of insolation and moistness of the soil. This kind of non-selective egg-laying behaviour is regarded as a risk spreading strategy.

Typical habitats in Southern Bavaria are abandoned moist meadows or litter meadows in moorland. The main plant communities used as larval habitats belong to moist or wet mesotrophic and eutrophic meadows (*Calthion*), *Molinia caerulea*-meadows (*Molinion*) and moist or wet tall herb communities (*Filipendulion*). Some colonies are known from transition mires and open fen and bog woods. Two thirds of all colonies are situated in abandoned peat banks formerly used by farmers.

Due to the strong dependence of the adult butterflies on warm and sheltered locations, shrubs or trees can be regarded as essential habitat requirements. Thus the habitats of the species are usually situated in the vicinity of forests or in clearings. A continuous cold local climate during the winter months, which is typical for clearings, might be another reason explaining the preference of *L. helle* for those habitats. In most cases *L. helle* is found in abandoned moist grasslands or in wetlands which are irregular mown. The reasons for the preference for fallow areas are not completely understood. The habitats of the species are threatened by afforestation, succession, drainage and enrichment of nutrients. In many places the small size of habitat patches increases the risk of extinction. The instability of the secondary habitats currently colonized by *L. helle* requires some kind of habi-

tat management for long term conservation. Due to the fact that the larval stages might be affected by mowing, a kind of rotational mowing system is recommended. Areas with trees and shrubs should be preserved as they are an essential habitat requirement. Grazing might be an alternative management for the conservation of open wet grasslands, and therefore its influence on *L. helle* should be tested in the pre-alpine region.

Zusammenfassung

Der Blauschillernde Feuerfalter zeigt in Bayern eine rückläufige Bestandsentwicklung während der vergangenen einhundert Jahre, aktuelle Vorkommen sind nur noch aus Südbayern bekannt. Der Verbreitungsschwerpunkt ist das voralpine Hügel- und Moorland mit knapp 70 Fundorten, erst vor wenigen Jahren wurde außerdem ein Vorkommen im Alpenraum bei Garmisch-Partenkirchen entdeckt. Das südbayerische Verbreitungsareal ist diskontinuierlich besiedelt und lässt sich in neun verschiedene Teilareale gliedern. Aufgrund der regionalen Verbreitungsmuster sowie einzelnen Beobachtungen zur Bestandsdynamik kann angenommen werden, dass *L. helle* im bayerischen Voralpenland Metapopulationen ausbildet.

Nach derzeitigen Kenntnissen verhält sich *L. helle* in Bayern weitgehend monophag und ist stark an das Vorkommen des Schlangenknöterichs (*Bistorta officinalis*) als Wirtspflanze gebunden. In Bezug auf die Parameter Bodenfeuchte und Besonnung wird bei der Eiablage ein relativ großes Spektrum unterschiedlicher Standorte genutzt. Das unselektive Eiablageverhalten der Weibchen wird als Strategie zur Risikostreuung interpretiert.

Bei den Larvalhabitaten in Südbayern handelt es sich in der Regel um Brachflächen in Mooregebieten, die hinsichtlich ihrer Vegetation zumeist den Feuchtwiesen-Gesellschaften (*Calthion*), feuchten Hochstaudenfluren (*Filipendulion*), Pfeifengraswiesen (*Molinion*) oder Großseggen-Gesellschaften (*Magnocaricion*) zugeordnet werden können. Daneben sind auch vereinzelte Vorkommen in Übergangsmooren und lichten Moorwäldern bekannt. Zwei Drittel aller Fundorte machen aufgelassene bäuerliche Handtorfstiche aus. Windschutz liefernde Gehölze spielen als Habitatrequisiten eine zentrale Rolle, da die Imagines eine deutliche Präferenz für windgeschützte, mikroklimatisch begünstigte Stellen aufweisen. Die Habitate von *L. helle* befinden sich deshalb in der Regel an Waldrändern oder auf Waldlichtungen oder weisen größere Gehölzanteile in der Fläche auf. Hinzu kommt, dass Waldlichtungen im Gegensatz zum Offenland ein ausgeglicheneres Lokalklima während des Winters aufweisen, was für die Überwinterung von großer Bedeutung sein könnte. Die Larvalhabitate im bayerischen Alpenvorland unterliegen in der Regel keiner Nutzung oder werden nur gelegentlich im Rahmen von Pflegemaßnahmen gemäht. Die Ursachen dieser scheinbaren Bindung an Bracheflächen sind im Detail noch ungeklärt.

Wichtige Gefährdungsursachen der aktuellen Vorkommen sind Aufforstungen, Ablagerungen, Eutrophierung und Sukzession. Zudem führt die Kleinflächigkeit zahlreicher Habitate zu einem erhöhten Aussterberisiko einzelner Kolonien.

L. helle besiedelt heute in Bayern überwiegend Sekundärlebensräume, deren Erhalt langfristig nur durch Pflegemaßnahmen gesichert werden kann. Da die Präimaginalstadien möglicherweise mahdempfindlich sind, wird ein Habitatmanagement in Form einer Rotationsbrache mit partieller Mahd empfohlen. Gehölzstrukturen als Windschutz müssen im Rahmen von Pflegemaßnahmen unbedingt erhalten bleiben. Die Eignung einer extensiven Rinderbeweidung von Feuchtgebieten als Nutzungsalternative zur Mahd sollte auch in bayerischen Mooregebieten mit Vorkommen von *L. helle* geprüft werden.

1 Einleitung

Der Blauschillernde Feuerfalter gilt in ganz Europa mit Ausnahme von Skandinavien und Finnland als eine seltene Tagfalterart mit stark disjunktem Verbreitungsareal (HIGGINS & RILEY 1978, MEYER 1981). In Deutschland besitzt *L. helle* aktuelle Vorkommen in Mecklenburg-Vorpommern, Nordrhein-Westfalen, Hessen, Rheinland-Pfalz, Baden-Württemberg und Bayern. Bundesweit und in allen Bundesländern mit aktuellen Vorkommen wird der Blauschillernde Feuerfalter als „vom Aussterben bedroht“ eingestuft (PRETSCHER 1998). Wegen des hohen Gefährdungsgrades ist die Art in mehreren Bundesländern Bestandteil von Artenhilfsprogrammen, so zum Beispiel in Baden-Württemberg (HOFMANN 1997) und Bayern (ANWANDER 2001). Ausgestorben ist *L. helle* mittlerweile in Berlin, Brandenburg, Niedersachsen, Sachsen, Sachsen-Anhalt und Thüringen (Übersicht in SETTELE et al. 1999). Mit der Aufnahme in die Anhänge II und IV der FFH-Richtlinie im Rahmen der Osterweiterung der Europäischen Union (BALZER et al. 2004) ist zu erwarten, dass *L. helle* noch stärker in das Blickfeld des naturschutzfachlichen Interesses rücken wird.

Innerhalb seines mitteleuropäischen Verbreitungsgebietes besitzt *L. helle* einen Verbreitungsschwerpunkt im bayerischen Alpenvorland. Die südbayerischen Vorkommen sind mittlerweile von anderen mitteleuropäischen Populationen isoliert und unterliegen somit bereits eigenständigen populationsdynamischen und evolutionsbiologischen Prozessen. Die Imagines des südbayerischen Verbreitungsareals zeigen große Ähnlichkeit mit der aus der Schweiz beschriebenen Subspezies *L. helle hellesimilis*, wobei die Zugehörigkeit zu dieser Form noch nicht definitiv geklärt ist (MEYER 1980, 1981).

Trotz dieser hohen artenschutzfachlichen Relevanz gibt es keine ausführlichere Darstellung der Verbreitung und Ökologie des Blauschillernden Feuerfalters in Bayern. Insbesondere zur Habitatbindung liegen nur wenige Veröffentlichungen vor, einige kurz gehaltene Angaben finden sich bei OSTHELDER (1925), WEIDEMANN (1995), NUNNER & WALTER (1999) oder ANWANDER (2001). Einen ersten Überblick zur aktuellen Verbreitung gibt der auf Basis der Artenschutzkartierung Bayern erstellte Arbeitsatlas Tagfalter (LFU 2001).

Der vorliegende Beitrag möchte den derzeitigen Kenntnisstand zur Verbreitung und Ökologie von *L. helle* in Bayern zusammenfassen und den weiteren Forschungsbedarf aufzeigen. Er beruht auf der Auswertung der Diplomarbeit des Autors (NUNNER 1995), zahlreichen Exkursionen zu Fundstellen von *L. helle* in den letzten zehn Jahren sowie den Daten der Artenschutzkartierung Bayern, die freundlicherweise vom Bayerischen Landesamt für Umweltschutz zur Verfügung gestellt wurden. Darüber hinaus wurden die eigenen Beobachtungen durch Angaben weiterer Schmetterlingsexperten ergänzt.

2 Verbreitung und Bestandsituation in Bayern

2.1 Aktuelle Verbreitung

Das aktuelle Verbreitungsareal von *L. helle* in Bayern beschränkt sich nach dem derzeitigen Kenntnisstand auf einen von der Iller nach Westen und der Isar nach Osten begrenzten Ausschnitt des voralpinen Hügel- und Moorlandes mit den Naturräumen Iller-Vorberge, Lech-Vorberge und Ammer-Loisach-Hügelland (Abb. 1). Hinzu kommt ein erst 2002 entdeckter Fundort im Naturraum Niederwerdenfelser Land bei Garmisch, der bereits in den Schwäbisch-Oberbayerischen Voralpen gelegen ist.

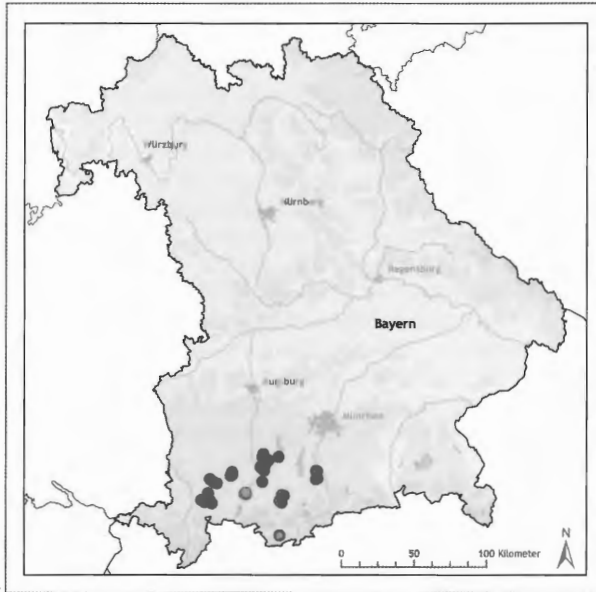


Abb. 1: Aktuelle Verbreitung des Blauschillernden Feuerfalters in Bayern (Fundorte 1990–2005). Die derzeit bekannten Fundstellen konzentrieren sich auf die Westhälfte des voralpinen Hugel- und Moorlandes zwischen Iller und Isar.

Die Hohenverbreitung der aueralpinen Fundorte reicht von 590 bis 900 m NN, der bislang einzige Fundort im bayerischen Alpenraum befindet sich bei Garmisch-Partenkirchen auf 1300 m NN.

Seit 1990 wurde der Blauschillernde Feuerfalter in Bayern an ca. 70 Fundorten nachgewiesen, die sich auf 14 Messtischblatter und 18 Messtischblattquadranten verteilen. Einige der aktuell noch besiedelten Regionen erwahnte bereits OSTHELDER (1925), so die Vorkommen bei Beuerberg, Landkreis Bad Tolz, die Vorkommen in der Moorregion bei Murnau sudlich des Staffelsees sowie die Vorkommen im Kemptener Wald bei Jodbad Sulzbrunn. Im uberregionalen Vergleich ist das bayerische Voralpenland nach dem Westerwald die am starksten von *L. helle* besiedelte Region in Deutschland und stellt damit auch ein international bedeutendes Verbreitungszentrum der Art in Mitteleuropa dar.

2.2 Ursachen der diskontinuierlichen Verbreitung

Das inselartige Verbreitungsmuster in Zentral- und Westeuropa mit Beschrankung der Vorkommen auf uberwiegend montane Regionen der Alpen, Voralpen, Pyrenaen und verschiedene Mittelgebirge kennzeichnet *Lycaena helle* als Reliktart fruherer Kalteperioden. Die Art ist aber kein Faunenelement der Tundra und somit kein Glazialrelikt im engeren Sinn, sondern kann treffender als Postglazialrelikt charakterisiert werden, das sein heutiges Verbreitungszentrum in der subarktisch-eurosibirischen Waldzone hat (VARGA 1977, MEYER 1981).

Die Frage der diskontinuierlichen Verbreitung von *Lycaena helle* im Voralpenland lasst sich uber den bisherigen Kenntnisstand zur Arealgeschichte und Habitatbindung nicht ausreichend erklaren, zumal der Randring-Perlmutterfalter (*Boloria eunomia*), eine Art mit okologisch ahnlichen Anspruchen, in der Voralpenregion ein wesentlich groeres Verbrei-

tungsgebiet besitzt und um ein vielfaches häufiger ist. Augenscheinlich für *L. helle* geeignete Habitate sind im Alpenvorland nahezu in der gesamten Jungmoränenlandschaft anzutreffen, bleiben aber zumeist unbesiedelt. Vermutlich sind die klimatischen Bedingungen für *L. helle* im Alpenvorland allgemein suboptimal und begrenzen das Ausbreitungspotenzial. Eine wesentliche Rolle spielt sicher auch, dass der Blauschillernde Feuerfalter im Gegensatz zum Randring-Perlmutterfalter eine relativ geringe Ausbreitungsfähigkeit besitzt und bedingt durch die geringe Mobilität der Imagines neue Habitate nur in enger räumlicher Nachbarschaft besiedeln kann (BAGUETTE & NÈVE 1994, FISCHER et al. 1999). Vor diesem Hintergrund ist zu vermuten, dass sich das aktuelle bayerische Verbreitungsareal von *L. helle* weitgehend auf schon lange tradierte Vorkommen im Bereich ehemaliger Primärhabitats beschränkt.

2.3 Arealentwicklung

Trotz der vergleichsweise noch günstigen Verbreitungssituation im Voralpengebiet muss für ganz Bayern eine deutlich rückläufige Bestandsentwicklung in den letzten einhundert Jahren konstatiert werden. Aus allen übrigen Regionen mit historisch belegter Verbreitung ist die Art mittlerweile verschwunden. Hierzu zählt das nördliche Alpenvorland mit Fundmeldungen aus der Umgebung von München und Augsburg (OSTHELDER 1925, MEYER 1980) sowie die nordbayerischen Naturräume Oberpfälzisches Hügelland, Fränkisches Keuper-Lias-Land, Odenwald-Spessart-Südröhn und Frankenwald-Bayerisches Vogtland (ANE 1988).

Dagegen beruhen die zahlreichen Funde seit Beginn der 1990er Jahre im Voralpenraum auf einer gezielten Nachsuche an potenziell geeigneten Habitats und sind nicht als Indiz für eine regionale Bestandszunahme zu werten. Vielmehr ist zu vermuten, dass *L. helle* auch im voralpinen Hügelland- und Moorland Arealverluste erlitten hat. So konnten beispielsweise die von OSTHELDER (1925) erwähnten Vorkommen „Oberaudorf“, „Kirchsee bei Schaftlach“, „Oberammergau gegen Ettal“ oder „Umgebung von Miesbach“ nicht mehr bestätigt werden.

2.4 Populationsstruktur auf Landschaftsebene

Das aktuelle südbayerische Areal von *L. helle* lässt sich aufgrund des räumlichen Beziehungsgefüges in mehrere regionale Verbreitungsgebiete bzw. Regionalpopulationen gliedern. Definiert man als eigenständige Verbreitungsgebiete solche, die eine Distanz von mehr als 8 Kilometer Luftlinie zum nächsten Vorkommen aufweisen, ergeben sich 9 verschiedene Teilareale mit deutlichen Unterschieden in der Anzahl der Fundorte (FO): Nördlicher Pfaffenwinkel (29 FO), Peiting (1 FO), Bernbeuren (8 FO), Kaufbeuren (3 FO), Aitrang (7 FO), Kemptener Wald (14 FO), Geretsried (6 FO), Staffelsee-Murnauer Moos (3 FO), Garmisch (1 FO).

Im Bereich solcher Teilareale finden sich zumeist einzelne bis zahlreiche Kolonien mit enger räumlicher Beziehung, d.h. die einzelnen Habitate sind zumeist nur wenige hundert Meter bis wenige Kilometer (0,2 bis 2,5 km) voneinander entfernt. Aufgrund der regionalen Verbreitungsmuster kann angenommen werden, dass der Blauschillernde Feuerfalter im bayerischen Voralpenland Metapopulationen ausbildet, wie es bei der Mehrzahl der Tagfalterarten mit spezifischen Habitatansprüchen der Fall ist (THOMAS 1995, SETTELE et al. 1999) und es auch für die Vorkommen von *L. helle* im Westerwald beschrieben wird (FISCHER et al. 1999). Auch wenn langfristige Untersuchungen zur räumlichen Dynamik der südbayerischen Populationen von *L. helle* bislang fehlen, zeigen stichprobenartige Kontrollen, dass insbesondere sehr kleinflächige Habitate sowie Habitate am Rand der

Verbreitungszentren nicht regelmäßig besetzt sind. Ebenso deuten die nicht systematisch erhobenen Beobachtungen zur Abundanz der Falter auf eine asynchrone Bestandsentwicklung in nur wenige Kilometer voneinander entfernten Kolonien hin, was ebenfalls als Charakteristikum von Metapopulationen zu werten ist (REICH & GRIMM 1996).

2.5 Populationsgrößen

Eine systematische Untersuchung der Bestandsgrößen der südbayerischen Vorkommen von *L. helle* steht noch aus. Bestandsschätzungen im Rahmen einer Standardisierten Populationsprognose (SPP) in zwei Moorgebieten im nördlichen Pfaffenwinkel ergaben Populationsgrößen von 100–250 Individuen bzw. 160–420 Individuen bei einer Habitatfläche von 2 bzw. 4 ha (NUNNER & WALTER 1999). Die Standardisierte Populationsprognose kam zu der Einschätzung, dass die Populationen von *L. helle* in beiden Untersuchungsgebieten selbst bei konstanten Habitatbedingungen nicht als langfristig gesichert erachtet werden können.

Auch die für die übrigen Gebiete in Südbayern vorliegenden Angaben zu den beobachteten Faltermengen zeigen, dass zum einen sehr große Unterschiede in den Bestandszahlen zwischen den Kolonien, zum anderen auch ausgeprägte Populationsgrößenschwankungen an den Flugorten bestehen. An etwa drei Viertel der Fundorte tritt die Art normalerweise in nur kleinen Beständen auf, mit 2–10, seltener 11–20 Imagines bei einer Begehung. In Jahren mit günstiger Populationsentwicklung wurden in einigen Kolonien aber auch Tageswerte zwischen 50 und 200 Individuen registriert. Die maximal beobachteten durchschnittlichen Falterdichten liegen bei ca. 5 Ind./100 m².

3 Wirtspflanzen

3.1 Wirtspflanzenspektrum

Im bayerischen Voralpenland ist der Schlangenknöterich (*Bistorta officinalis*) durch mehrere hundert Ei- und Raupenfunde als mit Abstand wichtigste Eiablage- und Raupennahrungspflanze gut belegt (Anwander & Hehl n.p. sowie eig. Beob.). In der Literatur werden außerdem Großer Sauerampfer (*Rumex acetosa*), Kleiner Sauerampfer (*R. acetosella*) und Knöllchen-Knöterich (*Bistorta viviparum*) als weitere Wirtspflanzen in Europa genannt (HENRIKSEN & KREUTZER 1982, WIKLUND 1984, BINK 1992). Dies gilt insbesondere für Skandinavien, da der Schlangenknöterich dort nicht indigen ist und nur vereinzelt in Folge von Ansalbung auftritt (MEUSEL et al. 1965).

Bislang gibt es keine Indizien, dass *L. helle* in Bayern neben *B. officinalis* noch andere Wirtspflanzen nutzt. Eine stichprobenartige Suche an ca. 200 Pflanzen des Großen Sauerampfers in einem Habitat im nördlichen Pfaffenwinkel blieb ohne Erfolg. Bei in kleinem Umfang durchgeführten Zuchten von *L. helle* verweigerten die Raupen *R. acetosa* sogar als Nahrung (NUNNER 1995). An einigen Flugstellen des Blauschillernden Feuerfalters kommen außerdem die potenziellen Wirtspflanzenarten *Polygonum viviparum* und *Rumex acetosella* vor. Eine größere Bedeutung als Raupennahrungspflanzen ist dort wegen der kleinen Bestände dieser Pflanzenarten zwar nicht zu erwarten, andererseits ist eine vereinzelte Nutzung noch nicht völlig auszuschließen.

Nach den derzeitigen Kenntnissen zum Wirtspflanzenspektrum ist *L. helle* in Bayern stark an das Vorkommen des Schlangenknöterichs gebunden und damit als „monophage“ Art einzustufen, was den Angaben in der Literatur für die meisten Vorkommen in Mittel- und

Westeuropa entspricht (MALICKY 1969, MEYER 1981, EBERT & RENNWALD 1991, SBN 1991, WEIDEMANN 1995, BÜCK 1996, DREWS & FECHNER 1996, FISCHER 1996). Lediglich RÉAL (1962d) berichtet von einer Population im Zentralmassiv, die vermutlich ausschließlich an großen *Rumex*-Arten (*R. aquaticus*, *R. alpinus*) lebt.

3.2 Standorte der Eiablagepflanzen

Eine genauere Charakterisierung der Standorte der Eiablagepflanzen liegt für die Population der Apfeldorfer Moore im Nördlichen Pfaffenwinkel vor (NUNNER 1995, vgl. Tab. 1). Die Mehrzahl der Eier wurde in gehölznahen Bereichen gefunden, die eine zumeist „bultige“ Vegetationsstruktur mit Grashorsten aufwiesen. Hinsichtlich des Parameters „Beschattung“ zeigte sich eine Häufung von Eifunden im besonnten bis halbschattigen Bereich, daneben wurden aber auch stark besonnte und vollschattige Wuchsorte des Schlangenknöterichs als Larvalhabitate genutzt. Eindeutige Präferenzen für bestimmte Standorteigenschaften können aufgrund dieser Untersuchung nicht benannt werden, da keine Notierung der Ausprägung der Standortparameter für Kontrollen ohne Präimaginalfunde erfolgte.

Auch wenn die standörtlichen Präferenzen bei der Eiablage bislang noch unzureichend erforscht sind, zeigt die Untersuchung in den Apfeldorfer Mooren sowie zahlreiche Funde von Präimaginalstadien aus anderen bayerischen Habitaten, dass eine Streuung der Eier über eine größere Bandbreite verschiedener Standorte erfolgt, entsprechend des Standortpotenzials der Wirtspflanze:

- zumeist feuchte bis frische, z. T. auch nasse oder wechselfeuchte Standorte; im Extremfall sogar wechselfeuchte Stellen auf stark entwässerten Torfböden (Grabenränder, Torfstichkanten);
- überwiegend sonnige bis halbschattige Standorte, z.T. aber auch stark beschattete Stellen unter Bäumen;
- Grundblätter von kräftigen, blühfähigen Pflanzen, aber auch einzelne, kleine Grundblätter steriler Pflanzen;
- frei zugängliche Grundblätter in niederwüchsiger Vegetation oder in Dominanzbeständen von *B. officinalis*, aber auch zwischen Hochstauden versteckte, schwer zugängliche Grundblätter.

Die für die südbayerischen Vorkommen festgestellte insgesamt große Nischenbreite der Eiablagestandorte von *L. helle* decken sich gut mit den Beobachtungen bei anderen Populationen in Mitteleuropa. Eiablegende Weibchen von *L. helle* aus den luxemburgischen Ardennen ließen keine Bevorzugung bestimmter Habitatnischen oder besonders kräftiger bzw. feucht stehender Futterpflanzen erkennen, vielmehr erfolgte die Eiablage sowohl im trockenen wie im feuchten Bereich (MEYER & HELMINGER 1994). Die belegten Pflanzen waren entweder frisch und kräftig oder leicht vertrocknet und wenig vital. In der Westeifel führte BÜCK (1996) umfangreiche Erhebungen zu Standort- und Strukturparametern von Präimaginalhabitaten und Eiablagepflanzen durch. Dabei stellte er ebenfalls kaum eindeutige Präferenzen für bestimmte Strukturparameter fest. Ein geringerer Anteil an beschatteten Blättern mit Eifunden deutet darauf hin, dass *L. helle* bevorzugt sonnenexponierte Blätter belegt. BÜCK (1996) führt diese Präferenz allerdings darauf zurück, dass sich die Imagines vor allem in besonnten Bereichen aufhalten. Als Ursache für die Eiablage an tendenziell höheren Pflanzen gibt er stochastische Gründe an, da der Anflug der jeweils höheren Blätter innerhalb eines dichteren Bestandes am wahrscheinlichsten ist. Sicher belegt ist dagegen ein positiver Zusammenhang zwischen dem Deckungsgrad der Wirtspflanze und der Abundanz der Imagines bzw. der Anzahl der abgelegten Eier (BÜCK 1996, DREWS & FECHNER 1996, AGNES 2000).

Tab. 1: Standortparameter der Eiablagepflanzen von *Lycaena helle* ($n = 56$) in den Apfeldorfer Mooren, Landkreis Landsberg am Lech (aus NUNNER 1995).

Parameter	Klassen	Eier	
		Anzahl	Anteil [%]
Abstand zu Gehölzen [m]	< 5	40	71
	5–10	12	21
	> 10	4	7
Beschattung	vollsonnig	4	7
	sonnig	23	41
	halbschattig	23	41
	vollschattig	6	11
Habitattyp	Gebüsch	1	2
	Saum, gebüsch- u. grasreich	6	11
	Saum, gebüsch- u. staudenreich	2	4
	Saum, „bultig“ mit Grashorsten	39	70
	Saum, staudenreich	2	4
	Streuweise	6	11

Das unselektive Eiablageverhalten der Weibchen führt zu einer Streuung der Präimaginalstadien auf unterschiedliche Mikrohabitate innerhalb der Larvalhabitate und stellt möglicherweise eine Anpassung an jährlich wechselnde Witterungsverhältnisse dar. In Jahren mit kühlen und feuchten Sommern verläuft die Larvalentwicklung wahrscheinlich an stark besonnten, trockeneren und damit wärmebegünstigten Standorten erfolgreicher. In trockenen und heißen Jahren weisen vermutlich feuchte und nasse Standorte Vorteile auf, da große Anteile der Wirtspflanzenbestände an trockeneren Stellen vorzeitig vergilben oder wegen Austrocknung zumindest eine geringere Futterqualität aufweisen.

4 Habitate

Die nachfolgende Beschreibung der Habitate im aktuellen Verbreitungsgebiet von *L. helle* in Südbayern bezieht sich in erster Linie auf die Larvalhabitate, d.h. auf Wuchsbereiche des Schlangen-Knöterichs (*Bistorta officinalis*), die nachweislich zur Reproduktion genutzt werden. Auch die Imagines halten sich überwiegend im Bereich der Reproduktionshabitate auf. Im Detail nutzen sie aber auch angrenzende Biotoptypen oder in die Larvalhabitate eingelagerte Sonderstrukturen ohne Vorkommen der Wirtspflanze wie z.B. blütenreiche Niedermoorwiesen und Säume als Nektarhabitat oder Sträucher und Brennesselfluren als Sonnwarten. Letzteres betrifft insbesondere die männlichen Falter, die eine starke Bindung an thermisch begünstigte Standorte zeigen und bevorzugt stark besonnte und gleichzeitig windgeschützte Stellen als Reviere beziehen (NUNNER 1995). Das Spektrum der Mikrohabitate der Imagines ist somit um ein Vielfaches größer als die Bandbreite der Larvalhabitate.

4.1 Vegetationskundliche Eigenschaften der Larvalhabitate

Lycaena helle zeigt keine spezifische Bindung an einen speziellen Vegetationstyp, als Larvalhabitat eignen sich entsprechend der standörtlichen Präferenzen des Schlangenknoterichs vor allem Feuchtwiesen-Gesellschaften (*Calthion*), feuchte Hochstaudenfluren (*Filipendulion*) oder Pfeifengraswiesen (*Molinion*) (Tab. 2). Zumeist handelt es sich um Brache- und Versaumungsstadien von Nass- und Streuwiesen, die nicht immer einer bestimmten Pflanzengesellschaft zugeordnet werden können. Von größerer Bedeutung sind in einigen Gebieten außerdem auch Großseggen-Gesellschaften (*Magnocaricion*), die mit Pflanzenarten der Nasswiesen- und Hochstaudenfluren durchsetzt sind.

Die Larvalhabitate der meisten Lokalpopulationen setzen sich aus unterschiedlichen, miteinander verzahnten Vegetationstypen zusammen, insbesondere in aufgelassenen Torfstichgebieten reicht die Wuchsortpalette des Schlangenknoterichs von nassen, Übergangsmoorartigen Standorten mit Schnabelsegge, Fadensegge und Torfmoosen über hochstaudenreiche Versaumungsstadien von Bachdistel- und Pfeifengraswiesen an feuchten bis wechselfeuchten Stellen bis hin zu zeitweise stark austrocknenden Standorten an Torfstichkanten oder Grabenrändern. Das Vorkommen im bayerischen Alpenraum bei Garmisch lässt sich als präalpine Pfeifengraswiese mit Schwalbenwurzenzian beschreiben, durchmischt mit Arten der Kalkflachmoore und Nasswiesen (Kraus n.p.).

Sehr typisch für zahlreiche Fundorte des Blauschillernden Feuerfalters ist zudem eine Durchdringung der Wuchsbereiche des Schlangenknoterichs mit Grauweidengebüsch (*Salicion cinereae*), vor allem in Torfstichen oder an den Rändern von Fichten-Moorwäldern und Erlen-Bruchwäldern.

Im Vergleich mit anderen mitteleuropäischen Vorkommen zeigen die bayerischen Lebensräume in ihrer Vegetationsausprägung zum Teil deutliche Übereinstimmungen, allerdings ist das Spektrum der als Larvalhabitat genutzten Vegetationseinheiten größer und konzentriert sich nicht so stark auf Bestände des *Calthion* wie es beispielsweise in der Eifel und dem Westerwald der Fall ist (MEYER & HELMINGER 1994, BÜCK 1996, FISCHER 1996, AGNES 2000), sondern greift auch auf die Verbände *Molinion*, *Filipendulion* und *Magnocaricion* sowie Übergangsmoorgesellschaften und Moorwälder über. Optimalhabitate in der Eifel zeichnen sich ähnlich den bayerischen Vorkommen in Torfstichgebieten ebenfalls durch kleinräumige und abwechslungsreiche Vegetationsmosaiken aus, wobei der *Polygonum bistorta-Angelica sylvestris*-Gesellschaft eine zentrale Rolle als Larvalhabitat zukommt (BÜCK 1996). Vorkommen auf extensiven Heuwiesen der montanen Stufe mit *Bistorta officinalis* und *Geranium sylvaticum* wie sie von KISER (1987) für die Zentralschweizer Voralpen beschrieben werden, sind aus dem bayerischen Alpenraum noch nicht bekannt geworden.

4.2 Standörtliche, strukturelle und klimatische Eigenschaften der Habitate

Die häufigsten Standorte der südbayerischen Vorkommen von *L. helle* sind mittlerweile aufgelassene, bäuerliche Hand-Torstich-Komplexe, sie machen etwa zwei Drittel aller Fundorte aus. Typische Fundstellen sind außerdem die vom Mineralbodenwasser beeinflussten Randlagg-Zonen von Hoch- und Übergangsmooren oder versumpfte oder moorige Streuwiesenbrachen auf Waldlichtungen und an Waldrändern. Nahezu alle aktuell besiedelten Habitate sind durch anthropogenen Einfluss entstandene Ersatzlebensräume von Moor-, Bruch-, Sumpfwäldern bzw. Degradationsstadien von Hoch- und Übergangsmooren.

In Bezug auf die Bodenfeuchte lassen sich die Standorte überwiegend als nass, feucht oder wechselfeucht charakterisieren. Gerade in den Torfstichen greifen die Wuchsbereiche von *Bistorta officinalis* und mit ihnen auch die Larvalhabitate von *L. helle* auf zeitweilig stark austrocknende Standorte an den Torfstichkanten über, die durch Wechselfeuchniszeiger wie *Festuca ovina* agg. und *Galium verum* gekennzeichnet sind.

Tab. 2: Von *Lycaena helle* als Larvalhabitat genutzte Vegetationstypen in Südbayern (Nomenklatur der Syntaxa nach RENNWALD 2000).

Vegetationstyp	Verbreitung	Anmerkungen
Feuchtwiesen (<i>Calthion</i>)		
<i>Polygonum bistorta-Deschampsia cespitosa</i> -Gesellschaft	+	v.a. im nördlichen Pfaffenwinkel in Torfstichgebieten; z.T. recht trockene Bestände mit <i>Festuca ovina</i> agg.
Bachdistelwiese (<i>Cirsietum rivularis</i>)	++	insbesondere mit Hochstauden angereicherte Versaumungsstadien
Kohldistelwiese (<i>Angelico-Cirsietum oleracei</i>)	++	insbesondere mit Hochstauden angereicherte Versaumungsstadien
Waldsimsen-Sumpf (<i>Scirpetum sylvatici</i>)	+	
Pfeifengraswiesen (<i>Molinion</i>)		
<i>Molinietum caeruleae</i> , v.a. montane <i>Trollius</i> -Form u. präalpine Schwalbenwurzian-Pfeifengraswiesen an quelligen Standorten	+	Versaumungsstadien mit Arten des <i>Calthion</i> und <i>Filipendulion</i>
Hochstaudenfluren feuchter Standorte (<i>Filipendulion</i>)		
<i>Filipendula ulmaria</i> -Gesellschaft in Brachestadien von Streuwiesen	++	
Sumpfstorchschnabel-Mädesüßflur (<i>Filipendulo-Geranium palustris</i>)	+	z.B. an Bachufern, Gräben u. in Torfstichen
Baldrian-Mädesüßflur (<i>Valeriano-Filipenduletum palustris</i>)	+	z.B. an Bachufern, Gräben u. in Torfstichen
Giersch-Saumgesellschaften (<i>Aegopodion podagrariae</i>)		
Kreuzlabkraut-Saum (<i>Urtico-Cruciatetum</i>)	-	auf stark entwässerten Torfböden mit Auteutrophierung
Großseggenriede (<i>Magnocaricion</i>)		
Wunderseggenried (<i>Caricetum appropinquatae</i>)	+	artenreiche Ausprägungen mit Hochstauden u. Nasswiesenarten
Rispenseggenried (<i>Caricetum paniculatae</i>)	+	artenreiche Ausprägungen mit Hochstauden u. Nasswiesenarten
Nieder- und Zwischenmoore		
Schnabelseggenried (<i>Caricetum rostratae</i>)	+	z.B. in Torfstichen
Fadenseggenried (<i>Caricion lasiocarpae</i>)	+	
minerotropher Fichten-Birken-Spirken-Bruchwald	+	mit Torfmoosen, Zwergsträuchern, <i>Calthion</i> - und <i>Molinion</i> -Arten

Verbreitung/Bedeutung

++ : an zahlreichen Fundorten in verschiedenen Regionen

+ : zumindest lokal wichtige Bedeutung

- : nur lokal und auch hier untergeordnete Bedeutung

Hinsichtlich der topographischen Lage der besiedelten Moore handelt es sich um Geländemulden oder Becken der Jungmoränenlandschaft, seltener um Bachtäler. Auch wenn noch keine speziellen lokalklimatischen Messungen durchgeführt wurden, ist angesichts ihrer Lage anzunehmen, dass sich die Fundorte im bayerischen Alpenvorland durch ein ausgeprägtes kühl-feuchtes Mesoklima („Kaltluftsenken“) auszeichnen und beispielsweise einem erhöhten Risiko von Spätfrösten unterliegen.

Die Mehrzahl der Larvalhabitate zeichnet sich durch eine heterogene Vegetationsstruktur der Krautschicht aus, die insbesondere in Torfstichgebieten auf den kleinräumigen Wechsel unterschiedlicher Standorte und ein entsprechendes Mosaik verschiedener Pflanzengesellschaften zurückzuführen ist, zum anderen aber auch eine Folge des Brachliegens darstellt, welches einen bultigen Charakter der Krautschicht bewirkt.

Auffallend ist, dass sich nahezu alle südbayerischen Vorkommen an Waldrändern und auf Waldlichtungen befinden oder die Bestände des Schlangenknoterichs zumindest mit Feuchtgebüschchen durchsetzt sind. Der an die Lebensräume angrenzende Gehölzanteil beträgt mindestens 40 %, liegt aber zumeist darüber. Im Gegensatz zum Randring-Perlmutterfalter (*Boloria eunomia*), der ebenfalls *Bistorta officinalis* als Raupennahrungspflanze nutzt, wurde *L. helle* im bayerischen Verbreitungsareal bislang nicht auf offenen Feuchtbrachen ohne Gehölzanbindung nachgewiesen.

Die hier angeführten strukturellen und klimatischen Eigenschaften der bayerischen Habitate von *Lycaena helle* weisen große Übereinstimmungen mit den Vorkommen in anderen europäischen Regionen auf. Eine scheinbar deutliche Bevorzugung von Geländesenken und Bachtälern mit kühl-feuchtem Mesoklima besteht auch in den zentraleuropäischen Mittelgebirgsregionen und den Ostpyrenäen (RÉAL 1962a, d; FALKENHAHN 1995, BÜCK 1996, FISCHER 1996).

Die räumlich enge Anbindung der Lebensräume von *L. helle* an Waldgebiete und Gehölzstrukturen als typische Ausstattungsmerkmale der Habitate ist nicht nur eine Besonderheit der bayerischen Vorkommen, sondern kommt in den Habitatbeschreibungen für nahezu alle Regionen Europas zum Ausdruck (RÉAL 1962a, b, d; HENRIKSEN & KREUTZER 1982, EBERT & RENNWALD 1991, FALKENHAHN 1995, FISCHER 1995, 1996; BÜCK 1996). Die Gehölzbestände bedingen mikroklimatisch begünstigte, windgeschützte Stellen und der Faktor „Windschutz“ scheint für die Habitatbindung von *L. helle* von wesentlicher Bedeutung zu sein (RÉAL 1962a, b, d; FALKENHAHN 1995, FISCHER 1996). Wie unter anderem Beobachtungen aus den bayerischen Vorkommen zeigen, halten sich die Imagines und insbesondere die Männchen bevorzugt an gut besonnten und windgeschützten Stellen auf, z.T. auch abseits der Knöterichbestände (FALKENHAHN 1995, NUNNER 1995). Die Präferenz der Falter für wärmebegünstigte Mikrohabitate ist unter thermobiologischen Gesichtspunkten einleuchtend: in Laborversuchen wurde für *Lycaena virgaureae*, einer zu *L. helle* nah verwandten Art, eine optimale Körpertemperatur von 35 °C ermittelt (DOUWES 1976); beträgt die Umgebungstemperatur 21 °C wird diese Körpertemperatur nur bei einer Einstrahlung erreicht, die in etwa dem vollen Sonnenlicht entspricht. Zur Flugzeit von *L. helle*, die sich in Südbayern auf den Zeitraum von Mitte Mai bis Mitte Juni konzentriert, werden die von den Imagines bevorzugten Temperaturen in den Mooren nur an thermisch begünstigten, windgeschützten Stellen erreicht. Außer der „Windschutzfunktion“ stellen Gehölze außerdem „Sonplätze“ dar, die insbesondere in den Vormittags- und Nachmittagsstunden einen günstigen Einstrahlungswinkel ermöglichen.

Bestände des Schlangenknoterichs im Offenland werden von *L. helle* nur selten besiedelt und nach bisherigen Beobachtungen auch nur dann, wenn spezielle Geländestrukturen wie Böschungen, Dämme, Bahrinnen, Geländesenken oder eine stark bultige Vegetationsstruktur, z.B. mit Großseggenhorsten, für windgeschützte Bereiche sorgen (FALKENHAHN 1995). Beispiele aus Südbayern für Vorkommen in überwiegend offenen Biotopen finden

sich in den Sonnenhofner Filzen bei Königsdorf, wo *L. helle* die Uferböschung eines Baches besiedelt, der ein Hochmoor durchschneidet sowie in den Oberen Filzen südlich Landsberg, in denen die Art in offenen Niedermoorbrachen mit bultiger Vegetationsstruktur und lediglich Kniehöhe erreichendem Weidengebüsch anzutreffen ist.

Die bisherigen Kenntnisse zur Biologie von *L. helle* indizieren, dass dem Windschutz durch Gehölze vor allem aufgrund der thermischen Ansprüche der Imagines eine „Schlüsselrolle“ bei der Habitatbindung zukommt. Möglicherweise besteht aber zusätzlich auch ein larvalökologischer Zusammenhang, z.B. weil die Wind abbremsende Wirkung von Gehölzstrukturen zu einer höheren und gleichmäßigeren Luftfeuchtigkeit in den Larvalhabitaten führt. Ein weiterer lokalklimatischer Aspekt, der Wald- bzw. Lichtungshabitats charakterisiert, ist die relative Kontinuität des Lokalklimas während der Wintermonate. Im Schattenwurf der Bäume halten sich Schneereste auch bei mehrtägigen Wärmeeinbrüchen in den Wintermonaten und die Schneeschmelze im Frühjahr verläuft gegenüber dem Offenland deutlich verzögert. Dieser „Kühlschrankeffekt“ von Lichtungen ist möglicherweise von großer Bedeutung für die Habitatbindung von Arten mit kontinentaler bzw. montan-subalpiner Herkunft in tiefer gelegenen Verbreitungsgebieten.

4.3 Nutzung der Habitats

Die Habitats von *L. helle* im südbayerischen Verbreitungsareal zeichnen sich durch hohe Bracheanteile aus. Bei etwa 95 % aller als Larvalhabitat genutzten Teilflächen handelt es sich um ältere Brachen oder um nur sehr sporadisch, z.B. im Rahmen von Pflegemaßnahmen gemähte Flächen.

Einzelne Funde von Präimaginalstadien erfolgten zwar auch in regelmäßig gemähten Streuwiesen im Kontaktbereich zu Feuchtbrachen, die Bedeutung alljährlich genutzter Feucht- und Streuwiesen als Reproduktionshabitat ist jedoch als sehr gering einzustufen. Aktuelle Vorkommen von *L. helle* auf beweideten Flächen stellen im bayerischen Alpenvorland eine Ausnahme dar, zumal in dieser Region eine extensive Weidenutzung von naturnahen Mooren heute kaum mehr anzutreffen ist. Lediglich auf einer versumpften Senke mit Nasswiesenvegetation im Kemptener Wald (Oberallgäu) konnte durch Ei- und Raupenfunde ein bodenständiges Vorkommen auf einer extensiven Rinderweide belegt werden. Vorkommen von *L. helle* in Mitteleuropa auf Extensivrinderweiden sind aus dem Westerwald und der Eifel (HASSELBACH 1985, FASEL 1988, FISCHER et al. 1999) sowie von Almflächen der Schweizer Alpen bekannt (vgl. STEINER et al. 2006).

Eine hohe Affinität zu Feuchtbrachen wird auch für die meisten anderen Vorkommensgebiete von *L. helle* in Mitteleuropa wie die Schwarzwald-Baar-Region, den Westerwald und die Eifel angegeben (EBERT & RENNWALD 1991, FALKENHAHN 1995, BÜCK 1996, FISCHER 1996). Die Ursachen der scheinbaren „Brachebindung“ bzw. der Empfindlichkeit gegenüber regelmäßiger Mahd sind noch nicht ausreichend geklärt! Vermutlich wird eine für Nass- und Feuchtwiesen typische zweischürige Nutzung nicht vertragen, da der erste Schnitt zu einer weitgehenden Vernichtung der Ei- und Larvenstadien führt und überlebenden Raupen die Nahrungsgrundlage entzogen wird. Das Risiko einer direkten Schädigung der Präimaginalstadien durch eine traditionelle Streuwiesenmahd im Spätsommer ist dagegen eher als geringfügig einzuschätzen, da sich *L. helle* zu den üblichen Mahdterminen bereits verpuppt hat und die Puppe gemäß Literaturangaben bodennah in der Streuschicht überwintert (HENRIKSEN & KREUTZER 1982, BINK 1992, WEIDEMANN 1995).

Die Präferenz von *L. helle* für Brachestadien wird also eher durch indirekt negative Auswirkungen der Mahd verursacht. Denkbar ist, dass jährlich gemähte Flächen mangels

Streuakkumulation ein für die Präimaginalstadien ungünstiges Mikroklima aufweisen und von den Weibchen bei der Eiablage gemieden werden. Möglicherweise spielt auch ein Mangel an Gehölzstrukturen auf gemähten Flächen eine Rolle, da jährliche Mahd das Aufkommen von Gehölzen verhindert und Gehölze zudem unerwünschte Bewirtschaftungshindernisse darstellen.

4.4 Hypothetische Primärhabitats im Alpenvorland

Da sich die aktuellen Vorkommen von *Lycaena helle* in Bayern weitgehend auf durch menschlichen Einfluss entstandene Sekundärbiotope wie Torfstiche und Feuchtbrachen beschränken, stellt sich die Frage nach möglichen Primärhabitats im Alpenvorland. Eine potenzielle Eignung besitzen vor allem von Natur aus waldfreie und -arme Stellen im Bereich von Erlenbruchwäldern und minerotrophen Moorwaldgesellschaften mit Beständen von *Bistorta officinalis* in der Krautschicht. In Frage kommen z.B. durch natürliche Dynamik (Windwurf, Eisbruch, Schädlinge...) oder unter dem Einfluss von Großsäugern entstandene Waldlichtungen, stabile Großseggen-Grauweidengebüsch-Komplexe oder Ökotope im Grenzbereich zwischen Moorwald und offener Moorweite.

Die Standorte solcher Primärhabitats sind im Bereich von Randlag-Zonen ombrotropher Regenmoore, in Verlandungszonen von Seen und Toteislöchern, in Quellsümpfen und -mooren, in vermoorten Bachauen sowie in „stabilen“ Übergangsmooren zu suchen. Bei letzteren handelt es sich um Moore, die sich trotz beträchtlicher Torfanhäufung dem Einfluss mineralstoffreichen Wassers nicht entziehen können und das ombrogene Stadium auch nach langen Zeiträumen nicht erreichen, z.B. geneigte Moore, Moore im Bereich von Bachbettaufhöhungen (WAGNER 2000). Eine konkretere Vorstellung wie ein ursprünglicher Lebensraumtyp im Alpenvorland ausgesehen haben könnte, ermöglicht das Vorkommen im NSG Erlwiesfilz südlich des Ammersees. Hier besiedelt *L. helle* unter anderem kleine Auffichtungen eines mit Fichten, Moor-Birken und Spirken bestockten Bruchwaldes in dessen Unterwuchs beispielsweise Faulbaum, Moos- und Rauschbeere, Pfeifengras, Schlangenknöterich und Torfmoose auftreten. Eifunde gelangen hier an schwachwüchsigen, sterilen Pflanzen des Schlangenknöterichs, welche aus Torfmoosen ragten (NUNNER 1995). Allerdings handelt es sich um einen sekundären Bruchwald, der sich in stark verästeten Torfstichen entwickelte (SCHAUER 1985). Die bereits erwähnte Population im Sonnenhofener Filz bei Peiting liefert ein weiteres Beispiel für ein naturnahes Habitat: Die Wirtspflanze gedeiht hier zusammen mit anderen Arten der Nasswiesen- und Hochstaudenfluren an der gehölzarmen Uferböschung eines Baches, der ein Hochmoorschild durchschneidet (Bräu n.p.).

5 Gefährdung

Ein grundlegender potenzieller Gefährdungsfaktor der einzelnen Kolonien von *L. helle* ist die zumeist geringe Flächengröße der Larvalhabitats, von weniger als einem halben Hektar. Daraus resultiert eine erhöhte Empfindlichkeit gegenüber Beeinträchtigungen wie Gehölzsukzession oder Nährstoffeinträge aus angrenzenden Flächen, aber auch ein prinzipiell erhöhtes Aussterberisiko, da die Art an vielen Flugstellen in durchschnittlichen Jahren nur individuenarme Bestände aufzubauen vermag.

Da der Blauschillernde Feuerfalter in Bayern fast ausnahmslos Feuchtbrachen besiedelt, spielen Sukzessionsprozesse eine wesentliche Rolle als Gefährdungsursache. Insbesondere Torfstichgebiete, die einen wesentlichen Anteil der südbayerischen Lebensräume stellen, unterliegen nicht zuletzt wegen ihres stark veränderten Wasserhaushaltes, mit zuneh-

mender Brachedauer starken Veränderungen der Vegetation. Negativ für *L. helle* sind vor allem die Zunahme nitrophytischer Saumarten, insbesondere von Brennesseln, aufgrund der Freisetzung von Nährstoffen aus den entwässerten Torfböden (Auteutrophierung) und ein übermäßig starkes Gehölzaufkommen (v.a. Faulbaum, Grauweide, Himbeere, Moorbirke) auf Kosten der Bestände des Schlangenknoters.

Ein nicht unerheblicher Teil der Habitats ist außerdem auch durch direkte Zerstörung bedroht, wesentliche Gefährdungsfaktoren sind dabei die Aufforstung mit Fichten und die Ablagerung von landwirtschaftlichen Abfällen wie z.B. von Mähgut aus benachbarten Flächen, hinzu kommen die Nutzung als Holzlagerplatz oder übermäßige Entwässerung (NUNNER 1995, ANWANDER 2001).

6 Konsequenzen für Artenschutzmaßnahmen

Die noch relativ hohe Anzahl an Fundorten im voralpinen Hügel- und Moorland darf keinesfalls zur Annahme verleiten, der Fortbestand von *L. helle* könne bereits durch Schutzmaßnahmen für einzelne Habitats langfristig gesichert werden. Vielmehr sollte im Rahmen eines Artenschutzkonzeptes der Metapopulationsstruktur der Vorkommen von *L. helle* verstärkt Rechnung getragen werden, wie es auch FISCHER et al. (1999) für die Vorkommen im Westerwald fordern. In den Verbreitungsgebieten ist deshalb nicht nur der Schutz einzelner Kolonien erforderlich, sondern der konsequente Erhalt und die Optimierung aller aktuell besiedelten Habitats und darüber hinaus auch der Schutz derzeit nicht besiedelter Habitats. Die Bereitstellung zusätzlicher besiedelbarer Habitats ist insbesondere in solchen Regionen von hoher Bedeutung, in denen *L. helle* derzeit nur in einzelnen, individuenarmen Kolonien mit hohem Extinktionsrisiko auftritt.

Die Mehrzahl der Lebensräume von *L. helle* in Bayern sind instabile Sekundärlebensräume, die nur durch Pflegemaßnahmen langfristig erhalten werden können. Aufgrund der bisherigen Kenntnisse der Habitatansprüche von *L. helle* ergeben sich folgende Pflegeempfehlungen (vgl. NUNNER 1995, FISCHER 1996):

- Im Rahmen der Pflege muss auf die mikroklimatischen Ansprüche der Art Rücksicht genommen werden, d.h. Gehölzbestände sollten insbesondere in den Randzonen in ausreichender Menge erhalten bleiben.
- Zur Förderung des Schlangenknoters, der als relativ „mahdeträglich“ eingestuft werden kann, ist insbesondere auf eutrophierten oder stark versauften Feuchtbrachen eine regelmäßige, einschürige Pflegemahd erforderlich; auf stark zur Eutrophierung neigenden Flächen kann auch eine zweimalige Mahd sinnvoll sein, die einen stärkeren „Aushagerungseffekt“ mit sich bringt. Da *L. helle* bislang als „mahdempfindlich“ eingestuft werden muss, darf die Pflegemahd nur abschnittsweise erfolgen, wobei ausreichend große Teilflächen ungemäht verbleiben sollten (Rotations-Brachesystem). Der Schnitt sollte im Anschluss an die Verpuppung, also nicht vor Mitte August erfolgen.
- Die Pflegeintensität sollte sich an der Produktivität der Standorte orientieren: Stark auteutrophierte Flächen müssen jährlich gepflegt werden, an wenig produktiven Standorten reicht eine in größeren Zeitabständen (5–10 Jahre) durchgeführte Pflege aus.

7 Forschungsbedarf

Wichtige schutzrelevante Details der Autökologie von *L. helle* sind noch ungeklärt, insbesondere die maßgeblich die Populationsgrößen bzw. Reproduktionsrate beeinflussenden

Faktoren. Dies betrifft u.a. die mikroklimatischen und strukturellen Ansprüche der Präimaginalstadien (z.B. Bedeutung einer Streuschicht, Notwendigkeit eines kontinuierlichen Mikroklimas im Winter), die Rolle von Parasiten, Krankheitserregern und Prädatoren oder den Einfluss des jährlichen Witterungsverlaufs. Von hoher Relevanz für die Naturschutzpraxis ist die Frage nach der Mahdverträglichkeit der Präimaginalstadien, experimentelle Untersuchungen wären hierzu wünschenswert. In Mitteleuropa wird seit einigen Jahren vermehrt die (Re-)Etablierung großflächiger, extensiver Weidesysteme als Naturschutzstrategie für den Erhalt artenreicher Kulturökosysteme diskutiert (GEISER 1992, BEUTLER 1996, RIECKEN et al. 2001). Nicht zuletzt wegen der unsicheren Perspektive des Vertragsnaturschutzes in Bayern, sollte deshalb geprüft werden, wie sich eine extensive Beweidung von Moorstandorten auf die Vorkommen von *L. helle* und naturschutzrelevante Begleitarten, wie z.B. das Wald-Wiesenvögelchen (*Coenonympha hero*) auswirkt, und unter welchen Voraussetzungen ein Weidemanagement als Nutzungsalternative zur Mahd in Frage kommt.

Danksagung

Ein herzlicher Dank geht an Hubert Anwander, Markus Bräu, Herbert Hehl, Josef Huber, Gabriel Hermann, Wolfgang Kraus, Uli Rau, Josef Settele, Markus Schwibinger und Herbert Stadelmann für die Mitteilung und Beschreibung von aktuellen Fundorten, anregende Diskussionsbeiträge oder gemeinsame Exkursionen zu Fundstellen von *L. helle*. Klaus Fischer und Thomas Fartmann ermöglichten durch konstruktive Anregungen und Literaturhinweise die Verbesserung des Manuskriptes. Johannes Voith vom Bayerischen Landesamt für Umwelt stellte freundlicherweise Fundangaben zu *L. helle* aus der Artenschutzkartierung Bayern zur Verfügung. Besonderer Dank gebührt Herrn Steinbach vom Landratsamt Landsberg, der sich auch in Zeiten knapp gewordener Mittel mit großem Engagement um die Pflege der Lebensräume von *L. helle* im nördlichen Pfaffenwinkel bemüht.

8 Literatur

- AGNES, G. (2000): Schmetterlingszönosen des Feuchtgrünlandes in der Deutsch-Belgischen Hocheifel und Untersuchungen zur Eignung von Indikatorarten für die Differenzierung vernäster Standorte. – Dipl.-Arb. Mathematisch-Naturwissenschaftliche Fakultät, Univ. Bonn.
- ANE (Arbeitsgemeinschaft Nordbayerischer Entomologen) (Hrsg.) (1988): Prodrömus der Lepidopterenfauna Nordbayerns. – Neue Entomologische Nachrichten **23**: 1–161.
- ANWANDER, H. (2001): Artenhilfsprogramm für gefährdete Tagfalter der voralpinen Moorregion. – Schriftenreihe des Bayerischen Landesamt für Umweltschutz **156**: 319–339.
- ANWANDER, H., NUNNER, A. & G. SCHMIDT (1999): Effizienzkontrolle von Naturschutzprogrammen am Beispiel des Artenhilfsprogrammes für gefährdete Tagfalter der Voralpinen Moorregion. – Unveröffentlichtes Gutachten im Auftrag der Regierung von Oberbayern.
- BAGUETTE, M. & G. NÈVE (1994): Adult movements between populations in the specialist butterfly *Proclissiana eunomia* (Lepidoptera, Nymphalidae). – Ecological Entomology **19**: 1–5.
- BALZER, S., SCHRÖDER, E. & A. SSYMANK (2004): Ergänzungen der Anhänge zur FFH-Richtlinie auf Grund der EU-Osterweiterung. – Natur und Landschaft **4**: 145–151.
- BEUTLER, A. (1996): Die Großtierfauna Europas und ihr Einfluss auf Vegetation und Landschaft. – In: GERKEN, B. & C. MEYER (Hrsg.): Wo lebten Pflanzen und Tiere in der Naturlandschaft und der frühen Kulturlandschaft Europas. – Natur und Kulturlandschaft **1**: 51–106.
- BINK, F.A. (1992): Ecologische Atlas van de Dagvlinders van Noordwest-Europa. – Schuyt & Co., Harlem.
- BOLZ, R. & A. GEYER (2003): Rote Liste gefährdeter Tagfalter (Lepidoptera: Rhopalocera) Bayerns. In: BAYERISCHES LANDESAMT FÜR UMWELTSCHUTZ (Hrsg.): Rote Liste gefährdeter Tiere Bayerns.

- Schriftenreihe des Bayerischen Landesamt für Umweltschutz **166**: 217–222.
- BÜCK, M. (1996): Vegetationskundliche und strukturelle Charakterisierung der Habitate typischer Tagfalter (Rhopalocera) im Feuchtgrünland der Westeifel unter besonderer Berücksichtigung von *Lycaena helle* (Blauschillernder Feuerfalter). – Dipl.-Arb. Mathematisch-Naturwissenschaftliche Fakultät, Univ. Bonn.
- DOUWES, P. (1976): Activity in *Heodes virgaureae* (Lep., Lycaenidae) in relation to air temperature, solar radiation and time of day. – *Oecologia* **22**: 287–298.
- DREWS, M. & S. FECHNER (1996): Beziehungen zwischen Vegetation und den Tagfalterarten Blauschillernder Feuerfalter (*Lycaena helle*, Denis & Schiffermüller 1775) und Randring-Perlmutterfalter (*Proclossiana eunomia*, Esper 1799) im Nonnenbachtal bei Blankenheim (Eifel). – Dipl.-Arb. Inst. f. Landwirtschaftliche Botanik, Univ. Bonn.
- EBERT, G. & E. RENNWALD (1991): Die Schmetterlinge Baden-Württembergs, Band 1 und 2. – Ulmer, Stuttgart.
- FALKENHAHN, H.-J. (1995): Der Blauschillernde Feuerfalter in der hessischen Westerwaldgemarkung Breitscheid-Rabenscheid (Lahn-Dill-Kreis). – Unveröffentlichtes Gutachten im Auftrag des Regierungspräsidiums Gießen.
- FASEL, P. (1988): Faunistisch-ökologische Untersuchung eines montanen Magerweidenkomplexes im NSG Fuchskaute, Hoher Westerwald. – *Fauna und Flora in Rheinland-Pfalz* **5**: 180–222.
- FISCHER, K. (1996): Populationsstruktur, Mobilität und Habitatpräferenzen des Blauschillernden Feuerfalters *Lycaena helle* Denis & Schiffermüller, 1775 (Lepidoptera: Lycaenidae) in Westdeutschland. – Dipl.-Arb., Univ. Marburg.
- FISCHER, K., BEINLICH, B. & H. PLACHTER (1999): Population structure, mobility and habitat preferences of the violet copper *Lycaena helle* (Lepidoptera: Lycaenidae) in Western Germany: implications for conservation. – *Journal of Insect Conservation* **3**: 43–52.
- GEISER, R. (1992): Auch ohne *Homo sapiens* wäre Mitteleuropa von Natur aus eine halboffene Weidelandchaft. In: BAYERISCHE AKADEMIE FÜR NATURSCHUTZ UND LANDSCHAFTSPFLEGE (ANL): Wald oder Weideland. Zur Naturgeschichte Mitteleuropas. – *Laufener Seminarbeiträge* **2**: 22–34.
- HASSELBACH, W. (1985): *Lycaena helle* – die Zucht einer in der Bundesrepublik Deutschland vom Aussterben bedrohten Art (Lep.: Lycaenidae). – *Entomologische Zeitschrift* **95**: 70–76.
- HENRIKSEN, H.J. & IB. KREUTZER (1982): The butterflies of Scandinavia in nature. – Skandinavisk Bogforlag, Odense.
- HIGGINS, L.G. & N.D RILEY (1978): Die Tagfalter Europas und Nordwestafrikas. 2. Aufl. – Parey, Hamburg, Berlin.
- HOFMANN, A. (1997): Auswertung und Umsetzung (1992–1995) des Grundlagenwerkes „Die Schmetterlinge Baden-Württembergs“, Band 1–4. In: EBERT, G. (Hrsg.): Die Schmetterlinge Baden-Württembergs, Band 5, Nachfalter III. – Ulmer, Stuttgart: 41–60.
- KISER, K. (1987): Tagaktive Grossschmetterlinge als Bioindikatoren für landwirtschaftliche Nutzflächen der Zentralschweizer Voralpen. – Supplement zu den Entomologischen Berichten Luzern: 1–138.
- LFU (Bayerisches Landesamt für Umweltschutz) (2001): Artenschutzkartierung Bayern, Arbeitsatlas Tagfalter.
- MALICKY, H. (1969): Übersicht über die Präimaginalstadien, Bionomie und Ökologie der mitteleuropäischen Lycaenidae (Lepidoptera). – *Mitteilungen der Entomologischen Gesellschaft Basel* **19**: 25–91.
- MEUSEL, H., JÄGER, E., RAUSCHERT, S. & E. WEINERT (1965): Vergleichende Chorologie der zentral-europäischen Flora. Textband 1 u. Kartenband 1. – Fischer, Jena.
- MEYER, M. (1980): Die Verbreitung von *Lycaena helle* in der Bundesrepublik Deutschland (Lep.: Lycaenidae). – *Entomologische Zeitschrift* **20**: 217–224.
- MEYER, M. (1981): Révision systématique, chorologique et écologique des populations européennes de *Lycaena (Helleia) helle* Denis & Schiffermüller, 1775 (Lep. Lycaenidae). – *Linneana Belgica* **8**: 238–260, 345–358, 451–466.
- MEYER, M. & T. HELMINGER (1994): Untersuchungen zu einer Population von *Lycaena helle arduinnae* Meyer, 1980 im nordwestlichen Ösling (Lepidoptera, Lycaenidae). – *Bulletin de la Société des Naturalistes Luxembourgeois* **95**: 315–326.

- NÈVE, G., BARASCUD, B., HUGHES, R., AUBERT, J., DESCIMON, H., LEBRUN, P. & M. BAGUETTE (1996): Dispersal, colonisation power and metapopulation structure in the vulnerable Butterfly *Proclo-siana eunomia* (Lepidoptera, Nymphalidae). – Journal of Applied Ecology **33**: 14–22.
- NUNNER, A. (1995): Zur Autökologie von *Boloria eunomia* (Esper 1799) und *Lycaena helle* ([Denis & Schiffermüller] 1775) (Lepidoptera: Rhopalocera) im bayerischen Alpenvorland. – Dipl.-Arb. Fakultät f. Biologie, Univ. Tübingen.
- NUNNER, A. & R. WALTER (1999): Einsatz der Standardisierten Populationsprognose (SPP) für die Naturschutzplanung in fragmentierten Torfstichgebieten Südbayerns. – In: AMLER, K., BAHL, A., HENLE, K., KAULE, G., POSCHLOD, P. & J. SETTELE (Hrsg.): Populationsbiologie in der Naturschutzpraxis. Isolation, Flächenbedarf und Biotopansprüche von Pflanzen und Tieren. – Ulmer, Stuttgart: 214–224.
- OSTHELDER, L. (1925): Die Schmetterlinge Südbayerns und der angrenzenden nördlichen Kalkalpen. I. Teil: Die Großschmetterlinge. – Beilage zum 15. Jahrgang der Mitteilungen der Münchener Entomologischen Gesellschaft.
- PRETSCHER, P. (1998): Rote Liste der Großschmetterlinge (Macrolepidoptera). In: BINOT, M., BLESS, R., BOYE, P., GRUTTKER, H. & P. PRETSCHER, P. (1998): Rote Liste gefährdeter Tiere Deutschlands. – Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz: 53–66.
- RÉAL, P. (1962a): Les Pyrénées Orientales, refuge entomologique. – Annales scientifiques de l'Université de Besançon/Zoologie, physiologie & biologie animale **17**: 97–110.
- RÉAL, P. (1962b): Les stations de *Lycaena helle* D. et Schiff. dans les Doubs. Note de faunistique jurassienne no I. – Annales scientifiques de l'Université de Besançon/Zoologie, physiologie & biologie animale **17**: 111–118.
- RÉAL, P. (1962c): Quelques remarques sur *Lycaena helle* D. et Schiff. dans les Monts de la Madeleine. – Annales scientifiques de l'Université de Besançon/Zoologie, physiologie & biologie animale **17**: 119–120.
- RÉAL, P. (1962d): *Lycaena helle* D. et Schiff. (ex *Heodes amphidamas* Esp.) dans le Massif du Sancy. – Annales scientifiques de l'Université de Besançon/Zoologie, physiologie & biologie animale **17**: 121–134.
- REICH, M. & V. GRIMM (1996): Das Metapopulationskonzept in Ökologie und Naturschutz: eine kritische Bestandsaufnahme. – Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz **5**: 123–139.
- RIECKEN, U., FINCK, P. & E. SCHRÖDER (2001): Tagungsbericht zum Workshop „Großflächige halb-offene Weidesysteme als Alternative zu traditionellen Formen der Landschaftspflege“. – Natur und Landschaftspflege **76**: 125–130.
- SBN (Schweizerischer Bund für Naturschutz) (Hrsg.) (1991): Tagfalter und ihre Lebensräume: Arten, Gefährdung, Schutz. – Selbstverlag, Basel.
- SCHAUER, T. (1985): Zur Vegetation einiger Hoch- und Übergangsmoore im bayerischen Alpenvorland. Teil I: Moore im nördlichen Pfaffenwinkel. – Jahrbuch des Vereins zum Schutz der Bergwelt **55**: 47–65.
- SETTELE, J., FELDMANN, R. & R. REINHARDT (1999): Die Tagfalter Deutschlands – ein Handbuch für Freilandökologen, Umweltplaner und Naturschützer. – Ulmer, Stuttgart.
- THOMAS, C. D. (1995): Ecology and conservation of butterfly metapopulations in the fragmented British landscape. In: PULLIN, A. S. (ed.): Ecology and conservation of butterflies. Chapman & Hall, London: 46–63.
- VARGA, Z. (1977): Das Prinzip der areal-analytischen Methode in der Zoogeographie und die Faunenelemente-Einteilung der europäischen Tagsschmetterlinge (Lepidoptera: Diurna). – Acta biologica Debrecina **14**: 223–285.
- WAGNER, A. (2000): Minerotrophe Bergkiefernmoore im süddeutschen Alpenvorland – Die *Carex lasiocarpa*-*Pinus rotundata*-Gesellschaft. – Diss. Fakultät f. Landwirtschaft und Gartenbau, TU München.
- WEIDEMANN, J. (1995): Tagfalter: beobachten, bestimmen. 2. Aufl. – Naturbuch-Verlag, Augsburg.
- WIKLUND, C. (1984): Egg-laying patterns in butterflies in relation to their phenology and the visual apparancy and abundance of their host plants. – Oecologia **63**: 23–29.

Anschrift des Verfassers:

Andreas Nunner
BIOPLAN – Institut für angewandte Biologie und Planung
Grabenstr. 40
72070 Tübingen
E-mail: info@bioplan-tuebingen.de



Wagner, W. (2006): Präimaginalökologie mitteleuropäischer *Zygaena*-Arten – schwerpunktmäßig untersucht auf Magerrasen der Schwäbischen Alb – In: Fartmann, T. & G. Hermann (Hrsg.) (2006): Larvalökologie von Tagfaltern und Widderchen in Mitteleuropa. Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde. Heft 68 (3/4): 171–196.

Präimaginalökologie mitteleuropäischer *Zygaena*-Arten – schwerpunktmäßig untersucht auf Magerrasen der Schwäbischen Alb

Wolfgang Wagner, Kronburg

Abstract: Larval ecology of central European *Zygaena* species – particularly studied in calcareous grasslands of the Swabian mountains (“Schwäbische Alb”, Baden-Wuerttemberg).

A study of the regional ecology of nine sympatric and partly abundant species of burnet moths (Lepidoptera: Zygaenidae) was carried out between 1998 and 2002 at altogether 31 lime stone habitats (calcareous grassland, old quarries) of the Swabian mountains (“Schwäbische Alb”, Baden-Wuerttemberg) in order to reveal possible niche separations and their mechanisms.

These habitats were divided into 60 more or less homogeneous sub areas. Data of relative abundance and phenology for the species at the different localities were collected using a transect method with at least weekly recording at each site. Furthermore an analysis of the biotic resources (larval host plants and imaginal nectar sources) and the abiotic factors (e.g. exposition, slope) in correlation with the occurrence and abundance of each of the nine species was worked out using a ranking system for the factors. Additionally, the immature stages were studied by breeding under artificial and semi-natural conditions and by intensive field investigations in order to reveal their phenology and especially dormancy behaviour.

The results indicate a phenological, spatial and food biological separation of the nine species within the calcareous habitats. The species have different flight periods ranging from June to September. These differences in the flight periods are mainly caused by a different beginning of activity in the spring. All species have an obligatory first diapause which occurs mostly in the third or fourth larval instar. Larvae of *Z. minos*, *Z. purpuralis* and *Z. loti* end diapause already in March whereas *Z. transalpina* and *Z. filipendulae* hibernate mostly until late April or May. Additionally different speed of development and different main hibernating instars have influence on the flight period.

The spatial separation is revealed by the habitat analysis. *Zygaena viciae* and probably (low data) *Z. lonicerae* inhabit more mesophile and less grazed habitats and show no correlation with either exposition or slope. On the other end of the scale *Zygaena carniolica* is the most xerothermic species inhabiting significant south facing slopes which can be heavily grazed and are often very stony and dry.

The species are also separated in respect to food biology. Species with similar flight time normally use different larval host plants.

The phenology of the whole genus *Zygaena* is strongly correlated with the relative late phenology of the favoured nectar plants in the area and is thus retarded. The early species appear shortly after the first flowers of *Dianthus carthusianorum*, *Echium vulgare* and *Knautia arvensis*. The highest abundance of *Zygaena* spp. can be observed at the end of July to early August where there is a peak in availability of nectar providing plants.

How do these results fit together? An important quality of the investigated species is the minimum time of development under given climatic conditions. Species which need most of the vegetation period to perform their only generation show less variability in ending the diapause and have a shorter flight period. Species which only need a part of the vegetation period may adjust their flight time to other factors such as the availability of nectar resources. *Zygaena filipendulae* also shows a great variability with individuals terminating diapause over a period of at least seven weeks. In addition to possible different speed of development and different diapause instars (L_2 – L_6), this leads to an extended flight period of three months and more at favourable conditions of nectar availability.

The zygaenid moths and the whole species-rich biocenosis of lime-stone hills are endangered as losses in habitats still continue quantitatively and qualitatively. This is due to the abandonment of sheep grazing and following succession, the direct destruction for infrastructure or site construction and the nitrogen deposition from agriculture, industry and traffic through precipitation.

Additionally the remaining five *Zygaena*-species of the total of 14 species which are currently occurring in central Europe north of the Alps were also investigated in the respect of larval habitats and phenology. These results which are based on lower data are presented, too.

Zusammenfassung

Vor allem zwischen 1998 und 2002 wurden während einer Diplom- und anschließenden Dissertationsarbeit an der Universität Ulm insgesamt 31 Kalkmagerrasen auf der östlichen Schwäbischen Alb (Baden-Württemberg) auf ihr Vorkommen an Rotwidderchen (*Zygaena*-Arten) untersucht. Mittels einer Transektmethode wurden die relativen Abundanzen, die Phänologie und das Blütenbesuchsverhalten der Widderchen festgestellt. Mit Hilfe einer Analyse der abiotischen (Neigung, Exposition, Offenboden- und Skelettanteil etc.) und biotischen (Nahrungspflanzen) Faktoren ließen sich auf 60 Teilflächen die Bedingungen für individuenreiche Populationen der jeweiligen Widderchenarten erfassen (Larvalhabitate). Weiterhin wurde das Dormanzverhalten der Präimaginalstadien im Freiland und unter Zuchtbedingungen anhand des Eintritts in die Diapause und ihre Beendigung im Frühjahr so weit wie möglich untersucht.

Nach den Ergebnissen liegt eine phänologische, räumliche und nahrungsbiologische Einnischung der neun nachgewiesenen Widderchenarten innerhalb der Kalkmagerrasen vor. Verursacht wird die unterschiedliche Flugzeit neben unterschiedlicher Überwinterungsgröße und Entwicklungsgeschwindigkeit in erster Linie durch einen verschobenen Aktivitätsbeginn der als Larven überwinternden Tiere. So sind die Raupen von *Z. minos* und *Z. loti* bereits ab März freßaktiv, während sich diejenigen von *Z. filipendulae* großteils erst von Mitte April bis Mai aus dem Dormanzstadium häuten. Eine wichtige Größe ist hierbei die Mindestentwicklungszeit der einzelnen Arten unter mitteleuropäischen Klimabedingungen.

Zudem ist eine räumliche Einnischung verwirklicht. Diese zeigt sich in unterschiedlicher Nutzung der Vegetationseinheiten der Magerrasen. Ein Teil dieser Einnischungsphänomene beruht auf direkten Faktoren wie dem gehäuften Vorkommen der Raupennahrungspflanze in bestimmten Beständen (*Z. ephialtes*, *Z. transalpina*). Sehr bedeutend ist jedoch wie bei der Phänologie der Faktor der unterschiedlichen Mindestentwicklungszeit. Individuenreiche Populationen von Arten mit langer Entwicklungsdauer wie *Z. carniolica* sind meist wesentlich stärker auf südexponierte, magere Lagen mit xerothermem Mikroklima beschränkt als solche mit kürzerer.

Die nahrungsbiologische Einnischung zeigt sich in einer phänologischen Korrelation der Widderchen und ihrer wichtigsten Nektarpflanzen im Untersuchungsgebiet. Auch bei den Raupen waren Einnischungsphänomene zu beobachten, und zwar dergestalt, dass syntopie und syntopie Arten verschiedene Nahrungspflanzen aufwiesen.

Bedroht sind die Widderchen und mit ihnen die gesamte Biozönose der Kalkmagerrasen durch den fortschreitenden Lebensraumverlust quantitativer und qualitativer Natur. Nur durch einen Erhalt der noch vorhandenen Flächen mittels geeigneter Maßnahmen wie Schafbeweidung, Entbuschungen und Teilmahd unter Verzicht weiterer Bebauungen auch im Umfeld kann einem massiven weiteren Artenverlust entgegengewirkt werden.

Zudem wurden die übrigen in Mitteleuropa nördlich der Alpen rezent bodenständigen Arten an unterschiedlichen Fundorten ebenfalls im Hinblick auf Larvalhabitate und -phänologie untersucht, wenn auch weniger intensiv. Diese Ergebnisse werden ebenfalls vorgestellt.

1 Einleitung

Die Rotwiderchen sind eine phänotypisch und verhaltensbiologisch weitgehend einheitliche Schmetterlingsgruppe aus der Familie Zygaenidae. Ihr tagaktives Verhalten, ihre auffällige schwarz-rote Warnfärbung (aposematisches Muster) und ihr auf Magerrasen meist abundantes Auftreten machen sie zu auffälligen Erscheinungen der mitteleuropäischen Fauna.

Aufgrund ihrer leichten Erfassbarkeit eignen sich die Rotwiderchen gut für populationsökologische Studien zur Erforschung von Populationsdynamik und Ausbreitungsmechanismen. Darüber hinaus weisen die Arten infolge abgestufter Euryöki grade die nötigen Voraussetzungen für die Verwendung als naturschutzrelevante Bioindikatoren für intakte Kalkmagerrasen (HOFMANN 1994) auf. Weiterhin sind einige Eigenheiten ihres Entwicklungszyklus von Interesse für die physioökologische Forschung, so die durch potentielle, fraktionierte Mehrjährigkeit verkomplizierte Ontogenese und die Markierung der Diapause durch Häutung in ein besonderes, freinaktives Stadium. Erst nach erneuter Häutung im Frühjahr ist eine weitere Nahrungsaufnahme der in Mitteleuropa obligatorisch mindestens einmal als Larve überwinternden Tiere möglich. Während der Anteil mehrjähriger Larven als Anpassungsstrategie zum Überleben ungünstiger Witterung während der Aktivitätsperioden mit zunehmender geographischer Breite steigt, sind dafür vor allem in südlicheren Gegenden wie dem Mittelmeergebiet eine „Sommerdiapause“ sowie weitere, die Larvalphase verlängernde Mechanismen zum Überdauern von Trockenzeiten bekannt (WIPKING 1990).

Wenn auch die allgemeinen Lebensansprüche der in Mitteleuropa heimischen Arten, also etwa die potentiellen Raupennahrungspflanzen und die Einnischung in unterschiedliche Lebensraumtypen wie beispielsweise Trockenrasen, Feuchtwiesen oder Waldmantel- und Saumstrukturen durch grundlegende Arbeiten (TARMANN 1975, TREMEWAN 1985, AISTLEITNER 1990, KEIL 1993, HOFMANN 1994, WEIDEMANN & KÖHLER 1996) in vielen

Fällen als prinzipiell erforscht gelten können, so beschäftigen sich doch kaum Arbeiten umfassend larval- und imaginalbiologisch mit der Feineinnischung und Ressourcenaufteilung an konkreten Vorkommensorten mehrerer syntoper Arten.

Da die Widderchenarten, die in Mitteleuropa ihre größte Diversität auf trockenen Kalkmagerrasen erreichen, an geeigneten Standorten zu hohen Populationsdichten neigen, ist anzunehmen, dass in Biotopen mit mehreren syntopen Arten Koexistenzstrategien herausgebildet wurden. Zur Überprüfung dieser Hypothese beschäftigt sich die vorliegende Arbeit mit der Einnischung, den Larvalhabitaten und dem Lebenszyklus von neun teils syntop vorkommenden Rotwidderchen-Arten auf Kalkmagerrasen der östlichen Schwäbischen Alb. Zudem wird auch auf die restlichen mitteleuropäischen Arten eingegangen. Ausgehend von auch aus larvalbiologischen Untersuchungen ermöglichten Analysen zur phänologischen, räumlichen und nahrungsbiologischen Trennung der Arten werden modellhaft für das Untersuchungsgebiet die zugrunde liegenden Mechanismen so weit wie möglich aufgedeckt, die beispielsweise die unterschiedliche oder variable Flugzeit wie diejenige von *Zygaena filipendulae* erklären. Bei den bisher bekannten, in der Literatur oft mangels Erklärungsmöglichkeiten als „seltsam“ bezeichneten Aspekten der strategiereichen Entwicklung von Zygaenen, die sich besonders phänologisch manifestieren, ist eine Annäherung an die verursachenden Mechanismen bislang erst bei wenigen Arten und auch hier nur ansatzweise in anderen Gegenden erfolgt (beispielsweise WIPKING 1990). Aufgrund des Arbeitsaufwandes kaum untersucht wurde bisher die für eine angemessene Beurteilung der Verhältnisse im Feld unerlässliche Freiland-Phänologie der jüngeren, noch nicht ausgewachsenen Larvalstadien, worauf in vorliegender Arbeit ein Schwerpunkt gelegt wurde.

2 Methoden

2.1 Arten, Untersuchungsgebiet und -zeitraum

Die genauen Untersuchungsgebiete sind Tabelle 1 zu entnehmen. In vorliegender Arbeit werden alle in Mitteleuropa nördlich des Alpenhauptkammes heimischen *Zygaena*-Arten berücksichtigt. Dabei wurden die neun Arten *Z. minos* (Denis & Schiffermüller, 1775), *Zygaena purpuralis* (Brünnich, 1763), *Z. carniolica* (Scopoli, 1763), *Z. loti* (Denis & Schiffermüller, 1775), *Z. viciae* (Denis & Schiffermüller, 1775), *Z. ephialtes* (Linnaeus, 1767), *Z. transalpina* (Esper, 1780), *Z. filipendulae* (Linnaeus, 1758) und *Z. lonicerae* (Scheven, 1777) während einer auf der östlichen Schwäbischen Alb (Baden-Württemberg) im Landkres Heidenheim zwischen 1998 und April 2002 durchgeführten Diplom- und anschließenden Promotionsarbeit auf zuletzt 31 Magerrasen-Komplexen intensiver untersucht.

Sieben Gebiete wurden über vier Jahre von 1998–2001 bearbeitet. Die Bearbeitung der restlichen Flächen erfolgte meist 2000–2001. Im Frühjahr 2002 wurden noch ergänzende Untersuchungen zum Aktivitätsbeginn der Raupen nach der Diapause durchgeführt. Es wurden aber auch larvalbiologische Befunde aus anschließenden Jahren noch berücksichtigt. Diese späteren Befunde flossen aber meist nicht mehr in die Diagramme mit ein.

Die im UG gelegenen Magerrasen-Komplexe deckten ein breites Spektrum ab, was Beweidungsintensität, Exposition, Hangneigung, Gehölz- und Felsanteil sowie andere Faktoren betrifft.

Die Arten *Z. fausta* (Linnaeus, 1767), *Z. osterodensis* Reiss, 1921, *Z. angelicae* Ochsenheimer, 1808, *Z. trifolii* (Esper, 1783) und *Z. exulans* (Hohenwarth, 1792) wurden an

Tab. 1: Untersuchungsgebiete und -zeitraum. Bei mehreren Gebieten/Zeiträumen sind die wichtigeren fett gedruckt.

Zygaena-Art	Untersuchungsgebiet	Zeitraum
<i>Z. minos</i>	Ostalb (Kreis Heidenheim)	1998–2002 (–2005)
<i>Z. purpuralis</i>	Ostalb , Valle di Susa (I)	1998–2002 (–2005)
<i>Z. carniolica</i>	Ostalb , Steigerwald, Valle di Susa	1998–2002 (–2005)
<i>Z. loti</i>	Ostalb , Montafon (A), Allgäu	1998–2002 (–2005)
<i>Z. viciae</i>	Ostalb , Allgäu	1998–2002 (–2005)
<i>Z. ephialtes</i>	Ostalb , Unterallgäu	1998–2002 (–2005)
<i>Z. transalpina</i>	Ostalb , Unterallgäu, Allgäu, Montafon	2000–2005
<i>Z. filipendulae</i>	Ostalb , Voralpenland (Allgäu, Ammersee), Valle di Susa	1998–2002 (–2005)
<i>Z. loniceriae</i>	Ostalb , Steigerwald, Valle di Susa	1998–2005
<i>Z. fausta</i>	Schwäbische Alb , Valle di Susa, Provence (F)	2001–2005
<i>Z. exulans</i>	Vorarlberg (Rätikon, Silvretta), Wallis (CH, Täschalpe)	2000–2005
<i>Z. osterodensis</i>	Steigerwald	2000– 2005
<i>Z. angelicae elegans</i>	Schwäbische Alb	2003, 2005
<i>Z. trifolii</i>	Unterallgäu (Memmingen-Kronburg)	2000–2002

unterschiedlichen Standorten in geringerer Intensität und unregelmäßig untersucht und werden vor allem bei den Kapiteln 3, 4 und 5.2 behandelt. Daneben wurden auch Beobachtungen zu den neun oben genannten Arten außerhalb der Ostalb gesammelt, so besonders zu Feuchthabitat besiedelnden Populationen von *Z. transalpina* und *Z. filipendulae* (je-weils Voralpenland). Wenn im folgenden Text keine expliziten Angaben gemacht werden, beziehen sich die Ergebnisse bei diesen neun Arten immer auf das Untersuchungsgebiet (UG) im Landkreis Heidenheim.

2.2 Präimaginalphänologie

Phänologie und Verteilung der Imagines wurden mittels einer Transektmethode (z.B. POLLARD 1977) untersucht, die der Präimaginalstadien hingegen schwerpunktmäßig durch intensive selektive Nachsuche. So sollte das Freilandverhalten, die Nahrungspflanzenwahl und der Aktivitätsbeginn der Tiere nach dem Winter erfasst werden. Hierfür wurden gezielt Orte mit im Vorjahr hoher Imaginaldichte bevorzugt. Dabei musste die bodennahe Vegetation intensiv untersucht werden. Bei kleinen Raupen von *Z. transalpina*, *Z. purpuralis* sowie *Z. filipendulae* vor und kurz nach der Überwinterung klopfte ich die Tiere aus der bodennahen Vegetation heraus. Dies geschah dadurch, dass eine Hand vorsichtig unter das Pflanzenpolster geschoben wurde und mit der anderen mehrfach darauf geklopft wurde, was sich als sehr erfolgreich erwies.

Bei *Z. minos* gaben frische Fraßspuren an eben ausgetriebenen Bibernel-Blättern (*Pimpinella saxifraga*) die entscheidenden Hinweise. Wenn das zugehörige Räumchen nicht direkt an der Pflanze saß, konnte es meist in deren Nähe in beziehungsweise unter Moos, altem Buchenlaub und Gras gefunden werden. Besonders durch das vorsichtige Auseinanderdrücken von austreibenden Esparsettenhorsten fanden sich junge Raupen von *Z. loti*.

Z. carniolica verriet sich als Junglarve durch einen starken Fenster- bzw. Platzminenfraß an *Lotus corniculatus*. Besonders im September und April/Anfang Mai waren an guten

Stellen die Hornklee-Pflänzchen übersät von weißen Flecken, die vom Stehenlassen der Blattepidermis beim Fraß herrührten.

Ältere Tiere wurden rein visuell gesucht, wobei sich bedeckte, aber warme Tage als am geeignetsten erwiesen. Besonders bei *Z. filipendulae*, aber auch bei *Z. purpuralis* und anderen waren die Abendstunden von 20 bis 22 Uhr MESZ sowie der frühe Morgen von 6 bis 9 Uhr MESZ am erfolgreichsten. Um die Mittagszeit fand ich bei diesen Arten auch an Stellen, die abends reich besetzt waren, nur wenige Einzeltiere.

Für die Auswertung (Phänogramme) wurden dabei sämtliche Raupenfunde bei allen Begehungen der zumindest in einem Jahr regelmäßig besuchten Gebiete berücksichtigt, also im Gegensatz zu den Imagines auch bei mehrmaliger Nachsuche in einer Woche auf derselben Fläche. Teilweise wurden in diesen Gebieten auf der Ostalb auch einige Raupenfunde in nachfolgenden Jahren bis 2005 berücksichtigt, wobei dies dann in den Phänogrammen angegeben ist. Bis halbausgewachsene Raupen unter einem Zentimeter Länge bezeichne ich in vorliegender Arbeit als Jungraupen, solche über einen Zentimeter Länge als ältere Raupen. Ältere Larven sind also noch nicht unbedingt völlig ausgewachsen, sondern können sich noch etwa im vorletzten Stadium befinden. Längenangaben bei Larven beziehen sich immer auf den Ruhezustand. Beim Kriechen sind die Tiere gestreckter.

Zudem wurden bei den meisten der neun Arten, besonders umfangreich bei *Z. filipendulae*, *Z. transalpina* und *Z. loti* ex-ovo-Zuchten unter einmal annähernden Freilandbedingungen (gazeüberspannter Blumentopf) und zum anderen unter Zimmerzucht-Bedingungen durchgeführt.

2.3 Nektarpflanzen

Die Nektarpflanzen sind im Zusammenhang mit vorliegender Arbeit wichtig zum Verständnis, was sich als treibende Kraft hinter einigen phänologischen Strategien verbirgt. Bei den Begehungen zur Erfassung der relativen Abundanz und Phänologie der Imagines (Transsektmethode) wurden auch die Blütenbesuche notiert, wobei bei den „widerchen-typischen“ Gattungen (z.B. HOFMANN 1994, KREUSEL & BÖHMER 1998, NAUMANN et al. 1999, WAGNER 1999, 2002b) *Carduus*, *Centaurea*, *Cirsium*, *Dianthus*, *Echium*, *Knautia*, *Origanum* und *Scabiosa* ein bloßes Sitzen der Tiere auf (nicht unter oder neben) der Blüte als Blütenbesuch gewertet wurde. Bei den anderen Blütenpflanzengattungen musste ein Saugen mit dem Rüssel nachgewiesen sein. Zur zusätzlichen Beurteilung des Euryanthiegrades der Widderchenarten wurde der Diversitätsindex nach Shannon-Weaver in Bezug auf die jeweiligen Nektarpflanzen berechnet.

Zusätzlich erfolgte mittels wöchentlicher Vergabe eines relativen Blütenindex von eins bis vier für die widerchenrelevanten Nektarpflanzen der einzelnen Teilflächen eine Abschätzung der Blühphänologie und Blütenverteilung in den Einzelgebieten und der Gesamtphänologie der Pflanzenarten allgemein.

Dabei bedeutet ein Index von eins ein Vorhandensein weniger Blüten (bis etwa fünf) auf der Fläche von etwa einem Hektar. Eine zwei wurde bei spärlicher Blütenzahl (10–20 Blütenstände) vergeben. Die Kategorie drei bedeutet eine größere Blütendichte von mindestens 100 Infloreszenzen pro Hektar. Die vier schließlich indiziert eine überdurchschnittliche Blüte, also eine Massenblüte von teils mehreren tausend Infloreszenzen auf einem Hektar. Hierbei fasste ich die Gattungen *Carduus* und *Cirsium* aus praktischen Erwägungen zu einem Distelindex zusammen. Gezählt wurden meist keine Einzelblüten (nur *Dianthus*), sondern Infloreszenzen wie Köpfchen/Körbchen bei Dipsacaceen und Asteraceen, Trauben (*Onobrychis*) oder blühende Triebe (*Echium*, *Origanum*). Über eine Korrelation des Blühverlaufs mit der Widderchenphänologie wurde anschließend der

Zusammenhang zwischen Ressourcenbasis und -nutzung untersucht (Rangkorrelationskoeffizient nach Spearman r_s).

2.4 Gebietsanalyse

Die Untersuchungsgebiete wurden in 60 mehr oder weniger homogene Teilflächen untergliedert. Diese wurden dann anhand von Indizes für biotische Faktoren wie Häufigkeit und Vorkommen von Raupennahrungspflanzen, Magerkeit bzw. Verfilzungsgrad der Vegetation, Moos- und Gehölzanteil sowie abiotische Faktoren wie Exposition, Neigung, Fels-, Gesteins- und Offenbodenanteil und Flächengröße analysiert. Die vergebenen Indizes reichen von eins bis vier. Eine „Eins“ bedeutet jeweils „wenig“, das heißt geringe Neigung, kaum Steine oder Offenbodenstellen und geringe Waldnähe. Bei den Raupennahrungspflanzen erhielt ein Untersuchungsgebiet beim völligen Fehlen einer Art zusätzlich den Index „Null“. Für die Durchschnittsindizes der Exposition addierte ich die Ziffern der jeweiligen Himmelsrichtungen, wobei Südlagen mit „vier“, Südwest- und Südosthänge mit „drei“, West- und Ost-Hänge mit „zwei“ und weitgehend ebene Lagen sowie solche mit Nord- und Nordwestexposition mit „eins“ bewertet wurden.

Die Indizes für die Faktoren wurden mit dem Vorkommen der jeweiligen Widderchenarten korreliert, wobei für die Arten zu jedem Faktor ein Durchschnittsindex für alle individuenreich (Abundanzindex 3–4) besetzten Teilflächen berechnet wurde. Zum Vergleich dient einerseits der Mittelwert aller Teilflächen und zum anderen derjenige aller nicht stark besiedelten. Bei den im Untersuchungsgebiet selten auftretenden Widderchenarten *Zygaena lonicerae* und *Z. ephialtes* erachtete ich bei der Auswahl der von in größerer Dichte bewohnten Gebiete bereits geringere Individuenzahlen als ausreichend (Abundanzindex 2, 5–15 Individuen pro ha) als bei häufigen Arten, um wenigstens einige Flächen auswerten zu können.

Für jeden Umweltfaktor und jede Widderchenart wurde der Rang-Korrelationskoeffizient nach Spearman (r_s) berechnet und das Signifikanzniveau angegeben. Für diese Berechnung bewertete ich eine dichte Besiedelung mit „zwei“, eine schwache mit „eins“ und keine Nachweise auf der jeweiligen Fläche mit „null“. Sämtliche statistische Auswertungen erfolgten mit dem PC-Programm „Statistica 6.0“.

3 Larvalphänologie

Hier kann eine Unterteilung der Arten je nach dem Beginn der Frühjahrsaktivität der überwinterten Raupen vorgenommen werden, wobei dann kurz die Flugzeit der Imagines Erwähnung findet. In diesem Zusammenhang ist zudem die beobachtete Überwinterungsgröße sowie die Entwicklungsgeschwindigkeit von Bedeutung. Beobachtungen aus der Zucht unter Freilandbedingungen sowie Vergleiche mit einjährigen Herbstraupen und Erstfunden im Frühjahr zeigen, dass im UG auf der Ostalb die meisten Arten in der Masse nur eine Larvalüberwinterung aufweisen. Nicht genauer untersucht wurden hierbei *Z. lonicerae* und *Z. ephialtes*. Allerdings kann bei allen Arten ein – zumindest im UG im Freiland meist geringerer Teil um höchstens etwa 20 % – mehrfach als Raupe überwintern. Der Prozentsatz erhöhte sich stark unter solchen Zuchtbedingungen, bei denen die Larven relativ dunkel gehalten wurden.

Wie bereits im Methodenteil erwähnt, beziehen sich alle Beobachtungen – sofern nicht explizit anders angegeben – zu den neun im Kreis Heidenheim untersuchten Arten auf dieses UG. Häutungsangaben nach der Überwinterung beziehen sich auf nur einmal überwinterte Tiere.

3.1 Frühe Arten mit schneller Entwicklung nach der Überwinterung und größerer Überwinterungsgröße

Zu dieser Gruppe gehören *Zygaena minos*, *Z. loti*, *Z. osterodensis* und *Z. angelicae elegans*. *Z. minos*-Raupen häuten sich je nach Witterung im Laufe des März aus der Diapause (Abb. 1a), machen noch zwei bis drei Wachstumshäutungen durch und sind als erwachsene Raupen im Mai zu finden (Abb. 3) (nur in höher gelegenen Gebieten oder in kalten Jahren wohl ausnahmsweise noch bis Mitte Juni). Die Falter fliegen im UG früh ab 1. Juni bis spätestens Mitte Juli (nur in kühleren Jahren wie 2001) mit Maximum Ende Juni und sind von *Z. purpuralis* relativ getrennt mit kurzer, maximal zweiwöchiger Überschneidung, die von alten *Z. minos*-Weibchen und frischen *Z. purpuralis*-Männchen geprägt ist. Nach Zuchtbeobachtungen wird die Diapause meist bereits Anfang bis Mitte August erreicht, so dass ein Teil der Vegetationsperiode inaktiv zugebracht wird.

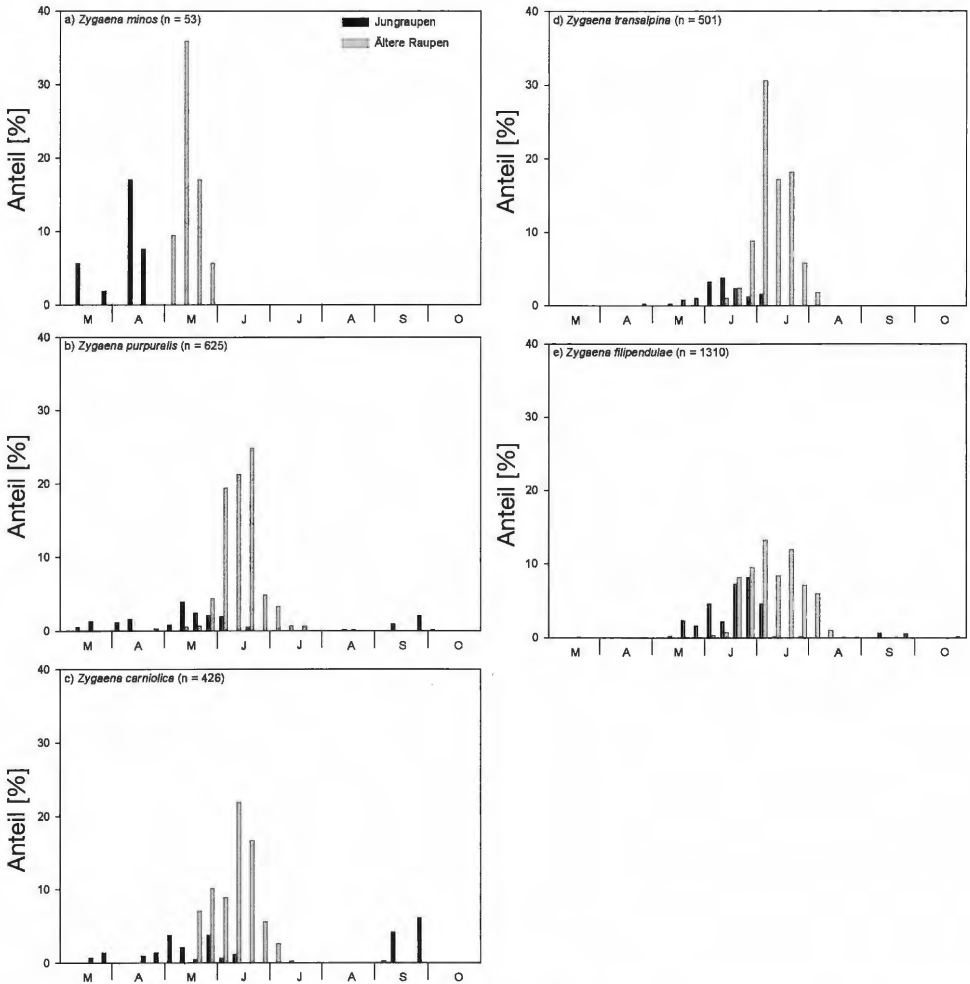


Abb. 1a–e: Larvalphänologie einiger *Zygaena*-Arten von März bis Oktober auf der Basis von Monatsvierteln im Kreis Heidenheim. *Zygaena minos* und *Z. purpuralis*: Daten von 1998–2005; sonst immer 1998–2002.

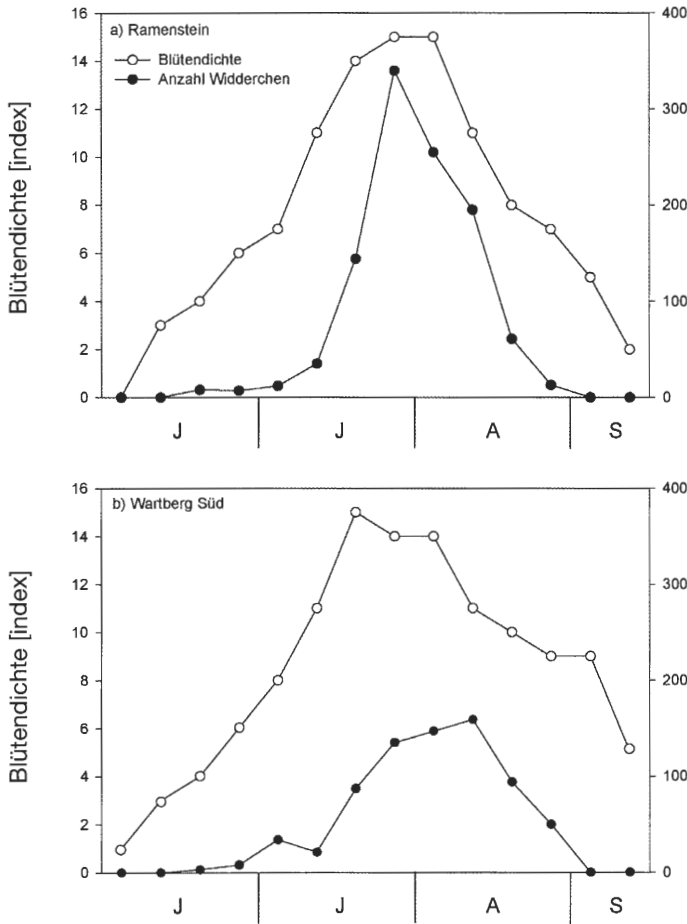


Abb. 2a–b: Phänologie der Widderchen (Individuensummen für Monatsviertel) im direkten Vergleich zur Dichte der wichtigsten Nektarpflanzen (wöchentliche Indexsummen) in zwei repräsentativen Gebieten im Kreis Heidenheim (Ostalb) im Jahr 2001. Berücksichtigte Nektarpflanzen-Arten: *Centaurea jacea*, *Dianthus carthusianorum*, *Echium vulgare*, *Knautia arvensis*, *Origanum vulgare*, *Scabiosa columbaria* und Disteln als Sammelineindex der Arten *Carduus nutans* und *C. acanthoides* sowie *Cirsium arvense*, *C. eriophorum*, *C. vulgare* und *C. palustre*). Weitere Erläuterungen s. Kap. 2.3.

Raupen von *Z. loti* häuten sich Mitte März bis Anfang oder Mitte April (je nach Mikroklima und Witterung) aus der Diapause, benötigen noch zwei oder drei Wachstumshäutungen und sind von Mai bis Mitte Juni ausgewachsen zu finden. Falter flogen meist im Juni bis in die ersten Augusttage.

Erwachsene Raupen von *Z. osterodensis* fand ich in Nordbayern (Steigerwald) bereits Anfang Mai 2000 (Abb. 4). Am 24. März 2005 (eine Woche nach Schneeschmelze) wurde in einem Grasbüschel eine noch in der Diapausehaut befindliche Raupe gefunden, die sich aber umgehend häutete. Somit ist auch hier ein Aktivitätsbeginn je nach Lage des Habitats noch im März bis spätestens Anfang April anzunehmen. 2005 wurden weiterhin insgesamt 13 Raupen im vorletzten und letzten Stadium am 5. Mai sowie am 16. Mai (nur mehr



Abb. 3: Raupe von *Zygaena minos*: Die schneeweißen Tiere sind im Mai auf den in den Habitaten oft flächigen Moospolstern in der spärlichen Grasnarbe bei nicht zu heißem Wetter manchmal ziemlich auffällig, leben aber meist doch recht versteckt. Nattheim (Kreis Heidenheim), Mai 2001.



Abb. 4: Raupe von *Zygaena osterodensis* im letzten Stadium: Die Raupen sind im Sonnenschein oft an Stämmen oder altem Laub versteckt und nur zum Fressen auf der Nahrungspflanze. Steigerwald, Mai 2001.

erwachsene Tiere) gefunden. Kokons wurden Ende Mai/Anfang Juni zahlreich an den untersten, dünnen Ästen mittelalter Eichen am Waldrand registriert. Falter flogen ab 1. Juni bis Anfang Juli.

Z. angelicae elegans, zu der nur wenige eigene Beobachtungen vorliegen, dürfte ebenfalls mit Austrieb der Nahrungspflanze *Coronilla coronata* aus der Diapause erwachen und sich dann rasch entwickeln, wie Funde ausgewachsener Raupen bereits am 6. Mai 2003 (heies Frhjahr) auf der Schwbischen Alb zeigen. Am 16. April 2005 wurden an der austreibenden Nahrungspflanze mehrere Raupen zwischen 7 und 10 mm Lnge beobachtet, zusammen mit deutlich kleineren *Z. fausta*. Die Flugzeit kann bereits Anfang Juni beginnen und dauert je nach Jahr bis Ende Juli. Andere *Z. angelicae*-Populationen (Unterarten) scheinen eine etwas sptere Phnologie aufzuweisen (WEIDEMANN & KHLER 1996).

3.2 Frhe Arten mit langsamerer Entwicklung nach der berwinterung bzw. geringerer berwinterungsgre

Hier sind vor allem *Z. purpuralis*, aber auch *Z. carniolica* und *Z. fausta* zu nennen. *Z. purpuralis* wird im Mrz kurz nach *Z. minos* aktiv, bentigt mindestens drei Wachstumshutungen bis zur Verpuppung (etwas geringere durchschnittliche berwinterungsgre als *Z. minos*) und ist voll ausgewachsen erst ab Anfang Juni zu finden mit Maximum Mitte bis Ende des Monats. Jungraupen vor der berwinterung wurden Ende August bis Anfang Oktober gefunden, vor allem Ende September. Die Falter fliegen im UG von Anfang Juli bis Mitte oder Ende August mit Maximum Mitte bis Ende Juli, im Extrem schon in den letzten Junitagen und noch Anfang September, insgesamt somit deutlich spter als *Z. minos*. An anderen Stellen, so im Susatal (eig. Beob., 1000 m NN), Kaiserstuhl (HOFMANN 1994), Diemeltal (Maximum Anfang Juli, FARTMANN 2004) liegt die Flugzeit teilweise etwas frher. Zumeist kommt hier *Z. minos* nicht vor.

Z. carniolica-Raupen wurden ab Ende Mrz gefunden. Nach mindestens drei Hutungen sind sie im Juni ausgewachsen. Anfang Juli wurden nur noch wenige Tiere registriert. Der Falter gehrt im UG zu den spteren Arten und fliegt von (Anfang) Juli bis in die ersten Septembertage mit Maximum zur Monatswende Juli/August. Raupen vor der berwinterung wurden im September beobachtet. Die Diapause drfte erst ab Ende September bis Mitte Oktober erreicht werden. In anderen Gebieten fliegen die Falter teilweise etwas frher, so etwa im Diemeltal mit Maximum in der ersten Julihlfte (FARTMANN 2004).

Raupen von *Z. fausta* werden auf der Schwbischen Alb mit Austrieb der Nahrungspflanze im April aktiv und sind meist bereits Ende Mai bis Mitte Juni ausgewachsen. Falter fliegen im Juli und August. Die Jungraupen erreichen die Diapause meist im September. Bei dieser Art wurde in der Provence und der Valle di Susa in tiefen, hei-trockenen Lagen eine Frazeit der berwinternden Raupen von April bis Anfang Juni beobachtet, worauf die ausgewachsenen Raupen eine Sommerruhe bis Ende August einlegten und sich erst dann einspannen. Dies korreliert mit Falterfunden nach Mitte September (etwa im Massif de la Sainte Baume). In hheren Lagen (Mont Ventoux) und auch in Mitteleuropa scheint eine solche Ruhephase nicht vorzukommen bzw. wahrscheinlicher nur relativ kurz zu dauern, so dass die Falter frher fliegen als in den tiefen, heien Lagen der Sdwestalpen bzw. der Provence. Dies kann als Pseudobivoltinismus gewertet werden. In der Literatur sind aber auch Angaben zu echt bivoltinen Populationen in Sdeuropa zu finden (z.B. HOFMANN 1994).

3.3 Mittelspäte Arten

Hierunter fallen *Z. viciae*, *Z. lonicerae*, *Z. trifolii* und *Z. ephialtes*. Diese Arten häuten sich im April aus der Diapause. Erwachsene Raupen sind Anfang bis Mitte Juni am häufigsten. Im Alpenvorland bei Memmingen wurden beispielsweise halberwachsene Larven von *Z. trifolii* (Abb. 5) zusammen mit letzten Raupen und Präpupae von *Boloria eunomia* am 22. Mai 2001 gefunden. Frisch aus der Diapause gehäutete Raupen wurden um den 15. April beobachtet. Falter dieser Arten flogen besonders von Anfang Juli (*Z. viciae* teils schon Ende Juni) bis Mitte August.



Abb. 5: Raupe von *Zygaena trifolii*: Die Tiere können leicht mit *Z. filipendulae*, nicht aber mit *Z. lonicerae* verwechselt werden. Memmingen, Anfang Juni 2001.

3.4 Späte Arten

Zu den späten Arten sind im UG auf der Ostalb *Z. transalpina hippocrepidis* und besonders *Z. filipendulae* zu rechnen. Hier findet eine aktive Verzögerung der Flugzeit statt, indem die Diapause bei den meisten Individuen erst Ende April und im Mai beendet wird, wobei *Z. filipendulae* durchschnittlich später ist als *Z. transalpina*. Jungraupen fanden sich erst ab Mitte Mai bis Ende Juni in größerer Zahl, wenn *Z. carniolica*-Raupen bereits meist fast ausgewachsen waren. Die Hauptzeit verpuppungsreifer Raupen reichte von den letzten Junitagen bis Ende Juli, vor allem bei *Z. filipendulae* auch noch in den August. Nur sehr vereinzelt waren auch schon früher einzelne verpuppungsreife Raupen etwa im Juni anzutreffen, die mit den wenigen bereits im April beobachteten Tieren korrespondierten. Die Hauptflugzeit reichte von Mitte Juli bis Anfang (*Z. transalpina*) oder Ende (*Z. filipendulae*) September, wobei der letzte, frische *Z. filipendulae*-Falter noch am 14. Oktober 2000 gefunden wurde. Aktive Raupen vor der Überwinterung wurden bei dieser Art von Mitte September bis Ende Oktober beobachtet. Insgesamt wird somit ein Teil zu Beginn

der Vegetationsperiode inaktiv in Diapause zugebracht, das Erreichen der Diapause im Herbst aber durch die späte Flugzeit sehr nach hinten verschoben. Dazu kommt eine bei der ersten Überwinterung geringe Raupengröße, die eine längere Postdiapause-Entwicklung mit mehr Häutungen notwendig macht als etwa bei *Z. minos* oder *Z. loti*.

In Gebieten außerhalb des UG, so im Voralpenland, liegt bei diesen Arten allerdings teilweise eine abweichende Phänologie vor. So werden Raupen einer feuchte Kahlschläge bei Memmingen besiedelnden, transalpinoiden Population von *Z. transalpina* trotz kühlerem Mikro- und Mesoklima bereits Anfang April geschlossen aktiv und sind Ende Mai bis Juni ausgewachsen zu finden. Auch die Flugzeit liegt hier mit Ende Juni bis Anfang August um einen Monat früher.

Bei *Z. filipendulae* wurden auf einer wechselfeuchten Niedermoorfläche westlich des Ammersees überwinterte, aktive Raupen ab Ende März 2002 gefunden. Auch hier liegt die Zeit erwachsener Raupen sowie der Falter um über einen Monat früher als auf der östlichen Schwäbischen Alb. Dabei schienen die Raupen durchschnittlich leicht größer überwintert zu haben. Auch bei Memmingen wurden um 1990 zahlreich ausgewachsene Raupen in breiten Waldsäumen bereits Ende Mai beobachtet. Durch Entsaumung und Dunkelwaldwirtschaft sind diese Vorkommen heute erloschen.

3.5 *Zygaena exulans*

Die in Mitteleuropa nur im Alpenraum (fehlt in Deutschland) ab ca. 1700 m NN vorkommende Art (untersucht im Silvrettagebiet, Montafon und Wallis) weist als Raupe offenbar stets mindestens zwei Überwinterungen auf. Die Raupen werden sofort nach der Schneeschmelze aktiv, wie Funde an ausgeaperten Stellen im Silvrettagebiet zeigen. 2004 wurden im Mai bis August tausende (meist) Jungraupen im Wallis (Täschalpe) auf 2300–2500 m NN registriert. Ausgewachsene Raupen sind vor allem im Juni/Anfang Juli zu finden, Falter im Juli und August.

4 Larvalhabitate

Die linearen Korrelationen zwischen der Häufigkeit von neun Widderchenarten im UG und Umweltvariablen zeigt Tabelle 2. Bei allen Arten ist der Flächenanspruch relativ gering, so dass auch auf Flächen von 0,5 ha noch fünf bis sieben *Zygaena*-Arten syntop angetroffen wurden. Von Bedeutung ist hier aber langfristig sicherlich ein Individuenaustausch mit im Umkreis von unter 1 bis maximal 3 km Entfernung (siehe auch Markierungs- und Wiederfangversuche, WAGNER 2002b) befindlichen Habitaten und deren Besiedelung als Metapopulation. Nur *Z. minos* hat meist etwas größere Flächenansprüche.

Waldnähe und Gehölzanteil spielen bei Magerrasenbewohnern meist keine direkte Rolle. Wenn signifikante Bindungen vorlagen, dann bei immer großer Spannweite. Somit sind in Waldnähe und bei höherem Gebüschanteil nur andere Faktoren statistisch häufiger gegeben (etwa Versaumungsgrad). Nur bei den Waldsaumarten *Z. loniceræ*, *Z. fausta* und besonders *Z. angelicæ elegans* und *Z. osterodensis* muss ein stärkerer Einfluss konstatiert werden.

Tab. 2: Lineare Korrelationen (Rang-Korrelationskoeffizienten nach Spearman r_s) zwischen Häufigkeit von Widderchen und Umweltvariablen (alle Teilflächen). Erläuterungen s. Kap. 2.4. Irrtumswahrscheinlichkeiten: $p > 0,05$ = nicht signifikant, n.s.; $p \leq 0,05$ = signifikant, *; $p \leq 0,01$ = sehr signifikant, **; $p \leq 0,001$ = höchst signifikant, ***.

<i>Zygaena</i> -Art	Umweltvariablen										
	Größe [ha]	Exposition	steinig/ felsig	lückig	steil	waldnah	gehölzreich	beweidet	trocken	moosreich	mager
<i>Z. minos</i>	0,2 n.s.	0,3 *	0,1 n.s.	0,1 n.s.	0,2 n.s.	0,3 *	0,0 n.s.	-0,1 n.s.	0,2 n.s.	0,3 *	0,0 n.s.
<i>Z. ephialtes</i>	0,2 n.s.	0,1 n.s.	0,1 n.s.	0,1 n.s.	0,1 n.s.	0,0 n.s.	0,1 n.s.	-0,2 n.s.	0,1 n.s.	0,1 n.s.	-0,1 n.s.
<i>Z. loniceræ</i>	0,1 n.s.	0,1 n.s.	-0,1 n.s.	0,0 n.s.	0,0 n.s.	0,3 *	0,1 n.s.	-0,1 n.s.	0,1 n.s.	0,2 n.s.	-0,1 n.s.
<i>Z. transalpina</i>	-0,1 n.s.	0,2 n.s.	0,1 **	0,1 n.s.	0,2 n.s.	0,0 n.s.	-0,1 n.s.	-0,2 n.s.	0,2 n.s.	-0,1 n.s.	-0,1 n.s.
<i>Z. carniolica</i>	0,1 n.s.	0,5 *	0,2 n.s.	0,3 *	0,5 *	-0,1 n.s.	-0,2 n.s.	0,0	0,4 **	0,1 n.s.	0,1 n.s.
<i>Z. viciae</i>	0,0 n.s.	0,0 n.s.	0,2 n.s.	-0,1 n.s.	0,0 n.s.	0,6 ***	0,3 *	-0,5 ***	-0,1 n.s.	0,1 n.s.	-0,2 n.s.
<i>Z. loti</i>	0,1 n.s.	0,2 n.s.	-0,1 n.s.	0,1 n.s.	0,1 n.s.	0,4 **	0,3 *	-0,3 *	0,1 n.s.	0,2 n.s.	-0,2 n.s.
<i>Z. purpuralis</i>	0,2 n.s.	0,3 *	0,1 n.s.	0,2 n.s.	0,3 **	0,3 *	0,1 n.s.	-0,2 n.s.	0,3 n.s.	0,2 n.s.	0,0 n.s.
<i>Z. filipendulae</i>	0,1 n.s.	0,4 ***	0,2 n.s.	0,2 n.s.	0,3 *	-0,2 n.s.	-0,1 n.s.	-0,1 n.s.	0,4 ***	0,4 ***	-0,1 n.s.

4.1 Xerotherme Offenlandarten mit geringer Standortsamplitude

Zu dieser Gruppe zählen *Z. minos* und *Z. carniolica* (Abb. 6). Stark von *Z. minos* besiedelte Habitate waren tendenziell größer, im Vergleich mit allen Gebieten vor allem aber signifikant süd- bis südwestexponiert mit geringer Spannweite (Tab. 2). Dazu waren sie nicht im ebenen Bereich, sondern am Hang gelegen. Weiterhin zeichneten sie sich durch Moosreichtum und tendenziell durch Trockenheit aus.



Abb. 6: Lebensraumtyp xerothermer, niedrigwüchsiger und steiler Magerrasen: unter anderem Habitat von *Zygaena minos* und *Z. purpuralis*. Nattheim (Kreis Heidenheim), 2001.

Bei *Z. carniolica* war ebenfalls die Süd- bis Südwestexposition bei sehr geringer Spannweite von großer Bedeutung. Dazu wurden sehr magere, moosreiche, intensiver beweidete und trockene Biotope mit stärkerer Hangneigung und oft (aber nicht notwendigerweise) auch Fels oder Gestein besiedelt (oft zum *Gentiano-Koelerietum* gehörig, aber auch *Xerobromion*-Fragmente etc.).

4.2 Xerotherme Offenlandarten (UG) mit insgesamt großer Amplitude

Hierunter fallen *Z. purpuralis* und *Z. filipendulae*, die in fast allen Magerrasen des UG vorkommen. Individuenreiche Populationen wurden tendenziell in mageren, südexponierten, beweideten und moosreichen Flächen häufiger registriert (Tab. 2, Abb. 7), wobei aber eine große Spannweite mit Besiedelung aller Expositionen und Magerkeitsgrade festgestellt wurde. *Z. purpuralis* ist etwas stärker als *Z. filipendulae* von flachgründigen, lückigen Stellen abhängig (Nahrungspflanze Thymian!). *Z. filipendulae* kann



Abb. 7: Habitattyp stärker beweideter, xerothermer Magerrasenhang: Lebensraum von *Zygaena carniolica*, *Z. purpuralis* und *Z. filipendulae*. Heidenheim-Schnaitheim (Kreis Heidenheim), Juni 2003.

(außerhalb des UG) fast alle extensiven Offenlandhabitate besiedeln, so auch Flachmoore und andere Feuchthabitate, während sich Nachweise von *Z. purpuralis* aus Feuchtbereichen wohl immer auf erhöhte, trockene Strukturen beziehen.

4.3 Xerotherme Saumarten

Hierunter sind *Z. loti*, *Z. ephialtes*, *Z. transalpina (hippocrepidis)*, *Z. angelicae* und *Z. fausta* anzuführen (Abb. 8). *Z. loti* weist dabei die größte ökologische Valenz auf und fehlte nur in sehr mageren und scharf beweideten Flächen ohne Säume. Optimal waren nur schwach beweidete Mosaik aus xerothermen versaumten Bereichen und mageren, niedrigwüchsigen Flächen mit viel *Hippocrepis comosa*, etwa in Steinbruchsukzessionen.

Die im UG seltene *Z. ephialtes* bevorzugte ebenfalls wenig beweidete Säume mit gewisser Xerothermie (oft *Geranion sanguinei*), wobei aber hauptsächlich die Nahrungspflanze *Coronilla varia* und ihre Verbissempfindlichkeit die Verbreitung begrenzte (s.u.). Nur ebene und mehr mesophile Bestände der Raupennahrungspflanze schienen aus klimatischen Gründen gemieden zu werden, ansonsten wurden auch Ackerränder außerhalb der Magerrasen besiedelt. Anderswo findet sich die Art etwa auch lokal im Voralpenland bei Memmingen an einem stillgelegten Bahndamm durch Feuchtwiesen, wo am erhöhten, trockenen Damm Raupen wenige Meter neben solchen von *Aricia eumedon*, *Boloria eunomia* (am feuchten Dammfuß) und *Brenthis ino* gefunden wurden.

Z. transalpina hippocrepidis hat ihren Schwerpunkt einerseits in kaum beweideten Beständen des *Geranion sanguinei* in der (im Frühjahr) wechselfeuchten Ausprägung mit *Anthericum ramosum*, *Aster amellus*, und *Bupthalmum salicifolium* sowie stellenweise auch *Asperula tinctoria*, solange noch genug *Hippocrepis comosa* vorkommt. Zum anderen



Abb. 8: Flächiger Hirschwurz-Saum mit aspektbildendem *Anthericum ramosum*, Lebensraum von *Zygaena transalpina* und *Z. ephialtes*. Heidenheim-Mergelstetten (Kreis Heidenheim), Juli 1998.

kommt die Art auch in oft mergeligen, mäßig beweideten und stärker mageren Beständen mit Anklang ans *Xerobromion* (mit *Globularia elongata*, *Teucrium montanum* etc.) vor. Gemieden werden ebene und nordexponierte Lagen. Viele Bestände waren walddah gelegen, was aber ein sekundärer Faktor sein dürfte (s.o.).

Zygaena angelicae besiedelt in ihrer Unterart *Z. a. elegans* auf der Schwäbischen Alb xerotherme Waldsäume und sonnendurchflutete Verlichtungsstellen im Wald mit *Coronilla coronata* und ist heute fast völlig auf kleinflächig „natürlich“ waldfreie Stellen etwa am Rand von Felshalden angewiesen (HOFMANN 1994). Die Exposition spielt eine große Rolle, so dass fast nur Süd- bis Südwestlagen besiedelt werden. Andere Populationen von *Z. angelicae* (etwa in Nordbayern) besiedeln auch mehr offene, versaumte Magerrasen mit *Coronilla varia* (WEIDEMANN & KÖHLER 1996).

Zygaena fausta hat ähnliche Ansprüche wie *Z. a. elegans*, findet sich aber zudem auch oft in etwas offeneren Bereichen (etwa am Magerrasenrand zum Wald). Dies gilt besonders für Populationen außerhalb des UG, etwa in völlig offenen Felssteppen der Valle di Susa (an *Coronilla minima*). In geringer Dichte können sogar etwas ungünstigere Expositionen besiedelt werden.

4.4 Mesophile Saumarten

Zu dieser Gruppe zählen *Z. viciae*, *Z. lonicerae* und *Z. osterodensis*. *Zygaena viciae* besiedelt signifikant ebene, wenig beweidete und mesophile Bestände des *Trifolium medii* (Abb. 9) und kann hier sehr abundant auftreten. Die Art fehlt andererseits scharf beweideten, xerothermen und sehr mageren Flächen ohne Säume. Außerhalb des UG werden auch



Abb. 9: Mesophile, ebene und schwach beweidete Heide, Lebensraum unter anderem von *Zygae-na viciae*. Steinheim (Kreis Heidenheim), Juli 2000.

Flachmoorwiesen besiedelt (HOFMANN 1994, WEIDEMANN & KÖHLER 1996, SBN 1997, eig. Beob.).

Z. Ionicerae ist im UG nur individualschwach vertreten und besiedelt hier ähnliche Lebensräume wie *Z. viciae*, die aber oft etwas xerothermer sind. Auf eine nur individualschwache Besiedelung von mehr oder weniger offenen Magerrasen deuten auch die Ergebnisse von KREUSEL & BÖHMER (1998) und SMOLIS & GERKEN (1987). Optimalhabitate der Art liegen mehr in breiten Waldsäumen etwa in Mittel- und Niederwäldern (Steigerwald) oder Schneeheide-Kiefernwäldern (Nordalpen), wo durchaus hohe Raupenabundanzen beobachtet werden können. Sehr häufig begegneten mir Raupen der Art auch in Mosaiken aus beweideten und brachliegenden Magerrasen, Hecken und luftfeuchten Eschenriegeln mit hohen Abundanzen von *Hamearis lucina* in 1200 m NN in der Valle di Susa.

Z. osterodensis besiedelt meist mesophile Säume in thermophilen Wäldern, besonders in Mittelwäldern wie dem Steigerwald. Hier sind Raupen oft an der besonnten und eher mageren, nur schwach verfilzten Grenze Lichtung/breiter Wegsaum zu Eichenwäldern zu finden sowie auch innerhalb der lichten Stellen. Tagsüber ruhten die Raupen meist am Boden an der Basis der Futterpflanzenstängel (*Lathyrus linifolius*, *L. pratensis*, *L. niger*, *Vicia villosa*), in vorjährigem Gras oder unter trockenen Eichenblättern. Einige Raupen wurden aber auch fressaktiv angetroffen.

4.5 Hygrophile Art

Z. trifolii findet sich im Voralpenland in Flachmoorwiesen mit *Lotus pedunculatus* (= *L. uliginosus*). Meist sind als Begleitarten *Boloria eunomia* und *Brenthis ino* vorhanden.

Z. trifolii weist die geringsten Flächenansprüche aller einheimischen Zygaenen auf und kommt beispielsweise bei Memmingen (noch) in einer isolierten, nur um 400 m² großen Fläche mit *Carex brizoides*, *Peucedanum palustre*, *Potentilla palustre*, *Sphagnum palustre*, und *Boloria eunomia* vor. Mesophile Waldsäume werden im Gegensatz zu *Z. lonicerae* nicht besiedelt. In Norddeutschland soll die Art aber auch in Magerrasen vorkommen.

4.6 Hochgebirgsart

Z. exulans besiedelt alpine Matten, die sich meist durch hohen Skelettanteil und niedrige Vegetation auszeichnen. Hochstaudenfluren werden nicht von Larven besiedelt, stellenweise aber lichtetes, niedriges Weidengestrüpp, etwa an Bachrändern wie auf der Täschalpe in 2300 m NN. Am günstigsten sind Flächen, wo die schwarzen Raupen dem dunklen, besonnten Untergrund beim Fressen frei aufliegen können (warmes Mikroklima). Kokons sind oft an Steinen, aber auch an niedrigem Wacholder oder Weiden angesponnen. Sehr häufig ist die Art meist in xerothermen Gebieten mit wenig Niederschlag wie im Wallis. Die hohen Niederschläge im Nordalpenraum dürften die relative Seltenheit bzw. das Fehlen (Allgäu) mit bedingen.

5 Ressourcenangebot und Nutzung

5.1 Raupennahrungspflanzen

Das Larvalnahrungsspektrum der neun im Kreis Heidenheim untersuchten Arten zeigt Tabelle 3. Interessanterweise scheinen *Z. loti* und *Z. transalpina hippocrepidis* *Lotus corniculatus* nicht als Freilandnahrung zu nutzen. Transalpinoide Populationen (vgl. zu den *Z. transalpina*-Stämmen HILLE 1994) von *Z. transalpina* nutzen bei Memmingen auf feuchten Kahlschlägen aber sogar ausschließlich *Lotus pedunculatus*. Somit sind lokal unterschiedliche Spektren ausgebildet.

Die nicht in der Tabelle aufgeführten Arten nutzen folgende Nahrungspflanzen (in Klammern): *Zygaena fausta* (*Coronilla coronata* und anderswo auch weitere hartblättrige *Coronilla*-Arten, in der Valle di Susa beispielsweise *C. minima*), *Zygaena angelicae elegans* (*C. coronata* und *C. varia*), *Z. osterodensis* (*Lathyrus pratensis*, *Lathyrus niger*, *Lathyrus linifolius* [= *L. montanus*], *Vicia villosa*), *Z. trifolii* (*Lotus* spp., meist *L. pedunculatus*) und *Z. exulans* (polyphag, meist aber *Lotus alpinus*, weitere Fabaceen, *Salix* spp. und *Helianthemum* spp.). *Z. osterodensis* nutzte dabei im untersuchten Steigerwald-Habitat vor allem *Lathyrus linifolius* und *L. pratensis*, wenn auch an den anderen genannten Arten mehrfach Raupen gefunden wurden.

Bei den neun in der Tabelle 3 angeführten Arten ergab die Korrelation von Widderchenvorkommen mit dem der Raupennahrungspflanze folgende Ergebnisse (genaue Werte siehe WAGNER 2003b). *Thymus pulegioides*, *Pimpinella saxifraga* und *Lotus corniculatus* waren in allen Magerrasen – meist häufig – vorhanden. Ebenso häufig waren *Z. filipendulae* und *Z. purpuralis* (Nutzung nach dem Angebot, geringer Einfluss weiterer Faktoren). Deutlich lokaler und somit nicht an allen Vorkommen der Nahrungspflanze fanden sich *Z. viciae* und vor allem *Z. carniolica*, *Z. minos* und *Z. lonicerae*. Ihre Vorkommen müssen somit stärker von anderen Faktoren (Mikroklima, Beweidung etc.) beeinflusst sein.

Tab. 3: Festgestellte Freiland-Raupennahrungspflanzen der neun Widderchenarten im Untersuchungsgebiet auf der östlichen Schwäbischen Alb. Arten/Gattungen großer Bedeutung (viele Nachweise) sind mit XX bezeichnet, möglicherweise schwach genutzte ohne bisherige Nachweise mit X? und bei Vorkommen regelmäßig genutzte, aber nur in geringer Zahl nachgewiesene bzw. wegen ihrer Seltenheit nicht allein ausschlaggebende Arten mit X. Aus der Literatur (HOFMANN 1994, KEIL 1993, WEIDEMANN 1996) bekannte und mit großer Wahrscheinlichkeit auch im Untersuchungsgebiet genutzte Arten ohne bisherige Nachweise sind in Klammern gesetzt.

Wirtspflanze	Widderchenart								
	<i>Z. minos</i>	<i>Z. filipendulae</i>	<i>Z. loniceræ</i>	<i>Z. transalpina</i>	<i>Z. carniolica</i>	<i>Z. purpuralis</i>	<i>Z. loti</i>	<i>Z. viciae</i>	<i>Z. ephialtes</i>
<i>Pimpinella saxifraga</i>	XX
<i>Hippocrepis comosa</i>	.	.	.	XX	.	.	XX	.	.
<i>Lotus corniculatus</i>	.	XX	X	X?	XX	.	X?	XX	.
<i>Thymus</i> spp.	XX	.	.	.
<i>Coronilla varia</i>	.	.	.	X	.	.	XX	.	XX
<i>Onobrychis vicifolia</i>	.	.	(X)	.	X	.	X	X	.
<i>Trifolium</i> spp.	.	.	X	X	.
<i>Lathyrus pratensis</i>	.	.	(X)	XX	.
<i>Vicia</i> spp.	.	.	(X)	XX	.

Deutliche Korrelationen bestehen zwischen dem nur lokalen Auftreten von Nahrungspflanzen (*Coronilla varia* und *Hippocrepis comosa*) und dem der Widderchenarten *Z. ephialtes* und *Z. transalpina* (WAGNER 2003b). Hier kommt neben Faktoren wie dem Mikroklima besonders der Verbreitung der Raupennahrung eine wichtige limitierende Bedeutung bei der Widderchenverbreitung zu.

5.2 Nektarpflanzen

5.2.1 Blühphänologie

Die wichtigsten widderchentypischen Nektarpflanzen begannen erst ab Anfang Juni zu blühen (frühe Arten: *Dianthus carthusianorum*, *Echium vulgare*, *Knautia arvensis*). Diese frühen Arten blühten vor allem bis Ende Juli und nur in geringerer Abundanz noch später. Mittelspäte Pflanzenarten mit Schwerpunkt im Juli bis Mitte August waren *Origanum vulgare* und die Disteln der Gattung *Carduus* und *Cirsium*. Späte Arten waren schließlich *Centaurea jacea* und vor allem *Scabiosa columbaria*, die in vielen Gebieten Ende Juli bis Anfang/Mitte September eine Massenblüte hatte.

In den meisten Gebieten mit mehreren vorkommenden *Zygaena*-Arten war die Widderchenphänologie gut in die Blühphänologie eingepasst (Abb. 2). Die meisten Individuen flogen zur Zeit der größten Blütendichte ab etwa 15. Juli bis Ende August. Nur in Gebieten, in denen einige spät fliegende Arten (*Z. filipendulae* und *Z. transalpina*) zahlenmäßig stark vorherrschten wie am Wartberg, scheint die Widderchenzahl im Vergleich zur Blütendichte phänologisch nach hinten verschoben zu sein. Dies ist jedoch als methodischer Artefakt zu werten, da die dortige Massenblüte der Tauben-Skabiose methodisch bedingt maximal nur mit dem Faktor 4 bewertet werden konnte.

In Gebieten mit etwas stärkeren Populationen der früh fliegenden Art *Z. minos* waren beispielsweise im Vergleich zu allen Gebieten immer relativ viele früh blühende Arten vorhanden.

Insgesamt herrschte auf den Magerrasen eine vergleichsweise späte Blütezeit der relevanten Arten. In den Habitaten (feuchte Kahlschläge) der *Z. transalpina*-Vorkommen bei Memmingen hingegen war die Blütezeit der dortigen Hauptart *Cirsium palustre* mit Ende Juni bis Anfang August nicht nur etwas früher als das Blühmaximum bei Heidenheim, sondern die Widderchen waren auch ganz genau darin eingepasst. Früher und auch deutlich später waren in den Biotopen kaum mehr Nektarpflanzen vorhanden. Eine ähnlich frühere Blütezeit lässt sich für Feuchtwiesen am Alpenrand mit *Z. filipendulae* feststellen, wo nach Anfang bis Mitte August nur mehr wenige widderchentypische Pflanzen blühen (nur stellenweise vor allem ab September *Succisa pratensis*).

5.2.2 Nektarpflanzenspektrum

Das Nektarpflanzenspektrum zeigt, dass blaue und violette Blüten der Gattungen *Carduus*, *Centaurea*, *Cirsium*, *Echium*, *Knautia*, *Origanum* und *Scabiosa* als widderchentypisch gelten können (vgl. TARMANN 1975, STEFFNY 1982, TREMEWAN 1985, AISTLEITNER 1990, HOFMANN 1994, KREUSEL & BÖHMER 1998, NAUMANN et al. 1999). Dabei waren innerhalb dieser Gruppe die Arten mehr oder weniger austauschbar und die Nutzung (Tab. 4) erfolgte je nach Übereinstimmung der Phänologien. So besuchten spät fliegende Arten naturgemäß vermehrt die Skabiose. Als sehr stenanth erwiesen sich *Z. carniolica*, *Z. minos* und *Z. transalpina*. Nur euryanthere Arten (vor allem *Z. loti* und *Z. filipendulae*) besuchten in stärkerem Umfang auch widderchenuntypische Pflanzen etwa mit gelber oder weißer Färbung. Dazu gehören auch Arten mit Habitaten, in denen blauviolette Pflanzen zur Flugzeit selten sind, so *Z. osterodensis*, die gerne den weißen Liguster besucht, oder teils auch *Z. trifolii*, die an *Lotus pedunculatus* beobachtet wurde, wenn kein *Cirsium palustre* verfügbar war. Auch *Z. exulans* nutzt in vielen Biotopen gelbe Arten, vor allem Asteraceen und Fabaceen.

Tab. 4: Nektarpflanzenspektrum einiger *Zygaena*-Arten im Kreis Heidenheim. Bei spät fliegenden Arten wird die Skabiose (*Scabiosa columbaria*) immer wichtiger.

Pflanzenart	<i>Zygaena</i> -Art			
	<i>Z. minos</i>	<i>Z. purpuralis</i>	<i>Z. transalpina</i>	<i>Z. filipendulae</i>
<i>Carduus</i> spp. et <i>Cirsium</i> spp.	.	2	.	18
<i>Centaurea jacea</i>	.	3	19	14
<i>Dianthus carthusianorum</i>	25	4	.	.
<i>Echium vulgare</i>	23	.	.	.
<i>Knautia arvensis</i>	43	12	4	11
<i>Origanum vulgare</i>	.	38	2	12
<i>Scabiosa columbaria</i>	.	36	71	41
Sonstige	9	5	4	8
Summe	447	4.189	1.598	9.557

6 Diskussion

6.1 Korrelation von Larvalhabitat, Phänologie und Ressourcen

Innerhalb der oft sechs bis acht sympatrisch auf demselben Magerrasen vorkommenden Arten der Gattung *Zygaena* liegt im UG im Kreis Heidenheim eine Einnischung in mehreren Ebenen vor, und zwar phänologisch, räumlich über Larvalhabitate und nahrungsbiologisch über Raupennährpflanzen (WAGNER 1999, 2002b, 2003a, b). Phänologisch gleichzeitig auftretende Arten haben meist unterschiedliche Raupennährpflanzen und meist auch Larvalhabitate. So sind ausgewachsene Raupen von *Z. carniolica* hauptsächlich etwa drei bis vier Wochen vor denen von *Z. filipendulae* an denselben Stellen an *Lotus corniculatus* zu finden.

Zu dieser Einnischung kommt zusätzlich die phänologische Selektion durch die Blühfolge der wichtigsten Nektarpflanzen. Nektarpflanzen sind für Widderchen langfristig sehr wichtig für die Populationsdynamik (Lebensdauer, Nachreifen von Eiern, Habitatakzeptanz), so dass zwar Populationen in blütenarmen bzw. nur mit suboptimalen Arten bestandenen Gebieten bei optimalem Larvalhabitat existieren können, diese aber sehr individuenschwach sind. So ist es erklärlich, dass Widderchenabundanzen und Blühmaxima zu einem hohen Grad übereinstimmen. Interessant ist, dass Inhaltsstoffe der bevorzugten Dipsacaceae (*Knautia*, *Scabiosa*) offensichtlich den männlichen Sexualpheromonen der Zygaenen (untersucht bei *Z. trifolii*) ähnlich sind (OCKENFELS et al. 1990, NAUMANN et al. 1991).

Wichtig ist hierbei der Aspekt, dass Arten, die nicht die gesamte Vegetationsperiode zur Ausbildung ihrer Generation benötigen und einen Teil dieser inaktiv in Diapause zubringen, ihre Phänologie „aktiv“, d.h. durch Selektion, jahreszeitlich nach hinten verlagert haben. So werden *Z. filipendulae*-Raupen erst im Mai – bei großer Streuung – in nennenswerter Zahl aktiv und verhindern so ein Erscheinen der Hauptmasse der Falter zu Zeiten (Juni), zu denen noch zu geringe Nektarpflanzendichten für die oft sehr hohe Populationsdichte herrschen. In der anderen Richtung wirkt die Zeit begrenzend, die die Jungraupen bis zur Diapause benötigen. Schon allein die Eientwicklung kann ab September mehrere Wochen benötigen, so dass wohl nicht mehr alle *Z. filipendulae*-Raupen in jedem Jahr die Diapause erreichen dürften. Insgesamt kommt somit eine späte, aber auch sehr lange Flugzeit (Vermeidung intraspezifischer Konkurrenz?) zustande.

In anderen Gebieten mit abweichender Blühphänologie werden die Raupen – wie auch bei *Z. transalpina* (WAGNER 2002a) – teils deutlich früher aktiv (vgl. auch CRISPIN & WARRINGTON 1997, TREMEWAN 1998). Außer der Blühphänologie sind sicher auch weitere Faktoren für regionale Einnischung denkbar, etwa Mahdrhythmen (AISTLEITNER 1990, 1998). Zu den Ergebnissen gut passende Mechanismen zur Diapauseregulierung bei Zygaenen sind von WIPKING (1988, 1990, 1995, 2000) exemplarisch an *Z. trifolii* geklärt worden.

Arten, die eine frühe Entwicklung haben wie *Z. minos*, sind an vielen Standorten nicht sehr abundant. Wenn doch, dann fallen diese durch eine erhöhte Dichte früh blühender Arten auf (*Dianthus carthusianorum*, *Echium vulgare*, *Knautia arvensis*). Die Ursache für die frühe Phänologie könnte bei dieser Art in einer Vermeidung „prägender Verwirrung“ zu suchen sein. Da an den Standorten immer, meist sogar viel abundanter, *Z. purpuralis* auftritt, dürften die sich bei der Partnerfindung chemisch und optisch orientierenden Männchen (vgl. NAUMANN 1988, HEINE & NAUMANN 1993 zu *Z. trifolii*) bei völlig synphänem Auftreten schwer tun, ein art eigenes Weibchen zu finden, bzw. dürfte die Zahl der Fehlkopulae stark ansteigen.

Daneben gibt es Arten, die zumindest im Mittelgebirgsraum (Schwäbische Alb) die gesamte Vegetationsperiode zur Ausbildung ihrer Generation benötigen wie vor allem

Z. carniolica. Diese sind bei uns viel weniger flexibel, wenn auch eine variable Überwinterungsgröße eine teilweise Anpassung etwa an andere Nektarpflanzenphänologien zulassen dürfte. Dahingehend kann wohl die etwas frühere Flugzeit etwa am Kaiserstuhl (HOFMANN 1994) oder im Diemeltal (FARTMANN 2004, hier Hauptflugzeit in der ersten Julihälfte) interpretiert werden.

Die Entwicklungsdauer wirkt sich auch auf die besiedelbaren Habitate aus. So weisen besonders euryökere Arten wie *Z. loti*, *Z. filipendulae* und auch *Z. viciae* eine relativ kurze Entwicklungszeit mit an warmen Orten inaktiver Reserve auf, die dann auch zur Besiedelung mikroklimatisch ungünstigerer Lagen wie Nordhängen ausgenutzt werden kann. Arten wie *Z. carniolica*, die eine langsame Entwicklung aufweisen, sind hingegen wesentlich stärker auf hängige Süd- bis Südwestlagen angewiesen. Dabei spielen sicher auch zu einem gewissen, in der Bedeutung allerdings etwas überschätzten Grad physiologische Anpassungen eine Rolle (WIPKING 1985). *Zygaena minos* (kürzere Entwicklungszeit) ist im UG ebenfalls als sehr xerotherme Art einzustufen, die ihre Entwicklung wohl nur in solchen Lagen vor *Z. purpuralis* abschließen kann.

Bei ungünstigem Mikroklima wäre als Möglichkeit für Arten mit langsamer Entwicklung eine mehrfache Raupenüberwinterung als Strategie denkbar. Eine solche tritt nach den Raupenfunden im Frühjahr (teils zwei Größenklassen) auch bei *Z. filipendulae* in Feuchtbiotopen am Alpenrand in etwas stärkerem Umfang auf. Ebenso wie bei *Z. transalpina* (hier im April meist sicher erst einmal überwinterte Raupen von 2002–2005 bei Memmingen beobachtet) ist dies nicht die Hauptursache für das frühe Erscheinen. In erster Linie wird dies durch einen allgemein früheren Aktivitätsbeginn im Frühjahr und leicht größere Überwinterungsstadien ausgelöst. Die größeren Überwinterungsstadien resultieren aus der frühen Eiablagezeit solcher Populationen. Dazu gehen die Raupen insgesamt etwas früher in Diapause, was mit einer Voraussetzung für eine frühe Beendigung derselben sein dürfte. Parallelen finden sich auch in anderen Verwandtschaftskreisen (z.B. *Pyrgus* spp.). Die potenzielle repetitive Überwinterung stellt mehr ein Mittel zum Überleben einzelner schlechter Jahre dar und wäre als normaler Entwicklungszyklus im Tiefland bei langer Vegetationsperiode – noch dazu in xerothermen Biotopen wie im UG – nur eine suboptimale Strategie, u.a. was den Fortpflanzungserfolg angeht.

Viele Arten der Waldsäume, so vor allem *Z. osterodensis* und *Z. angelicae elegans*, weisen eine recht frühe Flugzeit im Juni bis Mitte Juli auf, für die neben anderen Ursachen auch Nektarphänologien (Ligusterblüte!) eine Rolle spielen dürften. Interessanterweise gibt es in solchen Biotopen keine sehr spät fliegenden Arten (wenn nicht Magerrasen mit etwa *Z. transalpina* anschließen), d.h. nach Mitte August sind diese meist frei von Widderchen-imagines.

6.2 Schutz- und Pflegemaßnahmen

Die Schutzmöglichkeiten für Widderchen stellen sich je nach den Habitatansprüchen unterschiedlich schwierig dar. Relativ leicht sind dank ihrer recht geringen Flächenansprüche Bewohner offener Magerrasen zu „managen“. So ist eine Beweidung in Wanderschäferei (keine Koppelhaltung) und gelegentliche Entbuschung sicher die beste Methode. Besonders bei großflächigeren Habitaten ab einigen Hektar ist eine auch intensivere Beweidung nicht schädlich, da sie das Habitat erhält. Sicher sind bei Beweidung geringere Individuendichten zu verzeichnen als einige Jahre nach Aufgabe dieser. Wenn aber die für Arten wie *Z. carniolica* oder *Z. minos* (beide beste Indikatoren für hochwertige, xerotherme Standorte) notwendigen niedrigwüchsigen, lückigen Bereiche zuwachsen, brechen die Bestände rasch zusammen. In großflächigen Habitaten sind auch immer irgendwo schwächer beweidete Säume vorhanden, die etwa *Z. ephialtes* als Habitat dienen

können. Bei sehr kleinflächigen Habitaten ist jedoch nur eine geringe Beweidungsintensität (niemals Koppelhaltung) wünschenswert, da sonst das Aussterberisiko stark erhöht ist. Hier sind nur eine regelmäßige Entbuschung und eventuell Entfilzungsmaßnahmen möglich, da sich eine extensive Beweidung für den Schäfer kaum lohnt. Bei ausreichender Pflege durch Beweidung sollten für die einheimischen Magerrasen-Widderchen im Gegensatz zu noch empfindlicheren Gruppen (*Chazara briseis*, *Pyrgus* spp.) auch bei den gegenwärtigen Bedingungen (hohe luftgetragene Eutrophierung) zumindest mittelfristig ausreichende Bedingungen zu gewährleisten sein. Wichtig ist zudem ein relativ enges Habitatnetz von Magerrasen in maximal zwei bis drei Kilometer Entfernung, die den Individuenaustausch fördern. Leider gehen kleine Magerrasen heute noch viel zu schnell verloren (vor allem durch Sukzession). Dem kann auf in Privatbesitz befindlichen Flächen gegen den Willen des Besitzers nach bisheriger Gesetzeslage selbst in wertvollem Gelände nicht begegnet werden. Wirklich wertvolle Magerrasen neu als so genannten Habitatverbund anzulegen, ist meiner Meinung nach in überschaubaren Zeiträumen nicht möglich.

Bei der Pflege ist vor allem auf früh fliegende, stenöke Arten wie *Z. minos* Rücksicht zu nehmen, bei denen zumindest kurz vor und während der ersten Hälfte der Flugzeit keine zu intensive, sämtliche Nektarpflanzen erfassende Beweidung erfolgen sollte.

In Magerrasen-Biotopen, in denen vor allem Saumbewohner (*Z. transalpina*, *Z. ephialtes* etc.) vorkommen, darf nur sparsam und am besten extensiv im Mai/Anfang Juni (bei *Z. ephialtes* noch weniger intensiv) und dann erst wieder ab Anfang September (jetzt intensiver) beweidet werden.

Wesentlich schwieriger und aufwändiger sieht die Situation für stenöke Waldsaumbewohner aus, besonders für *Z. angelicae elegans*, *Z. fausta* und *Z. osterodensis*. Die Entsaumung der Wälder durch Eutrophierung aus der Luft (Stickstoff, aber auch CO₂, das zu schnellerem Pflanzenwachstum führt), Änderungen im Grundwasserregime (Trinkwasserentnahmen, Flussausbau etc.) und vor allem durch Aufgabe traditioneller Waldbewirtschaftungsformen und nachfolgende Dunkelwaldwirtschaft haben die Überlebensmöglichkeiten derart eingeschränkt, dass ohne permanentes, fachgerechtes Management ein Aussterben recht schnell erfolgen könnte. Für *Z. osterodensis* besteht das Management vor allem in der Simulation einer dynamischen Nieder- oder Mittelwaldwirtschaft der besiedelten Wälder. Zumindest sollten immer ausreichend breite, magere Säume an Waldwegen und auf Kahlschlägen vorhanden sein. „Naturnahe“ Plenterwirtschaft im Dunkelwald würde der Art schnell ein Ende bereiten. Bei den weniger dynamischen Arten *Z. fausta* und *Z. angelicae elegans*, die wie *Coronilla coronata* auf vergleichsweise statischere Habitate angewiesen sind, bleibt in der heutigen Landschaft nur ein ständiges, fachgerechtes Auslichten der Habitate, um für Pflanze und Falter optimale Bedingungen zu erhalten. Inwieweit Isolationseffekte nach Jahrzehnten wirken, muss abgewartet werden. Jedenfalls sind außer Erhaltungsmaßnahmen langfristig auch solche zur Biotopausweitung in vielen Fällen unbedingt notwendig, um größere Individuenzahlen zu erreichen.

Die Feuchtgebietsart *Z. trifolii* ist am besten über eine Herbstmahd der Feuchtwiesen ab Ende September zu schützen, wobei auf relativ mageren, moorigen Flächen eine Mahd nicht jedes Jahr notwendig ist bzw. alternierend erfolgen kann. *Z. trifolii* hält sich auch relativ lange in Brachflächen. Ihre Fähigkeit, kleinste Habitate zu besiedeln, lässt einen anzustrebenden Biotopverbund aussichtsreicher erscheinen. Allerdings werden solche Kleinbiotope auch heute noch oft entwässert, mit Nadelbäumen aufgeforstet, als billige Fläche für Aktivitäten von uninformierten Naturschutzgruppen missbraucht (Gehölzanzpflanzungen für Vögel oder Tümpel Libellen und Amphibien), von Neophyten überwuchert (*Solidago* spp.) oder umgebrochen.

Lediglich bei *Z. exulans* sind in Mitteleuropa meist noch keine Maßnahmen nötig, da sich ihre natürlichen, hochgelegenen Habitate zumindest teilweise noch allzu großem menschlichen Einfluss entziehen, wenn man von punktuellen Beeinträchtigungen durch den immer stärker überhand nehmenden Tourismus absieht.

7 Literatur

- AISTLEITNER, E. (1990): Die Widderchen oder Blutströpfchen Vorarlbergs (Lepidoptera, Zygaenidae). – Zeitschrift der Arbeitsgemeinschaft österreichischer Entomologen **42** (3–4): 77–92.
- AISTLEITNER, E. (1998): Die Schmetterlinge Vorarlbergs 1. – Vorarlberger Naturschau **5**: 1–390.
- CRISPIN, M.J. & S. WARRINGTON (1997): Aspects of the population ecology of *Zygaena filipendulae* (Linnaeus) (Lepidoptera, Zygaenidae). – Entomologist's Gazette **48**: 97–105.
- FARTMANN, T. (2004): Die Schmetterlingsgemeinschaften der Halbtrockenrasenkomplexe des Diemeltales. – Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde **66** (1): 1–256.
- HOFMANN, A. (1994): Zygaeninae. In: EBERT, G. (1994) (Hrsg.): Die Schmetterlinge Baden-Württembergs 3. Nachtfalter I. – Ulmer, Stuttgart: 196–335.
- HEINE, S. & C. M. NAUMANN (1993): Sexuelle Selektion und die Evolution tageszeitlich variierender Partnerfindungsmechanismen bei *Zygaena trifolii* (Esper 1783) (Insecta, Lepidoptera). – Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie **8**: 649–658.
- HILLE, A. (1994): Enzymelektrophoretische Untersuchung zur genetischen Populationsstruktur und geographischen Variation im *Zygaena-transalpina*-Superspezies-Komplex (Insecta Lepidoptera Zygaenidae). – Bonner zoologische Monographien **37**: 1–194.
- KEIL, T. (1993): Beiträge zur Insektenfauna Ostdeutschlands: Lepidoptera – Zygaenidae. – Entomologische Nachrichten und Berichte **37** (3): 145–198.
- KREUSEL, B. & J. BÖHMER (1998): Populationsökologische Untersuchungen an Widderchenpopulationen der Schwäbischen Alb bei Blaubeuren (Lepidoptera, Zygaenidae). – Nachrichten des Entomologischen Vereins Apollo **18** (4): 341–372.
- NAUMANN, C. M. (1988): Zur Evolution und adaptiven Bedeutung zweier unterschiedlicher Partnerfindungsstrategien bei *Zygaena trifolii* (Esper 1783) (Insecta, Lepidoptera). – Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft **81**: 257–258.
- NAUMANN, C. M., OCKENFELS, P., SCHMITZ, J., SCHMIDT, F. & W. FRANCKE (1991): Reactions of *Zygaena* moths to volatile compounds of *Knautia arvensis* (Lepidoptera, Zygaenidae). – Entomologia Generalis **15**: 255–264.
- NAUMANN, C. M., TARMANN, G. M. & W. G. TREMEWAN (1999): The western palaeartic Zygaenidae. Apollo books, Stenstrup.
- OCKENFELS, P., NAUMANN, C. M., SCHMITZ, J., SCHMIDT, F. & W. FRANCKE (1990): Antennale Reaktionen von *Zygaena trifolii* (Lepidoptera, Zygaenidae) auf Blüteninhaltsstoffe von *Knautia arvensis*. – Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft **83**: 424.
- POLLARD, E. (1977): A method for assessing changes in the abundance of butterflies. – Biological Conservation **12**: 115–134.
- PRINZ, H.-P. & C. M. NAUMANN (1988): Optische Parameter bei der Partnerfindung von *Zygaena trifolii* (Esper 1783) (Insecta, Lepidoptera). – Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft **81**: 258.
- SBN – SCHWEIZERISCHER BUND FÜR NATURSCHUTZ (Hrsg.) (1997): Schmetterlinge und ihre Lebensräume – Arten, Gefährdung, Schutz. – Fotorotar AG, Egg/ZH.
- SMOLIS, M. & B. GERKEN (1987): Zur Frage der Populationsgröße und der intrapopularen Mobilität von tagfliegenden Schmetterlingen, untersucht am Beispiel der Zygaenidenarten (Lepidoptera, Zygaenidae) eines Halbtrockenrasens. – Decheniana **140**: 102–117.
- STEFFNY, H. (1982): Biotopansprüche, Biotopbindung und Populationsstudien an tagfliegenden Schmetterlingen am Schönberg bei Freiburg. – Dipl.-Arb. Inst. f. Biologie I, Univ. Freiburg.
- TARMANN, G. (1975): Die Zygaeniden Nordtirols (Insecta, Lepidoptera). – Veröffentlichungen des Tiroler Landesmuseum Ferdinandeum **55**: 113–251.

- THOMAS, J. A. (1983): A quick method for estimating butterfly numbers during surveys. – *Biological Conservation* **27**: 195–211.
- TREMEWAN, W. G. (1985): *Zygaenidae*. In: HEATH J. & A. M. EMMET (eds.): *The moth and butterflies of Great Britain and Ireland 2*. Colchester.
- TREMEWAN, W. G. (1998): Notes on the biology and phenology of *Zygaena* (*Zygaena*) *filipendulae* (Linnaeus 1758) and *Z. (Z.) trifolii* (Esper 1783) (Lepidoptera Zygaenidae) in Cornwall. – *Entomologist's Gazette* **49**: 91–97.
- WAGNER, W. (1999): Biozöologische Untersuchungen an sieben Halbtrockenrasenkomplexen im Raum Heidenheim (Baden-Württemberg). Dipl.-Arb. Abt. f. systematische Botanik und Ökologie, Univ. Ulm.
- WAGNER, W. (2002a): Notizen zur Ökologie einer Population von *Zygaena transalpina* (Esper 1803) im Feuchtbereich (Lepidoptera Zygaenidae). – *Nachrichten des Entomologischen Vereins Apollo* **22**: 193–196.
- WAGNER, W. (2002b): Einnischungsmechanismen bei Rotwiderchen (Lepidoptera, Zygaenidae) auf Kalkmagerrasen der Schwäbischen Alb (Baden-Württemberg). Diss. Abt. f. experimentelle Ökologie, Univ. Ulm.
- WAGNER, W. (2003a): Mechanismen der phänologischen und räumlichen Einnischung bei Rotwiderchen (Lepidoptera, Zygaenidae) auf Kalkmagerrasen der Schwäbischen Alb (Baden-Württemberg). – *Entomologische Zeitschrift* **113** (7): 194–209.
- WAGNER, W. (2003b): Ressourcenverfügbarkeit als Ursache phänologischer Einnischung bei Rotwiderchen (Lepidoptera: Zygaenidae) auf Magerrasen der Schwäbischen Alb (Baden-Württemberg). – *Entomologische Zeitschrift* **113** (8): 226–238.
- WEIDEMANN, H.-J. & J. KÖHLER (1996) *Nachtfalter. Spinner und Schwärmer*. – Naturbuch-Verlag, Augsburg.
- WIPKING, W. (1985): Ökologische Untersuchungen über die Habitatbindung der Zygaenidae (Insecta Lepidoptera). – *Mitteilungen der Münchner Entomologischen Gesellschaft* **74**: 37–59.
- WIPKING, W. (1988): Repeated larval diapause and diapause-free development in geographic strains of the burnet moth *Zygaena trifolii* Esp. (Insecta Lepidoptera). – *Oecologia* **77**: 557–564.
- WIPKING, W. (1990): Facultative and obligatory diapause responses in three species of burnet moth: a characterization of life-cycle phenologies by field observations and laboratory experiments. In: GILBERT, F. (ed.): *Genetics, evolution and coordination of insect life cycles*. – Springer, Berlin Heidelberg New York: 229–241.
- WIPKING, W. (1995): Influences of day length and temperature on the period of diapause and its ending process in dormant larvae of burnet moths (Lepidoptera, Zygaenidae). – *Oecologia* **102**: 202–210.
- WIPKING, W. & J. KURTZ (2000): Genetic variability in the diapause response of the burnet moth *Zygaena trifolii* (Lepidoptera, Zygaenidae). – *Journal of Insect Physiology* **46**: 127–134.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Wolfgang Wagner
 Anton-Hohl-Str. 21a
 87758 Kronburg
 E-Mail: wagner.kronburg@web.de



Bräu, M., Gros, P., Nunner, A., Stettmer, C. & J. Settele (2006): Der verlustreiche Weg in die Sicherheit eines Wirtsameisen-Nestes – neue Daten zur Entwicklungsbiologie und zur Mortalität der Präimaginalstadien von *Maculinea alcon* sowie zum Einfluss der Mahd. – In: Fartmann, T. & G. Hermann (Hrsg.) (2006): Larvalökologie von Tagfaltern und Widderchen in Mitteleuropa. Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde. Heft 68 (3/4): 197–219.

Der verlustreiche Weg in die Sicherheit eines Wirtsameisen-Nestes – neue Daten zur Entwicklungsbiologie und zur Mortalität der Präimaginalstadien von *Maculinea alcon* sowie zum Einfluss der Mahd

Markus Bräu, München, Patrik Gros, Salzburg, Andreas Nunner, Tübingen, Christian Stettmer, Laufen a.d. Salzach & Josef Settele, Halle/Saale

Abstract: New data on the evolutionary biology and mortality of the immature stages of *Maculinea alcon* and the impact of mowing.

The Large Blue butterfly *Maculinea alcon* is an endangered wetland species with a highly complex reproduction biology. Eggs are deposited on the flower buds of *Gentiana* species, in which the caterpillars feed until they reach the fourth instar. Further development takes place in ant nests of the genus *Myrmica*. While some research on adoption by ants has already been done, development and mortality within the gentians is still insufficiently known. This paper deals with the biology of the early stages and with the implications for management concerning appropriate mowing dates.

The investigation was made within the framework of the European MacMan-Project and is part of a research project on the effects of different management practices on habitats and populations of *Maculinea alcon*. Samples of buds with eggs of the Alcon blue were taken repeatedly between August and October from 16 habitats and sites in different altitudes in the years 2003 to 2005. A total of 4,033 buds were examined in the lab recording numbers of eggs, larvae, larval skins and head shells. Furthermore, notes on other species feeding in the buds were taken.

At the surveyed sites *Gentiana asclepiadea* was used even more frequently as food plant than the “classical” food plant *G. pneumonanthe*. Moreover, we could prove successful development in *Gentianella germanica* but not in *Swertia perennis*, which occasionally was used for egg deposition too.

Egg densities on *G. pneumonanthe* were significantly higher than on *G. asclepiadea*. Higher numbers of caterpillars per bud and much higher numbers of successfully emerged L₄ caterpillars could be recorded on the marsh gentian as well, indicating a higher quality as food plant. The vast majority of eggs was found on the calyx, but in 2004 a substantial percentage of eggs was recorded on upper leaves of *G. asclepiadea* as well. This could be interpreted as a lack of synchronisation between flight period of the butterfly and flowering period of that gentian.

Moreover, we discovered that many hatching larvae were unable to penetrate into the buds of *G. asclepiadea*. In 2004, only 25.7% of hatching larvae were able to bore into them at

first attempt and 60.9% finally failed. As another previously unknown factor of mortality, inter-specific competition with the longhorn moth *Nemophora violellus* was ascertained. We found a significant influence of that competitor on survival rates of *M. alcon* in both gentians, but competition between caterpillars of the Alcon blue was also obvious.

The time scale of development of the early stages of *M. alcon* appeared to be strongly influenced by the contrary weather conditions of 2003 compared with 2004 and 2005, but development was generally in advance in case of *G. pneumonanthe*. In the cool and rainy summers of 2004 and 2005, mowing before first of September would have caused almost total loss of the butterflies brood on *G. asclepiadea* in most cases and would still have resulted in high losses if performed before October. Consequences of mowing under current regulations of agricultural programs are discussed.

Zusammenfassung

Der Bläuling *Maculinea alcon* (Dennis & Schiffermüller, 1775) (Lepidoptera: Lycaenidae) ist ein bedrohter Feuchtgebiets-Schmetterling mit hoch komplexer Entwicklungsbiologie. Die Eier werden auf Blütenknospen von Enzian-Arten gelegt, in denen die Raupen fressen, bis sie das vierte Larvenstadium erreichen. Die weitere Entwicklung erfolgt in Nestern von Knotenameisen der Gattung *Myrmica*. Während bereits Forschungen zur Adoption durch die Ameisen erfolgten, sind Entwicklung und Mortalität in den Enzianen noch unzureichend bekannt. Dieser Beitrag beschäftigt sich mit der Biologie der frühen Entwicklungsstadien und den Konsequenzen für das Habitat-Management in Bezug auf geeignete Mahdzeitpunkte.

Die Untersuchung erfolgte im Rahmen des europäischen Forschungsverbundes MacMan und ist Teil eines Forschungsprojektes der Bayerischen Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL), das die Auswirkungen unterschiedlicher Bewirtschaftungs- bzw. Pflegeformen auf Habitate und Populationen von *Maculinea alcon* untersucht. In den Jahren 2003 bis 2005 wurden hierfür zwischen August und Oktober wiederholt Proben mit Eiern des Lungenenzian-Ameisenbläulings belegter Knospen aus 16 Habitaten entnommen, die in Gebieten unterschiedlicher Höhenlage liegen. Insgesamt 4.033 Knospen wurden im Labor untersucht und unter anderem die Zahl der anhaftenden und abgefallenen Eier, Raupen, Raupenhäute und Kopfkapseln ermittelt. Weiterhin wurden Beobachtungen zu anderen in den Knospen fressenden Tierarten festgehalten.

In den Untersuchungsgebieten wurde der Schwalbenwurzenzian (*Gentiana asclepiadea*) häufiger als Wirtspflanze genutzt als die „klassische“ Wirtspflanze Lungenenzian (*G. pneumonanthe*). Weiterhin konnten wir die erfolgreiche Entwicklung in Deutschem Enzian (*Gentianella germanica*) nachweisen, jedoch nicht im Moor-Tarant (*Swertia perennis*), der gelegentlich ebenfalls mit Eiern belegt wurde.

Die Eidichten waren auf *G. pneumonanthe* signifikant höher als auf *G. asclepiadea*. Ebenso konnten wir beim Lungenenzian mehr Raupen pro Knospe und deutlich mehr erfolgreich aus Knospen geschlüpfte L₄-Raupen ermitteln, was auf eine höhere Eignung als Wirtspflanze hindeutet. Das Gros der Eier wurde am Kelch gefunden, doch wurde im Jahr 2004 auch ein großer Teil der Eier an *G. asclepiadea* an Hochblättern festgestellt. Dies konnte als mangelnde Synchronisation zwischen der Flugperiode des Falters und der Blühphase dieses Enzians interpretiert werden.

Weiterhin beobachteten wir, dass viele schlüpfende Raupen nicht in der Lage waren, in die Knospen von *G. asclepiadea* einzudringen. Nur insgesamt 25,7 % der geschlüpften Raupen konnten sich 2004 auf Anhieb einbohren und 60,9 % scheiterten endgültig. Als weiteren bislang unbekanntem Mortalitätsfaktor konnten wir zwischenartliche Konkurrenz mit

einer Langhornmotte namens *Nemophora vioellus* ausmachen. Wir fanden einen signifikanten Einfluss dieser Konkurrenzart auf die Überlebensraten von *M. alcon* in Knospen beider Enzian-Arten, doch war auch Konkurrenz zwischen Raupen des Lungenenzian-Ameisenbläulings offensichtlich.

Die Phänologie der ersten Entwicklungsstadien von *M. alcon* war stark von den gegensätzlichen Witterungsverläufen der Jahre 2003 und 2004 beeinflusst. Die Entwicklung in *G. pneumonanthe* war jedoch in beiden Jahren im Vergleich zum jeweils gleichen Zeitpunkt gegenüber *G. asclepiadea* weiter fortgeschritten. Im kühlen und verregneten Sommer 2004 hätte Mahd vor dem ersten September in den meisten Fällen einen annähernd totalen Verlust und vor Oktober einen hohen Verlust der sich in *G. asclepiadea* entwickelnden Präimaginalstadien bedeutet. Die Konsequenzen der Mahd im Rahmen der derzeitigen Regelungen von Bewirtschaftungs-Programmen werden diskutiert.

1 Einführung

Der Lungenenzian-Ameisenbläuling *Maculinea alcon* (Dennis & Schiffermüller, 1758) (Lepidoptera, Lycaenidae) ist eine nicht nur auf nationaler Ebene stark gefährdete Tagfalterart (PRETSCHER 1998), sondern wird – unabhängig von der Berechtigung seines Artstatus¹ (vgl. MUNGUIRA 1987, THOMAS et al. 1989, ALS et al. 2004) auch europaweit als gefährdet (*vulnerable*) angesehen (VAN SWAAY & WARREN 1999).

Doch nicht nur wegen ihrer Gefährdungssituation wurden die Ameisenbläulinge als Forschungsobjekt des europäischen MacMan-Projektes auserkoren, sondern auch aufgrund ihrer komplexen und nur lückenhaft bekannten Biologie sowie ihrer Eignung als „Flaggschiff-Spezies“ für den Schutz der europäischen Biodiversität. Acht Projektpartner aus sechs Ländern arbeiten im von der Europäischen Union geförderten Projekt „*MACulinea Butterflies of the Habitats Directive and European Red List as Indicators and Tools for Habitat Conservation and Management*“ unter Koordination des UFZ (Umweltforschungszentrum Leipzig-Halle) zusammen (SETTELE et al. 2002). In diesem sollen detaillierte Erkenntnisse zur Ökologie und Evolution der Ameisenbläulinge gewonnen werden, sowie zu den Arten mit denen sie ihr Ökosystem teilen. Im Besonderen sind dies ihre Fraßpflanzen und die Knotenameisen der Gattung *Myrmica*, mit denen sie obligatorisch vergesellschaftet sind, sowie Parasitoiden der Bläulinge.

Eine der Hauptursachen für den Rückgang von *Maculinea alcon* ist der Verlust von Nasswiesen, die in der Bundesrepublik Deutschland die besiedelten Habitate darstellen (vgl. z.B. QUINGER et al. 1995). Die Streuwiesen des Alpenvorlandes, in denen Lungen- und Schwalbenwurzenzian die Hauptwirtspflanzen darstellen, dürften dabei zu den bedeutendsten Vorkommens-Schwerpunkten in Europa gehören (vgl. z.B. WYNHOFF 1998). Nicht zuletzt deshalb kommt der Bundesrepublik und im Besonderen auch Bayern eine herausgehobene Verantwortung für den Schutz des Lungenenzian-Ameisenbläulings zu.

Der Fortbestand der verbliebenen Vorkommen ist jedoch gefährdet: Aufgrund des Strukturwandels in der Landwirtschaft wird Streu, zu deren Gewinnung die Streuwiesen traditionell einmal jährlich im Herbst oder Winter gemäht wurden, kaum noch benötigt (vgl. z.B. QUINGER et al. 1995). Viele Streuwiesen fielen daher brach, auf zahlreichen weiteren erfolgt eine Pflegemahd zur Erhaltung des Arteninventars. Ein Großteil davon wird von Landwirten im Vertrag unter Festlegung von frühestens zulässigen Mahdterminen gemäht, wofür diese eine Entschädigung aus Fördermitteln erhalten.

¹ Durch die genetischen Untersuchungen von ALS et al. (2004) wie auch PECH et al. (2004) ergeben sich keine Hinweise für einen Unterschied auf Artniveau zum in Trockenbiotopen lebenden Kreuzenzian-Ameisenbläuling (*Maculinea rebeli*).

Die Anforderungen an ein Mahd-Management im Hinblick auf den Schutz der Vorkommen von *Maculinea alcon* waren bislang jedoch unzureichend bekannt, besonders in Bezug auf Mahdhäufigkeit in Abhängigkeit von Vegetationstyp und Standort-Produktivität sowie bezüglich unschädlicher Mahdtermine. Während zu Eiablageverhalten und zum Adoptionsvorgang nach Verlassen des Enzians (ALS et al. 2001) bereits Erkenntnisse gesammelt wurden, waren Details über die Entwicklung am bzw. im Enzian noch nicht bekannt.

In diesem Beitrag stehen die Untersuchungen zum letztgenannten Themenkomplex im Vordergrund, sowie die hierbei gewonnenen Erkenntnisse zur Entwicklungsbiologie.

Zur Erforschung der Auswirkungen von Brache und unterschiedlicher Mahdhäufigkeit wurden 73 Habitats in 32 Streuwiesen-Gebieten des Alpenvorlandes untersucht. Die Ergebnisse sollen an anderer Stelle publiziert werden und werden hier nur mit einbezogen, soweit sie für die hier behandelte Thematik relevant erscheinen.

2 Untersuchungsgebiete und -methoden

Die Jungraupen von *Maculinea alcon* entwickeln sich bis einschließlich des dritten Stadiums zunächst in den Knospen von Enzian-Arten, bevor sie sich ausbohren, fallenlassen und sich in Wirtsameisen-Nester eintragen lassen.

Zur Klärung der Frage nach unschädlichen Mahdzeitpunkten war es entscheidend, Daten über die zeitliche Entwicklung der Präimaginalstadien zu erhalten und damit abschätzen zu können, welcher Anteil der Population einer Habitatfläche bei Mahd in unterschiedlichen Zeitphasen betroffen wäre. Die Untersuchung von zu verschiedenen Zeitpunkten aus geeigneten Habitats entnommener Triebe bzw. Knospen der Wirtspflanzen im Labor sollte hierüber Aufschluss geben.

Zu diesem Zweck wurde jeweils eine ausreichend große Menge an mit Eiern belegten Pflanzen entnommen, um eine Mindeststichprobe von in der Regel je 100 Eiern zu erhalten. Um negative Effekte auf die Bestände zu vermeiden, wurden nur Gebiete mit ausreichend großen Bläulingspopulationen ausgewählt. Darüber hinaus entsprach diese Stichprobengröße etwa dem Eivorrat eines Weibchens (50–100 Eier, vgl. MAES et al. 2004). Die Auswahl der Pflanzen erfolgte innerhalb der Habitats zufallsverteilt.

Um mögliche denkbare Einflüsse des Mesoklimas und gegebenenfalls die Varianz zwischen verschiedenen Gebieten und Populationen aufdecken zu können, wurden insgesamt 16 Gebiete in unterschiedlicher Höhenlage zwischen 440 und 950 m NN einbezogen (vgl. Tab. 1).

Wir wählten einige Gebiete aus, in denen separate Proben aus unmittelbar benachbarten gemähten und brachgefallenen Habitatflächen gewonnen werden konnten, die von ein und derselben Bläulingspopulation als Eiablageplatz genutzt werden. Hierdurch sollte ein möglicher Einfluss des Managements auf die Entwicklung sichtbar gemacht werden, ohne Überlagerungen durch populationsspezifische Unterschiede befürchten zu müssen. Es wurde Material von Lungen- und Schwalbenwurzenzian untersucht. In den Gebieten, in denen beide Wirtspflanzen zur Eiablage genutzt wurden, sollten etwaige Unterschiede in der Entwicklung durch Parallelproben aufgedeckt werden. Zusätzlich wurden geringe Mengen mit Eiern belegter Knospen des Deutschen Enzians (*Gentianella germanica*) und des Moor-Tarants (*Swertia perennis*) entnommen.

Die Untersuchungen erfolgten in den Jahren 2003 bis 2005. Der höchst unterschiedliche Witterungsverlauf dieser Jahre war zur Beantwortung der Fragestellung sehr vorteilhaft,

Tab. 1: Überblick über die Probenahmen in den einzelnen Gebieten (in chronologischer Reihenfolge).

Untersuchungsfläche	Höhe [m NN]	Entnahmedatum	Beprobte Wirtspflanze(n)	Management
2003				
Untersberg-Vorland	475	08.08.	<i>G. asclepiadea</i>	brach
Grasleiten, Schaar	650	12.08.	<i>G. pneumonanthe/G. asclepiadea</i>	gemäht
Unterreitenuer Moos	440	16.08.	<i>G. pneumonanthe</i>	gemäht
Kögelsberg	720	16.08.	<i>G. pneumonanthe/G. asclepiadea</i>	gemäht
Hammermoos	670	16.08.	<i>G. asclepiadea</i>	gemäht
Kirchsee	700	16.08.	<i>G. asclepiadea</i>	gemäht
Grasleiten, Wurz	690	22.08.	<i>G. asclepiadea/G. germanica</i>	brach
Untersberg-Vorland	475	22.08.	<i>G. asclepiadea</i>	brach
Rechtis	950	24.08.	<i>G. asclepiadea</i>	gemäht
Bergener Moos	540	27.08.	<i>G. asclepiadea</i>	brach
Grasleiten, Wurz	690	28.08.	<i>G. asclepiadea</i>	brach
Untersberg-Vorland	475	07.09.	<i>G. asclepiadea</i>	brach
Bergener Moos	540	08.09.	<i>G. asclepiadea</i>	brach
2004				
Eurasburg	660	18.08.	<i>G. pneumonanthe/G. asclepiadea</i>	gemäht
Eurasburg	660	18.08.	<i>G. asclepiadea</i>	brach
Grasleiten Wurz	690	18.08.	<i>G. pneumonanthe/ G. asclepiadea</i>	gemäht
Grasleiten Wurz	690	18.08.	<i>G. asclepiadea</i>	brach
Kögelsberg	720	18.08.	<i>G. pneumonanthe/G. asclepiadea</i>	gemäht
Kögelsberg	720	18.08.	<i>G. asclepiadea</i>	brach
Unterreitenuer Moos	440	20.08.	<i>G. pneumonanthe</i>	gemäht
Unterreitenuer Moos	440	20.08.	<i>G. pneumonanthe</i>	brach
Bergener Moos	540	22.08.	<i>G. asclepiadea</i>	brach
Pfontener Wasenmoos	890	23.08.	<i>G. pneumonanthe/G. asclepiadea</i>	gemäht
Weyarn	650	27.08.	<i>G. pneumonanthe</i>	gemäht
Grasleiten, Paradies	650	27.08.	<i>G. pneumonanthe</i>	gemäht
Enzenstetten	820	30.08.	<i>G. asclepiadea</i>	gemäht
Grasleiten Wurz	690	31.08.	<i>G. pneumonanthe/G. asclepiadea</i>	gemäht
Grasleiten Wurz	690	31.08.	<i>G. asclepiadea</i>	brach
Eurasburg	660	31.08.	<i>G. pneumonanthe</i>	brach
Eurasburg	660	31.08.	<i>G. asclepiadea</i>	gemäht
Eurasburg	660	31.08.	<i>G. asclepiadea</i>	brach
Pechschnait	700	07.09.	<i>G. asclepiadea</i>	gemäht
Bergener Moos	540	11.09.	<i>G. asclepiadea</i>	brach
Eurasburg	660	01.10.	<i>G. asclepiadea</i>	brach
Grasleiten Wurz	690	01.10.	<i>G. asclepiadea</i>	brach
Bergener Moos	540	10.10.	<i>G. asclepiadea</i>	brach
2005				
Weyarn	650	18.08.	<i>G. pneumonanthe</i>	gemäht
Grasleiten, Paradies	650	19.08.	<i>G. pneumonanthe/G. asclepiadea</i>	gemäht
Röhrenmoos	850	18.08.	<i>G. pneumonanthe/G. asclepiadea</i>	gemäht
Pechschnait	700	27/30.08.	<i>G. asclepiadea</i>	gemäht

war doch von vorne herein zu erwarten, dass die Entwicklung im ungewöhnlich trocken-heißen Sommer 2003 und unter den eher kühl-feuchten Verhältnissen der Jahre 2004 und 2005 unterschiedlich rasch ablaufen würde.

Bereits 2003 stellte sich heraus, dass sich in den Knospen auch andere Lepidopteren-Larven entwickeln, die mit *Maculinea alcon* in Konkurrenz treten. In den Folgejahren wurden im Unterschied zu 2003 daher nicht nur belegte Knospen, sondern bei den meisten Proben sämtliche Blütenknospen der Triebe analysiert, um mögliche Unterschiede in der Präsenz von Konkurrenzarten zwischen den vom Lungenenzian-Ameisenbläuling mit Eiern belegten und nicht belegten Knospen herausfiltern zu können (Nischenüberlappung). Zudem wurde der Reifezustand der Samenanlagen festgehalten, da eine erfolgreiche Reproduktion der Wirtspflanzen für deren langfristigen Bestand bedeutsam und damit ebenfalls relevant für die Wahl des Mahdzeitpunktes ist.

Im Labor wurden die Knospen nach Möglichkeit unmittelbar anschließend, also frisch untersucht. Dies war aufgrund des hohen Zeitaufwandes allerdings nicht immer möglich. In diesem Falle wurden die Knospen nach kühler Zwischenlagerung beim Transport sofort tiefgefroren und jeweils unmittelbar nach dem Auftauen untersucht.

Im Einzelnen wurde dabei folgendermaßen verfahren:

Zunächst erfolgte eine Zählung anhaftender Eier separat nach Ablagemedium (Kelch, Blütenblätter, Hochblätter, Stiel).

Die Raupen des Lungenenzian-Ameisenbläulings schlüpfen im Unterschied zu anderen Arten nach unten aus den Eiern. Um erkennen zu können, ob die Raupen bereits geschlüpft waren und ob die Raupe erfolgreich in die Knospe gelangt war, musste daher wie folgt verfahren werden:

- Vorsichtiges Abheben jedes Eies von der Unterlage (Skalpell); Kontrolle ob das Ei geschlüpft war (ungeschlüpfte Eier sind an einer noch intakten Membran an der Kontaktfläche mit der Unterlage zu erkennen),
- wenn nein, Unterscheidung ob leer (ohne Flüssigkeit), verdorben (trübe gelbliche Flüssigkeit) oder noch nicht entwickelt (grünliche Flüssigkeit oder bereits schlüpfbereite Raupe im Ei erkennbar),
- Eiparasiten im Ei erkennbar oder schon durch Loch auf Eioberseite geschlüpft.

Da sich zeigte, dass vor allem bei späteren Entnahmen stets bereits ein Teil der Eier abgefallen war, wurden zusätzlich Einbohrlöcher ohne Ei gezählt, um die Gesamtzahl abgelegter Eier bilanzieren zu können. Abgefallene Eier hinterlassen einen charakteristischen „Rand“, sekundär einbohrende Raupen (s. Kap. 3.3.1) jedoch nur ein kreisrundes Loch typischer Größe.

Anschließend wurde das Innere der Knospen untersucht:

- Prüfung, ob schlüpfende L₁-Raupen erfolgreich durchdringen konnten durch Abschälen des Kelchs und Öffnen der Blüte,
- Zählung der Raupen von *Maculinea alcon* (nach Stadien) im Inneren der Blütenhülle, sowie durch vorsichtiges Aufschlitzen des Fruchtknotens auch in dessen Inneren,
- Zählung der großen runden Ausbohrlöcher (soweit noch erkennbar) am Fruchtknoten bzw. an Blütenblättern und Kelch, die L₄-Raupen verursachen, wenn sie den Enzian verlassen um in die Ameisennester zu wechseln; Zählung von Larvenhäuten und Kopfkapseln der Raupen des Lungenenzian-Ameisenbläulings außerhalb und innerhalb des Fruchtknotens.

Entsprechend der Zahl gefundener L₃-Raupenhäute bzw. Kopfkapseln (sowie Ausbohrlöcher) kann für die einzelnen Proben angegeben werden, welcher Anteil der Nachkommenschaft zum Entnahmedatum die Enziane bereits verlassen hatte. Die Zahl der sich bereits „in Sicherheit“ befindenden Raupen wurde in Relation zu den im Falle einer Mahd

zu diesem Zeitpunkt entfernten Eiern bzw. Raupen gesetzt. Weiterhin wurde versucht, die Mahdverluste unter Berücksichtigung „natürlicher“ Mortalitätsfaktoren in Bezug zur Gesamtzahl abgelegter Eier zu setzen, um auch eine Abschätzung der relativen Bedeutung der Mahd als Mortalitätsfaktor zu ermöglichen.

Hierfür wurden Beobachtungen zur Anwesenheit anderer Tierarten, die als mögliche Konkurrenten von *Maculinea alcon* relevant sein können (Anzahl, Größenklasse) herangezogen. Unter Berücksichtigung wahrscheinlicher Verluste durch Nahrungskonkurrenten wurden die Überlebenschancen der noch ungeschlüpften Eier an den Knospen bzw. der noch darin befindlichen Raupen abgeschätzt.

Auf Basis dieser Daten wurde die zu erwartende Überlebensrate von *Maculinea alcon* näherungsweise berechnet (genauerer siehe Ergebnisteil).

Die Ergebnisse wurden statistischen Tests unterzogen, die M. Dolek und A. Freese (Büro Dolek & Geyer, Bayreuth) übernahmen. Für diese Analysen wurde das Programm „STATISTICA 6“ eingesetzt. Prozentwerte wurden für einige Tests nach SACHS (1997) transformiert. Soweit nicht anders angegeben wurde Pearsons Korrelationskoeffizient berechnet ($x[\text{transformiert}] = \arcsin$). Weiterhin wurde eine Hauptkomponenten- und Klassifikationsanalyse eingesetzt, um die Anzahl der Variablen auf weniger, neu errechnete Faktoren zu reduzieren (STATSOFT 2003), mit dem Ziel, grundlegende Datenstrukturen aufzuspüren. Die Extraktion dieser Hauptkomponenten läuft auf eine Varianzmaximierende Drehung des originalen Variablenraumes hinaus. Das Ziel dieser Drehung besteht darin, die Varianz (Variabilität) des neuen Faktors zu maximieren, während die Varianz um die neue Variable (Faktor) minimiert wird. Nachdem der erste Faktor extrahiert wurde, der die meiste Varianz des Datensatzes erklärt, wird iterativ ein weiterer Faktor gesucht, der die verbleibende Variabilität möglichst gut beschreibt.

Die Daten aus 2005 konnten bis zur Einreichung des Manuskripts nicht mehr statistisch geprüft werden.

3 Ergebnisse

3.1 Wirtspflanzenspektrum

Für die Einschätzung der Bedeutung der Enzian-Arten als Eiablagemedium für *Maculinea alcon* sind auch die Daten zum Wirtspflanzenspektrum relevant, die im Rahmen des Habitatvergleichs gewonnen wurden.

In den Untersuchungsgebieten diente *G. pneumonanthe* in 44 Habitatflächen als Wirtspflanze, *Gentiana asclepiadea* hingegen in 65 der Habitate. In 36 Flächen traten beide Enzianarten auf und wurden als Eiablagepflanzen genutzt.

Daneben konnten auf Flächen in der Grasleitener Moorlandschaft auch Eier am Deutschen Enzian (*Gentianella germanica*) gefunden werden. Der Belegungsgrad war dabei sehr hoch, d.h. der überwiegende Teil der in mäßiger Anzahl vorhandenen Pflanzen war belegt. Die entnommene Stichprobe von 25 Knospen enthielt 53 Eier. Eine erfolgreiche Entwicklung wurde über Funde von L₃-Raupenhäute für *Gentianella germanica* ebenfalls belegt. Diese kommt in den Habitaten jedoch nur vereinzelt vor und koinzidiert in der phänologischen Entwicklung nur teilweise.

Eier wurden auch an dem ebenfalls zu den Enziangewächsen gehörenden Moor-Tarant (*Swertia perennis*) gefunden, jedoch waren trotz größerer Häufigkeit im Vergleich zu *G. germanica* nur wenige Pflanzen belegt. Auf einer Streuwiese bei Grasleiten (Flur „Auf

der Wurz“), wurden an 4 von 24 *Swertia*-Pflanzen Eier gefunden. Auf einer zweiten nahegelegenen Streuwiese (Flur „Hintere Schaar“) wuchsen 18 Pflanzen, die jedoch keine Eier trugen. Für *Swertia perennis*-Knospen konnte, vermutlich aufgrund des nur geringen Nahrungsvorrats, kein Entwicklungserfolg festgestellt werden.

3.2 Eidichten und Ablagemedien

3.2.1 Eidichten

Insgesamt konnten im Jahr 2003 17 Proben mit 528 Blütenknospen bzw. 1.235 Eiern und im Jahr 2004 30 Proben mit 2.913 Blütenknospen (davon 1.361 mit Eiern) bzw. 4.198 Eiern² ausgewertet werden. Hinzu kommen 592 Knospen (935 Eier) aus 5 Proben, die ergänzend zur Absicherung der Ergebnisse im Jahr 2005 dienen sollten.

Als Eidichte wird hier die Eimenge pro Spross und Knospe bezeichnet. Für die Knospenproben ergaben sich folgende Eidichten pro Knospe: 2003 waren an den untersuchten Knospen von *Gentiana pneumonanthe* durchschnittlich 3,1 Eier, an denen von *G. asclepiadea* 2,1 Eier abgelegt. Im Folgejahr wurden 5,2 bzw. 2,2 Eier pro Knospe als Durchschnitt ermittelt. Damit wurden in beiden Jahren signifikant mehr Eier an Lungenezian als an Schwalbenwurzenzian abgelegt (2003: $\chi^2 = 41,4$, FG 8, $p < 0,001$; 2004: $\chi^2 = 285,1$, FG 8, $p < 0,001$).

Auch hohe Eizahlen traten dabei an Lungenezian jeweils häufiger auf, wobei 2004 im Vergleich zu 2003 signifikant mehr Eier pro Knospe abgelegt waren ($\chi^2 = 29,8$, FG 8, $p < 0,001$). Über 5 Eier pro Knospe waren an Schwalbenwurzenzian in beiden Jahren selten (Tab. 2) und die Belegung unterschied sich in beiden Untersuchungsjahren nicht wesentlich. Über 10 Eier wurden 2003 nur an 4 % der Knospen des Lungenezians gezählt, während es 2004 immerhin 11 % waren und je einmal sogar 31 bzw. 34 Eier an einer Knospe deponiert waren.

Auch bei Betrachtung der Eidichten pro Spross konnten deutlich geringere Eidichten beim Schwalbenwurzenzian gefunden werden ($\chi^2 = 52,1$, FG 2, $p < 0,001$), obgleich dieser im Mittel eine rund 75 % höhere Anzahl von Knospen pro Trieb aufwies (*G. asclepiadea*: $n = 344$ Sprosse; *G. pneumonanthe*: $n = 123$ Sprosse).

Tab. 2: Anteilige Häufigkeitsverteilung von Eimengen auf Knospen von *G. pneumonanthe* und *G. asclepiadea* für die Untersuchungsjahre 2003 und 2004 (in %, gerundet).

	Anzahl Eier/Knospen																				Summe Knospen	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20 >20		
2003																						
<i>G. pneum.</i>	35	15	20	10	5	6	3	2	0	2	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	115
<i>G. asclep.</i>	45	28	13	6	5	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	413
2004																						
<i>G. pneum.</i>	19	15	12	12	8	7	4	4	5	4	3	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	390
<i>G. asclep.</i>	48	25	12	6	5	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	971

² Einschließlich bereits abgefallener Eier.

3.2.2 Verteilung auf Pflanzenorgane

Bezüglich der Ablageorte konnten die Daten von 2003 nur teilweise sinnvoll ausgewertet werden, da aufgrund des heißen Augusts die Blütenblätter zum Zeitpunkt der letzten Entnahmen vor allem beim Lungenenzian vielfach bereits abgefallen waren.

Der Löwenanteil der Eier befand sich in beiden Untersuchungsjahren am Kelch (Tab. 3). In 2003 waren aber auch die Blütenblätter bedeutsame Eiablagemedien. Bei *G. pneumonanthe* war die auswertbare Stichprobe klein und der Anteil der dort abgelegten Eier dürfte auch bei den in die Auswertung einbezogenen Proben etwas unterrepräsentiert sein, da die Blütenblätter oft nur teilweise erhalten waren.

Im Jahr 2004 waren bei *G. asclepiadea* signifikant weniger Eier an den Blütenblättern und mehr Eier auf Hochblättern abgelegt als beim Lungenenzian ($\chi^2 = 381,5$, FG = 10, $p < 0,001$). Erst recht fiel dies bei einzelnen Proben ins Auge: Bei 14 Proben aus 9 der Gebiete waren bei *G. asclepiadea* über 10 % der Eier auf den Hochblättern abgelegt, in einigen wurden gar 20 % erreicht!

Bei *G. asclepiadea* gab es signifikante Unterschiede zwischen den Untersuchungsjahren 2003 und 2004 ($\chi^2 = 194,0$; FG = 3; $p < 0,001$): 2004 war ein deutlich geringerer Anteil der Eier an die Blütenblätter gelegt. Deutliche Unterschiede gab es auch beim Lungenenzian ($\chi^2 = 19,0$, FG = 3, $p < 0,001$), bei dem Hochblätter 2003 stark genutzt wurden, doch ist hier zu bedenken, dass 2003 nur sehr geringe absolute Zahlen zugrunde liegen (s. Tab 3).

Bei den Proben aus dem Jahr 2005 waren bei *G. pneumonanthe* erneut im Mittel 78 % der Eier am Kelch abgelegt ($n = 572$ Eier). Bei *G. asclepiadea* befanden sich am Kelch zwischen 69 % und 99 % (Mittel 73 %) der Eier ($n = 363$ Eier) und es waren deutlich mehr Eier an Hochblättern abgelegt (Mittel 12 %; Maximum 14 %) als bei *G. pneumonanthe* (im Mittel 7 %). An den Blütenblättern waren es beim Lungenenzian im Mittel nur 14 %, bei Schwalbenwurz 10 %. Die Verhältnisse ähnelten damit stark denen des Jahres 2004.

Tab. 3: Verteilung der auf die unterschiedlichen Pflanzenorgane abgelegten Eier in den Untersuchungsjahren 2003 und 2004 (gerundet).

	Anteil Eier [%]				Summe Eier
	Kelch	Blütenblätter	Hochblätter	Stiel	
2003					
<i>G. pneum.</i>	74	10	14	3	101
<i>G. asclep.</i>	56	37	7	0	691
2004					
<i>G. pneum.</i>	78	16	5	1	4.032
<i>G. asclep.</i>	74	13	12	1	2.145

3.3 Larvalentwicklung in den Enzianknospen

3.3.1 Schlupfvorgang

Im Normalfall nagen sich die Jungraupen durch die Blütenhülle bzw., soweit sich die Eier am Kelch befinden, zuvor durch den Kelch. Beim Schlupfvorgang nagen sich die Raupen nach Durchbrechen der Membran an der Eibasis nach unten in das Pflanzengewebe. Überraschend konnte 2003 beobachtet werden, dass an *G. asclepiadea* zahlreiche Larven beim Versuch den Kelch zu durchbohren scheitern. Sie verenden entweder und stecken im Einbohrloch bzw. teilweise noch in der Eihülle oder nagen sich unmittelbar neben dem Ei wieder nach außen. Es entstehen "Tunnels", die gelegentlich auch mehrere Millimeter lang sein können und beim Ablösen des Eies gut sichtbar werden.

In vielen Fällen war das Innere der Knospen intakt, obwohl abgelegte Eier geschlüpft waren. Einem Teil der zunächst gescheiterten Raupen gelingt es jedoch sekundär über die Blütenblätter einzudringen, wie Funde von Raupen oder deren Häuten im Inneren beweisen. Der Vorgang konnte unter dem Binokular auch direkt beobachtet werden. Die ziellos umherwandernde Raupe gelangte in die Spitzenregion der Knospe, wo sie sich einbohren konnte. Ob dies gelingt oder die Raupe zu Boden fällt, mag vor allem von den momentanen Witterungsverhältnissen (insbesondere Wind) abhängen.

Im Gegensatz dazu scheinen an Hochblättern geschlüpfte Raupen fast nie in die Knospen zu gelangen, da sie sich aus den in der Regel auf der Oberseite der waagrecht bis schräg stehenden Hochblättern abgelegten Eiern nach unten durchbohren³.

Nachdem zunächst unklar war, inwieweit die Probleme beim Schlupf durch die ungewöhnlichen klimatischen Bedingungen des Ausnahmesommers 2003 beeinflusst worden sein könnten und ob z.B. Unterschiede zwischen Brachen und gemähten Beständen bestehen, untersuchten wir dieses Phänomen 2004 genauer.

Bei *G. pneumonanthe* waren 83,2 % der Eindringversuche auf Anhieb erfolgreich gegenüber nur 25,7 % bei *G. asclepiadea* (Tab. 4). Sekundär konnten sich beim Schwalbenwurzenzian immerhin 13,3 % noch einbohren. Noch deutlicher fällt der Unterschied aus, wenn man nur die am Kelch abgelegten Eier betrachtet: Nur 11,9 % konnten sich hier erfolgreich hindurch bohren.

Für 60,9 % der geschlüpften Raupen konnte beim Schwalbenwurzenzian weder ein primäres noch ein sekundäres Einbohrloch gefunden werden, sie konnten nicht in das Innere der Knospen gelangen. Dieser Wert liegt fünfmal so hoch wie bei *G. pneumonanthe*. Allerdings ist damit zu rechnen, dass bei nicht mehr völlig intakter Blütenkrone sekundäre Einbohrungen manchmal nicht mehr zu erkennen waren oder Raupen über die geöffneten Blüten eindringen konnten. Die wirkliche Zahl erfolgreicher Einbohrer dürfte jedoch nicht wesentlich höher liegen, da in den allermeisten Fällen im Inneren der Knospen jede Spur von den "vermissten" Raupen fehlte.

Die Verhältnisse unterschieden sich bei Knospen aus Brachen und gemähten Beständen bei *G. asclepiadea* dabei nicht erheblich ($\chi^2 = 1,589$, FG = 2, $p = 0,452$), ein denkbarer Managementeinfluss, etwa durch erhöhte Vitalität des Enzians in Brachen, bestätigte sich nicht.

³ Aus ausnahmsweise an der Unter- bzw. Außenseite schräg stehender Hochblätter deponierten Eiern konnten Raupen sich fallweise erfolgreich einbohren.

Im Jahr 2005 gelangten beim Lungenenzian im Schnitt 90,6 % der schlüpfenden Raupen in die Knospen, während es beim Schwalbenwurzenzian nur 38,3 % waren und damit etwa so viel wie im Vorjahr.

Tab. 4: Primäre, sekundäre und gescheiterte Einbohrungen in % an beiden Enzian-Arten im Vergleich (2004).

Einbohrungen	Gentiana-Art	
	<i>G. asclepiadea</i>	<i>G. pneumonanthe</i>
primär	26	83
sekundär	13	3
gescheitert	61	14
Summe Eier	1.566	1.688

3.3.2 Maximale Raupenzahlen

Im Jahr 2003 konnten maximal 5 Raupen pro Knospe gefunden werden (Tab. 5). Bis zu drei Raupen in einer Knospe waren nicht selten anzutreffen. Bei *G. pneumonanthe* hatten zum Zeitpunkt der Knospen-Entnahme jedoch die meisten Raupen in diesem heißen Sommer die Enziane schon wieder verlassen.

2004 enthielten 391 untersuchte Knospen von *G. pneumonanthe* 135 Raupen, wobei in 77 % nur eine oder zwei angetroffen wurden. Immerhin lag das Maximum bei 13 Raupen in einer Knospe. Im Falle von *G. asclepiadea* wurden in 209 von 971 Knospen Raupen gefunden, wobei hier fast 94 % nur maximal zwei Raupen enthielten und die Zahl von fünf nicht überschritten wurde.

Bei der insgesamt im Vergleich zu 2003 viel größeren Stichprobe von *G. pneumonanthe* wurden 2004 nicht selten zwei oder drei Raupen gefunden und in etlichen Fällen mehr als vier (in ca. 8 % der mit Raupen besetzten Knospen). Mehr als zwei Raupen pro Knospe waren bei *G. asclepiadea* dagegen in nur rund 14 % (2003) bzw. 6 % (2004) der mit Raupen besetzten Knospen zu anzutreffen.

Tab. 5: Häufigkeitsverteilung Raupen (L₁-L₃) in mit Raupen besetzten Knospen (n = Anz. Raupen) von *G. pneumonanthe* und *G. asclepiadea* (Anteil Knospen in % gerundet).

	Raupenzahl										Anz. Knospen mit Raupen
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	> 9	
2003											
<i>G. pneum.</i>	85	0	8	0	8	0	0	0	0	0	13
<i>G. asclep.</i>	71	15	11	2	1	0	0	0	0	0	96
2004											
<i>G. pneum.</i>	49	28	9	7	3	2	0	1	1	1	135
<i>G. asclep.</i>	71	22	4	2	0	0	0	0	0	0	209

Noch aussagekräftiger ist die Anzahl gefundener L₃-Häute bzw. Kopfkapseln, da diese den letztendlichen Entwicklungserfolg wiedergibt (Tab. 6). Die erfolgreiche Entwicklung von bis zu 10 Raupen in einer einzigen Knospe des Lungenenzians konnte belegt werden. Der Anteil von Knospen, in denen sich drei oder mehr Raupen entwickeln konnten lag mit 30 % (2003) bzw. 36 % (2004) hoch (Tab. 5). Bei *G. asclepiadea* gelang dies nur 2003 und nur in 8 % der Knospen, in denen L₃-Häute gefunden wurden. Bei gleicher Knospengröße ist der Fruchtknoten von *G. asclepiadea* weniger voluminös und enthält einen geringeren Nahrungsvorrat als der des Lungenenzians.

Tab. 6: Häufigkeitsverteilung L₃-Raupenhäute in mit Raupen besetzten Knospen von *G. pneumonanthe* und *G. asclepiadea* (Anteil Knospen in % gerundet).

	Raupenzahl										Anz. Knospen mit L ₃ -Häuten
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	>9	
2003											
<i>G. pneum.</i>	47	22	19	11	0	0	0	0	0	0	36
<i>G. asclep.</i>	73	20	5	2	1	0	0	0	0	0	59
2004											
<i>G. pneum.</i>	44	21	17	8	4	4	0	1	1	1	156
<i>G. asclep.</i>	85	15	0	0	0	0	0	0	0	0	65

In beiden Jahren kamen hohe Zahlen erfolgreich entwickelter Raupen bei *G. pneumonanthe* signifikant häufiger vor als beim Schwalbenwurzenzian (2003: Pearson $\chi^2 = 31,4$, FG 4, $p < 0,001$; 2004: $\chi^2 = 488,9$, FG 9, $p < 0,001$). Im Jahr 2004 war dies auch so in Bezug auf die Raupenzahlen ($\chi^2=57,8$, FG 9, $p < 0,001$). Dagegen konnten höhere Raupenzahlen 2003 etwas häufiger bei *G. asclepiadea* gefunden werden ($\chi^2 = 11,4$, FG 5, $p = 0,044$), da beim Lungenenzian zu den Probenahmeterminen ein größerer Teil der Raupen schon die Enzianpflanzen verlassen hatte.

Wie viele Raupen sich potenziell in einer Knospe entwickeln können, hängt nach unseren Beobachtungen von der Größe ab. Hohe Raupenzahlen sind nur in Knospen von rund 4 cm Länge zu finden, in etwa 2 cm langen Knospen können 2–3 zur Entwicklung kommen. Die kleinsten Knospen, in denen sich Raupen erfolgreich entwickelten, waren nur ca. 8 mm lang.

Ergänzend sei noch angemerkt, dass sich vereinzelt Raupen auch außerhalb des Fruchtknotens an den Staubgefäßen fressend entwickeln können, was Funde von L₃-Häuten neben intakten Fruchtknoten beweisen.

3.3.3 Entwicklungsphänologie

Im Hinblick auf die Fragestellung des unschädlichen Mahdzeitpunkts ist die Relation der bereits aus den Enzianen geschlüpften L₄-Raupen zum noch in bzw. an den Knospen befindlichen Teil der Nachkommenschaft entscheidend. Aus den Verhältnissen zum Zeitpunkt der Probenahme kann auf mahdbedingte Verluste bei Mahd zum Entnahmedatum rückgeschlossen werden.

Im Jahr 2003 ergab sich ein zwischen den Proben recht uneinheitliches Bild. Interessant ist jedoch der Befund, dass in den in verschiedenen Gebieten unterschiedlicher Höhenlage (440 bis 720 m NN) entnommenen Proben von Lungenenzian bereits Mitte August die

Zahl der Raupen, welche die Enziane bereits verlassen hatten ($n = 89$), die Zahl der noch am/im Enzian befindlichen Präimaginalstadien – teils deutlich – überstieg ($n = 10$). Dies gilt auch für die Probe vom Deutschen Enzian.

Bei *G. asclepiadea* war dies hingegen nur bei einer Probe aus einem Habitat in der Grasleitener Moorlandschaft der Fall, wo auch im Lungenezian die Entwicklung offenbar besonders rasch verlief und auch hier deutlich weiter fortgeschritten war als beim Schwalbenwurzenzian aus derselben Fläche. Insgesamt fiel auf, dass erst Ende August die Mehrzahl der Raupen *G. asclepiadea* verlassen hatte.

Bei den 2003 und 2004 in denselben Gebieten entnommenen Proben (Knospenproben mit je insgesamt mindestens 100 anhaftenden Eiern) zeigten sich deutliche Unterschiede im Entwicklungsstand. Einige Proben enthielten zu wenige Raupen und Raupenhäute um ein repräsentatives Bild vom Entwicklungsstand zu geben und wurden daher in der Grafik weggelassen (Abb. 1).

Beim Vergleich der Jahre 2003 und 2004 wird deutlich, dass die Entwicklung 2004 zumindest im Schwalbenwurzenzian deutlich verzögert verlief. Für Lungenezian können allerdings nur Proben aus zwei Gebieten verglichen werden.

Im Jahr 2004 konnten deutliche Unterschiede in der Entwicklung festgestellt werden (Abb. 2). Auch nach Mitte August hatte bei einigen Proben der größere Teil der Brut noch nicht die Lungeneziane verlassen. Beim Schwalbenwurzenzian befanden sich Mitte August noch alle Raupen in den Knospen, der Großteil der Eier war noch nicht einmal geschlüpft.

Gegen Ende August waren beim Lungenezian praktisch alle Eier geschlüpft, allerdings überwog die Zahl noch in den Knospen befindlicher Raupen in Proben aus zwei Gebieten noch die Zahl der bereits aus den Knospen geschlüpften Raupen. Zwischen den Gebieten scheinen erhebliche Unterschiede bestanden zu haben.

Beim Schwalbenwurzenzian hatten um diese Zeit jedoch mit Ausnahme des Enzenstetterer Quellmooses offenbar nur sehr wenige Raupen die Knospen verlassen. In der Pechschnait und dem Bergener Moos hatten sogar Mitte September erst etwa die Hälfte der Raupen die Knospen von *G. asclepiadea* verlassen. Anfang Oktober konnten wir hingegen keine Raupen mehr in den Knospen finden, sodass die Entwicklung auch bei *G. asclepiadea* zu diesem Zeitpunkt weitgehend abgeschlossen gewesen sein dürfte.

Im Jahr 2005 hatten Ende August bei den Proben aus der Pechschnait und aus Grasleiten noch keine Raupen die Knospen verlassen. Bei der Probe aus dem Röhrenmoos hatten sich erst 4 %, bei der aus der Pechschnait erst 1 % der Eier bis zum L₄-Stadium entwickelt. Selbst beim Lungenezian hatten in Weyarn erst 2 % der abgelegten Eier dieses Stadium erreicht, in Grasleiten waren es immerhin 19 % und im Röhrenmoos sogar 45 %.

3.4 Konkurrenz

3.4.1 Zwischenartliche Konkurrenz

Während der Knospenuntersuchung konnten wir eine Reihe von Mitbewohnern feststellen. Von diesen stellte sich eine Art als sehr bedeutsam für den Entwicklungserfolg heraus. Die Larve des zu den Langhornmotten (Fam. Adelidae) gehörenden „Enzian-Langhornfalters“ *Nemophora violellus* (Stainton, 1851) bewohnt Blütenknospen von Lungenezian wie auch von Schwalbenwurzenzian und war in Proben aus allen Gebieten vertreten.

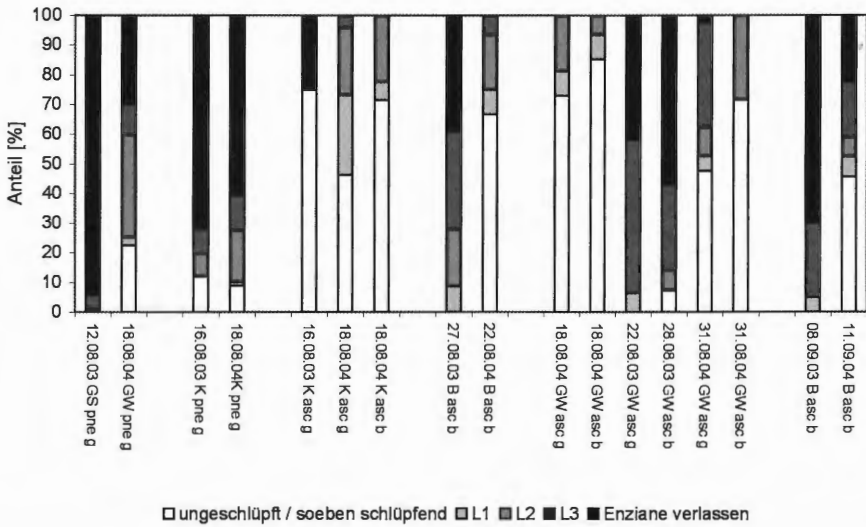
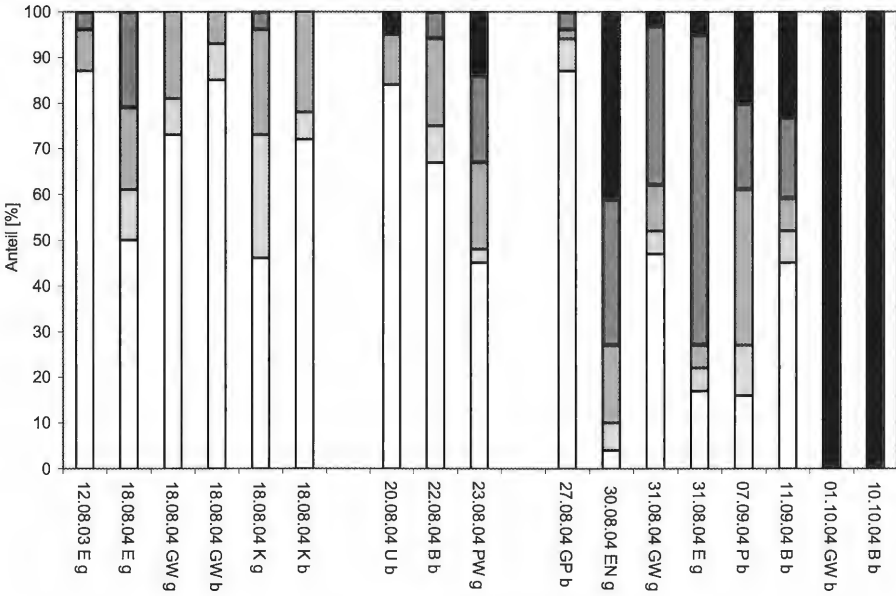


Abb. 1: Unterschiedliche Entwicklung in den Jahren 2003 und 2004 (pne = *G. pneumonanthe*, asc = *G. asclepiadea*; g = gemäht, b = brach, Gebiete: GS = Grasleiten Schaar, GW = Grasl. Wurz., K = Kögelsberg, B = Bergener Moos; die Entnahmegebiete in der Grasleitener Moorlandschaft sind eng benachbart).

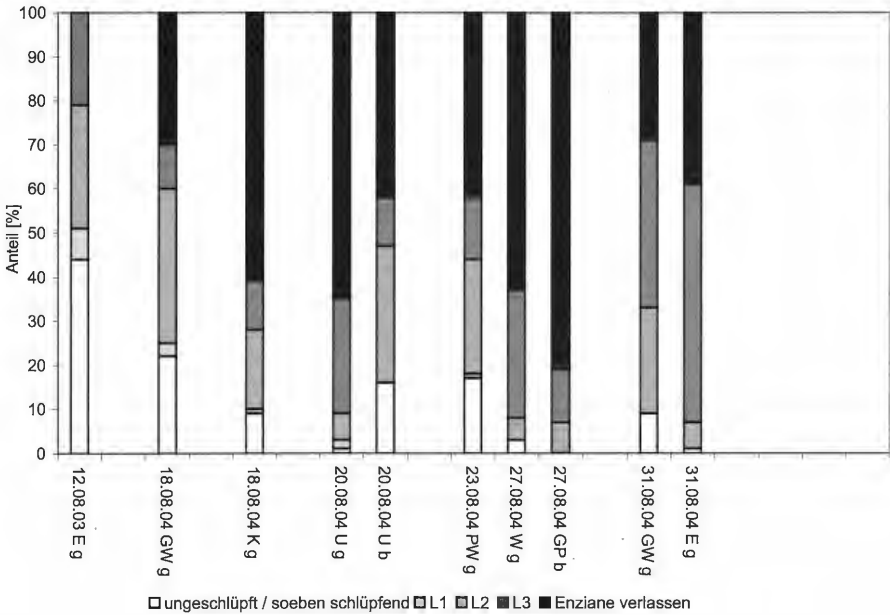
Die Flugperiode liegt vor derjenigen von *Maculinea alcon*, weshalb wir feststellen konnten, dass der Entwicklungsstand der Larven von *Nemophora violellus* meist weiter fortgeschritten und die Larven größer als diejenigen von *M. alcon* waren. Nur sehr selten waren kleine *Nemophora*-Larven und größere Lungenenzian-Bläulingsraupen in einer Knospe vergesellschaftet. Nicht selten war hingegen 2004 und 2005 im Inneren der Knospen der Nahrungsvorrat bereits aufgebraucht, wenn außen die Räumchen von *Maculinea alcon* erst aus den Eiern zu schlüpfen begannen. *Nemophora violellus* kann im Gegensatz zu *Maculinea alcon* bei Nahrungsknappheit die Enziane verlassen und in der Streu weiterleben. Wenn sie die hierfür nötige Größe noch nicht erreicht hat, vermag sie sich in Nebenknospen hineinzufressen, was auch direkt im Labor beobachtet werden konnte. Bis zu vier Kleinschmetterlingslarven in einer Knospe konnten häufig beobachtet werden. Das Maximum lag bei 11 großen Larven in einer großen Lungenenzian-Knospe.

Um den Konkurrenzinfluss von *Nemophora violellus* auch zahlenmäßig zu erfassen, verglichen wir für mit Eiern des Lungenenzian-Ameisenbläulings belegte Knospen die Zahl der erfolgreich entwickelten Raupen (Funde von L₃-Häuten) mit und ohne Befall durch *Nemophora violellus*. Da einige spät entnommene Proben vielfach nicht mehr sicher erkennen ließen, ob die Knospen Eier trugen (Blütenblätter z.T. abgefallen) wurden diese nicht mit ausgewertet. Der Anteil von L₃-Häuten von *M. alcon* korreliert negativ mit dem Vorkommen von *N. violellus* in den Knospen ($r_s = -0,603$, $n = 31$ Proben bzw. $n = 782$ Knospen; $p < 0,001$; Abb. 3). Der "Bläulingsraupen-output" war umso geringer, je regelmäßiger *N. violellus* in vom Lungenenzian-Ameisenbläuling belegten Knospen vertreten war.

Die Differenz zwischen der Zahl an *Maculinea alcon*-Raupen, die in die Knospen gelangten und den darin noch als Raupen oder L₃-Häute nachweisbaren, also der Verlust an Bläulingsraupen, war in den von *N. violellus* befallenen etwa zweieinhalb mal so hoch wie in denen ohne Langhornmotten-Larven. Dabei waren kaum Unterschiede zwischen beiden



Schwalbenwurzenzian



□ ungeschlüpft / soeben schlüpfend □ L1 □ L2 ■ L3 ■ Enziane verlassen

Lungenenzian

Abb. 2: Entwicklungsphänologie von *M. alcon* im Untersuchungsjahr 2004 (Parallelproben aus denselben Gebieten zum identischen Datum sind untereinander angeordnet: (g = gemäht, b = brach, Gebiete: E = Eurasburg, GS = Grasleiten Schaar, GW = Grasl. Wurz., K = Kögelsberg, B = Bergener Moos; U = Unterreitenauer Moos, PW = Pfrontener Wasenmoos, W = Weyarn, GP = Grasleiten Paradies, EN = Enzenstetten, E = Eurasburg, P = Pechschnait).

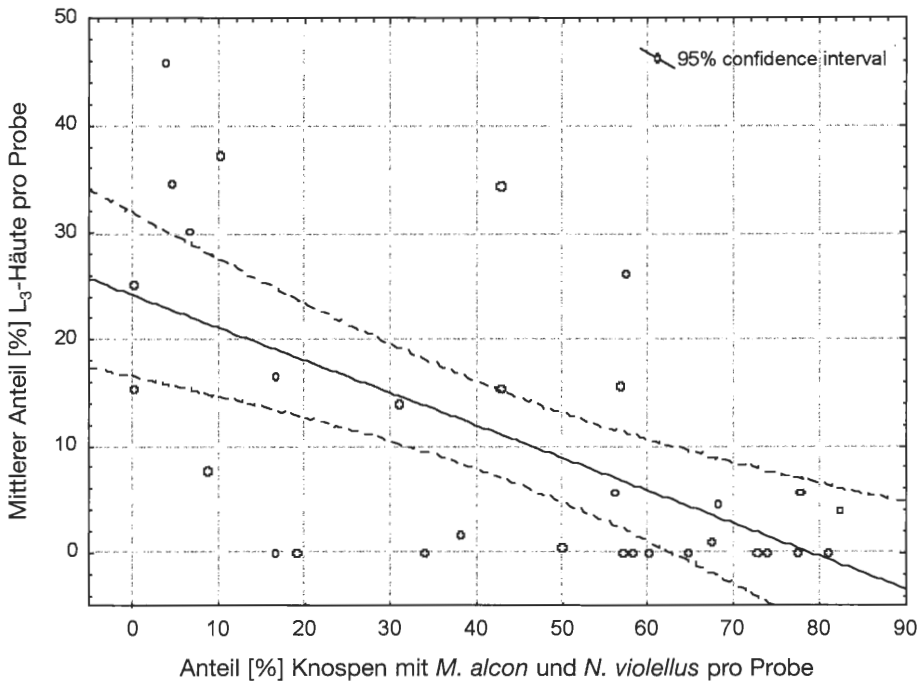


Abb. 3: Abhängigkeit des Entwicklungserfolgs von *Maculinea alcon* vom Befall mit *Nemophora violellus* ($n = 31$ Proben bzw. $N = 782$ Knospen).

Enzianarten zu verzeichnen. Die Zahl der erfolgreich entwickelten Bläulingsraupen hängt auch von der Zahl der *N. violellus*-Larven ab, die sich in der gleichen Knospe aufhalten. Der Anteil der Raupen, die nicht bis zum L₄-Stadium durchkommen ist umso geringer, je mehr *N. violellus*-Larven in der Knospe vorhanden sind ($n = 1.078$, $r = -0,323$, $p < 0.001$).

Neben der Spezialisierung auf Enzianknospen als Nahrung ist auch das Verhalten der Langhornmotten-Larven für *Maculinea alcon* besonders problematisch: Nachdem diese zunächst frei inner- oder außerhalb des Fruchtknotens leben, bauen sie sich aus Stücken des Fruchtknotens einen Schutzköchler. Da sich die meisten Bläulingsraupen entweder von Beginn an im Fruchtknoten entwickeln oder sich wie beobachtet im L₂-Stadium in diesen einbohren, wird ihnen die Hauptnahrung entzogen.

Dass die Bläulingsraupen unter natürlichen Bedingungen auch direkt gefressen werden, kann nur vermutet werden. Im Laborversuch wurde je eine Raupe der unterschiedlichen Stadien mit drei großen *Nemophora*-Raupen unter Nahrungsmangel vergesellschaftet, wobei die L₁-Raupe am folgenden Morgen fehlte.

Bei den Proben aus dem Jahr 2005 bestätigte sich die starke Präsenz von *N. violellus* erneut: Im Mittel war diese Art in 51 % der von *M. alcon* belegten Knospen vertreten, wobei wiederum große gebietsspezifische Unterschiede auftraten. In den beiden Gebieten mit Vorkommen beider Enzianarten war *N. violellus* interessanterweise 2005 jedoch in Schwalbenwurzenzian deutlich häufiger vertreten als in Lungenenzian (Grasleiten 85 % gegenüber 56 %, Röhrenmoos 46 % gegenüber 19 %).

3.4.2 Innerartliche Konkurrenz

Neben zwischenartlicher Konkurrenz ist bei begrenzter Nahrungsressource und hoher Eizahl pro Knospe auch innerartliche Konkurrenz zu erwarten. Um den Einfluss beider Faktoren trennen zu können, betrachteten wir ausschließlich Knospen ohne *Nemophora violellus*. Für diese verglichen wir die Menge der noch in Knospen befindlichen sowie erfolgreich aus dem Enzian geschlüpften in Relation zur Zahl eingedrungener Raupen (primäre und sekundäre Einbohrlöcher). Es ergab sich ein statistisch signifikanter Zusammenhang: Je mehr L_1 -Raupen sich in eine Knospe einbohren konnten, desto höher fiel die Verlustrate aus ($n = 526$ Knospen, $r = 0,238$, $p < 0,001$). Der Effekt bleibt der gleiche, wenn man die Enzianarten separat betrachtet.

4 Diskussion

4.1 Stellenwert von *Gentiana pneumonanthe* und *G. asclepiadea* als Wirtspflanzen

Der Lungenenzian ist die „klassische“ und im größten Teil seines europäischen Areals einzige Wirtspflanze von *Maculinea alcon*. Jedoch kommt dem Schwalbenwurzenzian in der präalpinen Region, aufgrund der noch vergleichsweise günstigen Bestandssituation in diesem Raum auch aus überregionaler Sicht zweifellos eine erhebliche Bedeutung als Wirtspflanze zu. Hierauf machte bereits MARKTANNER (1985) aufmerksam, der in Oberschwaben (Baden-Württemberg) in 47 von 63 Untersuchungsgebieten *G. asclepiadea* als einzige Wirtspflanze finden konnte. In 17 Gebieten wurden beide Enzian-Arten genutzt. Auf 92 der von SCHLUMPRECHT & STRÄTZ (2000) in Bayern untersuchten Streuwiesen kam der Schwalbenwurzenzian vor, der Lungenenzian nur auf 30 von diesen. Obwohl kein vollständiger Überblick existiert, vermuten wir auch aufgrund eigener Felderfahrung, dass im Alpenvorland dem Schwalbenwurzenzian sogar die größere Bedeutung als Eiablagemedium zukommt.

Es scheint jedoch einen bedeutenden Unterschied in der Belegungsdichte sowohl einzelner Knospen als auch Sprosse der beiden Enzian-Arten zu geben. Obwohl der Schwalbenwurzenzian gewöhnlich mehr Knospen pro Spross hervorbringt, vermag dies die geringere Belegung pro Knospe nicht zu kompensieren. Da auch bei Betrachtung der Eidichten pro Spross signifikante Unterschiede zwischen den Enzianarten gefunden werden konnten, ist die Ursache für die höheren Eidichten an Knospen von *G. pneumonanthe* nicht etwa in einer stärkeren Streuung auf die für die Eiablage verfügbaren Knospen zu suchen.

Die Ermittlung der Eibelegung in Klassen in insgesamt 714 je mindestens 4 m² großen Probequadraten⁴ im Rahmen eines Habitatvergleichs zeigten, dass nichts desto weniger die Eidichten pro Quadratmeter im Falle von *G. asclepiadea* vielfach über denen bei *G. pneumonanthe* liegen können (vgl. BRÄU et al. 2004). Dies erklärt sich aus den beim Schwalbenwurzenzian oftmals höheren Sprossdichten, also einem höheren Angebot an belegbaren fertilen Trieben, da die Eidichten eng mit dem Wirtspflanzenangebot korrelieren. Da jedoch schon bisher angenommen wurde, dass sich nur eine geringe Zahl von Raupen pro Knospe erfolgreich entwickeln kann, sind die Eidichten pro Knospe und Eiverteilung (konzentrierte versus gestreute Ablage) für den "output" an L_4 -Raupen eine entscheidende Ausgangsgröße.

⁴ Innerhalb den von *Maculinea alcon* tatsächlich als Eiablagehabitat genutzten Bereichen der Streuwiesen wurden hierfür Probequadrate zufallsverteilt ausgewählt.

Unsere Ergebnisse höherer Eidichten an *Gentiana pneumonanthe* scheinen die allerdings nur in wenigen Gebieten gewonnenen Ergebnisse von SCHLUMPRECHT & STRÄTZ (2000) zu bestätigen, die feststellen konnten, dass in Gebieten mit Vorkommen beider Enzianarten *G. pneumonanthe* bevorzugt wird. In den zwei Gebieten, in denen KRISMANN (2000) Vergleiche anstellte, konnte er ebenfalls beobachten, dass in Relation zur Pflanzendichte *G. pneumonanthe* effektiver zur Eiablage genutzt wurde. Im Gegensatz zu unseren Untersuchungen fand er jedoch, dass sich die Eiablagen auf die Einzelpflanze bezogen qualitativ und quantitativ kaum unterschieden.

Bezüglich Eiablagemustern bei kleinmaßstäblicher Betrachtung fand er geklumpte Eiablage, die nicht mit der Zahl von Enzianen bzw. deren Blüten korrelierte. KRISMANN (2000) vermutet, dass die auch von uns beobachtete geklumpte Eiablage aus Konkurrenz zwischen verschiedenen eierlegenden Weibchen resultiert.

In der Zusammenschau mit unseren Ergebnissen zur Verteilung auf die Eiablagemedien vermuten wir jedoch, dass auch mangelnde zeitliche Synchronisation der Blühperiode der Enzianarten mit der Eiablageperiode zu solchen Eiverteilungs-Mustern führen kann. So konnten wir zu Beginn der Flugperiode im Jahr 2004 beobachten, dass bereits zahlreiche Weibchen flogen, als erst wenige Lungeneziane das bevorzugte Entwicklungsstadium erreicht hatten (noch geschlossene, jedoch relativ weit entwickelte Knospen). Hierdurch konzentrierten sich die Eiablagen zwangsläufig zunächst auf wenige, entsprechend dicht belegte Wirtspflanzen, während mit fortschreitender Flugperiode ein größeres Angebot an Eiablagepflanzen zu Verfügung stand und damit vermutlich zu stärkerer Streuung des Eivorrats führte. Die Blüten des Schwalbenwurzenzians entwickeln sich normalerweise erst später. Für einen Entwicklungsvorsprung des Lungenezians spricht auch der unterschiedliche Reifezustand der Samen in den einzelnen Knospen-Parallelproben beider Enzian-Arten. Der geringe Anteil 2004 an Blütenblätter gelegter Eier und der überraschend hohe Anteil an Hochblätter deponierter Eier ließe sich zwanglos damit erklären, dass dessen Knospen zumindest anfangs noch wenig entwickelt waren und die Blütenblätter kaum als Eiablagemedium genutzt werden konnten. Für eine frühere Eiablage an *G. pneumonanthe* spricht auch der festgestellte fortgeschrittenere Entwicklungsstand der Präimaginal-Entwicklung.

Vor dem Hintergrund der von uns entdeckten hohen Verlustraten im Falle der Eiablage an Hochblättern und Kelchen des Schwalbenwurzenzians dürfte eine solche unvollkommene zeitliche Synchronisation deutlich erhöhte Verlustraten zur Folge haben.

Die Ursache für eine derartige jahrweise unterschiedlich gute Synchronisation mit der Wirtspflanzenphänologie könnte darin zu suchen sein, dass die Entwicklung der Bläulingsraupen in den Ameisennestern von Witterungseinflüssen deutlich abgepuffert verläuft, während ihre Wirtspflanzen diesen vollständig ausgesetzt sind. So konnte umgekehrt im heißen Sommer 2003 beobachtet werden, dass die Entwicklung bei *G. pneumonanthe* aufgrund der Trockenheit an manchen Standorten verzögert war. Möglicherweise resultiert hieraus auch der vergleichsweise hohe Anteil der in diesem Jahr bei *G. pneumonanthe* an Hochblätter abgelegten Eier.

Zum Entwicklungserfolg in den beiden Enzianarten lagen unseres Wissens bislang keine genaueren Kenntnisse vor. Die Untersuchungsergebnisse werfen diesbezüglich ein neues Licht auf die Bedeutung der beiden Haupt-Wirtspflanzen *G. pneumonanthe* und *G. asclepiadea*: Hier erwies sich das Mengenverhältnis der sich erfolgreich entwickelnden Bläulingsraupen in Relation zur Zahl abgelegter Eier beim Schwalbenwurzenzian als deutlich ungünstiger als beim Lungenezian. Die Hauptursache dafür ist der für aus den Eiern schlüpfende Jungraupen deutlich schwerer zu durchdringende Kelch von *G. asclepiadea*. Gerade am Kelch wird jedoch der überwiegende Anteil der Eier abgelegt. Dies gilt zwar auch für *G. pneumonanthe*, wie auch die Untersuchungen von KÜER & FARTMANN (2005) in

Westfalen bestätigen, die rund 70 % der Eier am Kelch fanden und nur 25 % an den Blütenblättern, doch ergeben sich bei dieser Enzianart offenbar nur selten Probleme einzudringen. Die Probleme beim Durchnagen des Kelchs von *G. asclepiadea* dürften durch dessen Zähigkeit verursacht werden; der Unterschied zu *G. pneumonanthe* ist auch beim Öffnen von Knospen mit dem Skalpell deutlich spürbar. Da sich an ein und derselben Knospe sehr häufig ein Teil der Raupen erfolgreich einbohren konnte, während andere scheiterten, scheint die individuelle Fitness über den Eindringenerfolg zu entscheiden.

Inwieweit das bei *G. asclepiadea* beobachtete Phänomen mit einer möglicherweise erst im Eiszeitalter erfolgten, noch nicht vollständigen Anpassung an den Schwalbenwurzenzian als weitere Wirtspflanze zusammenhängen könnte, muss hier offen bleiben.

4.2 Bedeutung der Mortalität in den ersten Stadien der Entwicklung

Über Ursachen und Größenordnung der Mortalität in der ersten Phase der Entwicklung des Lungenzian-Ameisenbläulings bis zum Verlassen des Enzians war bislang wenig bekannt, während über die Adoptions- und Postadoptionsphase Untersuchungen erfolgten (ALS et al. 2001). Bereits ALS et al. (2001) kalkulierten jedoch überschlägig eine Mortalität zwischen Eistadium und Aufnahme ins Ameisennest von mindestens 85 % und möglicherweise deutlich darüber.

In den brachliegenden Probeflächen z.B. im Bergener Moos ($n = 275$ Eier) lag die „natürliche“ Mortalität nach unserer Berechnung bei rund 78 %, im Gebiet Grasleiten Wurz (Brache) sogar bei rund 93 % ($n = 364$ Eier). Wirtspflanze war hier in beiden Fällen allerdings Schwalbenwurzenzian, bei dem bereits ein erheblicher Teil gar nicht erst in die Knospen einzudringen vermag.

Nach unseren Ergebnissen können die nicht unmittelbar anthropogen beeinflussten Verluste gebietsspezifisch sehr unterschiedlich ausfallen. Sie werden maßgeblich von der Möglichkeit schlüpfender Raupen überhaupt in die Knospen zu gelangen, aber auch von den Verlusten durch zwischen- und innerartliche Konkurrenz beeinflusst. Als sehr wesentlicher Faktor stellte sich die Konkurrenz mit dem Kleinschmetterling *Nemophora violellus* heraus.

Die von PRÖSE et al. (2003) für Bayern als stark gefährdet eingestufte Langhornmotte scheint erheblich weiter verbreitet als bisher angenommen. *N. violellus* ist in Europa weit verbreitet und etwa auch aus Österreich, Tschechien, Ungarn, der Schweiz, Frankreich, Italien und aus den Niederlanden bekannt (Datenbank Fauna Europaea Web Service 2004). Diese Art ist nicht zu verwechseln mit einer anderen Langhornmotte, die lange Zeit diesen Namen trug, aber an *Dipsacus*, *Scabiosa*, *Succisa* und *Sedum* lebt. Die an Enzian gebundene Art hieß bis vor wenigen Jahren *Adela violella* und in früheren Zeiten *Nemotois violellus* (NIEUKERKEN 2003).

Die Larven der Gattung *Nemophora* fressen zunächst die Samen der Wirtspflanze und leben später in einem flachen Köcher in der Streuschicht (KALTENBACH & KÜPPERS 1987): Im Gegensatz zu *Maculinea alcon* erfolgt die Eiablage endophytisch, so dass der Befall anfangs von außen nicht zu erkennen ist. Als Wirtspflanzen der oligophagen Art werden weiterhin *G. lutea* (PRÖSE 1998) und *G. cruciata* (Varga n.p.) genannt.

Wir konnten nachweisen, dass die Langhornmotte *Nemophora violellus* sowohl durch ihre frühere Flugzeit als auch durch ihre größere Flexibilität bei der Nutzung von Nahrungsressourcen eindeutige Konkurrenzvorteile gegenüber *Maculinea alcon* genießt und den Entwicklungserfolg der Bläulingsraupen stark beeinflussen kann. Das Ausmaß hängt

davon ab, wie stark *N. violellus* in einem Gebiet vertreten ist und wie stark die Überlappung mit sich ebenfalls in den Knospen entwickelnden Raupen von *Maculinea alcon* ist. Die Stetigkeit in von *M. alcon* genutzten Knospen variierte nämlich je nach Gebiet zwischen 3 % und 91 % (2004). Die Anwesenheit dieser Kleinschmetterlings-Art in den von *Maculinea alcon* mit Eiern belegten Knospen war im Durchschnitt sehr hoch (44 %) und fast gleich hoch wie die Stetigkeit von *Nemophora* in Knospen insgesamt (45 %). Daraus schließen wir, dass es keine (effektive) Nischen-Separation der beiden Arten gibt, was die Eiablagemedien angeht. Allerdings scheint es meist eine zeitliche Separation mit variierender Überlappung zu geben, weil in spät im Jahr entnommenen Knospen *Nemophora*-Larven unterdurchschnittlich stark vertreten waren.

Hohe Eidichten pro Knospe sind jedoch auch ohne Präsenz von *Nemophora*-Larven nicht vorteilhaft. Wir konnten auch deutliche Verluste durch Konkurrenz der Larven von *Maculinea alcon* untereinander indirekt nachweisen, wobei diese am vielfach stärker belegten Lungenenzian noch mehr zum Tragen kommt, zumal der Großteil schlüpfender Raupen auch tatsächlich in die Knospen gelangt. Interessanterweise konnten wir in einem Gebiet (Unterreitener Moos) mit sehr geringer Präsenz von *N. violellus* kaum größeren Entwicklungserfolg feststellen, da aufgrund der Seltenheit von Lungenenzian-Pflanzen diese außerordentlich dicht belegt waren und daher wohl sehr hohe Konkurrenz zwischen den Bläulingsraupen auftrat.

4.3 Bedeutung der Mahd als Gefährdungsfaktor von *Maculinea alcon*

Unabhängig von der Habitat-erhaltenden Wirkung der Mahd, kann zu frühe Mahd schädigende Wirkung auf *Maculinea alcon*-Populationen entfalten. Großflächige Mahd zu einem zu frühen Zeitpunkt, d.h. bevor ein ausreichender Teil der Raupen die Wirtspflanzen verlassen hat, kann zweifellos deren Erlöschen nach sich ziehen, wenn sie weite Teile des Habitats einer lokalen Population erfasst. Unbekannt ist jedoch, inwieweit eine wie bei *M. rebeli* nachgewiesene zweijährige Entwicklung eines Teils der Raupen im Ameisennest (SCHÖNROGGE et al. 2000) solche Bestandeszusammenbrüche zu verhindern vermag. Folgen mehrere Jahre mit ungünstiger Witterung aufeinander (wie es 2004 und 2005 der Fall war) kann in Habitaten mit *G. asclepiadea* als einziger Wirtspflanze frühe Mahd jedoch für *M. alcon* katastrophale Folgen haben, wenn nicht großzügig bemessene Brache-Anteile belassen werden. Es soll hier diskutiert werden, welche Auswirkungen bei bestimmten Mahdzeiträumen auf Populationen von *Maculinea alcon* nach unseren Ergebnissen zu erwarten sind.

Die Frage ist also, mit welchen Verlusten bei bestimmten Mahdterminen zu rechnen ist und welche vor dem Hintergrund von Schwankungen der natürlichen Mortalität tolerierbar erscheinen. Dies soll in Hinblick auf praxisübliche Mahdzeiträume diskutiert werden.

Mahd ab Oktober bis in die Wintermonate war die verbreitetste historische Nutzungsform für Habitats in der alpennahen Region. Die Vorteile waren u.a. günstige, gegen Verrottung resistente Streu bei später Mahd, bessere Mähbarkeit mit der Sense in gefrorenem Zustand, leichtere Befahrbarkeit der nassen Streuwiesen mit Fuhrwagen und die Möglichkeit zur Mahd in einer ansonsten arbeitsarmen Zeit im Betriebsablauf.

Heute sind diese Vorteile weitgehend weggefallen, die Landwirte drängen vielmehr zu möglichst früher Mahd, möglichst noch vor September in spätsommerlichen Trockenphasen. So wurden Vertragsflächen im heißen Sommer 2003 von der Naturschutzverwaltung bereits ab Mitte August zur Mahd freigegeben und meist auch kurz danach geschnitten.

Um diese Zeit hatte in zwei der untersuchten Gebiete der größere Teil der Raupen die Knospen des Lungenenzians bereits verlassen (in einem rund die Hälfte). Im Falle des Schwalbenwurzenzians hätte Mahd vor September jedoch selbst in diesem Ausnahmejahr den Verlust des überwiegenden Teils der Entwicklungsstadien bedeutet. Erst recht gilt dies für Jahre mit normalem bis ungünstigem Witterungsverlauf: Bei Mahd selbst gegen Ende August hätten sich im Jahr 2004 nur 15–38% der an *Gentiana pneumonanthe* abgelegten Eier erfolgreich bis zum Verlassen des Enzians entwickeln können. Auch 2005 hätten in zwei Habitaten nur rund 2 % bzw. 20 % das L₄-Stadium erreicht.

Aus *Gentiana asclepiadea* wäre 2004 wie auch 2005 mit einer Ausnahme nur maximal 1–5 % der Nachkommenschaft zur Entwicklung gekommen, in den meisten Fällen wäre sogar Totalausfall die Folge gewesen. Interessant ist die Ausnahme: Es handelt sich um ein Gebiet mit gut bekannter Vornutzung. Die Habitatflächen im Enzenstetterer Quellmoor werden im Regelfall unmittelbar nach dem 1. September und in manchen Jahren zur Gänze gemäht. Hier hatten Ende August erst 13 % der Brut die Enziane verlassen. Das Fortbestehen selbst einer wie in diesem Falle ausschließlich an Schwalbenwurzenzian lebenden Population bei derart früher Mahd ist offensichtlich grundsätzlich möglich. Allerdings fliegt *Maculinea alcon* hier verhältnismäßig früh und es sind nach Ameisenköderfängen die Wirtsameisen in einer Dichte vertreten, die hohe Adoptionschancen verspricht. Die weiteren Verluste fallen daher wohl ausreichend gering aus.

Nach unseren Daten ist Mahd vor Mitte September jedoch im Falle des Schwalbenwurzenzians ohne solch günstige Voraussetzungen riskant. Der „output“ an L₄-Raupen hätte bei allen anderen Gebieten im Jahr 2004 bei maximal 7 % gelegen. Erst Anfang Oktober dürfte Mahd in jedem Falle gefahrlos möglich sein.

Nach den aktuellen Regelungen des bayerischen Erschwernisausgleich-Programms kann auf Vertragsflächen jedoch kein späterer Mahdtermin als der 15. September festgelegt werden. Dies war bisher über die Nebenbestimmungen von Verträgen möglich, doch sind diese nun entfallen. Auf den Vertragsflächen darf weiterhin nur ein Brachestreifen von maximal 5 m Breite belassen werden. Selbst wenn dieser im Bereich des Eiablagehabitats zu liegen kommt, dürfte in der Regel damit nur ein geringer Teil der Nachkommenschaft von der Mahd verschont bleiben. Es besteht also zu den derzeit in Bayern geltenden Bestimmungen Diskussionsbedarf, inwieweit bei der Festlegung der Mahdtermine dem Schutz von *Maculinea alcon*-Habitaten stärker Rechnung getragen werden kann, um das Risiko von Bestandsverlusten von zu minimieren.

Danksagung

Für die finanzielle Unterstützung des Projektes danken wir der ANL (Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege, Laufen) und dem UFZ (Umweltforschungszentrum) Leipzig-Halle in besonderem Maße. Weiterhin sei allen gedankt, die an den Feldarbeiten beteiligt waren. Für Hinweise, die zur Identifizierung der Larven von *N. vioellus* führten, danken wir dem Kleinschmetterlingsspezialisten H. Pröse, Hof. Des Weiteren wurden die Arbeiten unterstützt durch das EU FP5 Projekt MacMan (SETTELE et al. 2002; FKZ EVK2-CT-2001-00126).

5 Literatur

- ALS, T. D., NASH, D. R. & J. J. BOOMSMA (2001): Adoption of parasitic *Maculinea alcon* caterpillars (Lepidoptera: Lycaenidae) by three *Myrmica* ant species. – *Animal Behaviour* **62**: 99–106.
- ALS, T.D., VILA, R., KANDUL, N., NASH, D.R., YEN, S.-H., HSU, Y.-F., MIGNAULT, A. A., BOOMSMA, J. J., & N. E. PIERCE (2004): The evolution of alternativ parasitic life histories in large blue butterflies. – *Nature* **432**: 386–389.
- BRÄU, M., GROS, P., NUNNER, A., SCHWIBINGER & A. MEINECKE (2004): Research and recommendations on mowing management for habitats of *Maculinea alcon* – a descriptive study. – Unveröffentlichtes Gutachten des Büros ifuplan im Auftrag der Bayerischen Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege.
- Datenbank Fauna Europaea Web Service (2004): Fauna Europaea version 1.1. – online unter: <http://www.faunaeur.org>.
- KALTENBACH, T. & V. KÜPPERS (1987): Kleinschmetterlinge: beobachten – bestimmen. – Neumann-Neudamm (JNN Naturführer), Melsungen.
- KARSHOLT, O. & J. RAZOWSKI (1996): The Lepidoptera of Europe. A distributional checklist. – Apollo Books, Stenstrup.
- KRISMANN, A (2000): Zum Eiablageverhalten von *Maculinea alcon* (D. & S.; 1775) an *Gentiana pneumonanthe* und *Gentiana asclepiadea*. – UFZ-Bericht 2/2000: 103–110.
- KÜER, A. & T. FARTMANN (2003): Prominent shoots are preferred: microhabitat preferences of *Maculinea alcon* ([Dennis & Schiffermüller], 1775) in Northern Germany (Lycaenidae). – *Nota lepidopterologica* **27** (4): 3–13.
- MAES, D., VANREUSEL, W., TALLOEN, W. & H. VAN DYCK (2004): Functional conservation units for the endangered Alcon Blue butterfly in Belgium (Lepidoptera: Lycaenidae). – *Biological Conservation* **120**: 233–245.
- MARKTANNER, T. (1985): Die Bedeutung des Schwalbenwurzengians als Futterpflanze von *Maculinea alcon* (Lep.: Lycaenidae) im oberschwäbischen Alpenvorland und die Verbreitung der Lycaenidae in diesem Raum. – *Entomologische Zeitschrift* **95**: 257–272.
- MUNGUIRA, M. (1987): *Biología y biogeografía de los Licénidos Ibéricos en peligro de extinción* (Lepidoptera, Lycaenidae). – Thesis Doctoral, Univ. Madrid.
- PECH, P., FRIC, Z., KONVICKA, M. & J. ZRZAVY (2004): Phylogeny of *Maculinea* blues (Lepidoptera: Lycaenidae) based on morphological and ecological characters: evolution of parasitic myrmecophily. – *Cladistics* **20**: 362–375.
- PRETSCHER, P. (1998): Rote Liste der Großschmetterlinge (Macrolepidoptera). In: BINOT, M., BLESS, R., BOYE, P., GRUTTKE, H. & P. PRETSCHER (Hrsg.): Rote Liste gefährdeter Tiere Deutschlands. – Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz **55**: 87–111.
- PRÖSE, H. (1998): Die Kleinschmetterlingsfauna bayerischer Streuwiesen und Streuobstbestände in ökologischer Sicht. – Unveröffentlichtes Gutachten im Auftrag des Bayerischen Landesamt für Umweltschutz, Außenstelle Nordbayern.
- PRÖSE, H., SEGERER, A. & H. KOLBECK, (2003): Rote Liste gefährdeter Kleinschmetterlinge Bayerns (Lepidoptera: Microlepidoptera) Bayerns. – Schriftenreihe des Bayerischen Landesamtes für Umweltschutz **166**: 234–268.
- QUINGER, B., SCHWAB, U., RINGLER, A., BRÄU, M., STROHWASSER, R. & J. WEBER (1995): Lebensraumtyp Streuwiesen. In: BAYERISCHES STAATSMINISTERIUM FÜR LANDESENTWICKLUNG UND UMWELTFRAGEN & BAYERISCHE AKADEMIE FÜR NATURSCHUTZ UND LANDESPFLEGE (Hrsg.): *Landchaftspflegekonzept Bayern, Band II.9*. München.
- SACHS, L. (1997): *Angewandte Statistik – Anwendung statistischer Methoden*. 8. Aufl. – Springer Verlag, Berlin.
- SCHLUMPRECHT, H & C. STRÄTZ (2000): Erfolgskontrollen zum Erschwernisausgleich für die Bewirtschaftung von Streuwiesen in Südbayern. Teilbeitrag Stenotope Tagfalterarten, Weichtierfauna und Streuwiesenmanagement. – Unveröff. Projektbericht im Auftrag des Bayerischen Landesamtes für Umweltschutz, Außenstelle Kulmbach-Steinenhausen.
- SCHÖNRÖGGE, K., WARDLAW, J.C., J.A. THOMAS & G.W. ELMES (2000): Polymorphic growth rates in myrmecophilous insects. – *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biol. Sciences*

267 (1445): 771–777.

- SETTELE, J., FELDMANN, R. & R. REINHARDT (Hrsg.) (2000): Die Tagfalter Deutschlands. – Ulmer Verlag, Stuttgart.
- SETTELE, J., THOMAS, J.A., BOOMSMA, J., KÜHN, E., NASH, D., ANTON, C., WOYCIECHOWSKI, M. & Z. VARGA (2002): *MACulinea* butterflies of the habitats directive and European red list as indicators and tools for conservation and MANagement (MacMan). – Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie **32**: 63.
- STATSOFT (2003). STATISTICA für Windows [Software-System für Datenanalyse] Version 6.1. – online unter: www.statsoft.com.
- THOMAS, J. A., G. W. ELMES, J. C. WARDLAW, & M. WOYCIECHOWSKI (1989): Host specificity among *Maculinea* butterflies in *Myrmica* ant nests. – *Oecologia* **79**: 452–457.
- THOMAS, J. A., M. L. MUNGUIRA, J. MARTIN, & G. W. ELMES (1991): Basal hatching by *Maculinea* butterfly eggs: a consequence of advanced myrmecophily? – *Biological Journal of the Linnean Society* **44**: 175–184.
- VAN NIEUKERKEN, E.J. (2003). Comment on the proposed conservation of the specific name of *Nemotois violellus* Herrich-Schaeffer in Stainton, 1851 (currently *Nemophora violella*; Insecta, Lepidoptera) (Case 3188; see BZN 59: 30-33). – *Bulletin of Zoological Nomenclature* **60** (1): 54–58.
- VAN SWAAY, CHRIS & M. WARREN (1999). Red data book of European butterflies (Rhopalocera). – *Nature and Environment* **99**: 1–260.
- WYNHOFF, I. (1998): The recent distribution of the European *Maculinea* species. – *Journal of Insect Conservation* **2**: 1–13.

Anschrift der Verfasser:

Markus Bräu
Amperstraße 13
D-80638 München
E-Mail: markus.braeu@freenet.de

Dr. Patrik Gros
Naturkundliches Museum „Haus der Natur“
Museumsplatz 5
A-5020 Salzburg
E-Mail: patrik.gros@hausdernatur.at

Andreas Nunner
BIOPLAN – Institut für angewandte Biologie und Planung
Grabenstr. 40
D-72070 Tübingen
E-Mail: bioplan.tue@t-online.de

Dr. Christian Stettmer
Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege
Postfach 1261
D-83406 Laufen/Salzach
E-Mail: Christian.Stettmer@anl.bayern.de

PD Dr. Josef Settele
UFZ – Umweltforschungszentrum Leipzig-Halle, Sektion Biozönoseforschung
Theodor-Lieser-Str. 4
D-06120 Halle (Saale)
E-Mail: Josef.Settele@ufz.de



Themenblock III: Präimaginalstadien und ihr Nachweis



Hermann, G. (2006): Präimaginalstadien-Suche als Nachweismethode für Tagfalter – Rahmenbedingungen, Chancen, Grenzen. – In: Fartmann, T. & G. Hermann (Hrsg.) (2006): Larvalökologie von Tagfaltern und Widderchen in Mitteleuropa. Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde. Heft 68 (3/4): 223-231.

Präimaginalstadien-Suche als Nachweismethode für Tagfalter – Rahmenbedingungen, Chancen, Grenzen

Gabriel Hermann, Filderstadt

Abstract: Proving butterfly species presence by searching for preimaginal stages – basic conditions, chances, limits.

Detecting the presence of butterfly species by searching for their eggs or caterpillars has been propagated and successfully practised as a standard method for a long time. For a number of questions concerning conservation and landscape planning, this approach provides excellent results, e.g. regarding analyses on species large-scale distribution or on metapopulation structure. Nevertheless, many lepidopterologists are still sceptical about its application or carry it out with lesser success. The reasons for this are wrong expectations regarding the aims of such methods on the one hand and lack of experience on the other. Successful working with the preimaginal stages requires a special qualification. It demands knowledge and experience of larval habitats as well as of the species' host plants, eggs, caterpillars, feeding signs and behaviour. Such knowledge and experience enables selective searching for preimaginal stages, which is called 'success oriented searching'. This provides quick proof of a species presence and is often more reliable than searching for the butterflies themselves. According to the latest information about 60% of the butterfly species native to Germany¹ can be detected by searching for eggs or caterpillars. For many of those species, this is generally the better recording method, for others it is worth practising in cases of low imaginal density or cloudy weather, as well as in periods outside the peak of imaginal activity. For the remaining 40% of species, searching for the adult stage seems to be generally more effective, e.g. for nearly all species of the subfamily Satyriinae. Proving successful reproduction of species in specific areas is not the aim of the recommended approach.

Zusammenfassung

Die gezielte Suche nach Eiern und Raupen wird seit längerer Zeit als Standardmethode von Tagfalter-Untersuchungen propagiert. Bei verschiedenen Fragestellungen kommt dem weitgehend witterungsunabhängig durchführbaren Ansatz eine herausragende Bedeutung zu, so zum Beispiel bei Verbreitungsanalysen oder Metapopulationsstudien. Trotzdem stößt die Anwendung bei Tagfalter-Bearbeitern insgesamt noch auf Skepsis und wird bislang oft nicht oder mit unbefriedigenden Ergebnissen praktiziert. Ursachen hierfür sind teilweise falsche Erwartungen, die an die Präimaginalstadien-Erfassung geknüpft werden, insbesondere aber mangelhafte Erfahrung. Voraussetzung für die effiziente Anwendung ist eine entsprechende Qualifikation der Bearbeiter. Von Bedeutung ist dabei ein artspezifi-

¹ without species restricted to alpine habitats

scher Erfahrungshorizont, der genaue Kenntnisse der Larvalhabitate sowie der Wirtspflanzen, des Aussehens der Präimaginalstadien und ihrer Fraßspuren einschließt. Nur ein solcher ermöglicht eine selektive, erfolgsorientierte Suche und damit den raschen Präsenznachweis der jeweils gesuchten Art. Nach gegenwärtigem Kenntnisstand stehen für mehr als 60 % der in Deutschland außerhalb der Alpen heimischen Tagfalterarten qualitative Nachweismethoden für Eier oder Raupen zur Verfügung. Diese Arten sind entweder generell oder aber bei geringer Individuendichte, nicht optimaler Witterung sowie außerhalb der Flugzeitmaxima zuverlässiger anhand von Präimaginalstadien nachweisbar. Grenzen der Anwendbarkeit liegen bei den verbleibenden Arten, insbesondere bei Augenfaltern (Satyrinae), für die eine Erfassung anhand der Imagines bei den meisten Arten die bessere Erfassungsmethode darstellt. Kein Ziel des hier empfohlenen Ansatzes ist es dagegen, die erfolgreiche Reproduktion von Arten für bestimmte Flächen zu belegen.

1 Einleitung

Ist eine bestimmte Fläche zu einem bestimmten Zeitpunkt von einer bestimmten Art besiedelt oder nicht? Die Beantwortung dieser Frage dürfte vielen mit Tagfaltern arbeitenden Personen als ein eher banales Problem vorkommen. Man sucht die betreffende Fläche bei sonnigem Wetter zur Flugzeit auf und schaut nach, ob die betreffende Art dort vorkommt. Handelt es sich um ein günstiges Habitat und um eine Art mit üblicherweise hoher Populationsdichte, dann ist die Frage nach ihrer Anwesenheit schnell beantwortet; so schnell, dass sie sich vielleicht gar nicht stellt. Man kann sich dann gleich den „spannender“ erscheinenden Aspekten zuwenden, wie etwa Fragen nach der lokalen Populationsgröße, den Habitatansprüchen oder der Mobilität der Art.

Doch ist ein solcher Fall der Regelfall? Wer sich eingehender mit Präsenz-/Absenz-Analysen beschäftigt, wird feststellen, dass er nur der Idealfall ist. Häufig tritt dieser in der Praxis jedoch nicht auf und führt dann auch nicht zur schnellen Beantwortung der scheinbar so banalen Eingangsfrage. Die Gründe können vielfältig sein: Da findet eine Geländebegehung zu spät am Tag oder schon gegen Ende der Flugzeit statt. Da ziehen dicke Wolken genau in dem Moment am Himmel auf, in dem man mit der Suche beginnen möchte. Da sind Flächen zu bearbeiten, auf denen essenzielle Wirtspflanzen oder Habitatstrukturen nur auf wenigen Quadratmetern vorkommen, große Falterpopulationen also gar nicht erwartet werden können. Oder bei den gesuchten Arten handelt es sich um solche, die generell nur in geringer Zahl und Dichte fliegen („*low-density-species*“), die klein und unauffällig sind, die ihre Reproduktionsflächen als Falter regelmäßig verlassen oder sich vorwiegend in der Kronenregion von Bäumen aufhalten.

All dies sind regelmäßig auftretende Fälle, bei denen – wenn es um Fragen der Art-Präsenz geht – die Suche nach Eiern oder Raupen nicht nur eine Ergänzung, sondern die tauglichere Alternative darstellen kann. Obwohl die Einbeziehung der Präimaginalstadien für bestimmte Fragestellungen seit längerem als Standardmethode empfohlen (s. HERMANN 1992, 1998, 1999) und erfolgreich praktiziert wurde (z.B. ANTHES et al. 2003, FARTMANN 2004), spielt sie auch aktuell bei vielen Tagfalter-Untersuchungen eine überraschend unbedeutende oder überhaupt keine Rolle. Nicht selten ist bei Bearbeitern eine grundsätzliche Skepsis bezüglich des Zwecks und der Praktikabilität der Ei- und Raupenerfassung festzustellen (s. Zitate in Tab. 1). Einerseits gründen solche Vorbehalte auf Missverständnissen, fehlender Erfahrung und allgemeinen Informationsdefiziten. Andererseits werfen sie wichtige Fragen auf, die zu beantworten sind, soll die Akzeptanz der Präimaginalstadien-Erfassung bei Tagfalter-Untersuchungen grundlegend verbessert werden. Den folgenden Fragen wird in diesem Kontext im vorliegenden Beitrag nachgegangen:

- Welche Untersuchungsziele können durch Ei- oder Raupensuche besser erreicht werden als durch die Suche nach Faltern?
- Welche Rahmenbedingungen bestimmen über Erfolg oder Misserfolg des Einsatzes entsprechender Suchmethoden? Und welche Konsequenzen und Anforderungen ergeben sich daraus bezüglich der Qualifikation der Bearbeiter(innen)?
- Welche Rolle spielen persönliche Erfahrung und „erfolgsorientierte Suche“?
- Bei welchen der heimischen Arten ist der Einsatz der Präimaginalstadien-Suche prinzipiell Erfolg versprechend und welche Grenzen sind ihm gesetzt?

Tab. 1: Zitate von Tagfalter-Bearbeitern (sinngemäße) im Kontext mit der Erfassung von Präimaginalstadien und sich daraus ergebende Diskussionspunkte.

Zitate*	Diskussionspunkte/Fragen
„Wenn ich nur ein Ei finde, weiß ich doch gar nicht, ob sich daraus später auch ein Falter entwickelt!“	• Zweck/Ziele der Präimaginalstadien-Suche?
„Wenn unsere unerfahrenen Leute jetzt Eier und Raupen suchen, dann werden sie überall seltene Arten melden, wo diese in Wirklichkeit gar nicht vorkommen!“	• Einfluss des Erfahrungshorizonts? • Anwendungsvoraussetzungen?
„Ich sehe nicht ein, wozu ich zum Nachweis von <i>Coenonympha hero</i> tage- und nächtelang nach einer Raupe suchen soll, wenn ich dort im Juni in zehn Minuten 20 Falter finde.“	• Bei welchen Arten ist Präimaginalstadien-Suche sinnvoll?

*Die Zitate werden anonymisiert wiedergegeben, da es dem Autor allein um die Diskussion der Inhalte geht.

2 Relevante Fragestellungen und Beispiele für Einsatzmöglichkeiten

Zuverlässige Informationen zur Präsenz einer Tagfalterart werden sowohl bei faunistischen, wie auch bei landschaftsplanerischen und autökologischen Fragestellungen benötigt. Somit ergeben sich auf allen diesen Ebenen auch Einsatzmöglichkeiten für die Präimaginalstadien-Suche, sei es ergänzend oder alternativ zur Suche nach Imagines.

Ein klassischer Anwendungsbereich sind Verbreitungsanalysen, bei denen nicht die Größe einzelner Lokalpopulationen, sondern die räumliche Verteilung der Vorkommen einer Art im Vordergrund steht. Gerade bei großräumigen Kartierungen für Bundesländer oder Naturräume (Erstellung von Verbreitungsatlant, Naturraum-Monografien etc.) wird es in der Regel darauf ankommen, die von einer Art besetzten Rasterfelder mit möglichst geringem Zeitaufwand zu identifizieren. In diesem Fall sind Präsenz-Kontrollen anhand der Präimaginalstadien bei vielen Arten prädestiniert, weil sie die nötige Information auch bei bedecktem Wetter und außerhalb der Flugzeitmaxima rasch und effizient liefern.

Entsprechendes gilt für kleinräumigere Rasterkartierungen, etwa im Rahmen von Monitoring-Projekten. So lassen sich auch auf lokaler Ebene durch Vergleich der Rasterfrequenzen verschiedener Untersuchungsjahre Verschiebungen von Habitat- oder Verbreitungsgrenzen einer Art wesentlich präziser über Präimaginalstadien skalieren als durch die Kartierung der Fundorte von Imagines oder deren Zählung auf Transekten (Bsp. s. Abb. 3 im Beitrag von TRAUTNER 2006: *P. armoricanus* Donauried).

Ein weiteres Anwendungsfeld sind Metapopulations-Analysen. Auch dabei steht die räumliche Konfiguration der jeweiligen Vorkommen einer Art im Vordergrund. So können im Kontext mit Prognosen zur Überlebenswahrscheinlichkeit von Arten auch oder gerade die kleinen und sehr kleinen „patches“, die bei ausschließlicher Faltersuche besonders häufig übersehen werden, eine zentrale Rolle spielen.

Ein Beispiel hierfür ist eine Metapopulation des Zwerg-Bläulings, *Cupido minimus* (Fuessly, 1775) im baden-württembergischen Heckengäu: Die Art siedelt hier auf fast allen Kalkmagerrasen und Kalk-Pionierstandorten mit Vorkommen der Wirtspflanze Gewöhnlicher Wundklee (*Anthyllis vulneraria*). Die meisten und insbesondere stärksten Zwerg-Bläulings-Populationen fanden sich stets an offenen, meist süd- bis südwestexponierten Trockenhängen, die gleichzeitig die größten Wundklevorkommen beherbergten. Genau in diesen Habitaten kam es jedoch im klimatischen Extremsommer des Jahres 2003 vielfach zum Totalausfall des Wundkleees durch Vertrocknen, so dass im Folgejahr 2004 keine Eiablagepflanzen mehr zur Verfügung standen. Überleben konnten Zwerg-Bläuling und Wundklee dagegen auf einzelnen ostexponierten und stark durch Kiefern beschatteten Kalkmagerrasen. Auf diesen, weniger trockenen Flächen mit individuenarmen Kleinbeständen des Wundkleees konnte *C. minimus* in vorangegangenen Untersuchungsjahren stets nur als Ei nachgewiesen werden. Trotzdem erwiesen sich im Extremjahr 2003 nicht die großflächigen „patches“ mit den meisten Faltern, sondern die (vermeintlichen) Pessimalhabitate als essenzielle Überlebensinseln für den regionalen Fortbestand des Zwerg-Bläulings (Hermann n.p.).

3 Rahmenbedingungen und Anwendungsvoraussetzungen

3.1 Welche Vorteile bringt Präimaginalstadien- gegenüber Faltersuche?

Das Imaginalstadium von Tagfaltern ist bei nichtselektiver Suche stets auffälliger als das Ei- oder Raupenstadium. Insofern mag es nahe liegen, sich bei Fragen des Art-Nachweises vorrangig mit den Faltern zu beschäftigen. Nicht immer aber ist das nahe Liegende auch das Richtige. Denn Präimaginalstadien bieten gegenüber den Faltern eine Reihe von Vorteilen, die den Nachteil ihres unauffälligeren optischen Erscheinungsbildes mehr als wettmachen:

- Eier und Raupen sind innerhalb der Habitate einer Art immer wesentlich zahlreicher vorhanden als die Imagines. Je nach phänologischem Zeitpunkt überschreitet die Abundanz der Eier und Raupen diejenige des Falterstadiums um den Faktor 10–100.
- Sie „verhalten“ sich im Gegensatz zu den Faltern extrem ortstreu, meist sogar pflanzen-treu.
- Sie sind oft über Monate hinweg erfassbar, nicht nur – wie die Imagines – während eines meist nur wenige Wochen währenden Zeitintervalls.
- Ihre Erfassung ist nicht an sonniges Wetter oder hohe Temperaturen gebunden. Dieser Umstand ermöglicht bei Bestandsaufnahmen eine bessere Ausnutzung der Morgen- und Abendstunden, von Bewölkungsphasen, ja selbst von Schlechtwetterperioden und – bei bestimmten Arten – der Wintermonate.

Praktische Konsequenz ist, dass die Anwesenheit vieler Arten durch Ei- oder Raupensuche zuverlässiger nachgewiesen werden kann als durch Faltersuche. Dies gilt bei einigen Arten prinzipiell, bei anderen dagegen vor allem in Habitaten mit geringer Populationsdichte, außerhalb des Erscheinungsmaximums der Imagines oder bei nicht optimalen äußeren Bedingungen.

Wird auf Präimaginalstadien-Suche bei Bestandserhebungen prinzipiell verzichtet, so geht zwangsläufig eine Fülle an Informationen verloren, deren Erwerb häufig ohne oder mit vernachlässigbarem Mehraufwand möglich gewesen wäre. Wie groß dadurch verursachte Daten- und Wissensdefizite sein können, wird von Tagfalter-Bearbeitern, die ausschließlich Imagines kartieren, gewöhnlich stark unterschätzt.

In Abbildung 1 sind Ergebnisse einer Langzeitstudie aus einem rund 600 km² großen Beobachtungsgebiet in Baden-Württemberg dargestellt. Von > 5.000 gewonnenen Datensätzen zu naturschutzrelevanten Tagfalter- und Widderchenarten basieren 41 % ausschließlich auf Ei- oder Raupen-Nachweisen. Das Beispiel lässt erahnen, dass der Informationszugewinn bei Anwendung von Präimaginal-Erfassungsmethoden erheblich sein kann. Ebenso erheblich ist im Umkehrschluss der Informationsverlust bei generellem Verzicht auf entsprechende Methoden.

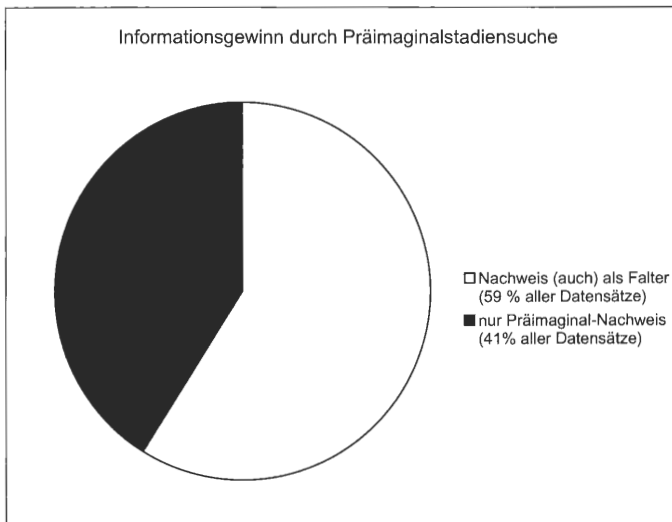


Abb. 1: Nachweise naturschutzrelevanter Tagfalter- und Widderchenarten im Landkreis Böblingen (Bad.-Württ.); Erfassungszeitraum 1990–2005; $n > 5.000$ Datensätze.

Artbezogene Beispiele zur Effizienz der Präimaginalstadien-Suche im Vergleich zur Suche nach Faltern finden sich in verschiedenen Arbeiten. Neben eigenen Beiträgen (z.B. HERMANN 1992, 1998, 1999) sei in diesem Zusammenhang auf die Untersuchungen von STEINER (1996) am Segelfalter, *Iphiclides podalirius* (Linnaeus, 1758) sowie von GRÜNEBERG (2003) am Hochmoor-Gelbling, *Colias palaeno* (Linnaeus, 1761) verwiesen.

3.2 Qualifikation und Erfahrung des Bearbeiters

Wer sich allgemein in die Gruppe der Tagfalter einarbeiten möchte, hat in geeigneten Biotopen und bei günstigen äußeren Bedingungen keine Schwierigkeiten, Falter irgendwelcher Arten aufzufinden. Das sich dem Anfänger stellende Problem ist vielmehr die korrekte Bestimmung der gefundenen Tiere. Wer sich dagegen in die Präimaginalstadien-Erfassung einarbeiten möchte, hat selten ein Bestimmungsproblem. Eier und Raupen müssen selektiv gesucht werden. Man findet sie gar nicht, wenn man in derselben Weise nach ihnen sucht, wie man es bezüglich der Falter gewohnt ist. Sucht man von einer Tagfalterart jedoch in bestimmten Biotopen, zu einer bestimmten Jahreszeit, an bestimmten Wirtspflanzen ein bestimmtes Stadium, liegt das Problem bei genauer Kenntnis des gesuchten

Objekts nicht beim „Bestimmen“, sondern beim Finden.

Das Finden von Präimaginalstadien erfordert wesentlich mehr Vorwissen als das Finden von Faltern. Falter kann man auch ohne jedes Vorwissen suchen. Die Suche nach Eiern oder Raupen ist dagegen nur dann Erfolg versprechend, wenn man weiß,

- in welchen Naturräumen und in welchen Habitattypen eine gesuchte Art prinzipiell erwartet werden kann (faunistisches und autökologisches Grundwissen),
- zu welcher Jahreszeit welches Stadium zu finden ist (phänologisches Grundwissen),
- welche ihre Wirtspflanzen sind, auf welchen Standorten diese vorkommen und wie man sie im Gelände gegebenenfalls auch in nicht blühendem Zustand erkennt (floristisches Grundwissen)
- sowie welche Eiablagemaschabata, (larvalen) Verhaltensweisen und Fraßbilder für die einzelnen Arten besonders kennzeichnend sind.

Das Bestimmen von Eiern und Raupen ist bei selektiven Erfassungsmethoden² nur in Ausnahmefällen ein Problem, nämlich dann, wenn dasselbe Stadium nahe verwandter Arten im selben Biotop, zur selben Jahreszeit und an den identischen Wirtspflanzen vorhanden sein kann. Verwechslungsgefahr besteht insbesondere für morphologisch nicht unterscheidbare Eier von *Pyrgus*-Arten an Fingerkräutern (*Potentilla* spp.), für Eier von *Lycaina*-Arten an Großem und Kleinem Sauerampfer (*Rumex acetosa*, *R. acetosella*) oder für Schreckenfaller-Gespinnste der Untergattung *Mellicta* an *Plantago*- und *Veronica*-Arten. Allgemein sowie gerade in diesen Fällen ist die Fähigkeit des Bearbeiters gefordert, eigene Ei- und Raupenfunde hinsichtlich ihrer „Plausibilität“ zu hinterfragen (vgl. zweites Zitat in Tab. 1) und im Zweifel die Art-Bestimmung durch Konsultation von Spezialisten oder durch exemplarische Aufzucht³ abzusichern. Besonders notwendig ist das kritische Hinterfragen von Präimaginalfindungen, wenn es sich – bei gleichzeitigem Fehlen eines Falter-Nachweises – um (vermeintliche) Neu- oder Wiederfunde in größeren Bezugsräumen handelt (z.B. Bundesland, Naturraum, Landkreis). In diesen Fällen ist – bevor ein solcher Fund weiter gemeldet oder gar publiziert wird – eine Absicherung unabdingbar. Oft können hierbei phänologische oder faunistische Kriterien hilfreicher sein als morphologische Detailmerkmale. So ist eine Verwechslung von Eiern des Dickkopffalters *Pyrgus armoricanus* mit jenen der verwandten Art *Pyrgus malvae* nicht zu erwarten, wenn die Ei-Suche im August oder September erfolgte. Im Gegensatz zu *P. armoricanus* hat *P. malvae* in Mitteleuropa stets nur eine Jahresgeneration. Folglich kann (in Deutschland) bei im Spätsommer gefundenen Eiern ausgeschlossen werden, dass es sich um *P. malvae* handelt.

Entscheidend für den „Erfolg“ und die Effizienz der Präimaginalstadien-Suche ist zweifellos der artbezogene Erfahrungshorizont der Bearbeiter. Erfahrene Kartierer, die auf Basis persönlicher Funderlebnisse über ein Such-Schema verfügen, finden Präimaginalstadien einer Art prinzipiell schneller als Unerfahrene. Letztere müssen deshalb mehr Zeit für die Suche einplanen. Hier mag eine Ursache dafür liegen, dass die Beschäftigung mit Präimaginalstadien von noch unerfahrenen Schmetterlingskundlern gelegentlich als frustrierend oder kompliziert empfunden wird. Ihnen wurde von erfahrenen Bearbeitern, die Eier oder Raupen einer Art rasch und scheinbar mühelos auffanden, zunächst der Eindruck einer „leichten Übung“ vermittelt. Bleiben eigene Funde bei ähnlich „oberflächlicher“ Suche dann jedoch aus, entstehen nicht selten Zweifel an der persönlichen Begabung und Motivationsprobleme. Hier ist nachdrücklich darauf zu verweisen, dass Ei- und Raupensuche wie viele andere qualifizierte Tätigkeiten Übung erfordert und durch theoretische Vorkenntnisse oder einmaliges Zusehen genauso wenig zu erlernen ist wie das Autofahren.

² Im Gegensatz zu nichtselektiven Methoden, wie dem Käschern oder dem Klopfen an Gehölzen.

³ Auch bei Eiern und Raupen geschützter Arten erfordert die Entnahme von Individuen zu Bestimmungszwecken – ebenso wie bei den Faltern – eine Ausnahmegenehmigung der zuständigen Naturschutzbehörde.

3.3 Erfolgsorientierte Suche

Die bei Freilanduntersuchungen angewandten Methoden beeinflussen nicht nur das spätere Ergebnis, sondern auch dessen Aussagekraft bezüglich der zugrunde gelegten Fragestellung. Will man klären, welche Ansprüche eine Tagfalterart an ihr Entwicklungshabitat stellt, muss man innerhalb potenzieller Larvalhabitate alle in Betracht kommenden Ressourcen hinsichtlich ihrer Nutzung durch die betreffende Art untersuchen. Entsprechende Analysen sind im Allgemeinen zeitaufwändig. Sie erfordern entweder ein systematisches Vorgehen, bei dem alle potenziellen Wirtspflanzen einer gründlichen Nachsuche unterzogen werden oder aber eine hohe Zahl an Zufalls-Stichproben.

Will man dagegen wissen, ob eine bestimmte Fläche zum aktuellen Zeitpunkt von einer bestimmten Art besiedelt ist, dann kann eine weit unaufwändigere Suchmethode angewandt werden, die als „erfolgsorientierte Suche“ bezeichnet werden soll. Gemeint ist hiermit das sich zu Nutze machen eines bereits bekannten, im Idealfall durch persönliche Erfahrung erworbenen Such-Schemas. Ein solches Vorgehen ist prinzipiell auch bei der Faltersuche von Bedeutung, spielt jedoch bei der Suche nach Tagfalter-Eiern oder -Raupen eine ungleich größere Rolle. Während die möglichen Aufenthaltsorte der Imagines innerhalb bestimmter Flächen eher zufallsabhängig sind (und damit streng genommen reine „Antreff-Orte“), können typische Aufenthaltsorte von Eiern und Raupen sehr viel klarer vorhergesagt werden. „Typisch“ im Sinne eines artbezogenen Such-Schemas ist dabei keineswegs nur die Wirtspflanze als solche, sondern die Summe zusätzlicher Faktoren und Eindrücke. Zu Ersteren zählen direkt sichtbare oder messbare Parameter (offener Boden, Kurzrasigkeit, Lage in Geländesenke, Gehölznische, Saumposition etc.), zu Letzteren auch subjektiv erscheinende Kriterien, wie etwa die oft nicht im Detail zu beschreibende „Ähnlichkeit“ eines Mikrostandortes mit dem einer früheren Ei-Fundstelle der selben Art.

4 Welche der einheimischen Arten sind präimaginal effizient nachweisbar, welche nicht?

Nach aktuellem Kenntnis- und Erfahrungsstand des Verfassers⁵ bietet sich bei rund 60 % der in Deutschland außerhalb der Alpen beheimateten Tagfalterarten die prinzipielle Möglichkeit, Präsenz-Kontrollen durch ausschließliche oder zumindest ergänzende Präimaginalstadien-Suche vorzunehmen (Tab. 2).

Tab. 2: Anzahl und Anteil der als Ei/Raupe zuverlässig nachweisbaren Arten (alle in D außerallpin vorkommende Tagfalter-Taxa).

Tagfalter-Taxa	Ei oder Raupe effizient nachweisbar	
	Anzahl	Anteil [%]
Papilionidae	3	75
Pieridae	13	100
Hesperiidae	12	57
Lycaenidae (inkl. Riodininae)	38	84
Nymphalinae	23	62
Satyrinae	5	17
Summe	91	61

⁴ „Erfolg“ i.S. des schnellen/effizienten Art-Nachweises

⁵ Grundlage der Einstufungen bilden die rund 15-jährige Beschäftigung des Autors mit Präimaginalstadien der einheimischen Tagfalter sowie ergänzende Kollegen-Auskünfte und plausibel erscheinende Literaturangaben.

Es wird deutlich, dass bei Ritterfaltern, Weißlingen und Bläulingen prozentual die meisten Arten präimaginal erfasst werden können, bei Dickköpfen und Edelfaltern immerhin noch mehr als die Hälfte. Besonders viele in dieser Hinsicht problematische Arten finden sich bei den Augenaltern, deren Präimaginalstadien aufgrund der meist unübersichtlichen Struktur der Larvalhabitate und der nachtaktiven Lebensweise der Raupen erheblich schwieriger und insgesamt weniger effizient zu finden sind als ihre Imagines.

In Tabelle 3 sind besondere „Problemfälle“ (Arten) der einzelnen Taxa benannt. Falls weitere Nachforschungen ergeben, dass einzelne der hier aufgeführten Arten durch Ei- oder Raupensuche doch effizient⁶ nachweisbar sind, so sollten entsprechende Ergebnisse und Suchmethoden an geeigneter Stelle veröffentlicht werden. In besonderem Maße beträfe dies gegebenenfalls neue Erkenntnisse bezüglich der besonders naturschutzrelevanten Arten.

Tab. 3: Schwierig oder nur mit hohem Aufwand als Ei/Raupe nachweisbare Arten (in D vorkommende Tagfalter-Taxa ohne rein alpin verbreitete).

Tagfalter-Taxa	„Problemfälle“ bzgl. Auffindbarkeit von Eiern/Raupen (Forschungsbedarf!)
Papilionidae	keine
Pieridae	keine
Hesperiidae	„Langgras-Dickköpfe“, wie z.B. - <i>Thymelicus acteon</i>
Lycaenidae (inkl. Riodininae)	- <i>Plebeius optilete</i> - <i>P. argus</i> - <i>Pseudophilotes baton/P. vicrama</i>
Nymphalinae	- <i>Boloria aquilonaris</i> - <i>B. eunomia</i> - <i>B. selene</i>
Satyrinae	Fast alle Arten aufwändig (Ausnahmen: <i>Lasiommata</i> -Arten, <i>Erebia medusa</i> , <i>E. meolans</i>)

5 Anwendungsgrenzen

Wie anderen methodischen Ansätzen sind auch der Präimaginalstadien-Erfassung Grenzen gesetzt. Grenzen der Anwendbarkeit liegen zum einen bei solchen Arten, für die nach derzeitigem Kenntnisstand die Suche der Imagines die eindeutig effizientere Nachweismethode darstellt (s. Kap. 4). Zum anderen setzen vielen Bearbeitern die eigenen Erfahrungsdefizite Grenzen (Kap. 3.2), die jedoch durch persönliches Interesse, Engagement und Übung sukzessive überwunden werden können.

Bezüglich der Aussagekraft erzielter Ergebnisse ist die Fragestellung entscheidend, die im vorliegenden Beitrag auf den eher qualitativen Aspekt des Art-Nachweises begrenzt wurde. Quantitative Ansätze, wie die Bestimmung lokaler Populationsgrößen, sind über

⁶ Mit „effizient“ sind hier insbesondere Zuverlässigkeit des Artnachweises und Zeitersparnis gegenüber der Suche nach Imagines gemeint. Nächtliche Raupensuche von Augenfalterarten durch Leuchten oder Käschern ist in diesem Sinne nicht als effizient zu verstehen.

Präimaginalstadien nicht in identischem Maße bzw. nicht für die selben Arten anwendbar. Geeignet sind diesbezüglich nur solche Arten, bei denen im einzelnen Habitat ein vergleichsweise hoher Anteil der dort vorhandenen Präimaginalstadien erfasst werden kann. Beispiele hierfür sind Raupen-Kollektive geselliger Arten (z.B. *Euphydryas*, *Melitaea*, *Aporia crataegi*, *Nymphalis polychloros*, *N. antiopa*) oder Enzian-Ameisenbläulinge (*Maculinea alcon*, *M. rebeli*).

Kein Ziel der Präimaginalstadien-Suche ist im Rahmen üblicher Fragestellungen das Erbringen eines Reproduktionsnachweises für die gesuchten Arten (vgl. erstes Zitat in Tab. 1). Zwar sind Ei- oder Raupenfunde wichtige Indizien für die prinzipielle Eignung der Fundfläche zur Reproduktion, belegen diese aber genauso wenig wie ein Falter-Nachweis.

6 Literatur

- ANTHES, N., FARTMANN, T., HERMANN, G. & G. KAULE (2003): Combining larval habitat quality and metapopulation structure – the key for successful management of pre-alpine *Euphydryas aurinia* colonies. – *Journal of Insect Conservation* 7: 175–185.
- FARTMANN, T. (2004): Die Schmetterlingsgemeinschaften der Halbtrockenrasen-Komplexe des Die-meltales. Biozönologie von Tagfaltern und Widderchen in einer alten Hudellandschaft. – *Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde* 66 (1): 1–256.
- GRÜNEBERG, C. (2003): Einfluss von Flächengröße, Isolation und Habitatqualität auf die Verbreitung und Populationsdynamik des Hochmoor-Gelblings *Colias palaeno* (Linnaeus, 1761) (Lepidoptera, Pieridae) im bayerischen Alpenvorland. – *Dipl.-Arb. Inst. f. Landschaftsökologie, Univ. Münster*.
- HERMANN, G. (1992): Tagfalter und Widderchen. Methodisches Vorgehen bei Bestandsaufnahmen zu Naturschutz- und Eingriffsplanungen. In: TRAUTNER, J. (Hrsg.): *Arten- und Biotopschutz in der Planung: Methodische Standards zur Erfassung von Tierartengruppen [BVDL-Tagung Bad Wur-zach, 9.–10. Nov. 1991]*. – *Ökologie in Forschung und Anwendung* 5: 219–238.
- HERMANN, G. (1998): Erfassung von Präimaginalstadien bei Tagfaltern. Ein notwendiger Standard für Bestandsaufnahmen zu Planungsvorhaben. – *Naturschutz und Landschaftsplanung* 30 (5): 133–142.
- HERMANN, G. (1999): 4 Methoden der qualitativen Erfassung von Tagfaltern. – In: SETTELE, J., FELD-MANN, R. & REINHARDT, R. (Hrsg.): *Die Tagfalter Deutschlands*. – Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart: 124–143.
- STEINER, R. (1996): Habitatnutzung, Arealdynamik und Schutzaspekte einer Population des Segel-falters (*Iphiclides podalirius*, Linnaeus 1758) im Heckengäu (Baden-Württemberg). – *Dipl.-Arb. Institut f. Zoologie, Univ. Hohenheim*.

Anschrift des Verfassers

Gabriel Hermann
Arbeitsgruppe für Tierökologie und Planung
Johann-Strauß-Str. 22
70794 Filderstadt
E-Mail: info@tieroekologie.de
Internet: www.tieroekologie.de



Caspari, S. (2006): Der Blaue Eichen-Zipfelfalter (*Neozephyrus quercus*) – häufigster Tagfalter des Saarlandes? – In: Fartmann, T. & G. Hermann (2006): Larvalökologie von Tagfaltern und Widderchen in Mitteleuropa. Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde. Heft 68 (3/4): 233–242.

Der Blaue Eichen-Zipfelfalter (*Neozephyrus quercus*) – häufigster Tagfalter des Saarlandes?

Steffen Caspari, St. Wendel

Abstract: The Purple Hairstreak (*Neozephyrus quercus*) – most frequent butterfly of the Saarland?

For a long time, only insufficient information about distribution and frequency of the Purple Hairstreak (*Neozephyrus quercus*) in the German federal state »Saarland« were available. The main reason for this was the insufficient knowledge about search methods for wintering eggs. After this knowledge had improved, it soon became obvious that the butterfly should actually be among the most frequent and most widely distributed species of our region. The own study has now aimed at gaining information about the actual frequency status of *N. quercus*. For this reason, two plot systems were chosen randomly and examined for hibernating eggs. Both plot systems are part of a region of acidic sedimentary rocks in the »Prims-Blies-Hügelland« and thus show a biodiversity below average. The single sample plots differ a great deal in their landscape structure. In addition to densely wooded sample plots there are others with rather depleted agricultural environments and ones with a high coverage of human settlements.

In the twenty sample plots, the first egg of the Purple Hairstreak was detected within a time range of a few seconds to eleven minutes (average search time 4.4 minutes). In most cases the eggs were found on the first investigated oak tree. A preference of one of the two native oak species (*Quercus petraea*, *Q. robur*) could not be detected. In addition, the first record of Red Oak (*Q. rubra*) as a host tree could be registered. Given the fact that the Purple Hairstreak is meanwhile listed in all of the 105 6 × 5 km mapping squares of the Saarland, it is deducted on the basis of the current study, that the butterfly would occur in all minute grid squares (approx. 1.8 × 1.2 km) without exception, and it should be missing only in a few square plots of 1 km² size extremely void of habitat structures. On this basis, the author concludes that *Neozephyrus quercus* is indeed the most widely distributed butterfly in the Saarland, if not the most frequent.

Zusammenfassung

Lange Zeit lagen über Verbreitung und Häufigkeit des Blauen Eichen-Zipfelfalters (*Neozephyrus quercus*) im Saarland nur sehr unzulängliche Informationen vor. Wichtigster Grund dafür war die mangelnde Kenntnis über die Nachweismöglichkeit von überwinterten Eiern. Nachdem dieses Defizit behoben worden war, stellte sich rasch heraus, dass der Falter ohne große Verbreitungslücken im ganzen Land vorkommt. Im Rahmen der vorliegenden Studie sollte untersucht werden, wie häufig *N. quercus* tatsächlich ist. Dazu wurden zwei Probeflächensysteme von 5 × 2 Einzelflächen (Größe: 25 ha) zufällig ausgewählt und diese 20 Plots auf das Vorkommen überwinterner Eier hin untersucht. Beide

Plotsysteme liegen auf saurem Gestein im Naturraum Prims-Blies-Hügelland und zeigen eine unterdurchschnittliche biotische Ausstattung. Die Landschaftsstruktur der einzelnen Probestellen ist sehr verschieden. Neben Flächen mit geschlossenem Hochwald gibt es auch solche mit weitgehend ausgeräumter Feldflur und solche mit überwiegendem Anteil an Wohnsiedlungen.

In allen 20 Probestellen gelang der Nachweis überwinterner Eier nach spätestens 11 Minuten. Im Schnitt dauerte die Suche 4,4 Minuten; meist erfolgte bereits am ersten untersuchten Baum der jeweiligen Probestelle der Nachweis. Präferenzen für eine der beiden Eichen-Arten (*Quercus petraea*, *Q. robur*) konnten nicht festgestellt werden. Bei den Untersuchungen gelang der erste Nachweis der Rot-Eiche (*Q. rubra*) als Eiablagepflanze für das Saarland.

Nachdem der Blaue Eichen-Zipfelfalter bereits in allen Messtischblatt-Quadranten mit saarländischem Anteil nachgewiesen ist, geht der Autor aufgrund der vorgelegten Ergebnisse davon aus, dass der Schmetterling auch in ausnahmslos allen saarländischen Minutenfeldern vorkommt und nur in sehr wenigen, extrem strukturverarmten Quadrat-kilometer-Flächen fehlt. Somit gibt es deutliche Hinweise dafür, dass *Neozephyrus quercus* tatsächlich der am weitesten verbreitete saarländische Tagschmetterling ist, wenn nicht gar der häufigste.

1 Einleitung

Vor der Jahrtausendwende wurde der Blaue Eichen-Zipfelfalter (*Neozephyrus quercus*) von den saarländischen Entomologen nahezu missachtet. Man hatte nur geringe Kenntnisse von der Ökologie der Art, suchte nicht nach Eiern und nicht nach Raupen. Die Falter wurden nur gelegentlich und in meist geringer Zahl beobachtet. Zwar war die regionale Verbreitung in Ansätzen bekannt; über Häufigkeit und Populationsgrößen herrschte jedoch völlige Unklarheit. Gelegenheitsfenster, wie etwa 1976, als die Falter während eines starken Flugjahres in großen Mengen, getrieben von Trockenheit und Dürre, die Baumkronen verließen und in Bodennähe auftauchten (SCHMIDT-KOEHL 1977), ließ man ungenutzt verstreichen.

Erstes Licht ins Dunkel kam für uns durch das Grundlagenwerk Baden-Württemberg (EBERT & RENNWALD 1991), das die Ökologie anschaulich und detailliert beschrieb und ein typisches Eiablagehabitat im Foto zeigte. Doch noch ULRICH (2000) führte nur einen einzigen Fund von Präimaginalstadien (Raupe) für das Saarland auf. Dann am 29. September 2001 führte uns ein Besuch von baden-württembergischen Schmetterlingskundlern (Gabriel Herrmann und Roland Steiner) in die Larvalökologie der heimischen Zipfelfalter-Arten ein – und ein neues Zeitalter begann.

Ab dem Jahre 2002 waren winterliche Ei-Nachweise für die engere Arbeitsgruppe der saarländischen Tagfalterkundler (U. Heseler, T. Reinelt, R. Ulrich, F.-J. Weicherding und Autor) kein Problem mehr. Auch der Nachweis von Faltern gelang überraschend schnell und einfach: Man musste nur in der Flugzeit eine sonnenbeschienene Eichenkrone aufmerksam eine Zeit lang beobachten. In nahezu allen Fällen konnten nach spätestens fünf Minuten fliegende Falter festgestellt werden. Als nächstes Ziel wurde fortan ins Auge gefasst, den Blauen Eichen-Zipfelfalter in allen 105 saarländischen Messtischblatt-Quadranten nachzuweisen. Dieses Ergebnis wurde, wohl als erstes Bundesland bzw. Kartiergebiet vergleichbarer Größe, im Winter 2003–2004 erreicht.

Wie häufig ist aber nun *N. quercus* wirklich? Folgender Sachstand wurde bis zum Beginn dieser Untersuchung zusammen getragen:

- Die „Standardsuche“ nach Eiern erfolgt an vom Boden aus zugänglichen Zweigen heimischer Eichen-Arten (Stiel-Eiche, *Quercus robur*; Trauben-Eiche, *Q. petraea*) in Waldmantel-Situationen aller Expositionen außer Nord. Die Eier werden an die Basis von Blüten-, seltener Blattknospen gelegt.
- In den Bereichen, in denen die Eier gefunden wurden, waren zur Flugzeit nur sehr wenige Falter anzutreffen, während im Kronenbereich älterer Eichen bei halbwegs günstigen äußeren Bedingungen immer Falter zu sehen sind.
- Stichprobenuntersuchungen an frisch gefällten Eichenkronen aus geschlossenen Hochwäldern zeigten, dass auch dort in kurzer Zeit Eier nachzuweisen sind (vgl. HERRMANN 1998).
- Nachweise gelangen in allen Naturräumen (vom Moseltal bis zum Hunsrückkamm) und in allen Lebensraumtypen, in denen blühfähige Eichen vorkommen, also z.B. auch in Siedlungen oder in Feldhecken inmitten strukturarmer Agrarlandschaften.

Es spricht viel für die These, dass der Blaue Eichen-Zipfelfalter (*Neozephyrus quercus*) im Saarland flächendeckend verbreitet ist, eine offene Population bildet und sich in allen gehölzdominierten Lebensraumtypen (Hoch- und Niederwälder, Vorwälder, Gebüschsukzessionen mit aufkommenden Eichen, Siedlungen mit Gärten, Friedhöfen und Parks) reproduziert. Der Autor geht davon aus, dass *N. quercus* bis auf wenige einzelne Ausnahmen in extrem ausgeräumten Agrarlandschaften in jeder zufällig gezogenen Stichprobenfläche des Saarlandes von 1 km² Größe vorkommt und per Eifund nachzuweisen ist. Diese postulierte Verbreitungsdichte wird vermutlich von keiner anderen Tagfalterart erreicht, da die übrigen sehr häufigen Arten (*Maniola jurtina*, *Gonepteryx rhamni*, *Pieris rapae*, *Thymelicus lineola*) in größeren geschlossenen Wäldern Verbreitungslücken aufweisen dürften.

2 Methoden

2.1 Auswahl und Design der Probeflächen

Durch Zufallsstichprobe wurden zwei Untersuchungsgebiete ermittelt. Dabei wurde je eine Gauß-Krüger-Koordinate (ganzzahliger Quadratkilometer-Wert) gezogen, die den linken unteren Eckpunkt eines Plotclusters darstellt (s. Abb. 1). Dieses Probeflächensystem erstreckt sich 2.500 m in W-O-Richtung und 1.000 m in N-S-Richtung und besteht aus zehn quadratischen Teilflächen von je 25 ha Größe. Insgesamt wurden also 20 Teilflächen auf Vorhandensein von *N. quercus*-Eiern untersucht. Die Suche wurde eingestellt, sobald ein Ei-Nachweis erfolgte. Wurden während der Suche nach *N. quercus* geeignete Habitate für weitere als Ei überwinterte Zipfelfalter-Arten (im Gebiet potenziell möglich: *Satyrium pruni*, *Satyrium w-album*, *Thecla betulae*) angetroffen, wurde stichprobenhaft auch nach diesen gesucht.

1	2	3	4	5
6	7	8	9	10

Abb. 1: Schema der Zufallsplot-Systeme. Untere linke Ecke: Zufallskordinate; Teilflächengröße = 25 ha

Die Grenzen der Probeflächen wurden mittels GIS (ArcView) digitalisiert. Anschließend wurden sie mit georeferenzierten Orthofotos (auf Grundlage der DGK 1 : 5.000) unterlegt. Auf dieser Grundlage konnten eine Vorerkundung geeigneter Suchräume durch Luftbildinterpretation durchgeführt und Geländekarten für die Freilandarbeit vorbereitet werden.

Im Gelände wurde zunächst ein geeignet erscheinender Punkt angefahren und dann die Suche zu Fuß fortgesetzt. Die Zeitnahme begann mit dem Start der eigentlichen Suche in der jeweiligen Teilfläche.

2.2 Probeflächen

Beide Plotsysteme liegen im Naturraum „Prims-Blies-Hügelland“, einem Teilraum des Saar-Nahe-Berglandes, im mittleren Saarland (Abb. 2). Es handelt sich um eine offene Kulturlandschaft mit Acker- und Grünlandanteilen in ähnlicher Größenordnung und – gemessen am saarländischen Durchschnitt – geringem Waldanteil von ca. 20 %. Der Naturraum liegt am nördlichen Rand eines industriell geprägten Verdichtungsraumes und ist gekennzeichnet durch große Wohnsiedlungen, eine hohe Dichte an Verkehrswegen und sonstigen linearen Infrastrukturelementen. Der Gesteinsuntergrund besteht aus Arkosen, Konglomeraten und Schluffsteinen des Permokarbon, die zu sauren Braunerden verwittern. Die Landschaft ist hügelig; die Meereshöhen der Probeflächen liegen zwischen 250 und 400 m NN. Das Regionalklima ist deutlich atlantisch geprägt: Bei einer Jahresmitteltemperatur von ca. 8,5 °C werden mittlere Jahresniederschlagssummen von ca. 950 mm erreicht (KÜHNE 2004). Die biotische Ausstattung dieses Naturraums ist mäßig; sowohl bei den Tagfaltern (ULRICH 1982, 1992) als auch bei Flora (SAUER 1993) und Vegetation zählt das Prims-Blies-Hügelland zu den artenärmsten Landschaften des Saarlandes. Es fällt das großflächige Zurücktreten von Magerkeitszeigern und Spitzenarten der Roten Listen auf. Dafür ist eine Reihe von Faktoren verantwortlich. Neben den naturraumtypischen Ausprägungen der Geofaktoren (saures Gestein, fehlende Sonderstandorte, hohe Niederschläge) ist vor allem eine deutliche allgemeine Eutrophierung durch atmosphärische Depositionen zu nennen, die ihren Ursprung in der Komplexwirkung von Landwirtschaft, Industrie und Verkehr haben. In Tabelle 1 sind die Strukturmerkmale der Teilplots dargestellt. Ihre Landschaftsstruktur wird anschließend beschrieben

Tab. 1: Strukturmerkmale der Teilplots (Flächenanteil der Habitatklassen).

Probeflächen-Nr.	Anteil (%)				
	Siedlung	Kulturland	Hochwald	Vorwald und Gebüsch	Verkehrs- und Industrieflächen
Hosterhof					
1/1	0	80	0	15	5
1/2	45	20	0	20	15
1/3	5	75	0	20	0
1/4	0	95	0	5	0
1/5	50	30	0	10	10
1/6	10	70	0	15	5
1/7	20	35	0	35	10
1/8	15	45	0	25	15
1/9	5	85	0	5	5
1/10	5	75	0	15	5
<i>1 gesamt</i>	<i>15,5</i>	<i>61,0</i>	<i>0,0</i>	<i>16,5</i>	<i>7,0</i>
Eiweiler					
2/1	0	90	0	10	0
2/2	0	65	15	15	5
2/3	0	75	10	10	5
2/4	0	90	0	10	0
2/5	0	85	5	10	0
2/6	0	15	80	0	5
2/7	0	10	80	2,5	7,5
2/8	10	55	20	10	5
2/9	5	92,5	0	2,5	0
2/10	0	80	10	10	0
<i>2 gesamt</i>	<i>1,5</i>	<i>65,75</i>	<i>22,0</i>	<i>8,0</i>	<i>2,75</i>

Einige Probeflächen sind fast komplett bewaldet (2/6, 2/7), andere ausgesprochen gehölzarm (1/4, 1/9, 2/9). In ersteren ist es manchmal schwierig, an Zweigspitzen zur Untersuchung zu gelangen; in letzteren kann es problematisch sein, überhaupt Eichen zu finden. In diesen Fällen wurden auch kleinwüchsige Eichen (ab ca. 3 m Höhe untersucht, die sonst meist nicht beachtet werden).

Plotsystem 1: Hosterhof

TK 6608/1, Landkreis Neunkirchen, Saarland; Höhenlage von 253 bis 351 m NN. Der sehr offene Landschaftsausschnitt liegt an der mittleren Ill und an zwei ihrer Nebenbäche. Die Landschaft wird überwiegend agrarisch genutzt (60 % der Fläche); gewachsene Wälder fehlen. Vor allem am Rand der drei Siedlungen Illingen, Hosterhof und Hüttigweiler gibt es Gebüsche und Vorwälder, durchgewachsene Streuobstwiesen und einzelne Gehölzanzpflanzungen. Die Landschaftselemente sind relativ stark durchmischt; weiche Nutzungsgrenzen und Ökotope sind hauptsächlich in den Tälern und an den Siedlungsrändern vorhanden. Große Nutzungseinheiten existieren vor allem im Osten des Plotclusters. Das Gebiet wird intensiv durch Straßen zerschnitten. Die Talsysteme der Ill und ihrer Nebenbäche sind Projektgebiet eines Renaturierungsprojektes des Gewässer-Randstreifenprogramms des Bundes und als NSG ausgewiesen sowie als FFH-Gebiet gemeldet. 15 % der Gesamtfläche wird von Siedlungen eingenommen.

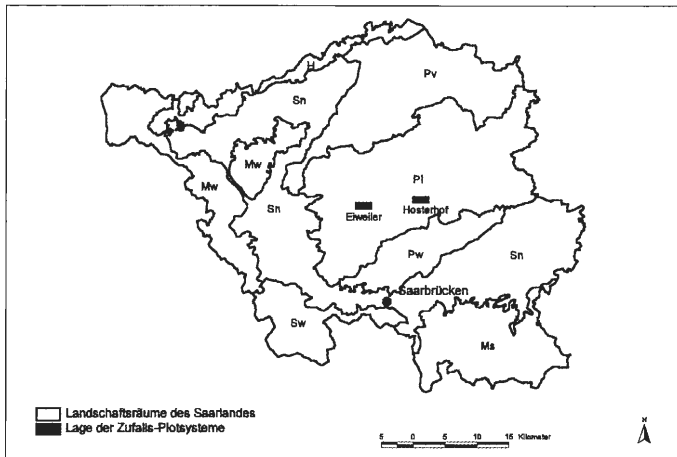


Abb. 2: Übersichtskarte der Landschaftsräume des Saarlandes mit Lage der Zufalls-Plotsysteme.

Plotsystem 2: Eiweiler

TK 6607/1–2, Landkreis Saarlouis, Stadtverband Saarbrücken (Südost-Ecke), Landkreis Neunkirchen (Nordost-Ecke), Saarland; Höhenlage 260 bis 333 m NN.

Der gesamte Ostteil und die Nordhälfte des Westteils sind sehr offen und als Ackerfläche oder Viehweide genutzt. Das Südwest-Viertel ist geschlossen bewaldet; darin eingebettet liegen zwei Militäreinrichtungen. Ein weiteres Waldgebiet erreicht von Osten her gerade noch den Ostrand. Abgesehen von einigen Aussiedlerhöfen ist der Landschaftsausschnitt siedlungsfrei. Er befindet sich in Kuppenlage und liegt genau auf der Wasserscheide der Talsysteme von Ill (zur Prims) und Köllerbach (zur Saar). Größere Bachtäler fehlen im Gebiet. Der Plotcluster wird zentral durch eine Nord-Süd-verlaufende, kreuzungsfrei ausgebaute Bundesstraße zerschnitten. Gebüsche und Gehölze innerhalb des Offenlandes sind selten – sie finden sich zum Beispiel als Schutzpflanzungen an der Bundesstraße und im

Einschnitt einer derzeit nicht genutzten Eisenbahnlinie. Es herrschen scharfe Nutzungsgrenzen und große Bewirtschaftungseinheiten vor.

3 Ergebnisse

In allen 20 Teilplots konnte das erste *N. quercus*-Ei spätestens nach elf Minuten Suchzeit nachgewiesen werden. Die Ergebnisse sind in Abb. 3 dargestellt. Die mittlere Suchzeit nach dem ersten Ei betrug 4,35 (Hosterhof 4,5; Eiweiler 4,2) Minuten. Dabei mussten im Durchschnitt 1,25 Bäume (Hosterhof 1,1; Eiweiler 1,4) je Probefläche untersucht werden. Das bei sehr offenen Flächen teilweise sehr spärliche Angebot an in Frage kommenden Eichen führte dazu, dass in zwei Fällen niedrigwüchsige Säulenformen von *Quercus robur*, in einem Fall eine Rot-Eiche (*Q. rubra*) am Rand eines Wochenendhaus-Grundstücks in die Suche einbezogen wurden – in allen geschilderten Fällen mit Erfolg.

In den Feldhecken und Sukzessions-Vorwäldern, die als Habitat in beiden Plotsystemen klar überwiegen, kommt fast nur *Quercus robur* vor. *Q. petraea* ist auf die geschlossenen Hochwälder beschränkt. Nur dort gelangen im Rahmen der Studie auch Ei-Nachweise auf Trauben-Eiche. Daher ist die Eichen-Art, auf der der Nachweis von *N. quercus*-Eiern gelang, in den Teilplots abhängig vom untersuchten Biotoptyp. Es wurden sonst keine Hinweise auf Präferenzen einer der beiden heimischen Eichen-Arten festgestellt.

In Probefläche 2/2 (Eiweiler) wurde neun Minuten lang an einem südexponierten Hochwald-Mantel kein *N. quercus*-Ei gefunden. Ursache war eine in der Flugzeit erfolgte Gülle-Ausbringung für den angrenzenden Acker, die auch die tief hängenden Mantel-Äste der Eichen erreichte. Die Suche an einem zweiten Baum abseits der Gülle-Applikation erbrachte nach wenigen Sekunden den Nachweis.

In fünf von 20 Probeflächen konnte zusätzlich – „während die Zeit lief“ – *Thecla betulae* (vier Mal an Schlehe, *Prunus spinosa*; einmal an Zwetschge, *P. domestica*) nachgewiesen werden, in zwei Fällen wurde zusätzlich *Satyrium pruni* (jeweils an Schlehe) gefunden. Gesucht wurde nach diesen Arten nur punktuell, und zwar immer dann, wenn optimal geeignete Strukturen für diese Arten vorgefunden wurden.

Die genauen Fundpunkte aller Zipfelfalter-Eier sind in Abb. 4 dargestellt.

Hosterhof

Probeflächenanordnung entspricht dem Schema in Kap. 2.1

1. Qro 10 min	1. Qro 1 min	2. Qro 10 min	1. Qru 4 min +Tb	1. Qro 2 min +Tb +Sp
1. Qro 2 min +Tb	1. Qro 2 min	1. Qro 3 min +Tb	1. Qro 7 min	1. Qro 4 min +Sp

Erläuterungen:

Ordnungszahl: Zahl der untersuchten Bäume bis zum ersten *N. quercus*-Ei

Angabe der Wirtspflanzen-Art: Qpe = *Quercus petraea*, Qro = *Q. robur*, Qru = *Q. rubra*,

Minuten-Angabe: Dauer der Suche bis zum ersten *N. quercus*-Ei

Zusatzfunde von *Thecla betulae* (+Tb) bzw. *Satyrium pruni* (+Sp) innerhalb des angegebenen Suchzeitraumes

Durchschnittliche Suchdauer je 25 ha-Probefläche: 4,5 Minuten

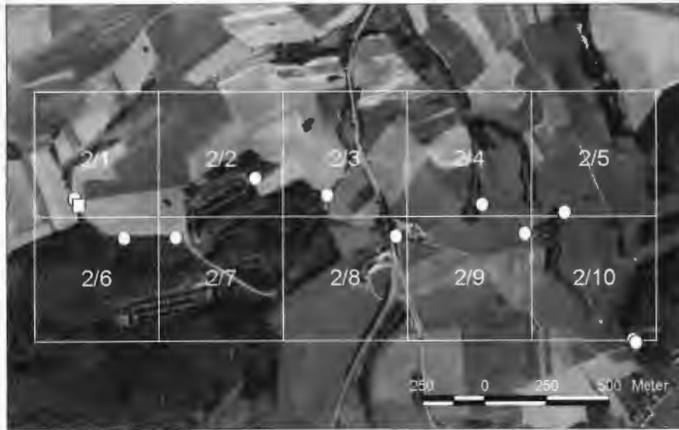
Eiweiler

Erläuterungen wie oben

1. Qro 1 min +Tb	2. Qro 9 min	1. Qro 2 min	1. Qru 9 min	2. Qro 6 min
2. Qpe 0 min	1. Qpe 1 min	1. Qro 2 min	2. Qro 11 min	1. Qpe 1 min

Durchschnittliche Suchdauer je 25 ha-Probefläche: 4,2 Minuten

a) Zufalls-Plotsystem 1: Hosterhof



b) Zufalls-Plotsystem 2: Eiweiler

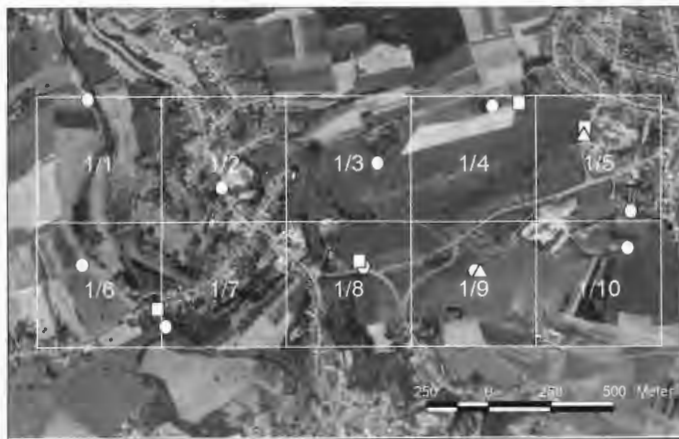


Abb. 4: Luftbildkarte der beiden Plotsysteme und Lage der Fundpunkte. Quelle: Landesamt für Kataster-, Vermessungs- und Kartenwesen des Saarlandes.

Kreise: *Neozephyrus quercus*

Quadrate: *Thecla betulae*

Dreiecke: *Satyrrium pruni*

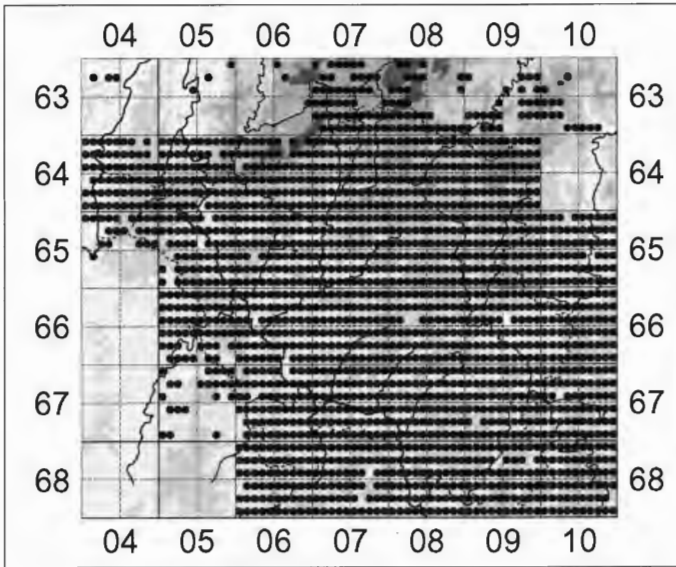


Abb. 5: Verbreitung der Stiel-Eiche (*Quercus robur*) im Saarland und seinen Nachbargebieten auf Minutenfeldbasis. Quelle: Sektion Gefäßpflanzen der Delattinia, Thomas Schneider.

4 Diskussion

Der Blaue Eichen-Zipfelfalter kommt im Saarland überall dort vor, wo Eichen wachsen. Die größten Populationen gibt es – obgleich sie sich dort einer systematischen Untersuchung weitgehend entziehen – in geschlossenen Eichen-Hochwäldern. Die Art kommt aber auch in Vor- und Sukzessionswäldern, Gebüsch und Feldhecken (soweit sie Eichen enthalten), an Straßen- und Eisenbahn-Begleitgehölzen, in Windschutzpflanzungen, auf Industriebrachen, in Siedlungen, Gärten und Parks vor. In den beiden untersuchten, zufällig ausgewählten Test-Plotsystemen mit insgesamt 20 Probeflächen wurde der Zipfelfalter überall nach kurzer Zeit gefunden. Der Nachweis an Rot-Eiche war dabei der erste dieser Wirtspflanzen-Art im Saarland.

Die Tatsache, dass *N. quercus* in der Regel auf dem ersten untersuchten Baum gefunden werden kann, gibt einen Hinweis auf die Vagilität der Art. Sie dispergiert gerne, ist in der Lage, größere Distanzen zu überbrücken und überquert auch offene, strukturarme Flächen. Nach den bisherigen Ergebnissen reicht anscheinend eine einzige Eiche auf einer Fläche von 25 ha für die Art aus. Auf Einzelbäumen gibt es keine zahlenmäßig großen Populationen – aber der Falter kommt hin! Somit ist davon auszugehen, dass *N. quercus* nicht nur in *allen* Quadranten (q. e. d.), sondern auch in *allen* Minutenfeldern (Größe im Saarland ca. 216 ha), sowie in 99 % aller beliebig ausgewählten quadratischen Probeflächen von 1 km² Größe vorkommt. Lediglich im Saar-Mosel-Gau und im südlichen Saarlouiser Becken existieren einige wenige derart ausgeräumte Bereiche landwirtschaftlicher Intensivnutzung, dass die Art sich dort mangels geeigneter Eiablagebäume nicht reproduzieren kann. Zur Veranschaulichung ist die saarländische Verbreitung der Stiel-Eiche (*Quercus robur*) auf Minutenfeldbasis dargestellt (Abb. 5, vgl. auch SAUER 1993). So häufig dürfte *Neozephyrus quercus* mindestens auch sein.

Es bleibt anzumerken, dass der Stichprobenumfang von zwei mal zehn Probeflächen natürlich bei weitem nicht ausreicht, um statistisch belastbare Daten zu erhalten. Die Ergebnisse geben trotzdem klare Hinweise auf das Zutreffen der Eingangsthese: Der Blaue Eichen-Zipfelfalter ist der am weitesten verbreitete und dazu einer der häufigsten Tagfalter im Saarland.

Auch für den Nierenfleck-Zipfelfalter (*Thecla betulae*) und den Pflaumen-Zipfelfalter (*Satyrium pruni*) brächte eine systematische Suche im Plotsystem Hosterhof eine ähnlich vollständige Nachweisdichte wie bei *N. quercus* – allerdings bei deutlich höherem Zeitaufwand, insbesondere für *S. pruni*. Bei Eiweiler erscheint die Landschaftsstruktur wegen des geringeren Gebüschanteils und der härteren Nutzungsgrenzen weniger gut geeignet – hier gibt es mutmaßlich echte Lücken. Doch auch dort dürfte bei systematischer Suche eine Anzahl an Nachweisen gelingen. Es deutet sich an, dass die beiden Arten im Offenland und im Siedlungsbereich des Saarlandes fast flächendeckend anzutreffen sind. Geschlossene große Wälder werden hingegen ausgespart. So gelang es trotz intensiver Suche nicht, den Nierenfleck-Zipfelfalter im Warndt oder im Saarkohlenwald zu finden; beides sind große zusammenhängende Waldgebiete von mehreren tausend Hektar Größe. Für das Offenland aber ist es an der Zeit, hier ein neues Postulat zu formulieren: Beide Arten kommen im Saarland in nahezu allen Minutenfeldern vor.

Eine vierte Ei-überwinternde Zipfelfalter-Art, der Ulmen-Zipfelfalter (*Satyrium w-album*) könnte innerhalb der beiden Plotsysteme ebenfalls vorkommen. Es wurden während der Geländearbeit jedoch keine Ulmen festgestellt.

Danksagung

Ich danke sehr herzlich Gabriel Hermann für das Lenken der Aufmerksamkeit auf die Präimaginalstadien der Schmetterlinge und sehr anregende Diskussionen, Rainer Ulrich für das (nicht gewertete!) Begleiten im Gelände und ebenfalls zahlreiche intensive und fruchtbare Diskussionen, beiden für die kritische Durchsicht des Manuskripts, sowie Anne Caspari für die englische Übersetzung der Zusammenfassung und Thomas Schneider für die Bereitstellung der Verbreitungskarte von *Quercus robur* und einiger GIS-Grundlagen.

6 Literatur

- EBERT, G. & E. RENNWALD (Hrsg.) (1991): Die Schmetterlinge Baden-Württembergs, Band 1 und 2: Tagfalter I und II. – Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- HERRMANN, G. (1998): Zum Eiablagehabitat des Blauen Eichen-Zipfelfalters (*Neozephyrus quercus* Linnaeus, 1758) mit Anmerkungen zu Verbreitung und Rote-Liste-Status in Baden-Württemberg (Lepidoptera: Lycaenidae). – Mitteilungen des entomologischen Vereins Stuttgart 33: 9–10.
- KARSHOLT, O. & J. RAZOWSKI (1996): The Lepidoptera of Europe. A distributional checklist. – Apollo Books, Stenstrup.
- KÜHNE, O. (2004): Wetter, Witterung und Klima im Saarland. – Institut für Landeskunde im Saarland, Saarbrücken.
- SAUER, E. (1993): Die Gefäßpflanzen des Saarlandes. – Aus Natur und Landschaft im Saarland. – Delattinia (Eigenverlag), Saarbrücken.
- SCHMIDT-KOEHL, W. (1977): Die Groß-Schmetterlinge des Saarlandes (Insecta, Lepidoptera), Monographischer Katalog: Tagfalter, Spinner und Schwärmer. – Abhandlungen der Arbeitsgemeinschaft für Tier- und Pflanzengeographische Heimatforschung im Saarland 7: 1–234.
- ULRICH, R. (1982): Die Bestandsschwankungen der Tagfalter in der Umgebung Illingen in den Jahren 1972–1980. – Wissenschaftliche Staatsexamensarbeit, Univ. Saarbrücken.

- ULRICH, R. (1992): Wiesen ohne Falter? Langzeitbeobachtungen zum Rückgang der Tagfalter im mittleren Saarland. – Rheinische Landschaften **40**.
- ULRICH, R. (2000): Die Raupen-Nahrungspflanzen der Tagschmetterlinge des Saarlandes – eine erste zusammenfassende Darstellung. – Abhandlungen der Delattinia **26**: 99–142.
- ULRICH, R. & S. CASPARI (1997): Rote Liste der gefährdeten Tagfalter (Rhopalocera und HesperIIDae) und Widderchen (Zygaenidae) des Saarlandes (3. Fassung: 1997). – Aus Natur und Landschaft im Saarland, Sonderband 7: 37–60.
- ULRICH, R. & CASPARI, S. (in Vorb.): Die Tagschmetterlinge des Saarlandes. Verbreitungsatlas der Tagfalter und Widderchen des Saarlandes.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Steffen Caspari
Im Falkenbösch 46
D-66606 St. Wendel
E-Mail: S.Caspari@biodokumentation.Saarland.de



Loritz, H. & J. Settele (2006): Eiablageverhalten des Großen Feuerfalters (*Lycaena dispar*) in SW-Deutschland – Wirtspflanzenwahl, Generationenvergleich und Hinweise zur Erfassung. – In: Fartmann, T. & G. Hermann (Hrsg.) (2006): Larvalökologie von Tagfaltern und Widderchen in Mitteleuropa. Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde. Heft 68 (3/4): 243–255.

Eiablageverhalten des Großen Feuerfalters (*Lycaena dispar*) in SW-Deutschland – Wirtspflanzenwahl, Generationenvergleich und Hinweise zur Erfassung

Holger Loritz & Josef Settele, Halle/Saale

Abstract: Oviposition preferences of the Large Copper (*Lycaena dispar*) in Southwest Germany – host plant choice, comparison of generations and survey methods.

The Large Copper (*Lycaena dispar*) was found on 78 sites during its first and second generation in the Queich-valley near Landau (Palatinate) in 2002. Mainly eggs and larval stages were searched to proof presence. Detailed surveys on oviposition behaviour and host plant choice were conducted at some sites. All four known host plants of the first generation were confirmed as host plants of the second generation of *Lycaena dispar*. Dispersion of eggs on the host plants was neither at the plant level nor at the level of leaves different between generations or host plants. Average number of eggs per leaf decreases linearly with increasing number of leaves of the docks. Docks chosen by the butterfly for oviposition are taller than their average surrounding vegetation. On the contrary docks without eggs are smaller than their surrounding vegetation. The fraction of docks chosen for oviposition increases with number of leaves in the first generation. But in the second generation the highest fraction of docks chosen for oviposition had intermediate numbers of leaves. We give recommendations for an effective search mode for larval stages of the Large Copper.

Zusammenfassung

Im Queichtal bei Landau (Pfalz) wurde im Jahr 2002 der Große Feuerfalter (*Lycaena dispar*) in der ersten und zweiten Generation an 78 Standorten nachgewiesen. Die Erfassung erfolgte vor allem über Nachweise der Präimaginalstadien. Auf einigen Einzelflächen erfolgten detaillierte Untersuchungen zum Eiablageverhalten und zur Wirtspflanzenwahl. Alle vier bekannten Wirtspflanzen der 1. Generation konnten in der 2. Generation bestätigt werden. Die Verteilung der Eier auf den Wirtspflanzen war weder auf der Ebene der Pflanzen, noch auf der Ebene der Blätter zwischen den Generationen oder den Wirtsarten verschieden. Die durchschnittliche Anzahl Eier pro Blatt fällt linear mit zunehmender Anzahl Blätter des Ampfers. Belegte Ampfer sind höher als die durchschnittliche sie umgebende Vegetation, unbelegte Ampfer dagegen niedriger als die Umgebungsvegetation. Der Anteil belegter Ampfer steigt in der 1. Generation mit ansteigender Anzahl Blätter des Ampfers. In der 2. Generation hingegen haben Ampfer mit mittlerer Blattanzahl die höchsten Anteile belegter Ampfer. Hieraus werden Empfehlungen für ein effektives Erfassungsschema der Präimaginalstadien von *Lycaena dispar* abgeleitet.

1 Einleitung

Der Große Feuerfalter (*Lycaena dispar*) hat neben Vorkommen in Nordost-Deutschland seinen Verbreitungsschwerpunkt in Deutschland im Oberrheingraben und angrenzenden Gebieten (PULLIN et al. 1998, FARTMANN et al. 2002). Deutschlandweit gilt *Lycaena dispar* als „stark gefährdet“ (RL 2) (PRETSCHER 1998). Nach einer gesamteuropäischen Betrachtung der Vorkommen stufen VAN SWAAY & WARREN (1999) die Art als nicht gefährdet ein. PULLIN et al. (1998) gelangen zu einer ähnlichen Einschätzung, sehen jedoch besonders die einbrütigen Unterarten als gefährdet an. In der Flora-Fauna-Habitat-Richtlinie der Europäischen Union ist diese Tagfalterart in den Anhängen II und IV aufgelistet (92/43/EWG, DER RAT DER EUROPÄISCHEN GEMEINSCHAFTEN 1992).

Nach EBERT & RENNWALD (1991) und FELDMANN et al. (2000) fliegt *Lycaena dispar* im Gebiet des Oberrheins in zwei Generationen von Mitte Mai bis Ende Juli und von Ende Juli bis Anfang September, wobei die zweite Generation generell in höheren Dichten auftritt.

Die Art kommt typischerweise in großflächigen Grünland-Komplexen in geringen Dichten vor (LAFRANCHIS et al. 2001). Der Große Feuerfalter gilt als sehr flugkräftig. Die Larven fressen an nicht-sauren Ampferarten.

Aus dem Untersuchungsgebiet liegt bereits eine Studie zur Wirtspflanzenwahl und einigen Angaben zum Eiablageverhalten der ersten Generation des Großen Feuerfalters vor (LORITZ & SETTELE 2002). Nachfolgende Ergebnisse erweitern diese und fügen sich an genannte Studie an. Untersuchungsgebiet und Vorgehensweise wurden bereits dort ausführlich behandelt und sollen hier nicht weiter Gegenstand sein.

In der Pfalz sind als Wirtspflanzen der Art bisher nachgewiesen der Krause Ampfer (*Rumex crispus*), der Stumpfbältrige Ampfer (*R. obtusifolius*), der Teich-Ampfer (*R. hydrolapathum*) inklusive dessen Bastard (*R. hydrolapathum* × *R. obtusifolius*) und der Knäuel-Ampfer (*R. conglomeratus*) (LORITZ & SETTELE 2002).

Der Schwerpunkt liegt in dieser Studie auf dem Vergleich der Wirtspflanzenwahl zwischen den beiden Generationen des Großen Feuerfalters, sowie im Vergleich der verschiedenen Wirtspflanzen. Es werden Hinweise zur effektiven Erfassung der Präimaginalstadien gegeben.

2 Methoden

Die Erfassungen fanden im Sommer 2002 im Queichtal bei Landau (Pfalz) statt (Abb. 1). Ab Mitte bis Ende der Flugzeit der jeweiligen Generation, vom 12. Juni bis 10. Juli 2002 für die erste Generation und vom 16. bis 28. August 2002 für die zweite Generation, wurden Eier, Larven und Falter von *L. dispar* im Einzugsgebiet der Queich erfasst. Der Nachweis erfolgte schwerpunktmäßig durch Präimaginalstadien. Im Jahr 2003 wurde ebenfalls eine Präsenz-Absenz-Übersichtskartierung durchgeführt.

Bei Nachweisen von Ei und/oder Larve im Jahr 2002 wurden notiert:

- Ampferart,
- Anzahl Eier,
- Anzahl Blätter des Ampfers,
- Anzahl belegter Blätter,
- Höhe des Ampfers,
- Vegetationshöhe an vier gleichmäßig verteilten Punkten um die Ampferpflanze.

Eier von *L. dispar* sind leicht erkenn- und unterscheidbar. Verwechslungsmöglichkeiten bestehen nur mit Eiern des Kleinen Feuerfalters (*Lycaena phlaeas*), welcher am Oberrhein teilweise die gleichen Wirtspflanzen nutzt. Mit einer Lupe sind die Eier jedoch sicher zu unterscheiden.

Alle statistischen Berechnungen wurden mit der im Internet frei verfügbaren Software R für Windows (Version 2.0.1) durchgeführt (<http://www.r-project.org>). Statistische Vergleiche von Verteilungen wurden mittels χ^2 -Test (χ^2), Mittelwertvergleiche bei normalverteilten Daten mit Student's t-Test (t) und bei nicht normalverteilten Daten mit einem Wilcoxon-Rangsummen-Test für zwei Stichproben (W; auch bekannt als Mann-Whitney-U-Test) durchgeführt. Abhängige Beziehungen zwischen Variablen wurden durch lineare Regressionen modelliert (CRAWLEY 2002).

3 Ergebnisse

3.1 Verbreitung

Der Große Feuerfalter ist im etwa 65 km² großen UG weit verbreitet (Abb. 1). Sein Schwerpunkt liegt deutlich in den ausgedehnten, östlich von Landau (Pfalz) teils noch bewässerten, Grünländern und Teilen der angrenzenden ackerbaulich genutzten Landwirtschaftsflächen der Niederungen des Queichtals. In der ersten Generation konnten in 35 Einzelflächen und in der zweiten Generation in 58 Einzelflächen Präsenz-Nachweise des Großen Feuerfalters erbracht werden. Über 90 % der Nachweis-Flächen der ersten Generation wurden auch während der zweiten Generation nach *L. dispar* abgesucht. Jedoch waren nur etwa 50 % dieser Flächen in beiden Generationen 2002 von der Art besetzt.

Am Verbreitungsbild der Art ist die Verbreitungslücke der ersten Generation westlich von Landau bis zum Haardtrand bei Albersweiler auffällig (Abb. 1). Trotz Suche konnten in diesem Bereich keine Nachweise erbracht werden. Erst in der zweiten Generation wurde diese Lücke durch mehrere Nachweise geschlossen.

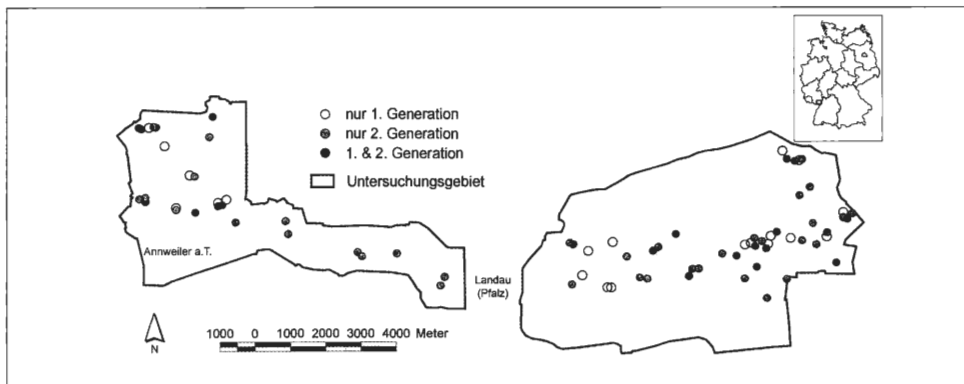


Abb. 1: Lage des Untersuchungsgebietes Queichtal bei Landau (Pfalz) in Deutschland und Nachweise des Großen Feuerfalters (*Lycaena dispar*) im Jahr 2002.

Für die Jahre 2002 und 2003 konnten wir auf insgesamt 167 Einzelflächen den Nachweis von *L. dispar* erbringen. Adulte Falter konnten allerdings nur in 21 Einzelflächen (12,5 %) erfasst werden. Demnach kann bei Verzicht auf die Suche nach Präimaginalstadien von bis zu 90 % nicht erfasster Vorkommensflächen von *L. dispar* ausgegangen werden.

3.2 Spektrum der Wirtspflanzen und Verteilung der Eier

Als Eiablagepflanzen konnten in beiden Generationen vier nicht-saure Ampferarten nachgewiesen werden (Tab. 1). Am Krausen Ampfer wurden über zwei Drittel aller Eier erfasst. Zweitwichtigste Wirtspflanze ist der Stumpfblättrige Ampfer, auf welchem noch etwa ein Fünftel bis ein Viertel der erfassten Eier abgelegt werden. Auf Pflanzen des Teich-Ampfer-Bastards konnten nur in der ersten Generation von *L. dispar* nennenswerte Anteile von Eiern gefunden werden. In der zweiten Generation blieb die Suche auf Teich-Ampfer-Pflanzen trotz intensiver Kontrollen auch der Standorte der ersten Generation bis auf einige Ausnahmen erfolglos. Dort gelangen vergleichsweise wenige Nachweise von Präimaginalstadien. Exemplare des Knäuel-Ampfers wurden nur sporadisch angetroffen, jedoch konnten in beiden Generationen Eier an diesem Wirt nachgewiesen werden.

Tab. 1: Wirtspflanzenspektrum und Anteile der erfassten Eier im Jahr 2002.

Ampfer	Anzahl erfasster Eier [%]		
	Gen.1 (n = 286)	Gen.2 (n = 343)	Gen.1 + 2 (n = 629)
<i>R. crispus</i>	66,1	70,3	68,4
<i>R. obtusifolius</i>	19,9	27,1	23,8
<i>R. hydrolapathum</i> × <i>obt.</i>	13,6	1,7	7,2
<i>R. conglomeratus</i>	0,3	0,9	0,6

3.3 Verteilung der Eier auf den Wirtspflanzen

Die Verteilung der Eier auf den Pflanzen gibt einen wichtigen Hinweis auf das Ablageverhalten der weiblichen Falter. Die durchschnittliche Anzahl Eier pro Ampferpflanze oder -blatt ist eine wichtige und einfach erfassbare Kenngröße um Unterschiede zwischen den Wirtspflanzen und zwischen den Generationen von *L. dispar* feststellen zu können. So lassen unterschiedliche Dichten Rückschlüsse auf eventuelle Präferenzen der weiblichen Falter für die jeweilige Wirtspflanze zu. Es stehen Fragen zur unterschiedlichen Dichte zwischen den Wirten und den Generationen im Vordergrund der Betrachtung. Es gilt zu beachten, dass zwei unterschiedliche hierarchische Ebenen, die gesamte Wirtspflanze oder das einzelne Blatt, zur Eidichte-Bestimmung herangezogen werden.

3.3.1 Ei-Anzahl pro Ampferpflanze

Da eine sehr hohe Eianzahl pro Pflanze nur selten beobachtet werden konnte, wurden alle Daten mit mehr als sechs Eiern pro Pflanze zu einer Kategorie zusammengefaßt (Tab. 2). Etwa zwei Drittel der Pflanzen sind nur mit jeweils einem oder zwei Eiern belegt. Etwa ein Viertel der Pflanzen weist drei bis fünf Eier auf, während mehr als fünf Eier auf weniger als 10 % der belegten Pflanzen entfallen. Die beobachteten Maxima betragen beim Krausen Ampfer 13 und 14 Eier pro Pflanze, beim Stumpfblättrigen Ampfer elf Eier und beim Teich-Ampfer-Bastard acht Eier pro Pflanze.

Tab. 2: Verteilung Eier pro Pflanze in den Generationen von *L. dispar* 2002.

Ampfer	Generation (n Pflanzen)	Anzahl Eier/Pflanze [%]					
		1	2	3	4	5	6+
<i>R. crispus</i>	1 (n = 71)	40,8	23,9	9,9	8,5	11,3	5,6
	2 (n = 93)	46,2	22,6	10,8	7,5	3,2	9,7
<i>R. obtusifolius</i>	1 (n = 26)	38,5	30,8	7,7	19,2	3,8	0,0
	2 (n = 42)	45,2	26,2	16,7	4,8	0,0	7,1
<i>R. hydrolapathum</i> × <i>obtusifolius</i>	1 (n = 8)	37,5	0,0	0,0	0,0	12,5	50,0
	2 (n = 2)	0,0	50,0	0,0	50,0	0,0	0,0

Ein statistisch signifikanter Unterschied zwischen der Anzahl Eier pro Pflanze der ersten und der zweiten Generation konnte weder beim Krausen Ampfer ($\chi^2 = 5,09$, $df = 5$, $p > 0,05$), noch beim Stumpfblättrigen Ampfer ($\chi^2 = 8,01$, $df = 5$, $p > 0,05$) gefunden werden. Ebenso besteht zwischen den Gesamtdaten der ersten und der zweiten Generation kein statistisch signifikanter Unterschied in der Verteilung der Eier pro Pflanze ($\chi^2 = 7,94$, $df = 5$, $p > 0,05$). Zwischen dem Krausen und dem Stumpfblättrigen Ampfer lassen sich weder in der ersten Generation ($\chi^2 = 5,01$, $df = 5$, $p > 0,05$), noch in der zweiten Generation ($\chi^2 = 2,86$, $df = 5$, $p > 0,05$), noch im Vergleich der Gesamtdaten beider Generationen ($\chi^2 = 4,54$, $df = 5$, $p > 0,05$) statistisch signifikante Unterschiede in der Verteilung der Eianzahlen pro Pflanze finden. Ebenso besteht zwischen den Mittelwerten der Eizahlen von *R. crispus* und *R. obtusifolius*, sowohl in der ersten Generation ($W = 959$, $p > 0,05$), als auch in der zweiten Generation ($W = 2010,5$, $p > 0,05$) kein signifikanter Unterschied. Somit lässt sich ableiten, dass Ampferpflanzen, die von *L. dispar* zur Eiablage gewählt wurden, unabhängig von ihrer Artzugehörigkeit eine ähnliche Anzahl Eier pro Pflanze erhalten.

Für eine statistische Auswertung der Daten des Knäuel-Ampfers (*Rumex conglomeratus*) und des Teich-Ampfer-Bastards (*R. hydrolapathum* × *R. obtusifolius*) liegen zu wenige Datensätze vor.

3.3.2 Ei-Anzahl pro Ampferblatt

Die durchschnittliche Anzahl Eier pro Blatt des Stumpfblättrigen Ampfers (*R. obtusifolius*) liegt in beiden Generationen zwar niedriger als die Werte der beiden anderen Ampferarten (Abb. 2). Dieser visuelle Unterschied ist jedoch weder zwischen *R. crispus* und *R. obtusifolius* (1. Gen.: $t = 1,086$, $df = 42$, $p > 0,05$; 2. Gen.: $t = 0,551$, $df = 101$, $p > 0,05$; Gesamt: $t = 1,033$, $df = 142$, $p > 0,05$), noch zwischen der ersten und der zweiten Generation (*R. crispus*: $t = 0,954$, $df = 143$, $p > 0,05$; *R. obtusifolius*: $t = 1,371$, $df = 41$, $p > 0,05$; Gesamt: $t = 1,449$, $df = 187$, $p > 0,05$) statistisch signifikant. Aufgrund der geringen Stichprobenzahl des Teich-Ampfers unterbleibt hier eine statistische Auswertung. Es bestehen somit weder Unterschiede bei der Eidichte pro Blatt zwischen den beiden Wirtsarten *R. crispus* und *R. obtusifolius*, noch zwischen den beiden Generationen. Da keinerlei Unterschiede zwischen den Ampferarten bestehen, kann eine Betrachtung des gesamten Datensatzes durchgeführt werden.

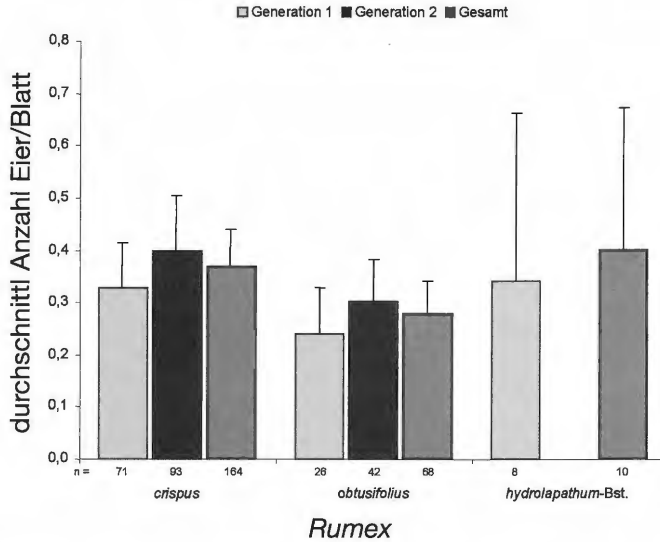


Abb. 2: Mittelwerte und 95 %-Konfidenz-Intervalle der durchschnittlichen Anzahl Eier pro Blatt verschiedener Ampferarten in den beiden Generationen von *Lycaena dispar* im Jahr 2002.

Eine lineare Modellierung der Abhängigkeit der Anzahl Eier pro Blatt von der Anzahl Blätter der Ampfer ergibt für beide Generationen einen negativen linearen Zusammenhang (Abb. 3). Die Modelle der beiden Generationen unterscheiden sich nur geringfügig. Mit zunehmender Blattanzahl des Ampfers nimmt die durchschnittliche Anzahl Eier pro Blatt ab.

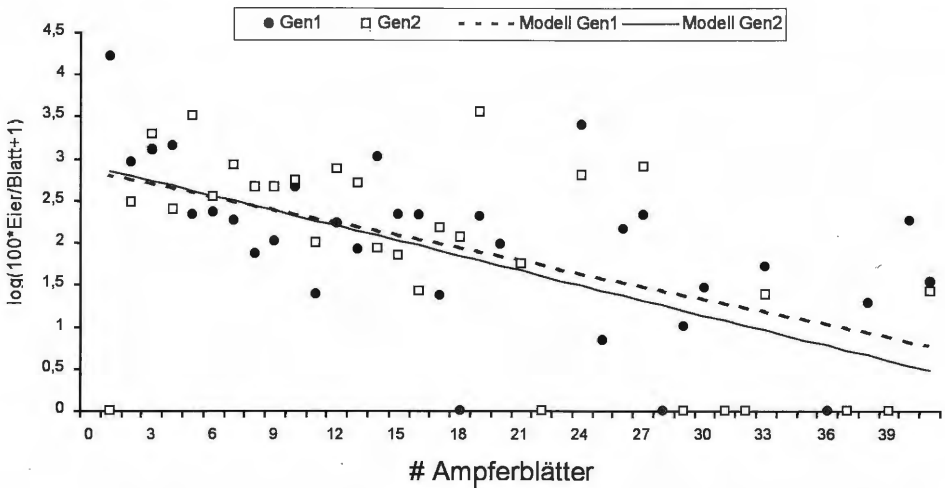


Abb. 3: Durchschnittliche Anzahl Eier pro Blatt (log-transformiert) gegen Anzahl Blätter aller Ampfer nach Generationen getrennt (Lineare Regression: Modell Gen. 1: $r^2 = 0,31$, $p < 0,001$; Modell Gen. 2: $r^2 = 0,32$, $p < 0,001$).

3.4 Vegetationsstruktur um belegte und unbelegte Ampfer

Zwischen belegten und unbelegten Pflanzen ließ sich in beiden Generationen ein stark signifikanter Unterschied im Verhältnis zwischen der Höhe der mittleren umgebenden Vegetation und der maximalen Ampferhöhe feststellen (Abb. 4, 1. Gen.: $t = 2,75$, $df = 175$, $p < 0,01$; 2. Gen.: $t = 2,81$, $df = 313$, $p < 0,01$). Belegte Ampferpflanzen waren höher gewachsen und von niedrigerer Vegetation umgeben als unbelegte Pflanzen.

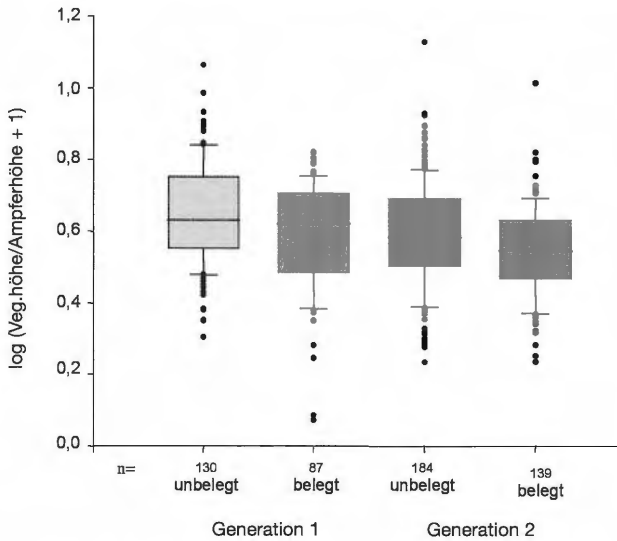


Abb. 4: Box- und Whiskerplot des Verhältnisses der mittleren Vegetationshöhe in der Umgebung eines Ampfers zur maximalen Ampferhöhe getrennt nach Generationen und belegten und unbelegten Ampfern (t-Test: Generation 1: $t = 2,75$, $df = 175$, $p < 0,01$; Generation 2: $t = 2,81$, $df = 313$, $p < 0,01$; Box zeigt Median und Quartile, Whisker die Maxima, Ausreißer werden als Punkte dargestellt).

Für einen Teil der Wirtspflanze der zweiten Generation liegen Daten zur minimalen Vegetationshöhe um die Ampferpflanzen vor. Der statistische Unterschied im Verhältnis zwischen minimaler Vegetationshöhe in der Umgebung des Ampfers und Ampferhöhe zwischen belegten und unbelegten Ampfern trat hier noch stärker hervor ($t = 3,43$, $df = 280$, $p < 0,001$). Ampfer der zweiten Generation, die von mindestens einer Seite höher als die umgebende Vegetation sind, werden bevorzugt vom Großen Feuerfalter zur Eiablage genutzt.

3.5 Anteil belegter Pflanzen

Aus den Untersuchungsflächen, auf welchen eine Erhebung des gesamten Ampferbestandes durchgeführt wurde, lassen sich Aussagen zur Erfassungswahrscheinlichkeit der Präimaginalstadien von *L. dispar* machen. Der Anteil mit Eiern belegter Ampferpflanzen in den Größenklassen der Pflanzen ist zwischen den Generationen deutlich unterschiedlich (Abb. 5). Während in der ersten Generation ein Anstieg des Belegungsgrades mit zunehmender Blattanzahl zu verzeichnen ist, wurden in der zweiten Generation Ampfer mit mitt-

lerer Blattanzahl am häufigsten belegt. Wenig- und vielblättrige Ampfer wurden in der zweiten Generation eher seltener als Eiablagepflanzen genutzt. Abbildung 5 zeigt somit auch die Wahrscheinlichkeit, dass eine Ampferpflanze mit einer bestimmten Blattanzahl belegt wurde.

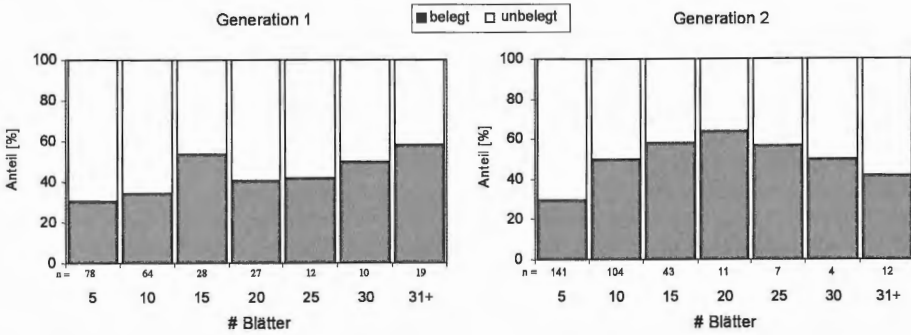


Abb. 5: Anteile belegter und unbelegter Ampfer verschiedener Blattanzahlklassen der beiden Generationen von *Lycaena dispar* im Jahr 2002.

4 Diskussion

4.1 Verbreitung

Die Erfassung der Präimaginalstadien ist das Mittel der Wahl für Verbreitungserhebungen beim Großen Feuerfalter (HERMANN 1998, SETTELE 1998, SETTELE et al. 2000a, FARTMANN et al. 2002, LORITZ & SETTELE 2002). Auch der Erst-Nachweis für Bayern erfolgte ausschließlich über Funde der Eier (HERMANN & BOLZ 2003). Die Erfassung der Imagines ist bei *L. dispar* nur als ergänzende Methode, vor allem zur Erhebung der Rendezvousplätze und der Saughabitate, geeignet. Von einer repräsentativen und hohen Erhebungsdichte auch zur Flugzeit des Großen Feuerfalters kann in vorliegender Studie ausgegangen werden, da das ÜG im Rahmen einer größeren Studie zur Landnutzungsdynamik von Tagfalter-Habitaten im Projekt „MACMAN“ (SETTELE et al. 2002) sehr intensiv untersucht wurde (LORITZ et al. 2004, LORITZ & SETTELE 2005).

Die weite Verbreitung der zweiten Generation von *L. dispar* im Queichtal im Jahr 2002 bestätigt die Daten der ersten Generation (LORITZ & SETTELE 2002) und erweitert alte Fundortangaben (DE LATTIN et al. 1957, KRAUS 1993). Durch die wahrscheinliche Einwanderung der zweiten Generation in den Bereich des Naturraums Weinstraße zwischen Landau (Pfalz) und Albersweiler ist die Art nun im gesamten zentralen Bereich des Queichtals nachgewiesen. Für eine Einwanderung spricht, ähnlich wie in Baden-Württemberg (Hermann n.p.), eine verstärkt beobachtete Ausbreitungstendenz, die möglicherweise mit günstiger Witterung im August 2002 in Zusammenhang steht. Auch die Erst-Nachweise der Art in Bayern müssen wohl im Kontext günstiger Flugbedingungen betrachtet werden (HERMANN & BOLZ 2003). Ebenso listen EBERT & RENNWALD (1991) mehrere, teilweise historische, Migrationen der Art von der Rheinebene in die Täler der Vorberge der badi-schen Rheinebene auf. Arealerweiterungen und -schrumpfungen der Art sind typische Erscheinungen und treten wohl regelmäßig auf.

Auffällig ist weiterhin die hohe Präsenz/Absenz-Variabilität von *L. dispar* in den Habitaten innerhalb eines Jahres. Während einige von beiden Generationen als Habitate genutzt werden können, sind andere Flächen wohl nur für eine Generation zur Eiablage tauglich. Die hohe Mobilität der Falter ermöglicht dem Großen Feuerfalter schnell und großräumig neue Habitate zu besiedeln (SETTELE 1998). Ein Teil der Grünlandflächen wurde kurz nach der Eiablage gemäht, ein Überleben war auf diesen Flächen somit nicht möglich. Jedoch ist die Höhe der Mortalität der Larven nach einer Heumahd noch ungeklärt. Vorstellbar ist, dass insbesondere größere Larvenstadien sich auf den Boden fallen lassen und bis zum Wiederaustrieb der Ampfer, der bereits nach wenigen Tagen beginnt (Hermann n.p., eig. Beob.), ausharren. Für das Ei-Stadium und die frühen Larvenstadien kann dies jedoch nahezu ausgeschlossen werden, da diese nur wenige Tage hungern können und nicht oder nur wenig mobil sind (Loritz n.p.).

Die Kenntnis der Verbreitungssituation der Art hat sich weiter verbessert und zeigt wie unzureichend diese war. Ein Rückschluss auf langfristige Trends ist jedoch nicht zulässig und wäre reine Spekulation, da eine vergleichbar intensive Studie vorher noch nicht durchgeführt wurde (vgl. SETTELE 1990b). Da die zweite Generation fast immer mit deutlich höherer Individuendichte auftritt (s.o.), ist die höhere Anzahl von Nachweisen in der zweiten Generation leicht erklärbar.

4.2 Wirtspflanzenspektrum

Alle vier aus der ersten Generation bekannten Wirtspflanzen des Großen Feuerfalters wurden in der zweiten Generation bestätigt (LORITZ & SETTELE 2002). Wie bereits in der ersten Generation ist der Krause Ampfer auch in der zweiten Generation die mit Abstand wichtigste Wirtspflanze für *L. dispar* im UG. Ebenso ist der Stumpfbblätterige Ampfer in beiden Generationen, mit leicht schwankenden Anteilen, die zweitbedeutendste Eiablagepflanze. Der Teich-Ampfer-Bastard jedoch wurde nur von der ersten Generation mit einem nennenswerten Anteil als Eiablagepflanze genutzt. Die zweite Generation von *L. dispar* zeigte nur noch sehr eingeschränktes Interesse an den Teich-Ampfer-Pflanzen. Über die Gründe kann nur spekuliert werden. Eine mangelnde Zugänglichkeit der Pflanzen (vgl. Kap. 3.4) kommt kaum in Betracht, da die Pflanzen gegen Ende des Sommers ausgewachsen sind und durch ihre Größe deutlich aus der Vegetation hervorstechen. Möglicherweise sind Phänologie und physiologische Eigenschaften, der schon seit dem Frühjahr stehenden Blätter, oder das meist große Angebot frisch austreibender und leicht erreichbarer Krauser und Stumpfbblätteriger Ampfer im vor wenigen Wochen gemähtem Grünland der Umgebung von Bedeutung. So fand BINK (1986) bei *R. hydrolapathum* eine Abnahme im Nährstoffgehalt sowohl zwischen jungen und alten Blättern, als auch zwischen Frühjahrs- und Sommertrieben und einen positiven Effekt des Nährstoffgehalts auf das Gewicht der Puppen von *L. dispar*. Die eingeschränkte Nutzung der Teich-Ampfer-Pflanzen in der zweiten Generation scheint ein für das Queichtal typisches Phänomen zu sein, welches sich auch in den Folgejahren fand (Loritz n.p.). In anderen Gebieten Deutschlands, z.B. im Bereich der Spreewaldes, wird auch der Teich-Ampfer von der zweiten Generation des Großen Feuerfalters belegt (Hermann n.p., eig. Beob.).

Die scheinbare Präferenz für *R. crispus* spiegelt jedoch nur die relativen Verhältnisse wieder, da der Krause Ampfer die häufigste nicht-saure Ampferart im Grünland ist. Zwar zeigen MARTIN & PULLIN (2004) in einem Zucht-Experiment, dass der Krause Ampfer die für Larven nahrhafteste Nahrung darstellt. Eine Präferenz eierlegender Weibchen für eine Ampferart konnten sie im Laborexperiment jedoch nicht feststellen. Bei Freilandbeobachtungen eierlegender Weibchen lassen sich regelmäßig Wirtswechsel beobachten (z.B. EBERT & RENNWALD 1991, eig. Beob.), jedoch werden ausführlichere Daten einzelner Weibchen benötigt, um abgesicherte Aussagen zur Eiablagepräferenz von *L. dispar*

machen zu können. Denkbar ist etwa, dass Abundanz, Phänologie, Vitalität, Zugänglichkeit (vgl. Kap. 3.4) und andere lokale Faktoren (EBERT & RENNWALD 1991) oder auch physiologische Prägungen während der Larvenstadien bei der Wirtspflanzenwahl eine Rolle spielen könnten.

4.3 Verteilung der Eier auf den Wirtspflanzen

Zur Verteilung der Eier auf verschiedenen Wirtspflanzenarten gibt es bisher keine vergleichbaren Untersuchungen. Es lässt sich festhalten, dass die Weibchen des Großen Feuerfalters bei den beiden Hauptwirtsarten *R. crispus* und *R. obtusifolius* das gleiche Eiablagemuster verfolgen. Die Eier werden in beiden Generationen gleichmäßig über die Pflanzen beider Wirtsarten verteilt. Die negative lineare Abhängigkeit der durchschnittlichen Anzahl Eier pro Blatt von der Anzahl Blätter des Ampfers kann als Beweis für ein von der Blattanzahl unabhängiges Eiablageverhalten der Weibchen gelten. Der Großteil der Ampferpflanzen erhält nur ein oder zwei Eier (Tab. 2, Kap. 3.3.1). Nach der Eiablage fliegt das Weibchen meist weiter und beginnt erneut mit der Wirtspflanzensuche (eig. Beob.). Mit zunehmender Blattanzahl bleiben somit mehr Blätter unbelegt, die durchschnittliche Anzahl an Eiern sinkt.

Der Literaturvergleich der durchschnittlichen Anzahl der Eier an Pflanzen des Teich-Ampfers der ersten Generation wurde bereits bei LORITZ & SETTELE (2002) behandelt und unterbleibt hier aufgrund der wenigen zusätzlichen Daten des *R. hydrolapathum*-Bastards.

Einzig für *R. crispus* liegen Vergleichsdaten zur durchschnittlichen Eizahl aus Südostfrankreich vor. So fanden LAFRANCHIS et al. (2001) an *R. crispus* 4,3 Eier/Pflanze und an *R. conglomeratus* 5,5 Eier/Pflanze. „Diese Werte liegen für *R. crispus* beinahe zweimal höher als an der Queich und zeigen, dass auch für die niedrigwüchsigeren Ampferarten hohe Eizahlen möglich sind. Mögliche Erklärungen für die höheren Eizahlen in Südostfrankreich könnten höhere Falterdichte, niedrigere Pflanzendichte oder eine Kombination aus beidem sein“ (LORITZ & SETTELE 2002: 318).

4.4 Vergleich Vegetationsstruktur

Zahlreiche Autoren weisen auf die Bedeutung der Zugänglichkeit der Ampfer für eierlegende Weibchen des Großen Feuerfalters hin (EBERT & RENNWALD 1991, WEBB & PULLIN 2000, PULLIN et al. 1995, PULLIN 1997, FARTMANN et al. 2002). Eine Präferenz für auffällige und zugängliche Exemplare der Wirtspflanze zeigen verschiedene Tagfalterarten, z.B. *Leptidaea sinapis* (WIKLUND 1977), *Hamearis lucina* (EBERT & RENNWALD 1991, FARTMANN 2004), *Euphydryas aurinia* (ANTHES et al. 2003), *Maculinea alcon* (KÜER & FARTMANN 2005). Als typische Eiablagepflanzen von *L. dispar* werden oftmals Ampfer genannt, die an Weg- und Böschungsrändern, Gräben oder Sonderstandorten wie kleineren Störungsflächen im Grünland wachsen. Ein weiterer typischer Eiablageort ist vor wenigen Wochen gemähtes Grünland, wo die Ampfer mit frischen Blättern noch die übrigen Grünlandpflanzen überragen (EBERT & RENNWALD 1991, FARTMANN et al. 2002, eig. Beob.). Im Queichtal präferieren die Falter beider Generationen diese Wiesen oder Weiden zur Eiablage, sofern sie ein entsprechendes Angebot an Ampfern aufweisen. Besonders in der ersten Generation fällt oftmals auf, dass hochständige Wiesen mit dichter Grasober-schicht nur sehr selten Standorte belegter Ampfer sind. Im Gegensatz dazu sind auch in noch ungemähten, weniger dichtwüchsigen Wiesen mit lückigem Obergrashorizont regelmäßig belegte Ampfer anzutreffen.

4.5 Erfassungshinweise

Aus der Abhängigkeit der durchschnittlichen Eianzahl pro Blatt (s. Kap. 3.3), den Unterschieden in der Vegetationsstruktur zwischen belegten und unbelegten Ampfern (s. Kap. 3.4) und der Verteilung belegter Pflanzen (s. Kap. 3.5) lässt sich für die vorliegenden Daten eine effektive Suchstrategie nach den Präimaginalstadien von *L. dispar* ableiten. In beiden Generationen ist die Suche nach Ampfern, deren umgebende Vegetation teilweise oder komplett niedriger ist als der Ampfer selbst, für das Auffinden einer belegten Pflanze besonders erfolgversprechend. Die Suche kann durch die Auswahl von Ampfern bestimmter Blattanzahl optimiert werden. Wenigblättrige Ampfer wurden in beiden Generationen anteilmässig selten belegt, jedoch erhalten diese relativ gesehen viele Eier pro Blatt, d. h. es müssen viele Ampfer, jedoch relativ wenige Blätter betrachtet werden für den Nachweis. Bei den vielblättrigen Ampfern der ersten Generation und teilweise der zweiten Generation ist dieses Verhältnis diametral anders. Um hier einen Nachweis zu erbringen müssen zwar nur wenige Ampferpflanzen untersucht werden, jedoch weisen diese eine sehr geringe Eidichte pro Blatt auf. Den effektivsten Nachweis erreicht man bei Ampfern mit einer mittleren Anzahl Blätter, da diese besonders in der zweiten Generation einen hohen Belegungsgrad und eine mittlere durchschnittliche Anzahl Eier pro Blatt aufweisen. Eigene Freilandfahrten bestätigen dieses Suchschema. Aus der Vegetation ragende Ampfer mit etwa 6–15(–20) Blättern stellen somit das effektivste Nachweisschema für Präimaginalstadien des Großen Feuerfalters dar. Ein möglicher Grund für den gegenüber der zweiten Generation höheren Anteil belegter Ampfer mit vielen Blättern der ersten Generation könnte in den zur Flugzeit noch meist ungenutzten Wiesen liegen. Nur hochgewachsene oder durch ihre Größe die umgebende Vegetation verdrängende Ampferpflanzen können in stehender Grünlandvegetation von Weibchen des Großen Feuerfalters gefunden werden (s.o.). Da wenigblättrige Ampfer meist auch niedrigwüchsig sind, ist der höhere Anteil belegter vielblättriger Ampfer in der ersten Generation erklärbar.

Danksagung

Für tatkräftige Unterstützung und Mithilfe bei den Geländeerhebungen bedanken wir uns herzlich bei Martin Behrens (Münster/Westf.). Christian Weingart (Landau/Pfalz) übernahm die Bestimmung der Ampfer. Für wertvolle Tipps zu weiterführender Literatur sei Manfred A. Pfeifer (Bobenheim-Roxheim) gedankt. Gabriel Hermann (Filderstadt), Dr. Thomas Fartmann (Münster/Westf.), Erwin Rennwald (Karlsruhe) und Tom Schulte (Berg) stellten unveröffentlichte Daten oder ihr Fachwissen zur Verfügung.

Die Arbeit wurde gefördert durch die Europäische Union im Rahmen des RTD-Projektes „MACMAN - MACulinea Butterflies of the Habitats Directive and European Red List as Indicators and Tools for Habitat Conservation and Management (EVK2-CT-2001-00126)“ (<http://www.macman-project.de>) und durch das Bundesland Rheinland-Pfalz im Rahmen des “Stipendiums Arten- und Biotopschutz” für den Erstautor.

5 Literatur

- ANTHES, N., FARTMANN, T., HERMANN, G. & G. KAULE (2003): Combining larval habitat quality and metapopulation structure – the key for successful management of pre-alpine *Euphydryas aurinia* colonies. – *Journal of Insect Conservation* **7** (3): 175–185.
- BINK, F. A. (1986): Acid stress in *Rumex hydrolapathum* (Polygonaceae) and its influence on the phytophage *Lycaena dispar* (Lepidoptera; Lycaenidae). – *Oecologia* **70** (3): 447–451.
- CRAWLEY, M. J. (2002): *Statistical Computing. An introduction to data analysis using S-Plus.* – John Wiley & Sons, Chichester.

- DE LATTIN, G., JÖST, H. & R. HEUSER (1957): Die Lepidopteren-Fauna der Pfalz. A. Systematisch-chorologischer Teil. I. Tagfalter (Rhopalocera und Grypocera). – Mitt. Pollichia **3** (4): 51–167.
- DER RAT DER EUROPÄISCHEN GEMEINSCHAFT (1992): Richtlinie 92/43/EWG vom 21. Mai 1992 zur Erhaltung der natürlichen Lebensräume sowie der wildlebenden Tiere und Pflanzen. – Amtsblatt der EWG L206: 7–50.
- EBERT, G. & E. RENNWALD (1991): Die Schmetterlinge Baden-Württembergs. Band 2: Tagfalter II. – Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- FARTMANN, T. (2004): Die Schmetterlingsgemeinschaften der Halbtrockenrasen-Komplexe des Die-meltales. Biozönologie von Tagfaltern und Widderchen in einer alten Hudelandschaft. – Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde **66** (1): 1–256.
- FARTMANN, T., RENNWALD, E. & J. SETTELE (2002): Großer Feuerfalter (*Lycaena dispar*). In: FARTMANN, T., GUNNEMANN, H., SALM, P. & SCHRÖDER, E. [Hrsg.]: Berichtspflichten in Natura-2000-Gebieten. Empfehlungen zur Erfassung der Arten des Anhangs II und Charakterisierung der Lebensraumtypen des Anhangs I der FFH-Richtlinie. – Angewandte Landschaftsökologie **42**: 379–383.
- FELDMANN, R., REINHARDT, R. & J. SETTELE (2000): Bestimmung und Kurzcharakterisierung der außeralpinen Tagfalter Deutschlands. In: SETTELE, J., FELDMANN, R. & R. REINHARDT (Hrsg.): Die Tagfalter Deutschlands. – Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart. 247–369.
- HERMANN, G. (1998): Erfassung von Präimaginalstadien bei Tagfaltern. Ein notwendiger Standard für Bestandsaufnahmen zu Planungsvorhaben. – Naturschutz und Landschaftsplanung **30** (5): 133–142.
- HERMANN, G. & R. BOLZ (2003): Erster Nachweis des Großen Feuerfalters, *Lycaena dispar* (HAWORTH, 1803) in Bayern mit Anmerkungen zu seiner Arealentwicklung in Süddeutschland (Insecta: Lepidoptera: Lycaenidae). – Beiträge zur bayerischen Entomofaunistik **5**: 17–23.
- KRAUS, W. (1993): Verzeichnis der Großschmetterlinge (Insecta: Lepidoptera) der Pfalz. – Pollichia-Buch **27**: 1–618.
- KÜER, A. & T. FARTMANN (2005): Prominent shoots are preferred: microhabitat preferences of *Maculinea alcon* ([Denis & Schiffermüller], 1775) in Northern Germany (Lycaenidae). – Nota lepidopterologica **27** (4): 309–319.
- LAFRANCHIS, T., HEAULMÉ, V. & J. LAFRANCHIS (2001): Biologie, écologie et répartition du Cuivré des marais (*Lycaena dispar* Haworth, 1803) en Quercy (sud-ouest de la France) (Lepidoptera: Lycaenidae). – Linneana Belgica **18** (1): 27–36.
- LORITZ, H. & J. SETTELE (2002): Der Große Feuerfalter (*Lycaena dispar*, HAWORTH 1803) im Queichtal bei Landau in der Pfalz: Wirtspflanzenwahl und Eiablagemuster. – Mitteilungen der Pollichia **89**: 309–321.
- LORITZ, H. & J. SETTELE (2005): Human land-use as driving factor of the persistence of two grassland butterflies. – Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie **35**: 196.
- LORITZ, H., MATTES, H. & J. SETTELE (2004): Land-use dynamics create spatio-temporal mosaic landscape of habitat patches for the Dusky Large Blue butterfly. – Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie **34**: 206.
- MARTIN, L. A. & A. S. PULLIN (2004): Host-plant specialisation and habitat restriction in an endangered insect, *Lycaena dispar batavus* (Lepidoptera: Lycaenidae). I. Larval feeding and oviposition preferences. – European Journal of Entomology **101**: 51–56.
- PRETSCHER, P. (1998): Rote Liste der Großschmetterlinge (Macrolepidoptera). – In: BINOT, M., BLESS, R., BOYE, P., GRUTKE, H. & PRETSCHER, P. [Hrsg.]: Rote Liste gefährdeter Tiere Deutschlands. – Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz **55**: 87–111.
- PULLIN, A. S. (1997): Habitat requirements of *Lycaena dispar batavus* and implications for re-establishment in England. – Journal of Insect Conservation **1**: 177–185.
- PULLIN, A.S., BÁLINT, Z., BALLETO, E., BUSZKO, J., COUTSIS, J.G., GOFFART, P., KULFAN, M., LHONORÉ, J.E., SETTELE, J. & J. G. VAN DER MADE (1998): The status, ecology and conservation of *Lycaena dispar* (Lycaenidae: Lycaenini) in Europe. – Nota lepidopterologica **21** (2): 94–100.
- PULLIN, A.S., MCLEAN, I.F.G. & M. R. WEBB (1995): Ecology and conservation of *Lycaena dispar*: British and European perspectives. In: PULLIN, A. S. (ed.): Ecology and conservation of butterflies. – Chapman & Hall, London: 150–164.

- SETTELE, J. (1990a): Akute Gefährdung eines Tagfalterlebensraumes europaweiter Bedeutung im Landkreis Südliche Weinstraße. – *Landschaft und Stadt* **22** (1): 22–26.
- SETTELE, J. (1990b): Zur Hypothese des Bestandsrückganges von Insekten in der Bundesrepublik Deutschland: Untersuchungen zu Tagfaltern in der Pfalz und die Darstellung der Ergebnisse auf Verbreitungskarten. – *Landschaft und Stadt* **22** (3): 88–96. (mit Berichtigung zu Fehlern in *Landschaft und Stadt* **22** (4): 162–163.
- SETTELE, J. (1998): *Metapopulationsanalyse auf Rasterdatenbasis*. – Teubner Verlag, Leipzig, Stuttgart.
- SETTELE, J., FELDMANN, R., HENLE, K., KOCKELKE, K. & H.-J. POETHKE (2000a): Methoden der quantitativen Erfassung von Tagfaltern. In: SETTELE, J., FELDMANN, R. & R. REINHARDT (Hrsg.): *Die Tagfalter Deutschlands*. – Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart: 144–185.
- SETTELE, J., THOMAS, J.A., BOOMSMA, J., KÜHN, E., NASH, D., ANTON, C., WOYCIECHOWSKI, M. & Z. VARGA (2002): MACulinea butterflies of the habitats directive and European red list as indicators and tools for conservation and MANagement (MacMan). – *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie* **32**: 63.
- VAN SWAAY, C. A. M. & M. WARREN (compilers, 1999): *Red data book of European butterflies (Rhopalocera)*. – *Nature and Environment* **99**. – Council of Europe Publishing, Strasbourg.
- WEBB, M. R. & A. S. PULLIN (2000): Egg distribution in the large copper butterfly *Lycaena dispar batavus* (Lepidoptera: Lycaenidae): Host plant versus habitat mediated effects. – *European Journal of Entomology* **97** (3): 363–367.
- WIKLUND, C. (1977): Oviposition, feeding and spatial separation of breeding and foraging habitats in a population of *Leptidea sinapis* (Lepidoptera). – *Oikos* **28**: 56–68.

Anschrift der Verfasser:

Holger Loritz, PD Dr. Josef Settele
 UFZ – Umweltforschungszentrum Leipzig-Halle
 Department Biozönoseforschung
 Theodor-Lieser-Str. 4
 06120 Halle/Saale
 E-Mail: holger.loritz@ufz.de, josef.settele@ufz.de



Themenblock IV: Larvalökologie und Naturschutz



Fartmann, T. (2006): Welche Rolle spielen Störungen für Tagfalter und Widderchen? – In: Fartmann, T. & G. Hermann (Hrsg.) (2006): Larvalökologie von Tagfaltern und Widderchen in Mitteleuropa. Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde. Heft 68 (3/4): 259–270.

Welche Rolle spielen Störungen für Tagfalter und Widderchen?

Thomas Fartmann, Münster

Abstract: What role does disturbance play for butterflies and burnets?

The significance of disturbances in terms of the destruction of plant biomass was for a long time not appreciated in ecology. This article highlights the role of disturbances for butterflies and burnets.

After an overview of the changes in the central European landscape since World War II the relationships between disturbance and diversity including densities of butterflies and burnets are shown. Considering the studies from the Diemel Valley (North Hesse/East Westphalia) as an example, the relevance of different disturbance regimes for endangered Lepidoptera species are explained. From the described changes and correlations recommendations for the management of butterfly habitats are given.

The land-use changes after World War II caused a unification of the landscape. On productive sites (arable fields and grassland) land-use/disturbance intensity increased, while on marginal soils (e.g. wet and semi-natural grassland) land use became abandoned and in woodlands land-use frequency decreased.

Presently, intermediate sites between these extremes that have a species-rich butterfly community with high butterfly densities are rare. The principles of the intermediate disturbance hypothesis are effective for butterflies and burnets: Butterfly diversity as well as abundance is highest at an intermediate level of disturbance or land use. However, the highly endangered butterfly species need intensively disturbed, early successional stages as larval habitat. Typical examples for this are intensive rough grazing, recent quarries or clear cuts.

For the maintenance of diversity in the central European landscape, on marginal soils, or in forests more dynamic, and an increase of disturbance is necessary. The different species of conservation concern have different habitat requirements. Therefore, the recommendations should be considered, and management must be, flexible to reflect this.

Zusammenfassung

Die Bedeutung von Störungen in Sinne von Vernichtung pflanzlicher Biomasse wurde in der Ökologie lange verkannt. Im vorliegenden Beitrag soll die Rolle von Störungen auf die Schmetterlingsfauna näher beleuchtet werden.

Nach einem Überblick über die Veränderungen der mitteleuropäischen Kulturlandschaft seit dem 2. Weltkrieg werden Beziehungen zwischen Störungen sowie Artenzahlen und Dichten von Tagfaltern und Widderchen aufgezeigt. Am Beispiel eigener Studien aus dem

Diemeltal (Nordhessen/Ostwestfalen) wird die Bedeutung verschiedener Störungsregime für gefährdete Schmetterlingsarten vorgestellt. Aus den beschriebenen Entwicklungen und Zusammenhängen werden Vorschläge für das Management von Falterhabitaten abgeleitet.

Die Veränderungen der Landnutzung Mitteleuropas nach dem 2. Weltkrieg haben zu einer Homogenisierung der Landschaft geführt. Auf produktiven Standorten (Äcker und Grünland) kam es zu einer Erhöhung der Nutzungs-/Störungsintensitäten, während auf Grenzertragsstandorten (z.B. Feuchtgrünland und Magerrasen) sowie im Wald die Nutzung weitgehend aufgegeben wurde bzw. sich die Nutzungsintervalle verlängerten. Flächen, die zwischen diesen beiden Extremen vermitteln und eine arten- und individuenreiche Schmetterlingsfauna aufweisen sind heute selten geworden.

Auf die Tagfalter- und Widderchenfauna treffen die Grundprinzipien der *intermediate-disturbance*-Hypothese zu: Demnach sind sowohl die Artenzahlen als auch die Individuendichten bei einer mittleren Störungs- bzw. Nutzungsintensität am höchsten. Die hochgradig gefährdeten Schmetterlingsarten sind dagegen auf stark gestörte, frühe Sukzessionsstadien als Larvalhabitate angewiesen. Beispiele für solche Lebensräume sind Intensivnutzungen, Steinbruchsohlen oder Kahlschläge.

Soll die Artenvielfalt der mitteleuropäischen Kulturlandschaft dauerhaft erhalten werden, bedarf es auf den Grenzertragsstandorten und in den Wäldern mehr Dynamik sowie einer Erhöhung der Störungsintensitäten. Um den Ansprüchen aller wertgebenden Arten gerecht zu werden, sollten Managementvorschläge flexibel gehandhabt werden.

1 Einleitung

Zunächst gilt es zu klären, was sind eigentlich Störungen? Im vorliegenden Beitrag wird der Begriff Störung nicht im ethologischen Sinne benutzt, sondern entsprechend der Definition von GRIME (2001: 80): Demnach handelt es sich bei Störungen um »mechanisms which limit the plant biomass by its partial or total destruction«. Ein generelles Charakteristikum von Störungen ist somit die Vernichtung von pflanzlicher Biomasse. Kennzeichnend für Störungen ist weiterhin, dass es sich um ökologische Ereignisse und nicht um permanente Vorgänge handelt (PICKETT & WHITE 1985). Die Formen von Störungen sind vielfältig: Zu den natürlichen zählen z.B. natürliche Brände, Eis-, Schnee- oder Windbruch, Eisschur, Hangrutschungen, Lawinen, Sturmwurf, Überschwemmungen oder das Wühlen von Tieren (z.B. durch Wildschweine). Typische anthropo-zoogene Störungen sind anthropogene Brände, Beweidung mit Vieh, Bodenverwundung durch Befahren mit Fahrzeugen oder Viehtritt, Holzeinschlag oder Mahd.

Lange Zeit ging man von Gleichgewichten in Ökosystemen aus. Störungen wurden daher als Katastrophen angesehen. Sie galten als abnorm und waren negativ besetzt. Ausgehend vom anglo-amerikanischen Raum widmet man sich seit ca. 30 Jahren stärker der Störungsforschung in der Ökologie (JAX 1998/1999). In der mitteleuropäischen Lepidopterologie wird Störungen als einem wichtigen ökologischen Faktor für den Erhalt von Schmetterlingspopulationen seit Ende der 1980er Jahre eine größere Aufmerksamkeit geschenkt. Auf WEIDEMANN (1989) geht der Begriff der »Störstelle« zurück. Erst in jüngerer Zeit erlangten störungsökologische Aspekte aber eine größere Bedeutung in der lepidopterologischen Forschung (HERMANN & STEINER 1998, RENNWALD 1999, DOLEK 2000, FARTMANN & MATTES 2003, FARTMANN 2004).

Die große Relevanz gestörter Bereiche für den Erhalt von Schmetterlingen führt WEIDEMANN (1989) auf das von vielen Arten präferierte warme Mikroklima zurück. Teilweise geht diese Klimagunst an den Störstellen noch einher mit einem großen Angebot an Wirts-

pflanzen (gute Keimungsbedingungen und noch weitgehendes Fehlen von Konkurrenz-Strategen) bzw. einer gut zu verwertenden Nahrung für die Raupen (z.B. Keim- und Jungpflanzen oder Stockausschläge) und einer guten Zugänglichkeit der Wirtspflanzen (FARTMANN & MATTES 2003, FARTMANN 2004, FARTMANN & HERMANN 2006).

Aufbauend auf einem Überblick über die Veränderungen der Landnutzung in der mitteleuropäischen Kulturlandschaft in den vergangenen Jahrzehnten soll die Bedeutung von Störungen für Tagfalter und Widderchen näher beleuchtet werden. Zunächst werden allgemeine Zusammenhänge zwischen Störungen und Artenzahlen bzw. Dichten von Faltern sowie dem Vorkommen von seltenen Arten aufgezeigt. Anhand eigener Untersuchungen im Diemeltal (Nordhessen/Ostwestfalen) werden verschiedene Störungsregime und die Bedeutung für einzelne Schmetterlingsarten vorgestellt. Abschließend werden Konsequenzen für das Management von Falterhabitaten abgeleitet.

2 Entwicklung der Kulturlandschaft in Mitteleuropa

Zwei Prozesse wirkten sich seit dem 2. Weltkrieg besonders stark auf die Schmetterlingsfauna aus: Einerseits verschoben sich die Flächenanteile der Habitattypen und andererseits veränderte sich deren Qualität gravierend. Ende der 1930er setzte sich das frühere Bundesgebiet zu 59,6 % aus landwirtschaftlicher Nutzfläche, 28,3 % Wald, 5,7 % Siedlungen und Verkehrsflächen, 1,5 % Wasserflächen sowie 5 % Öd- und Unland zusammen (Tab. 1). Bis 1989 kam es zu deutlichen Veränderungen der Flächenanteile. Öd- und Unland nahm auf ein Fünftel des Ausgangswertes ab. Die landwirtschaftliche Nutzfläche ging leicht zurück (Faktor 0,9), während die Waldfläche leicht zunahm (Faktor 1,1). Eine stärkere Zunahme liegt bei Wasserflächen (Faktor 1,3) vor und mehr als eine Verdopplung trat bei den Siedlungs- und Verkehrsflächen (Faktor 2,2) ein. Auch in der ehemaligen DDR haben sich in diesem Zeitraum ähnliche Entwicklungen vollzogen. Im wiedervereinigten Deutschland wurden 2001 53,5 % der Fläche landwirtschaftlich genutzt, 29,5 % entfie-

Tab. 1: Entwicklung der Gesamtfläche nach Nutzungsarten von 1935 bis 2001 im früheren Bundesgebiet bzw. in Gesamtdeutschland. Quelle: BUNDESMINISTERIUM FÜR ERNÄHRUNG, LANDWIRTSCHAFT UND FORSTEN (1958), BUNDESMINISTERIUM FÜR VERBRAUCHERSCHUTZ, ERNÄHRUNG UND LANDWIRTSCHAFT (2004).

	Früheres Bundesgebiet						Deutschland		
	Fläche (1.000 ha)			Anteil (%)			Änderung (Faktor)	2001	
	1935/1938	1957	1989	1935/1938	1957	1989		Fläche (1.000 ha)	Anteil (%)
Landwirtschaftliche Nutzfläche ¹⁾	14.612	14.257	13.355	59,6	58,3	53,7	0,9	19.103	53,5
Waldfläche	6.952	6.997	7.401	28,3	28,6	29,8	1,1	10.531	29,5
Siedlungs- und Verkehrsfläche	1.391	1.895	3.045	5,7	7,8	12,3	2,2	4.394	12,3
Wasserfläche	356	403	450	1,5	1,7	1,8	1,3	808	2,3
Öd- und Unland ²⁾	1.228	886	284	5,0	3,6	1,1	0,2	267	0,7
Sonstige Fläche ³⁾	0	0	327	0	0	1,3	-	600	1,7
Gesamt	24.539	24.438	24.862	100	100	100		35.703	100

1) 1989 ohne Moore und Heiden

2) Öd- und Unland, Übungsgelände, Felsen, Dünen, stillgelegtes Abbauland; 1935/1938 und 1957 inklusive unkultivierter Moore, 1989 inklusive Moore und Heiden.

3) Abbauland sowie Flächen anderer Nutzung ohne Friedhöfe und Unland

len auf Wald, Siedlungs- und Verkehrsflächen machten 12,3 %, Wasserflächen 2,3 %, Öd- und Unland sowie sonstige Flächen jeweils 0,7 % aus. Für die Tagsschmetterlings- und Widderchenfauna besonders negativ war der starke Rückgang von Öd- und Unland wie Moore, Heiden oder offenen Dünen.

Weitere Einblicke ergeben sich bei einer genaueren Betrachtung wie sich die Zusammensetzung des Dauergrünlandes änderte. Im Jahr 1951 dominierten im früheren Bundesgebiet Wiesen mit 3,52 Mio. ha (63,1 %). Weiden kamen auf 1,53 Mio. ha (27,5 %) und Hutungen, geringe Weiden sowie Streuwiesen nahmen noch eine Fläche von ca. 0,53 Mio. ha ein (9,5 %) (Abb. 1). Bis heute ist ein kontinuierlicher Rückgang des als Wiese genutzten Grünlandes zu Gunsten der Weiden und hier insbesondere der Mähweiden zu beobachten. Im Jahr 1990 bestand das Dauergrünland im früheren Bundesgebiet nur noch aus 2,24 Mio. ha Wiese (51,2 %), dafür aber aus fast genauso viel Weidefläche mit 2,03 Mio. ha (46,5 %), wovon mehr als die Hälfte (53,3 %) auf Mähweiden entfiel. Hutungen und Streuwiesen kamen nur noch auf eine Fläche von 0,10 Mio. ha (2,5 %). Auch in Ostdeutschland hatten ähnliche Prozesse stattgefunden, so dass die Flächenanteile im vereinigten Deutschland kaum von diesen Werten abwichen. Der skizzierte Trend setzte sich bis heute fort. Im Jahr 2000 dominierten Weiden mit 2,91 Mio. ha (57,7 %). Davon machten allein die Mähweiden mit 2,08 Mio. ha (40,7 %) mehr Fläche aus als die Wiesen, die nur noch auf 2,00 Mio. ha (39,6 %) kamen. Die restlichen 0,14 Mio. ha (2,7 %) entfielen auf Hutungen und Streuwiesen.

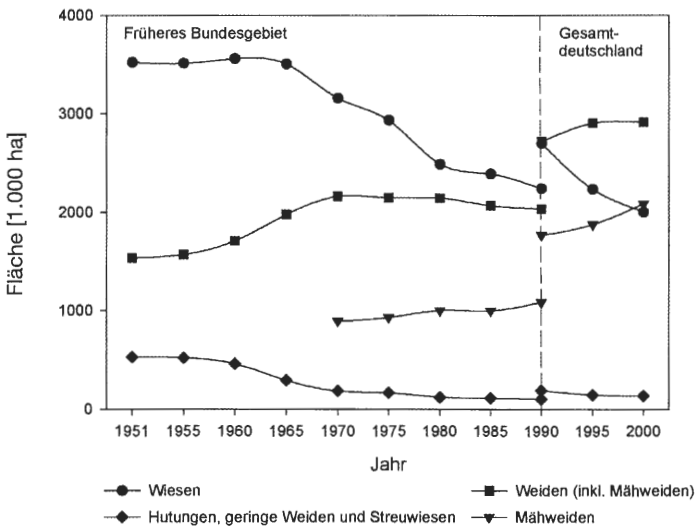


Abb. 1: Flächenentwicklung der Nutzungsarten des Dauergrünlandes von 1951 bis 2000 im früheren Bundesgebiet bzw. in Gesamtdeutschland. Quelle: Statistisches Bundesamt (schriftl.).

Seit dem 2. Weltkrieg ist ein starker Anstieg der Düngung landwirtschaftlicher Nutzflächen zu beobachten. Die Stickstoff-Mineraldüngung nahm von 26 kg/ha im Jahr 1950/51 auf bis zu 134 kg/ha im Jahr 1987/88 zu. Seitdem sind die Düngergaben wieder leicht rückläufig (GATTER 2000). Aktuell gelangen pro Jahr ca. 115 kg Stickstoff aus Mineraldünger und 55 kg aus Gülle und Mist auf jeden ha landwirtschaftlicher Nutzfläche (UMWELTBUNDESAMT 2006). Neben dieser direkten Düngung der landwirtschaftlichen Flächen kommt es in der gesamten Landschaft zu atmosphärischen Stickstoffdepositionen (Nitrat und Ammonium) in einer Größenordnung von gegenwärtig ca. 30 kg pro Jahr (UMWELTBUNDESAMT 2006).

Verbunden mit der Zunahme der Düngung haben sich auch die Nutzungsintervalle verkürzt. Aus ein- bis zweischürigen Wiesen wurden vielfach Vielschnittwiesen. Weiden wurden häufig in Mähweiden umgewandelt (s.o.). Heutzutage wird das genutzte Grünland meist intensiv bewirtschaftet (Umbruch mit Neuansaat, hoher Tierbesatz und häufige Nutzung) und ist stark eutrophiert (ISSELSTEIN 1998). Bedingt durch die Klimaerwärmung kommt es zur Verlängerung der Vegetationsperiode mit der Folge, dass die Nutzung noch eher beginnen und häufiger erfolgen kann. Eine entgegengesetzte Entwicklung vollzog sich auf den Grenzertragsstandorten, die nicht melioriert werden konnten. Sie fielen meist brach. Als Maß für die Nutzungsintensität auf Magerrasen und in Heiden sowie deren Häufigkeit können die Schaf- und Ziegenstände (Abb. 2) herangezogen werden. Im früheren Bundesgebiet war der Schafbestand in den zurückliegenden 70 Jahren während des 2. Weltkrieges am höchsten. Von 2,15 Mio. Tieren 1940 nahm die Zahl bis auf 0,84 Mio. Tiere kontinuierlich ab. Nach diesem Tiefpunkt stiegen die Bestände bis 1990 mit 1,78 Mio. Tiere wieder auf das Niveau unmittelbar nach dem Krieg an. Nach der Wiedervereinigung änderte sich diese Entwicklung schnell, da insbesondere in Ostdeutschland die Schafbestände stark zurückgingen. Im vereinigten Deutschland sank die Zahl der Schafe von 3,24 Mio. im Jahre 1990 auf 2,74 Mio. im Jahre 2000. Die Ziegenbestände im früheren Bundesgebiet erreichten ihre höchsten Werte vor und unmittelbar nach dem 2. Weltkrieg mit dem Höchstwert von 1,35 Mio. Tieren im Jahr 1950. Danach setzte auch hier ein Rückgang, allerdings erheblich stärker als bei den Schafen, ein. Der absolute Tiefpunkt wurde im Jahre 1980 mit nur noch 0,04 Mio. Tieren erreicht. Seitdem stiegen die Bestände langsam aber kontinuierlich auf 0,14 Mio. Tiere in Gesamtdeutschland im Jahr 2000 an.

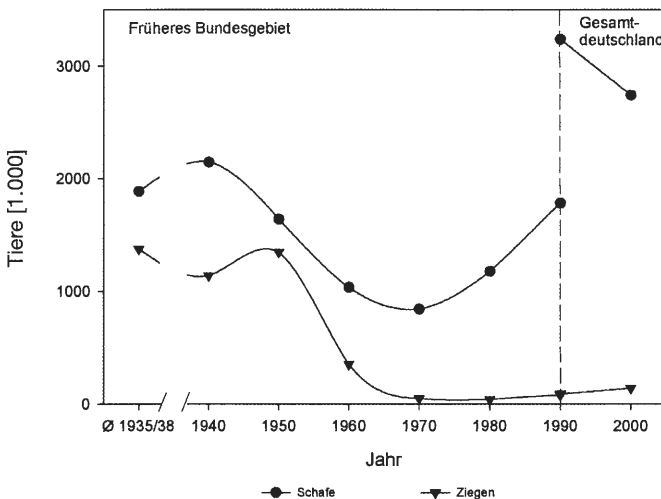


Abb. 2: Entwicklung der Schaf- und Ziegenbestände von 1935 bis 2000 im früheren Bundesgebiet bzw. in Gesamtdeutschland. Zählungen bis 1990 zum 3. Dez., bis 2000 zum 3. Mai; Ziegen nach 1970 nur noch geschätzt. Von 1935/38 bis 1950 ohne das Saarland und West-Berlin. Quelle: BUNDESMINISTERIUM FÜR VERBRAUCHERSCHUTZ, ERNÄHRUNG UND LANDWIRTSCHAFT (2004).

Die veränderte Landnutzung hat auch tief greifende Auswirkungen auf das Mikroklima. Im Offenland führt die Eutrophierung in Kombination mit der Klimaerwärmung im Frühjahr zu einer mikroklimatischen Abkühlung. Aufgrund der guten Nährstoffversorgung im Boden und des früheren Beginns der Vegetationsentwicklung wird die sich gut erwärmende Streu des Vorjahres schnell von frischem und sich schlecht erwärmendem Grün überwachsen, das zudem höher aufwächst (GATTER 2000, WALLISDEVRIES & VAN SWAAY 2005). Der Anteil der Waldfläche nahm in Deutschland nicht nur leicht zu (s.o.), sondern die Wald-

nutzung änderte sich stark. Traditionelle Waldbewirtschaftungsformen wie Nieder- und Mittelwaldwirtschaft oder Waldhude wurden eingestellt. Die Wälder wurden zunehmend umgewandelt in geschlossene Hochwälder mit langen Umtriebszeiten. Kahlschläge wurden auf den Index gesetzt. Die heute dunklen Altersklassenwälder können sich nicht mehr so gut erwärmen und sind trotz Klimaerwärmung durch ein kühleres Bestandesklima während der Vegetationsperiode gekennzeichnet als in früheren Zeiten (GATTER 2000). Im Winter weisen die Bestände dagegen ein milderes Klima auf. Insgesamt sind die Temperaturextreme in unseren Wäldern also deutlich abgemildert und das Klima zeigt stärker atlantische Züge.

Seit den 1960er Jahren spielt Brand in der Landbewirtschaftung nahezu keine Rolle mehr. Zudem werden natürliche Brände durch eine perfektionierte Feuerbekämpfung, selbst auf militärischen Übungsplätzen, weitgehend unterbunden. Die diversitätsfördernde Wirkung von Bränden auf Flora und Fauna ist verloren gegangen (GATTER 2000).

Die aufgeführten Entwicklungen in der Landnutzung Mitteleuropas haben zu einer Vereinheitlichung der Landschaft geführt. In den zurückliegenden Jahrzehnten waren vor allem zwei gegenläufige Entwicklungen kennzeichnend: Einerseits eine Erhöhung der Nutzungs-/Störungsintensitäten auf sehr produktiven Standorten (Äcker und Grünland) und andererseits die Aufgabe der Nutzung auf Grenzertragsstandorten (z.B. Feuchtgrünland und Magerrasen) bzw. eine Verlängerung der Umtriebszeiten in Wäldern und Forsten. Flächen, die zwischen diesen beiden Extremen vermitteln sind in der heutigen Kulturlandschaft selten. Dies ist umso bedeutsamer, da sie häufig hohe Dichten und Artenzahlen von Tagfalterlingen und Widderchen aufweisen sowie viele gefährdete Arten beherbergen (s.u.). Vergleichbare Befunde liegen auch für andere Tiergruppen oder Pflanzen vor. Störstellen in der Vegetationsdecke gewinnen vor diesem Hintergrund in der heutigen Zeit zunehmend an Bedeutung (GATTER 2000).

3 Störungen und Artenzahlen bzw. Dichten

Physikalische Störung ist einer der Hauptfaktoren, der Variationen der Artenzahlen beeinflusst (MACKEY & CURRIE 2001). Gemäß der *intermediate-disturbance*-Hypothese (GRIME 1973a, b; CONNELL 1978, HUSTON 1979) sind die Artenzahlen bei geringen oder fehlenden Störungen niedrig, da sich die konkurrenzkräftigsten Arten durchsetzen. Bei sehr intensiven oder häufigen Störungen ist die Diversität ebenfalls gering, da nur wenige Arten in der Lage sind, zu überdauern bzw. die Flächen neu zu kolonisieren. Bei einer mittleren Störungsintensität bzw. -häufigkeit wird ein Nebeneinander konkurrenzkräftiger und störungstoleranter Arten begünstigt. Entsprechend sind die Artenzahlen bei diesem Störungsregime am höchsten.

Die Grundprinzipien der *intermediate-disturbance*-Hypothese treffen auch für Tagfalter und Widderchen zu. Wie die Daten aus 44 gleich großen Transektflächen in den Kalkmagerrasen des Diemeltales zeigen (Abb. 3), sind die *Artenzahlen* »habitateigener« Falterarten (Binnen- und Saisonwanderer wurden nicht berücksichtigt) bei geringer Nutzungsintensität am höchsten, während sie auf Brachen und intensiver genutzten Flächen abnehmen. OPPERMANN et al. (1987) kommen zu ähnlichen Ergebnissen in oberschwäbischen Feuchtwiesengebieten. Einschürige Streuwiesen weisen die höchsten Artenzahlen mit einem Mittelwert von 20 auf, während sowohl brachliegende Streuwiesen mit 11 Arten als auch intensiver genutztes Grünland (ein- bzw. zweischürige Fettwiesen) mit 10 bzw. 7 Arten deutlich geringere Werte haben.

Die höchsten *Dichten* bei tagaktiven Schmetterlingen werden ebenfalls bei mittleren Störungen erreicht. In den Kalkmagerrasen des Diemeltales sind die Falterdichten bei geringer Nutzungsintensität am höchsten; sowohl mit zunehmendem Brachealter als auch mit

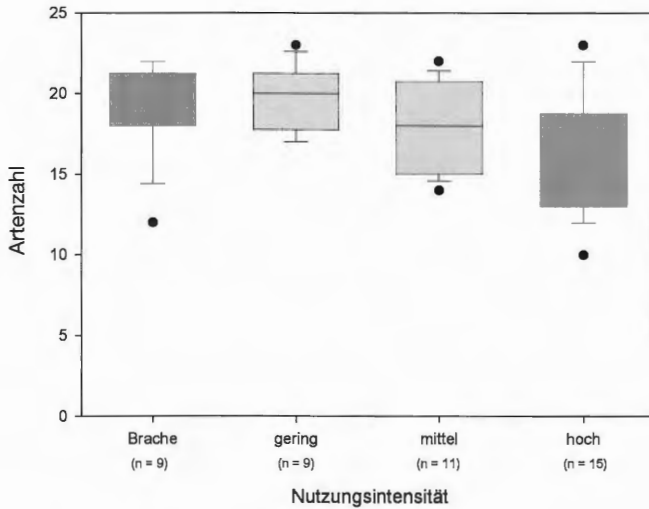


Abb. 3: Artenzahl von Tagfaltern und Widderchen auf 44 Kalkmagerrasen-Transektflächen (TF) im Diemeltal in Abhängigkeit von der Intensität der Nutzung (verändert nach FARTMANN 2004).

Zu Grunde liegen die quantitativen Erfassungsdaten von jeweils zehn Transektbegehungen/TF im Jahre 1999 (von Ende April bis Anfang September). Alle an Wald angrenzenden TF wurden ausgeschlossen, um Randeffekte zu vermeiden. Binnen- und Saisonwanderer sind nicht berücksichtigt worden, da sie meist nicht in den Kalkmagerrasen reproduzieren. Die Einschätzung der Nutzungsintensität erfolgte folgendermaßen: hoch = mehrmalige Hütebeweidung pro Jahr; mittel = Hütebeweidung oder Koppelbeweidung einmal pro Jahr; gering = Beweidung nicht jedes Jahr oder nur seltener Durchtrieb von Schafherden, intensiver Wildverbiss bzw. mechanische Pflege. Dargestellt sind Median, 1. und 3. Quartil, Minimum und Maximum sowie Extremwerte (Punkte).

Zunahme der Störungsintensität gehen die Dichten zurück (Abb. 4). Die Falterabundanz werden vor allem durch die Nutzung, das Meso- und Mikroklima sowie das Blütenangebot der Flächen bestimmt. Höchste Dichten treten in kaum genutzten Flächen auf, die hinsichtlich der Struktur und des Mikroklimas mit jungen Brachen vergleichbar sind. Kaum genutzte Flächen und junge Brachen stehen hinsichtlich der Falterdichten zwischen den kurzrasigen und warmen, aber stark gestörten Intensiv-Hutungen auf der einen Seite und den alten Brachen mit starker Streuakkumulation und damit geringerer Erwärmung sowie schlechterem Nektarangebot auf der anderen Seite. Bei intensiver Beweidung werden zwar für viele Arten optimale strukturelle und mikroklimatische Bedingungen geschaffen, aufgrund des intensiven Verbisses und Tritts kommt es aber immer wieder zu Verlusten, insbesondere bei den Präimaginalstadien. In den Brachen treten keine Zerstörungen von Eiern, Raupen oder Puppen durch die Weidetiere auf, dafür ist die Erwärmung der Standorte aber deutlich schlechter (FARTMANN 2004) und mit zunehmendem Brachalter nimmt die Zahl der Pflanzenarten ab und somit auch die Zahl potenzieller Wirtspflanzen. Das Blumenangebot geht ebenfalls zurück. OPPERMANN et al. (1987) kommen zu vergleichbaren Ergebnissen für Schmetterlingszönosen im feuchten und wechselfeuchten Grünland.

4 Störungen und seltene Arten

Für viele, insbesondere selten gewordene und gefährdete Falterarten, kommt dem Faktor Störung eine herausragende Bedeutung für die Auswahl der Eiablagehabitate zu (FART-

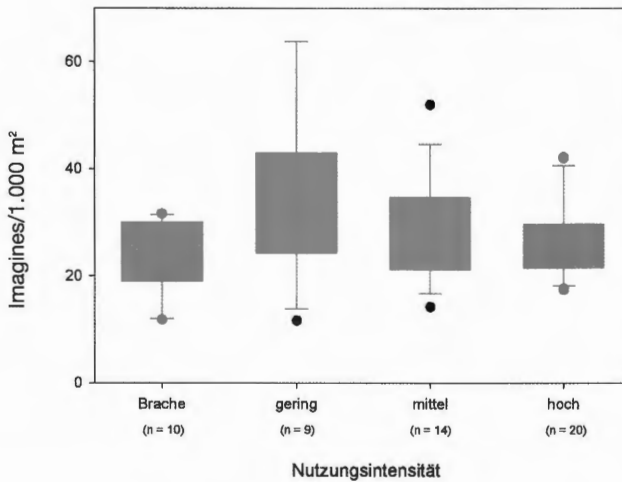


Abb. 4: Apparente Dichte von Tagfaltern und Widderchen auf 53 Kalkmagerrasen-Transekflächen (TF) im Diemeltal in Abhängigkeit von der Intensität der Nutzung (verändert nach FARTMANN 2004).

Zu Grunde liegen die quantitativen Erfassungsdaten von jeweils zehn Transektbegehungen/TF im Jahre 1999 (von Ende April bis Anfang September). Die Einschätzung der Nutzungsintensität erfolgte folgendermaßen: hoch = mehrmalige Hütebeweidung pro Jahr; mittel = Hütebeweidung oder Koppelbeweidung einmal pro Jahr; gering = Beweidung nicht jedes Jahr oder nur seltener Durchtrieb von Schafherden, intensiver Wildverbiss bzw. mechanische Pflege. Dargestellt sind Median, 1. und 3. Quartil, Minimum und Maximum sowie Extremwerte (Punkte).

MANN 2004). Wie J. A. THOMAS (1993) am Beispiel von Großbritannien zeigt, gibt es auch klare Zusammenhänge zwischen Störungen und dem Gefährdungsgrad von Schmetterlingsarten. Etwa 20 % der britischen Tagsschmetterlingsarten besiedeln die frühesten Sukzessionsstadien (vegetationsarme Habitate) des von ihnen genutzten Habitattyps. Zu diesen zehn Arten zählen die Offenlandarten *Hesperia comma*, *Hipparchia semele*, *Maculinea arion*, *Melitaea cinxia*, *Plebeius argus* und *Polyommatus bellargus* sowie die in Großbritannien vorwiegend in Wäldern vorkommenden Taxa *Argynnis adippe*, *Boloria euphrosyne*, *B. selene* und *Melitaea athalia*. All diese Arten weisen ausgesprochen spezifische Larvalhabitate auf, sind hochgradig gefährdet und unmittelbar auf Störungen angewiesen.

Auch in Mitteleuropa können ähnliche Phänomene beobachtet werden: Von den 21 Tagfalter- und Widderchenarten des Diemeltales (FARTMANN 2004), die in der deutschen Roten Liste als gefährdet oder höher eingestuft sind (PRETSCHER 1998) besiedeln 8 Arten (ca. 40 %) früheste Sukzessionsstadien und somit stark gestörte Habitate. Zu dieser Gruppe zählen im Diemeltal *Boloria euphrosyne*, *Hesperia comma*, *Hipparchia semele*, *Maculinea arion*, *Jordanita subsolana*, *Pyrgus serratulae*, *Plebeius argus* und *Zygaena purpuralis*. Von den 50 Arten, für die Präimaginalstadien-Nachweise aus dem Diemeltal vorliegen, nutzen insgesamt nur 12 Arten (24 %) regelmäßig stark gestörte Stellen als Larvalhabitat. Zusätzlich zu den bereits genannten gefährdeten Arten sind dies *Lycaena phlaeas*, *Papilio machaon*, *Pieris rapae* und *Pyrgus malvae* (FARTMANN 2004).

Betrachtet man die Larvalhabitate der gefährdeten Tagfalter- und Widderchenarten in Deutschland (PRETSCHER 1998), soweit hierzu Daten vorliegen (FARTMANN & HERMANN 2006), so weisen die vom Aussterben bedrohten Arten (RL 1) den mit Abstand höchsten

Anteil an Arten auf, die stark gestörte Mikrohabitate als Larvallebensraum nutzen. Bis zu den gefährdeten Arten (RL 3) nimmt dieser Anteil kontinuierlich ab. Unter den vom Aussterben bedrohten Arten sind mindestens 45 % der 22 Arten (*Carcharodus lavatherae*, *Hipparchia alcyone*, *H. statilinus*, *Parnassius apollo*, *P. mnemosyne*, *Polyommatus damon*, *Pseudophilotes vicrama*, *Pyrgus armoricanus*, *P. cirsii* und *Scolitantides orion*) auf frühe Sukzessionsstadien als Larvalhabitat angewiesen. Bei den stark gefährdeten Arten (RL 2) sind es noch mindestens 29 % (*Chazara briseis*, *Colias palaeno*, *Jordanita subsolana*, *Lycaena alciphron*, *Maculinea arion*, *Melitaea didyma*, *Plebeius idas*, *Polyommatus dorylas*, *Pseudophilotes baton*, *Pyrgus alveus*, *P. carthami* und *P. serratulae*) und bei den gefährdeten Arten mindestens 20 % (*Boloria euphrosyne*, *Hesperia comma*, *Hipparchia semele*, *Melitaea athalia*, *Plebeius argus*, *Polyommatus bellargus*, *Satyrium ilicis* und *Zygaena purpuralis*).

5 Ausgewählte Störungsregime

Anhand der Befunde im Diemeltal (FARTMANN 2004) sollen hier einige Beispiele für verschiedene Störungsregime und deren Bedeutung für die Schaffung geeigneter Larvalhabitate von gefährdeten Schmetterlingsarten vorgestellt werden. Auf die generelle Bedeutung von Mahd und Beweidung als habitatschaffenden Störungen für viele Arten wird nicht näher eingegangen; hierzu sei auf FARTMANN (2004) verwiesen.

Großflächige Störungen

Eine besondere Rolle als Lebensraum für hochgradig gefährdete Arten spielen *Intensiv-Hutungen*. *Hesperia comma* ist im Diemeltal eine typische Art solcher intensiv beweideten Flächen. Die Art besiedelt sehr lückige und kurzrasige Mikrohabitate im *Gentiano-Koelerietum*. Deutlich präferiert werden geneigte Süd- und Südwesthänge mit einem hohen Strahlungsgenuss. Die Eiablage erfolgt bevorzugt an kleinwüchsige und verbissene Pflanzen von *Festuca ovina* agg. unmittelbar über dem Erdboden. Die zur Ablage der Eier genutzten Teile der Wirtspflanzen befinden sich zumeist angrenzend an oder über Rohboden bzw. Schotter. Die Wahl eines geeigneten Eiablage- und Larvalhabitates ist in doppelter Hinsicht von Störungen abhängig: Einerseits werden durch Störungen die geeigneten mikroklimatischen Bedingungen für eine erfolgreiche Entwicklung der Präimaginalstadien geschaffen und andererseits wird durch Verbiss vermutlich die Verwertbarkeit der Wirtspflanze für die Raupen erhöht (FARTMANN & MATTES 2003). Weitere charakteristische Arten dieser Intensiv-Hutungen sind im Diemeltal *Hipparchia semele*, *Jordanita subsolana*, *Maculinea arion* und *Pyrgus serratulae*.

Aufgelassene Steinbrüche mit beginnender Bodenbildung stellen den wichtigsten Lebensraumtyp für *Plebeius argus* im Diemeltal dar; 15 von aktuell 21 Vorkommen befinden sich in solchen Steinbrüchen. Die Habitate sind durch lückige Vegetation und ein dominantes Vorkommen von *Lotus corniculatus* über Rohboden gekennzeichnet. Bei *Hipparchia semele* stellen Steinbrüche den zweitwichtigsten Lebensraumtyp im Diemeltal dar.

Für *Boloria euphrosyne* spielen junge Kahlschläge im oder angrenzend an Wald die wichtigste Rolle als Habitat im Diemeltal. Die Bedeutung von jungen Schlagfluren als Larvalhabitat von *B. euphrosyne* wurde bereits aus England beschrieben (GREATOREX-DAVIES et al. 1992, WARREN & THOMAS 1992). *Pyrgus malvae* ist eine weitere Art, die diese Habitate zur Eiablage im Diemeltal nutzt.

Kleinflächige Störungen

Auch kleinflächige Störstellen innerhalb sonst homogener und/oder geschlossener Vegetation können eine große Bedeutung als Larvalhabitat für eine Reihe von Arten haben. Hierzu zählen z.B. Bodenanschnitte an Wegen, Bodenrisse/-verwundungen (z.B. durch tief eingestellte Freischneidegeräte), Maulwurfshügel oder Ameisenhaufen. Zu den Arten, die

generell lückige Vegetation als Larvalhabitat nutzen zählt *Zygaena purpuralis*. Innerhalb dieser werden häufig Störstellen wie Böschungsanschnitte oder Ameisenhaufen besiedelt.

Neben Steinbrüchen dienen *Plebeius argus* im Diemeltal Brandstellen als Lebensraum. Sie weisen strukturell Gemeinsamkeiten mit Steinbruchsohlen auf. Beide Habitattypen sind durch hohe Rohbodenanteile, höhere Deckungen von *Lotus corniculatus* und ein warmes Mikroklima gekennzeichnet. Eine weitere Art, die in Süddeutschland regelmäßig Brandstellen nutzt, ist *Lycaena alciphron*. HERMANN & STEINER (1998) geben als typische Eiablagestellen der Art ehemalige Feuerstellen mit *Rumex acetosella* als Wirtspflanze auf saurem Gestein im Schwarzwald an.

Aber auch die Arten, denen Rasengesellschaften mit dichter Vegetation als Larvalhabitat dienen, nutzen zur Eiablage häufig Stellen, die eine schütterere Vegetation aufweisen als die Umgebung. Im Diemeltal erfolgt die Eiablage von *Erebia medusa* insbesondere in brachliegende Bestände des *Arrhenatheretum*, *Cynosurion* und *Gentiano-Koelerietum trifoliosum*, innerhalb dieser vergleichsweise geschlossenen Vegetation aber besonders häufig an Stellen mit geringerer Vegetationsbedeckung wie Ameisenhügel oder Bodenarisse.

6 Fazit

Grundlage für das dauerhafte Überleben von Schmetterlingspopulationen sind vor allem zwei Dinge: Erstens der Erhalt bzw. die Schaffung geeigneter Larvalhabitate und zweitens aufgrund der bei Schmetterlingen meist vorliegenden Metapopulationsstrukturen die Sicherstellung eines dichten Netzes von geeigneten Habitaten, zwischen denen ein hinreichender Individuenaustausch möglich ist. Aufgrund dieser Bedürfnisse sind viele Tagfalter- und Widderchenarten gleichzeitig hervorragende Indikatoren für den Zustand eines Einzelhabitats und den der Landschaft. Die Rückgangsraten sind bei den meisten Tagfalterarten deutlich höher als bei Vertretern aus anderen Tiergruppen oder bei Pflanzen (THOMAS et al. 2004, THOMAS 2005). Sie sind somit hervorragende Bioindikatoren und sehr gute Zielarten für das Naturschutzmanagement. Zielarten sind die empfindlichsten und schutzbedürftigsten Arten eines Anspruchstyps. Durch die Verbesserung ihrer Lebensräume werden andere habitattypische Arten gefördert (BERNOTAT et al. 2002).

Wie aus den oben gemachten Ausführungen deutlich wird, sind Störungen in Ökosystemen häufig positiv und zum Erhalt vieler Falterarten – insbesondere der hochgradig gefährdeten Arten – sogar zwingend erforderlich. Das vielfach von Seiten des Naturschutzes vorgeschlagene „schonende“ Management von Schmetterlingsebensräumen ist für die besonders gefährdeten Arten oft kontraproduktiv. Die Schaffung der dringend benötigten Störstellen unterbleibt und schwach gefährdete Arten werden gefördert, während die sehr seltenen Arten weiter zurückgehen.

Woran mangelt es in der mitteleuropäischen Kulturlandschaft besonders? Sowohl in den Wäldern als auch auf den Grenzertragsstandorten sind mehr Dynamik und eine Erhöhung der Störungsintensität dringend notwendig. Für das feuchte Grünland und trockene Magerrasen bedeutet dies eine Wiederaufnahme von extensiven Nutzungsformen durch die auch Störstellen geschaffen werden. In genutzten Magerassen mit noch vorhandenen Zielarten rohodenreicher Habitate wie z.B. *Chazara briseis*, *Hipparchia semele*, *Maculinea arion*, *Pyrgus carthami* oder *P. cirsii* ist meist eine Erhöhung der Nutzungsintensität (vor allem Beweidung) anzustreben. Die verbreiteten dunklen Hochwälder sollten stärker geöffnet werden. Traditionelle Waldnutzungsformen wie Nieder- und Mittelwald, Waldweide und Kahlschlag sollten nicht weiter mit scheinbaren Naturschutzargumenten tabuisiert, sondern zumindest regional gezielt reaktiviert werden. Die durch naturnahe Waldbewirtschaft-

tung geschaffenen Offenstellen im Wald sind meist zu klein, um den Ansprüchen der wertgebenden Tagfalter- und Widderchenarten offener Wälder (z.B. *Boloria euphrosyne*, *Coenonympha hero*, *Euphydryas maturna*, *Glaucopsyche alexis*, *Lopinga achine*, *Satyrium ilicis*, *Zygaena osterodensis*) gerecht zu werden.

Aufgrund der unterschiedlichen Ansprüche wertgebender Taxa in einer artenreichen Kulturlandschaft, sollte eine flexible Handhabung der Managementvorschläge angestrebt werden. Ein generelles Charakteristikum der Landnutzung in der historischen Kulturlandschaft war ein kleinteiliges Mosaik verschiedener Nutzungen und Nutzungstermine. Zudem war die Bewirtschaftung durch eine zufällige bzw. »chaotische« Komponente gekennzeichnet: So konnten Mahdtermine von Jahr zu Jahr variieren oder mal blieb der Schnitt ganz aus. Ein Musterbeispiel für die wichtige Rolle, die unregelmäßige Störungen für den Erhalt vieler Tierarten spielen können sind Truppenübungsplätze. Sie sind oft die letzten verbliebenen Refugien bestandsbedrohter Arten.

Danksagung

Für die kritische Durchsicht des Manuskriptes danke ich Gabriel Hermann (Filderstadt) herzlich.

7 Literatur

- BERNOTAT, D., SCHLUMPRECHT, H., BRAUNS, C., JEBRAM, J., MÜLLER-MOTZFELD, G., RIECKEN, U., SCHEUERLEN, K. & M. VOGEL (2002): Gelbdruck „Verwendung tierökologischer Daten“. In: PLACHTER, H., BERNOTAT, D., MÜSSNER, R. & U. RIECKEN: Entwicklung und Festlegung von Methodenstandards im Naturschutz. – Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz **70**: 109–217.
- BUNDESMINISTERIUM FÜR ERNÄHRUNG, LANDWIRTSCHAFT UND FORSTEN (1958): Statistisches Jahrbuch über Ernährung, Landwirtschaft und Forsten der Bundesrepublik Deutschland 1957. – Paul Parey, Hamburg und Berlin.
- BUNDESMINISTERIUM FÜR VERBRAUCHERSCHUTZ, ERNÄHRUNG UND LANDWIRTSCHAFT (2004): Statistisches Jahrbuch über Ernährung, Landwirtschaft und Forsten der Bundesrepublik Deutschland. – Landwirtschaftsverlag, Münster.
- CONNELL, J. H. (1978): Diversity in tropical rain forests and coral reefs. – *Science* **199**: 1302–1310.
- DOLEK, M. (2000): Der Einsatz der Beweidung in der Landschaftspflege: Untersuchungen an Tagfaltern als Zeigergruppe. – *Laufener Seminarberichte* **4**: 63–77.
- FARTMANN, T. (2004): Die Schmetterlingsgemeinschaften der Halbtrockenrasen-Komplexe des Die-meltales. Biozönologie von Tagfaltern und Widderchen in einer alten Hudelandschaft. – *Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde* **66** (1): 1–256.
- FARTMANN, T. & G. HERMANN (2006): Larvalökologie von Tagfaltern und Widderchen in Mitteleuropa – von den Anfängen bis heute. In: FARTMANN, T. & G. HERMANN (Hrsg.): *Larvalökologie von Tagfaltern und Widderchen in Mitteleuropa*. – *Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde* **68** (3/4): 11–57.
- FARTMANN, T. & H. MATTES (2003). Störungen als ökologische Schlüsselfaktoren beim Komma-Dickopffalter (*Hesperia comma*). – *Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde* **65**: 131–148.
- GATTER, W. (2000): Vogelzug und Vogelbestände in Mitteleuropa. 30 Jahre Beobachtung des Tagzugs am Randecker Maar. – Aula Verlag, Wiebelsheim.
- GREATOREX-DAVIES, J. N. & R. H. MARRS (1992): The quality of coppice woods as habitats for invertebrates. In: BUCKLEY, G. P. (ed.): *Ecology and management of coppice woodlands*. – Chapman & Hall, London: 271–296.

- GRIME, J. P. (1973a): Control of species density in herbaceous vegetation. – *Journal of Environmental Management* **1** (2): 151–167.
- GRIME, J. P. (1973b): Competitive exclusion in herbaceous vegetation. – *Nature* **242**: 344–347.
- GRIME, J. P. (2001): *Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties*. Chichester, Wiley.
- HERMANN, G. & R. STEINER (1998). Eiablagehabitat und Verbreitung des Violetten Feuerfalters (*Lycaena alciphron*) in Baden-Württemberg (Lepidoptera, Lycaenidae). – *Carolina* **56**: 99–102.
- HUSTON, M. (1979): General hypothesis of species-diversity. – *American Naturalist* **113** (1): 81–101.
- ISSELSTEIN, J. (1998): Veränderungen in der Vegetation des Grünlandes – Perspektiven einer nachhaltigen Nutzung und Entwicklung. – *Schriftenreihe für Vegetationskunde* **29**: 101–110.
- JAX, K. (1998/1999). Natürliche Störungen: ein Konzept für Ökologie und Naturschutz? – *Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz* **7** (4): 241–253.
- MACKAY, R. L. & D. J. CURRIE (2001): The diversity-disturbance relationship: Is it generally strong and peaked? – *Ecology* **82** (12): 3479–3492.
- OPPERMANN, R., REICHOLF, J & J. PFADENHAUER (1987): Beziehungen zwischen Vegetation und Fauna in Feuchtwiesen – untersucht am Beispiel von Schmetterlingen und Heuschrecken in zwei Feuchtgebieten Oberschwabens. – *Veröffentlichungen für Naturschutz und Landschaftspflege in Baden-Württemberg* **62**: 347–379.
- PICKETT, S. T. A. & P. S. WHITE (1985). *The ecology of natural disturbance und patch dynamics*. – Academic Press, Orlando.
- PRETSCHER, P. (1998): Rote Liste der Großschmetterlinge (Macrolepidoptera). – *Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz* **55**: 87–111.
- RENNWALD, E. (1999): Schmetterlinge in der Kulturlandschaft – was haben sie mit Wisent und Auerohse zu tun? – *Natur- u. Kulturlandschaft* **3**: 132–137.
- THOMAS, J. A. (1993): Holocene climate change and warm man-made refugia may explain why a sixth of British butterflies inhabit unnatural early-successional habitats. – *Ecography* **16**: 278–284.
- THOMAS, J. A. (2005): Monitoring change in the abundance and distribution of insects using butterflies and other indicator groups. – *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* **360**: 339–357.
- THOMAS, J. A., TELFER, M. G., ROY, D. B., PRESTON, C. D., GREENWOOD, J. J. D., ASHER, J., FOX, R., CLARKE, R. T. & J. H. LAWTON (2004): Comparative losses of British butterflies, birds, and plants and the global extinction crisis. – *Science* **303**: 1879–1881.
- UMWELTBUNDESAMT (2006) – online unter: <http://www.umweltbundesamt.de/dux/la-inf.htm>
- WALLISDEVRIES, M. F. & C. VAN SWAAY (2005): Microclimatic cooling explains butterfly declines in the temperate zone. Abstracts of the 5th international symposium on „Lepidoptera as Indicators of Biodiversity Conservation“. – *Butterfly Conservation*, Southampton: 42.
- WARREN, M. S. & J. A. THOMAS (1992): Butterfly responses to coppicing. – In: BUCKLEY, G. P. (ed.): *Ecology and management of coppice woodlands*. – Chapman & Hall, London: 249–270.
- WEIDEMANN, H. J. (1989). Die Bedeutung von Sukzession und „Störstellen“ für den Biotopschutz bei Schmetterlingen. – *Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz* **29**: 239–247.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Thomas Fartmann
 AG Biozönologie
 Institut für Landschaftsökologie
 Westfälische Wilhelms-Universität Münster
 Robert-Koch-Str. 26
 48149 Münster
 E-Mail: fartmann@uni-muenster.de
 Internet: <http://biozoenologie.uni-muenster.de>



Dolek, M. (2006): Die Bedeutung der Larvalökologie bei Artenschutzprojekten. – In: Fartmann, T. & G. Hermann (Hrsg.) (2006): Larvalökologie von Tagfaltern und Widderchen in Mitteleuropa. Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde. Heft 68 (3/4): 271–280.

Die Bedeutung der Larvalökologie bei Artenschutzprojekten

Matthias Dolek, Bayreuth

Abstract: The significance of larval ecology for nature conservation.

In this abstract of a lecture an overview is presented how larval and egg stages of butterflies are used in the different steps of species conservation projects. The presentation is based on considerations in conservation theory. Typical complexes of questions in species conservation programmes are (1) studies on recent distribution of the species; (2) analysis of reasons for decline; (3) development of measures to counteract the decline; (4) scrutinizing of success to assess efficiency of measures being carried out; and (5) monitoring to observe population development on a longer term.

In the main part different steps of species conservation projects are illustrated with examples to show how larval and egg stages are used to answer specific questions. The largest part deals with the analysis of the reasons of the decline. Important groups of reasons are the food-plants (amount, availability, quality) with examples of *Euphydryas maturna* and *Parnassius apollo*, the microclimate with examples of *E. maturna* and *P. apollo*, vegetation structure with examples of *E. maturna*, *P. apollo* and *Lycaeana alciphron* and combinations of factors with examples of *Maculinea rebeli* and *Colias myrmidone*. Additionally, examples are presented of the survey of the recent distribution (*M. rebeli*, *L. alciphron*), of a monitoring scheme (*P. apollo*) and of a scrutiny of success of specific measures (*L. alciphron*).

Zusammenfassung

In der vorliegenden Vortragszusammenfassung wird ein Überblick über Ansätze gegeben, wie Präimaginalstadien in den verschiedenen Arbeitsschritten von Artenschutzprojekten eingesetzt werden. Die Überlegungen basieren auf naturschutz-theoretischen Grundlagen, die einführend dargestellt werden. Typische Fragenkomplexe von Artenschutzprojekten sind (1) Untersuchungen zur Verbreitung der untersuchten Art; (2) die Kausalanalyse, um Rückgangsursachen aufzuklären; (3) die Entwicklung von Maßnahmen, um gegen den Rückgang vorzugehen; (4) die Erfolgskontrolle, um durchgeführte Maßnahmen auf ihre Effektivität zu prüfen; und (5) das Monitoring, um die Populationen längerfristig unter Beobachtung zu halten.

Im Hauptteil werden die verschiedenen Arbeitsschritte von Artenschutzprojekten abgehandelt und mit Beispielen aufgezeigt in welcher Art und Weise Präimaginalstadien bei den Untersuchungen von Bedeutung sind. Der breiteste Teil der Darstellungen widmet sich der Aufklärung der Rückgangsursachen, gegliedert in die Bedeutung der Nahrungspflanzen (Menge, Verfügbarkeit, Qualität) mit Beispielen zu *Euphydryas maturna* und *Parnassius*

apollo, die Bedeutung des Mikroklimas am Beispiel von *E. maturna* und *P. apollo*, die Bedeutung der Lebensraumstruktur am Beispiel von *E. maturna*, *P. apollo* und *Lycaena alciphron* und die Bedeutung von Kombinationswirkungen am Beispiel von *Mäculinea rebeli* und *Colias myrmidone*. Zusätzlich werden die Erfassung aktueller Vorkommen (Bsp: *M. rebeli* und *L. alciphron*), das Monitoring (Bsp. *P. apollo*) und die Überprüfung der Auswirkungen von Maßnahmen (Bsp. *L. alciphron*) abgehandelt.

1 Einleitung und theoretischer Hintergrund

Bei Artenschutzprojekten liegt in der Regel die Erhaltung bestimmter Artvorkommen im Zentrum des Interesses. Meist werden sie erst nach deutlichen Rückgängen der jeweiligen Art initiiert, deren genaue Ursachen mehr oder weniger unbekannt sind. Im Einzelnen sind dann folgende Fragenkomplexe zu beantworten:

- Wo gibt es im Untersuchungsraum noch Vorkommen der betreffenden Art (Verbreitung)?
- Was genau sind die Ursachen für die beobachteten Rückgänge (Kausalanalyse)?
- Wie kann dagegen vorgegangen werden (Maßnahmenentwicklung)?
- Wie reagieren die Populationen auf speziell entwickelte Hilfsmaßnahmen (Erfolgskontrolle)?
- Wie entwickeln sich die Populationen über die Jahre (Monitoring)?

Naturschutztheoretisch kann man nach CAUGHLEY (1994) zwei wichtige Denkrichtungen unterscheiden: Das „*small populations paradigm*“ und das „*declining populations paradigm*“. Ersteres beschäftigt sich mit den Auswirkungen kleiner Populationsgrößen auf die weitere Entwicklung der Population (z.B. genetische Verarmung). Der theoretische Überbau im Rahmen dieser Denkrichtung ist sehr gut und für das Verständnis hilfreich (Metapopulationstheorie, Populationsgenetik, Inseltheorie), während der praktische Bezug oft schwach ist. Die zweite Denkrichtung (*declining populations paradigm*) beschäftigt sich mit den Ursachen der Rückgänge der Populationsgrößen, also z.B. sehr viel mit Biotopqualitäten. Hier ist der theoretische Überbau sehr schwach entwickelt, während der praktische Bezug gut ausgeprägt ist. Da die Biotopqualität in den letzten Jahren Eingang in die Metapopulationstheorie gefunden hat (z.B. THOMAS et al. 2001), haben sich inzwischen auch stärkere Verbindungen zwischen den beiden Denkrichtungen herauskristallisiert.

Die oben skizzierten Fragenkomplexe sind eindeutig dem „*declining populations paradigm*“ zuzuordnen, da meist vorrangig die Ursachen für die Rückgänge erkannt und bekämpft werden müssen. In einem weiteren Schritt können Überlegungen auf Basis des „*small populations paradigm*“ angestellt werden, d.h. ob die momentanen kleinen Populationsgrößen auf die weitere Entwicklung der Population Auswirkungen haben (genetische Verarmung, Aufbruch der Metapopulationsstruktur und Isolation). Ein Beispiel ist die letzte bekannte Population des Apollofalters (*Parnassius apollo*) in der Nördlichen Frankenalb, die in den letzten Jahrzehnten mehrfach bis auf sehr geringe Individuenzahlen zusammengebrochen war. Hier besteht stark die Gefahr der genetischen Verarmung (vgl. SCHMELLER et al. in Vorb.). An Populationen in Polen konnten bereits negative Auswirkungen auf die Fitness festgestellt werden (ADAMSKI & WITKOWSKI 1999).

Im Rahmen des „*declining populations paradigm*“ werden vier Faktorenkomplexe unterschieden, die für Populationsrückgänge verantwortlich sein können, das sog. „*evil quartet*“:

- *Overkill*: Ausrottung durch Fang bzw. Jagd;
- *Impact of introduced species*: Einfluss eingeführter Arten;

- *Chains of extinction*: Kettenreaktion des Aussterbens;
- *Habitat destruction and fragmentation*: Lebensraum-Zerstörung und Fragmentierung.

Die ersten drei Faktorenkomplexe sind bei heimischen Tagfaltern nur selten von Bedeutung, der Fang kann gegebenenfalls bei besonders attraktiven und bekannten Arten mit geringen Populationsgrößen lokal eine Rolle spielen (Bsp.: Apollofalter, *Parnassius apollo*; Maivogel, *Euphydryas maturna*). Ausschlag gebend für den Populationsrückgang ist jedoch in fast allen bekannten Fällen die Lebensraum-Zerstörung bzw. Fragmentierung. Dies ist vor allem durch die oft sehr spezialisierten Lebensraumansprüche der Larven bedingt. Eine Übersicht über Artenhilfsprojekte für Tagfalter in Bayern zeigt, dass die Rückgangsursachen in allen Fällen vorrangig auf die Lebensräume der Larven wirken (Tab. 1).

Tab. 1: Übersicht zu Artenhilfsprojekten für Tagfalter in Bayern mit Angabe der wichtigsten Rückgangsursachen, die in allen Fällen auf den Larvallebensraum wirken. Verändert und ergänzt nach STURM & PREISS (2001).

Art	Rückgangsursache
<i>Parnassius apollo</i>	Aufgabe der Beweidung, landwirtschaftliche Veränderungen
<i>Colias palaeno</i>	Trockenlegung von Mooren, Aufgabe der Streuwiesennutzung, Verbuschung
<i>Euphydryas maturna</i> (zusammen mit <i>Eriogaster catax</i>)	Änderung in der Waldbewirtschaftung, Aufgabe/Änderung der Mittelwaldbewirtschaftung
<i>Lycaena alciphron</i>	Aufgabe der extensiven Weidehaltung, Fehlen natürlicher Störfaktoren
<i>Pyrgus armoricanus</i> und <i>P. cirsii</i>	fehlende Beweidung
<i>Maculinea nausithous</i> und <i>M. teleius</i>	falsch terminierte Mahd, Verbrachung
<i>Maculinea alcon</i>	Änderung / Fehlen der Streuwiesennutzung
<i>Maculinea rebeli</i>	unangepasste Weide-/Mahdnutzung, mangelnde Pflanzen- und Ameisenverfügbarkeit

Der Forschungsansatz zur Aufklärung der Rückgangsursachen lässt sich in vier große Schritte gliedern:

1. Informationen zur Biologie und Ökologie der Art akkumulieren.
2. Mögliche Einflussparameter für Rückgangsursachen zusammentragen.
3. Messungen an existenten und ehemaligen Standorten, um die Bedeutung verschiedener Einflussparameter beurteilen zu können.
4. Testen der entwickelten Hypothesen durch Experimente, vor allem im Freiland am natürlichen Standort.

Zu allen Arbeitsschritten sind Beobachtungen und Erfassungen im Freiland notwendig, da Literaturangaben unzutreffende Vorgaben liefern können. Vorkommensregion, genetische Prädisposition, Lebensraum, abiotische Parameter u.ä. können im Vergleich zu den Literaturangaben zu bedeutsamen Unterschieden in den Lebensraumansprüchen der Art führen.

Aufbauend auf dem skizzierten theoretischen Hintergrund werden im Folgenden die verschiedenen Arbeitsschritte von Artenhilfsprojekten an Beispielen näher besprochen. In allen vorgestellten Fällen werden die Zusammenhänge anhand der Präimaginalstadien aufgezeigt. Die zugrunde liegenden Studien sind aus der eigenen Praxis entnommen, es gibt jedoch auch zahlreiche publizierte Arbeiten anderer Arbeitsgruppen, die als Beispiel dienen könnten; auf einzelne wird im Abschluss hingewiesen.

2 Aufklären von Rückgangsursachen

2.1 Nahrungspflanzen: Menge, Verfügbarkeit, Qualität

Das Vorhandensein der Raupennahrungspflanzen ist eine essentielle Vorbedingung für Eiablage und Larvalentwicklung. Im Detail können jedoch auch unerwartete und weniger triviale Komplikationen auftreten. Für den Maivogel (*Euphydryas maturna*) wurden z.B. in Tschechien, Österreich und Bayern verschiedene Untersuchungen durchgeführt, die u.a. die Raupenfutterpflanzen nach der Überwinterung betreffen (FREESE et al. im Druck). Die Eiablage von *E. maturna* erfolgt im Wesentlichen an Esche (*Fraxinus excelsior*), die von den Jungraupen bis zur Überwinterung befressen wird. Nach der Überwinterung sind die Raupen oligophag und fressen ein breites Spektrum an Futterpflanzen. In Österreich haben die Erfassungen gezeigt, dass vor dem Laubaustrieb der Eschen vor allem *Plantago lanceolata* sowie *Valeriana dioca* und *Ligustrum vulgare* als Raupennahrung dienen. Sobald die Knospen der Eschen sich öffnen, wechseln jedoch alle Larven auf Esche. In Tschechien und Bayern war es schwierig, Larven vor Austrieb der Eschen zu finden, z.T. zeigten diese ein deutliches Suchverhalten über mehrere Stunden ohne von den gefundenen Pflanzen zu fressen. Experimentell angebotene Eschenblätter wurden dagegen sofort befressen. Erst als die Eschen dann die Knospen öffneten waren die Larven in größerer Zahl auf den Eschen zu finden (Details vgl. FREESE et al. im Druck). Die Ergebnisse aus Tschechien und Bayern deuten darauf hin, dass *E. maturna* auch nach der Überwinterung Nahrungspässe erfahren kann, obwohl das Futterpflanzenspektrum zu diesem Zeitpunkt erweitert ist und damit Futterknappheit eigentlich nicht mehr erwartet wird.

Auch beim Apollofalter (*Parnassius apollo*) kann es bei den Junglarven zu Futterknappheit kommen, da sie bis zum 3. Larvenstadium nur den Vegetationskegel an den Triebspitzen mit den sich entwickelnden Blättern befressen (GEYER & DOLEK 1995). Im dritten Larvenstadium erfolgt eine Verhaltensumstellung, so dass dann alle Blätter als Nahrung dienen können. Bis zu diesem Zeitpunkt werden meist ca. 30–40 Triebspitzen benötigt. Dies ist eine Menge, die meist auch vorhanden ist, nur sehr kleine isolierte *Sedum*-Polster können per se kein ausreichendes Futterangebot bieten. Es wurde aber auch schon beobachtet, dass in manchen Jahren sehr gute Bereiche so dicht belegt werden, dass die Raupen die Nahrungsgrundlage für die Folgegeneration durch ihre Fraßaktivität dezimieren. So wurden in einem eng umgrenzten Vorzugsbereich 1990 24 Raupen festgestellt, 1991 konnten sich hier aber aufgrund des reduzierten Futterangebotes nur noch 4 Raupen entwickeln, obwohl die Gesamtpopulationsgröße nicht abgenommen hatte. Eine weitere Besonderheit war im heißen Sommer 2003 festzustellen: Die ungewöhnliche Trockenheit ließ viele *Sedum*-Triebe absterben, so dass im nächsten Frühjahr die Nahrungsgrundlage stellenweise stark eingengt war.

Insbesondere die Jungraupen des Apollofalters haben sehr hohe Ansprüche an ihre Nahrungspflanzen: Sowohl die Habitatstruktur als auch der physiologische Zustand der Futterpflanzen entscheiden mit, ob eine *S.-album*-Pflanze als Futterpflanze geeignet ist. Erfassungen haben gezeigt, dass bevorzugt Pflanzen genutzt werden, die nicht in der umgebenden Vegetation eingewachsen sind, grasfrei stehen und rotblättrige kriechende Triebe haben. Mastigere Pflanzen mit grünen Blättern und aufrecht wachsenden Trieben werden erst von Altraupen mitgenutzt (GEYER & DOLEK 1995, 2000, 2001). Begleitende Temperaturmessungen haben gezeigt, dass die offenen Wuchsbedingungen notwendig sind, damit die Raupen genügend Wärme (Sonnenschein) aufnehmen können. Die schlechtere Nutzbarkeit der grünblättrig wachsenden Pflanzen hängt u.a. mit dem im Vergleich zu den rotblättrigen Pflanzen erhöhten Wassergehalt zusammen, der bei den Jungraupen zu Durchfall führt.

2.2 Mikroklima

Wie bereits in den Ausführungen zur Verfügbarkeit und Qualität der Nahrungspflanzen angeklungen ist, sind die mikroklimatischen Bedingungen des Standortes von großer Bedeutung für die Wahl des Eiablageplatzes und die Larvalentwicklung. Eine erhöhte Luftfeuchtigkeit ist vermutlich vor allem bei Arten, die sich an feuchten Standorten wie z.B. Auwäldern entwickelt haben, von Bedeutung. Ein Beispiel hierfür ist der Maivogel (*Euphydryas maturna*), dessen Lebensraum in Bayern mittlerweile auf anthropogen entstandene Habitats wie Mittelwälder beschränkt ist. An den letzten bayerischen Standorten erfolgten simultane Temperatur- und Feuchtemessungen. Die Ergebnisse zeigen, dass Bereiche, in denen Raupennester festgestellt werden, eine höhere Luftfeuchtigkeit aufweisen, als andere nicht genutzte ähnliche Strukturen. Die einfallende Strahlungsenergie zeigt ebenfalls deutliche Auswirkungen: Wenig besonnene Eschen werden erst gar nicht belegt, an zu stark besonnenen Eschen ist die Mortalität hoch und es entwickeln sich nur wenige Raupen. Damit ergibt sich ein Optimum für die Larvalentwicklung bei einer mittleren Strahlungsenergie (sehr lichter Wald, z.B. jüngere und mittelalte Mittelwaldhiebe), die Extreme Offenland (Waldrand) und dichter Wald (Hochwald) sind dagegen in der Regel nicht nutzbar (vgl. auch FREESE et al. im Druck).

Ein Beispiel für kleinräumige Temperaturunterschiede und ihre Bedeutung für die Larvalentwicklung ist der Apollofalter (vgl. DOLEK & GEYER 2000). In einer Untersuchung in der Nördlichen Frankenalb wurden ein windexponierter Kalkfels, ein gut sonnenexponierter geschützter Kalkfels und eine Basaltschüttung, die sich aufgrund ihrer Färbung gut aufheizt, verglichen. Alle drei Bereiche waren mit Futterpflanzen (*Sedum album*) bestanden und mit Raupen besetzt. Die Raupenentwicklung verlief jedoch sehr unterschiedlich: Auf der Basaltschüttung verlief sie am schnellsten, auf dem windexponierten Fels am langsamsten. Zur Zeit der frühen Larvalentwicklung (März, April) herrschen häufig eher ungünstige Wetterbedingungen, so dass für die Raupen ein Engpass entsteht, wenn sie aufgrund der Kühle nicht fressen können. An günstigen Standorten (Basaltschüttung, geschützter sonnenexponierter Kalkfels) haben sie eher die Chance sich aufzuwärmen und Fraßperioden einzulegen, während an mikroklimatisch kühleren Standorten, die Bedingungen seltener die Nahrungsaufnahme ermöglichen und damit im Zweifelsfalle das Überleben nicht gesichert ist.

2.3 Struktur

Auch die Vegetationsstruktur wurde häufig als wichtiger Parameter erkannt, der letztendlich das Mikroklima beeinflusst oder auch im Zusammenhang mit der physiologischen Ausbildung der Nahrungspflanzen steht. Einige Beispiele wurden daher schon in den vorangegangenen Kapiteln erwähnt. Beim Apollofalter (*P. apollo*) erfolgt die Eiablage nahezu nur an Pflanzen, die nicht von einer stärkeren Grasschicht umgeben sind (GEYER & DOLEK 1995). Die schwach ausgebildete oder fehlende Grasschicht bildet hier die Voraussetzung, das ein günstiges Mikroklima herrscht.

Auch beim Maivogel (*E. maturna*) ist das strukturelle Spektrum stark eingeeignet: Nur süd-exponierte Bereiche der Eschen werden zur Eiablage genutzt (FREESE et al. im Druck). Auch hier ist das Mikroklima (Wärmeaufnahme) von Bedeutung. Dabei kann auch eine Wechselwirkung mit den makroklimatischen Rahmenbedingungen auftreten. In der Untersuchung zum Maivogel konnte auch gezeigt werden, dass die Eiablage in Österreich in höheren Bereichen der Bäume erfolgt als in Deutschland und Tschechien. Eine Erklärung ist vermutlich der verstärkte Niederschlag am Alpenrand, der günstige Feuchtebedingungen in höherer Höhe über dem Boden bzw. der Vegetation entstehen lässt.

Auch die Meereshöhe kann dabei entscheidend sein: Beim Violetten Feuerfalter (*L. alciphron*) im Bayerischen Wald ist für die Eiablage entscheidend, dass die Nahrungspflanzen in schütterer und offener Umgebungsvegetation wachsen. Dieser Faktor wird mit zunehmender Höhenlage wichtiger: In den Hochlagen (ca. 900–1000 m) ist die Eiablage besonders stark eingeschränkt. Eifunde erfolgten nur noch an nahezu vegetationsfreien Sonderstrukturen wie Felsen und Steinmauern, während in tieferen Lagen auch eine schütterere Umgebungsvegetation nutzbar ist (DOLEK & GEYER 2002).

2.4 Kombinationen

Nicht alle Fälle sind so einfach und klar strukturiert wie die bisher vorgestellten, häufig ist man auch mit Faktorenkombinationen konfrontiert, die je nach Standort in unterschiedlicher Art und Weise zusammenwirken können.

Aktuelle Untersuchungen zum Kreuzenzian-Ameisenbläuling, *Maculinea rebeli*, in Bayern haben gezeigt, dass die minimierenden Faktoren sehr unterschiedlich sein können. Über eine Diskriminanzanalyse, in die insgesamt 13 Variablen eingingen, wurden fünf Faktoren als besonders bedeutsam herausgearbeitet: Anzahl vorkommender Futterpflanzen, Matrixhöhe der Vegetation, Vegetationsdichte in 20 cm Höhe, Nutzung der Fläche und Vorkommen von *Myrmica sabuleti*, der potenziellen Wirtsameise. Die größte Bedeutung kam dabei der Anzahl an Futterpflanzen zu (DOLEK et al. 2004).

Die Ergebnisse zu den Rückgangsursachen des Regensburger Gelblings, *Colias myrmidone*, in Bayern haben ein stark spekulatives Element, da während der Untersuchungen festgestellt werden musste, dass die Art in Bayern vermutlich ausgestorben ist (vgl. FREESE et al. 2005, DOLEK et al. 2005). Zusätzliche Untersuchungen in Tschechien und der Slowakei und weitere Informationen führten jedoch zu der Annahme, dass das Aussterben auf folgende Faktorenkombination zurückzuführen ist:

- Lebensraumverlust;
- Stetige Einschränkung der Habitate außerhalb der steilen Hanglagen;
- Ungünstige Bewirtschaftung der Magerrasen an den steilen Hanglagen, z.B. zu intensive oder fehlende Beweidung und Aufgabe alter Kleinnutzungen (Pflöcken einzelner Tiere);
- Anhaltende ungünstige Wetterperioden: feucht-kühle (ozeanische) Winter.

Diese Faktoren sind teilweise durch klassische und innovative Naturschutzmaßnahmen beeinflussbar, makroklimatische Einflüsse und Veränderungen (Punkt 4) sind jedoch durch Naturschutzmaßnahmen nicht direkt beeinflussbar.

3 Erfassung aktueller Vorkommen

Auf die verbesserte Erfassbarkeit von bestimmten Arten anhand ihrer Präimaginalstadien ist von HERMANN (1998, 1999, 2006) inzwischen wiederholt hingewiesen worden. Auch in der praktischen Arbeit wird dieses Instrument schon lange eingesetzt.

Im Rahmen eines Artenhilfsprogrammes für den Violetten Feuerfalter (*Lycaena alciphron*) wurde eine Methodik entwickelt, wie Artnachweise vereinfacht über Eifunde erfolgen können (DOLEK & GEYER 2001). Dabei war hilfreich, dass sich die Oberflächenstruktur der *L. alciphron*-Eier deutlich von der anderer Feuerfalterarten unterscheidet. Die verstärkten Anstrengungen zur Erfassung der Art im Rahmen des Artenhilfsprogrammes erbrachten

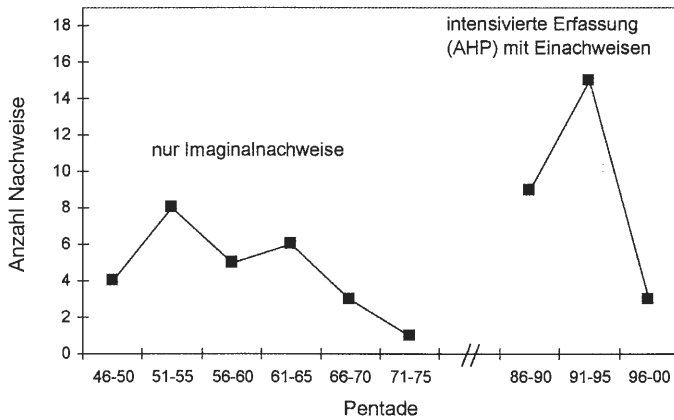


Abb.1: Häufigkeit von Nachweisen des Violetten Feuerfalters (*Lycaena alciphron*) im Fichtelgebirge vor und nach der intensivierten Erfassung mit Einachweisen im Rahmen des Artenhilfsprogrammes (Datenquelle: AHP, Datenbank ASK des Bayer. Landesamtes für Umweltschutz und Kartei Vollrath).

dann auch Mitte der 1990er Jahre deutlich mehr Nachweise als je zuvor erzielt wurden (Abb. 1), obwohl damit gerechnet werden muss, dass die Besiedlung deutlich zurückgegangen ist.

Auch für den Kreuzenzian-Ameisenbläuling (*Maculinea rebeli*) liegen viele neue Nachweise aus Bayern vor, die oft auf Einachweisen beruhen. Das Verbreitungsbild lässt sich so viel besser abbilden, gerade wenn kleinräumige Habitatsinseln betroffen sind (z.B. Frankenjura, Donauauen), und geklärt werden muss, welche der Kleinflächen besiedelt sind und welche nicht.

4 Monitoring

Für den Apollofalter in der Nördlichen Frankenalb gibt es ein langfristiges Monitoring seit 1990. Dabei werden die einzelnen Habitatsinseln mit verschiedenen Methoden auf Vorkommen untersucht (vgl. ausführliche Darstellung GEYER & DOLEK 2000, 2001). An größeren Standorten mit bestehenden Populationen ist der Nachweis der Falter sehr effektiv und kann auch quantitative Werte liefern. An kleineren Standorten (Einzelfelsen) oder Standorten ohne bekannte Population ist jedoch die Larvensuche von großem Vorteil: Die Larvensuche fasst sozusagen die gesamte vergangene Flugzeit in einer Begehung zusammen. Wenn ein Weibchen irgendwann während der Flugzeit dort war und Eier gelegt hat, kann man die Raupen (soweit sie überlebt haben) bei der Begehung nachweisen. Auch in den zentralen Vorkommensgebieten kann die Larvenerfassung sinnvoll sein, um quantitative Werte zu erhalten.

Für das Monitoring ist daher die Kombination aus Larven- und Falternachweisen die aussagekräftigste und effektivste Methode (detaillierte Darstellung der Methodik vgl. DOLEK & GEYER 2005).

5 Überprüfung der Auswirkungen von Maßnahmen

Artenhilfsprogramme münden aufgrund ihrer Zielrichtung in spezielle Maßnahmen, die die Situation für die betrachtete Art verbessern sollen. Inwieweit diese Maßnahmen dann die gewünschten Effekte haben, muss wiederum überprüft werden. Da die Maßnahmen häufig auf die Verbesserung der Larvallebensräume abzielen, ist eine Erfassung von Präimaginalstadien eine sehr direkte Überprüfung. Im Artenhilfsprogramm für den Violetten Feuerfalter (*Lycaena alciphron*) gab es unter anderem den Maßnahmenvorschlag, den Oberboden an geeigneten Stellen abzuziehen, um neue Larvallebensräume mit *Rumex acetosella*, der Raupenfutterpflanze, entstehen zu lassen. Vor und nach der Maßnahme wurden die Flächen auf Futterpflanzen und Eier untersucht. Gab es vor der Maßnahme noch keine Eifunde, wurden schon im ersten Jahr nach der Maßnahme zahlreiche Eier auf den Probeflächen gefunden. Auch in den drei folgenden Jahren waren die Flächen besiedelt, allerdings in deutlich geringerer Dichte. Die Maßnahme zeigte also eine erstaunlich schnelle Wirkung, aber auch eine schnelle Nivellierung.

6 Schlussfolgerung

Der Überblick zeigt, dass die Beachtung von Präimaginalstadien bei Artenschutzprojekten bei ganz verschiedenen Arbeitsschritten sinnvoll und hilfreich ist. Insbesondere da für die meisten mitteleuropäischen Tagfalterarten schon gute Grundlageninformationen vorliegen, ist die Einbeziehung der Präimaginalstadien in Untersuchungen erleichtert.

Neben den eigenen Arbeiten in den vorangegangenen Abschnitten gibt es selbstverständlich auch viele weitere Studien anderer Arbeitsgruppen, die sehr gut ausgearbeitete Beispiele darstellen. So war beim Zweibrütigen Sonnenröschen-Bläuling (*Aricia agestis*) in England der physiologische Zustand (Stickstoffgehalt) der Futterpflanze (Sonnenröschen, *Helianthemum nummularium*) von Bedeutung (BOURN & THOMAS 1993) und beim Roten Scheckenfalter (*Melitaea didyma*) die Vegetationsstruktur (niedrige Bodenbedeckung im Umfeld der Futterpflanze *Stachys recta*) (VOGEL 1997).

Ein für die Entwicklung der Naturschutzbiologie bei Tagfaltern sehr bekanntes Beispiel sind die Untersuchungen über den Schwarzfleckigen Ameisen-Bläuling (*Maculinea arion*) in England durch J. THOMAS (vgl. THOMAS 1979, 1980). Hier stellte sich letztendlich heraus, dass die Höhe der Grasschicht an den Standorten von entscheidender Bedeutung ist. Sobald die Fläche nicht mehr scharf beweidet wird und die Vegetation über wenige Zentimeter hinaus reicht, verschiebt sich die Dominanzstruktur bei den Knotenameisen (*Myrmica* spp.), die als Wirtsameisen von essentieller Bedeutung sind. Da bei höherer Vegetation *M. sabuleti* (die Wirtsameisenart) durch *M. scabrinodis* ersetzt wird, geht die Population von *M. arion* bei höherer Vegetation zurück. Dieser Zusammenhang zwischen Struktur der Vegetation und Vorkommen von *M. arion* vermittelt über die Wirtsameisen führte schließlich zum Aussterben von *M. arion* in England. Die kurze Vegetation auf den Standorten war lange Zeit durch die Beweidung und später oft durch dichte Kaninchenpopulationen erhalten worden, erst in den 1960er Jahren führte die Myxomatose zu starken Rückgängen bei den Kaninchen und damit zu einer Veränderung der Vegetationshöhe. Da die Rückgangsursachen mit den Arbeiten von J. THOMAS jedoch aufgeklärt waren, konnte der Schmetterling erfolgreich in England wieder eingeführt werden – die ursprüngliche Form der britischen Inseln ist jedoch unwiederbringlich verloren.

Gerade spezialisierte Arbeiten, wie die vorgestellten Beispiele, sollten daher immer versuchen, alle Stadien zu beachten. In vielen Anwendungsbereichen (z.B. Monitoring) erhöht sich durch die Einbeziehung der Präimaginalstadien die Methodenvielfalt und die gewünschten Daten werden effektiver erreichbar. Darüber dürfen jedoch die Ansätze zur

Erfassung und Bearbeitung von Imaginalstadien nicht völlig vergessen werden. Nur die gut abgestimmte Kombination verschiedener Methoden und Untersuchungsansätze liefert die bestmöglichen Ergebnisse. Es darf auch nicht vergessen werden, dass viele Arten nur schwer präimaginal bearbeitbar sind (z.B. viele „Grasfresser“); hier kann der Aufwand beträchtlich sein, um an brauchbare Daten zu kommen.

Insgesamt möchte ich diese Zusammenstellung daher als Plädoyer verstanden haben, sich immer gut zu überlegen, welche Frage man hat und wie die Antwort durch gut ausgewählte Methoden und Analysen erreicht werden kann.

Danksagung

Der Großteil der dieser Zusammenfassung zugrunde liegenden Untersuchungen wurde im Auftrag der bayerischen Naturschutzbehörden (insbesondere Bayer. Landesamt für Umweltschutz und Regierungen von Mittelfranken, Oberbayern und Oberfranken) durchgeführt. Mein Dank geht an alle Mitarbeiter der betroffenen Behörden für die gute Kooperation, an alle Landbesitzer für das Verständnis gegenüber den Untersuchungen und an alle Kollegen, die bei den einzelnen Projekten beteiligt waren, für die gute Zusammenarbeit.

7 Literatur

- ADAMSKI, P. & Z. WITKOWSKI (1999): Wing deformation in an isolated Carpathian population of *Parnassius apollo* (Papilionidae: Parnassiinae). – *Nota lepidopterologica* **22**: 67–73.
- BOURN, N. A. D. & J. A. THOMAS (1993): The ecology and conservation of the brown argus butterfly *Aricia agestis* in Britain. – *Biological Conservation* **63**: 67–74.
- CAUGHLEY, G. (1994): Directions in conservation biology. – *Journal of Animal Ecology* **63**: 215–244.
- DOLEK, M. & A. GEYER (2000): Anwendung im Naturschutz: Fang-Wiederfang-Studien in Kombination mit anderen Methoden am Apollofalter (*Parnassius apollo* L.). – *Beiträge zur Ökologie* **4** (2): 145–156.
- DOLEK, M. & A. GEYER (2001): Der Violette Feuerfalter (*Lycaena alciphron*): Artenhilfsprogramm für einen wenig bekannten Tagfalter. – *Schriftenreihe des Bayerischen Landesamt für Umweltschutz* **156**: 341–354.
- DOLEK, M. & A. GEYER (2002): Fortführung des Artenhilfsprogrammes für den Violetten Feuerfalter *Heodes alciphron* (Rottemburg, 1775) (bzw. *Lycaena alciphron*) in Ostbayern 2002. – Unveröffentlichtes Gutachten Bayer. Landesamt für Umweltschutz, Augsburg.
- DOLEK, M. & GEYER, A. (2005): *Parnassius apollo* (Linnaeus, 1758). In: DOERPINGHAUS, A., EICHEN, C., GUNNEMANN, H., LEOPOLD, P., NEUKIRCHEN, M., PETERMANN J. & E. SCHRÖDER (Bearb.): Methoden zur Erfassung von Arten der Anhänge IV und V der Fauna-Flora-Habitat-Richtlinie. – *Naturschutz und Biologische Vielfalt* **20**: 188–195.
- DOLEK, M., FREESE, A., GEYER, A. & H. STETTER (2005): Decline of *Colias myrmidone* at the western edge of its range, and notes on its habitat requirements. – *Biologia* **60**: 607–610.
- DOLEK, M., GEYER, A., FREESE, A., SCHWIBINGER, M., NUNNER, A. & M. BRÄU (2004): Artenhilfsprogramm Kreuzenzian-Ameisenbläuling (*Maculinea rebeli*). – unveröffentlichtes Gutachten im Auftrag des Bayer. Landesamtes für Umweltschutz (LfU).
- FREESE, A., BENES, J., BOLZ, R., CIZEK, O., DOLEK, M., GEYER, A., GROS, P., KONVICKA, M., LIEGL, A. & C. STETTNER (im Druck): Habitat use of the endangered butterfly *Euphydryas maturna* and forestry in Central Europe. – *Animal Conservation*.
- FREESE, A., DOLEK, M., GEYER, A. & H. STETTER (2005): Biology, distribution, and extinction of *Colias myrmidone* (Lepidoptera, Pieridae) in Bavaria and its situation in other European countries. – *The Journal of Research on the Lepidoptera* **38** (1999): 51–58.
- GEYER, A. & M. DOLEK (1995): Ökologie und Schutz des Apollofalters (*Parnassius apollo*) in der Frankenalb. – *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Ento-*

- mologie **10** (1–6): 333–336.
- GEYER, A. & M. DOLEK (2000): Erfolgskontrollen an einer Population des Apollofalters in der Frankenalb. – Schriftenreihe des Bayerischen Landesamt für Umweltschutz **150** (1999): 189–198.
- GEYER, A. & M. DOLEK (2001): Das Artenhilfsprogramm für den Apollofalter (*Parnassius apollo*) in Bayern. – Schriftenreihe des Bayerischen Landesamt für Umweltschutz **156**: 301–318.
- HERMANN, G. (1998): Erfassung von Präimaginalstadien bei Tagfaltern. Ein notwendiger Standard für Bestandsaufnahmen zu Planungsvorhaben. – Naturschutz und Landschaftsplanung **30**: 133–142.
- HERMANN, G. (1999): Methoden der qualitativen Erfassung von Tagfaltern. In: SETTELE, J., FELDMANN, R. & R. REINHARDT (Hrsg.): Die Tagfalter Deutschlands – Ein Handbuch für Freilandökologen, Umweltplaner und Naturschützer. – Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- HERMANN, G. (2006): Präimaginalstadien-Suche als Nachweismethode für Tagfalter – Rahmenbedingungen, Chancen, Grenzen. In: FARTMANN, T. & G. HERMANN (Hrsg.): Larvalökologie von Tagfaltern und Widderchen in Mitteleuropa. – Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde **68** (3/4): 223–231.
- SCHMELLER, D. S., DOLEK, M., GEYER, A., SETTELE, J. & R. BRANDL (in Vorb.): Historical course of asymmetry in the Apollo butterfly *Parnassius apollo* (Linnaeus).
- STURM, P. & H. PREISS (2001). Artenhilfsprogramme in Bayern. – Schriftenreihe des Bayerischen Landesamt für Umweltschutz **156**: 5–17.
- THOMAS, J. A. (1979): The extinction of the large blue and the conservation of the black hairstreak butterflies (a contrast of failure and success). – Report of the Institute of Terrestrial Ecology **1979** 19–23.
- THOMAS, J. A. (1980): Why did the large blue become extinct in Britain? – *Oryx* **15**: 243–247.
- THOMAS, J.A., BOURN, N.A.D., CLARKE, R.T., STEWART, K.E., SIMCOX, D.J., PEARMAN, G.S., CURTIS, R. & B. GOODGER (2001): The quality and isolation of habitat patches both determine where butterflies persist in fragmented landscapes. – Proceedings of the Royal Society of London B **268**: 1791–1796.
- VOGEL, K. (1997): Sonne, Ziest und Flockenblumen: Was braucht eine überlebensfähige Population des Roten Scheckenfalters (*Melitaea didyma*)? – Cuvillier Verlag, Göttingen.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Matthias Dolek
 Büro Geyer und Dolek
 Am Aubach 57
 95448 Bayreuth
 E-Mail: Matthias.Dolek@bnbt.de



WallisDeVries, M. (2006): Larval habitat quality and its significance for the conservation of *Melitaea cinxia* in northwestern Europe. – In: Fartmann, T. & G. Hermann (Hrsg.) (2006): Larvalökologie von Tagfaltern und Widderchen in Mitteleuropa. Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde. Heft 68 (3/4): 281–294.

Larval habitat quality and its significance for the conservation of *Melitaea cinxia* in northwestern Europe

Michiel WallisDeVries, Wageningen

Abstract

The Glanville fritillary, *Melitaea cinxia*, is an endangered species in northwestern Europe and characteristic for dry low-productive grasslands. This paper presents the results of various recent studies in Belgium and The Netherlands on the ecology and conservation of the species. It highlights the importance of larval habitat quality in determining the overall suitability of sites for *M. cinxia*. Low-productive vegetation with an open and diverse structure and an abundance of the host plant *Plantago lanceolata* emerge as the main factors determining larval habitat quality. Such sites offer the warm microclimates required by this species at the cool thermal edge of its range. Warm microclimates are threatened nowadays by a combination of climatic warming, excessive nitrogen deposition and changes in land use. However, appropriate measures to restore and maintain habitats may counter these negative trends. Grazing, rotational mowing and top-soil removal in eutrophic sites offer suitable tools to achieve this purpose. Recent developments suggest that efforts in conservation management may prove successful in re-establishing a population of *M. cinxia* in Limburg, The Netherlands.

Zusammenfassung

Larvalhabitatqualität und ihre Bedeutung für den Schutz von *Melitaea cinxia* in Nordwest-Europa.

Der Wegerich-Schneckenfalter, *Melitaea cinxia*, gilt in Nordwest-Europa als gefährdete Art und ist charakteristisch für trockenes Magergrünland. In diesem Artikel werden die Ergebnisse verschiedener aktueller Studien aus Belgien und den Niederlanden zur Ökologie und zum Management der Art vorgestellt. Es wird die Bedeutung der Larvalhabitatqualität als entscheidender Faktor für die Eignung von Flächen für *M. cinxia* betont. Magergrünland mit offenen und heterogenen Strukturen und eine hohe Deckung der Wirtspflanze *Plantago lanceolata* sind die Hauptfaktoren, die die Larvalhabitatqualität bestimmen. Die Habitate an der nördlichen Verbreitungsgrenze weisen ein warmes Mikroklima auf. Warme Mikrohabitate sind gegenwärtig gefährdet durch Klimaerwärmung, übermäßige Stickstoffdepositionen und Veränderungen in der Landnutzung. Geeignete Maßnahmen zur Wiederherstellungen oder Erhaltung der Habitate müssen diesen negativen Entwicklungen entgegenwirken. Beispiele hierfür sind Beweidung, Rotationsmahd und Oberbodenabtrag auf nährstoffreichen Flächen. Aktuelle Beobachtungen aus Limburg (Niederlande) deuten eine erfolgreiche Wiederansiedlung einer Population von *M. cinxia* aufgrund der durchgeführten Naturschutzmaßnahmen an.

1 Introduction

The development of metapopulation theory (HANSKI 1999) has generated a tremendous research effort to reveal the impact of spatial factors on the persistence and extinction of butterfly populations. Patch size and connectivity are the main variables in these studies. However, several studies have shown that the role of habitat quality should be regarded as at least as important as spatial factors (DENNIS & EALES 1997, THOMAS et al. 2001, WALLISDEVRIES 2004). Habitat quality is especially important for the larval stages of butterflies (THOMAS et al. 1998, 2001; BOURN & THOMAS 2002). Therefore, larval habitat quality deserves to be a focus for the conservation management of butterfly habitats.

From the aforementioned studies, it appears that the structure of the vegetation is one of the main factors determining larval habitat quality, next to host plant availability. It has been argued convincingly that the warm microclimates in short vegetation explain the significance of vegetation structure for larval habitat quality (THOMAS et al. 1998, 2001; BOURN & THOMAS 2002, ROY & THOMAS 2003). Unfortunately, microclimatic conditions are mostly inferred from vegetation structure, whereas actual measurements of the microclimate are extremely scarce (but see LORAM et al. 2003).

In this paper, I describe the larval habitat of the Glanville fritillary *Melitaea cinxia* (Linnaeus, 1758), an endangered species in northwestern Europe, where it reaches the cold thermal limit of its distribution (WALLISDEVRIES 2001a). Temperature measurements are used to establish a link between vegetation characteristics and microclimate. The ensuing properties of larval habitat quality are then used to rate the suitability of actual or potential sites for *M. cinxia* and to formulate guidelines for conservation management.

2 Distribution and life history of *Melitaea cinxia*

The Glanville fritillary is a butterfly from dry grasslands with a diverse structure and an abundance of flowering plants (Fig. 1). The species has a large Eurasian distribution (BINK



Figure 1: At the landscape scale, the habitat of *Melitaea cinxia* often consists of dry grassland with pioneer vegetation and surrounded by scrub or forest (photograph of Zutendaal site by M.F. WallisDeVries).

1992). In Europe its northern limit coincides with a July isotherm of 16.5–17.0 °C. In The Netherlands, *M. cinxia* was found beyond this thermal limit in the dunes before 1950 (most records date from the period 1847–1919; DE VLINDERSTICHTING n.p.). It is likely that the warm microclimate of the dry and hilly dune environment, with abundant pioneer vegetation, explains this anomaly.

Despite recent climatic warming, *M. cinxia* shows a decline in all of northwestern Europe. In Great Britain the species has disappeared from the mainland since the 1860s, but it survives on the Isle of Wight (and neighbouring Hampshire) where its status currently appears stable (THOMAS & LEWINGTON 1991, ASHER et al. 2001). The decline of *M. cinxia* has been especially pronounced in The Netherlands and Belgium (VAN SWAAY & WARREN 1999; Fig. 2). In The Netherlands, the species was classified as extinct since 1995, which has led to a species protection plan aiming at its re-establishment by recolonisation from neighbouring populations in Belgium (WALLISDEVRIES 2001a).

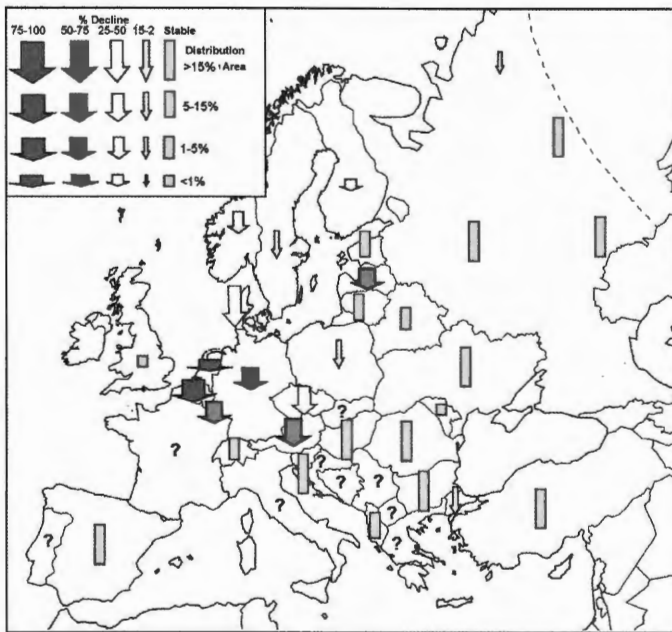


Figure 2. Distribution and status of *Melitaea cinxia* in Europe (after VAN SWAAY & WARREN 1999). The species is present in countries with a question mark, but the change in distribution over the last 25 years within that country is unknown.

The flight period of *M. cinxia* peaks between mid-May and mid-June (THOMAS & LEWINGTON 1991, BINK 1992). The butterflies are fairly mobile with 20% covering more than 1 km (HANSKI et al. 1994, 1995). They are attracted by richly flowering grasslands (KUUSSAARI et al. 1996); in The Netherlands and Belgium *Centaurea jacea*, *Leucanthemum vulgare*, *Lotus corniculatus* and *Hypochaeris radicata* are main nectar sources (WALLIS DE VRIES 1998, GOFFART et al. 2001). Butterfly emigration is enhanced by a poor nectar supply and by open fields adjacent to habitat patches (KUUSSAARI et al. 1996). Oviposition typically occurs in clusters of 100–200 eggs on the underside of the leaves of its host plant, predominantly *Plantago lanceolata* in Great Britain, The Netherlands and Belgium (THOMAS & LEWINGTON 1991, BINK 1992). Larval habitat patches are typically small (median 300 m²; HANSKI et al. 1995) and scattered over the landscape. The caterpillars live gregariously in a web on the host plant. They hibernate in a densely woven web, but the structure of the

vegetation in which hibernation takes place has not been well described. The larvae remain together in spring until the final instar. Their black colour and gregarious behaviour is regarded as an adaptation to meet thermal requirements and larvae are frequently seen basking on dead vegetation (WALLISDEVRIES 1998) (Fig. 3). South-facing slopes provide an even warmer and probably more preferred microclimate at the northern edge of the species' range (SIMCOX & THOMAS 1979). As the food requirement of a larval group continues to increase and larval mobility is limited to a few meters, the required *Plantago* density is high (Fig. 4); two independent estimates of the minimum density for an average nest of 44 larvae gave the same value of 7 small plants/m² (WALLISDEVRIES 1998). Kuussaari (pers. comm.) found an average density of 10.3 plants/m². At the final instar, caterpillars are more mobile and disperse to pupate in dense vegetation (THOMAS & LEWINGTON 1991).



Figure 3: The basking behaviour and black coloration of the caterpillars of *Melitaea cinxia* enable them to benefit from warm microclimates (photograph by M.F. WallisDeVries).



Figure 4: Larval microhabitats of *Melitaea cinxia* are characterised by an open and diverse vegetation structure and a high density of the host plant *Plantago lanceolata*. This picture shows a larval hibernation nest (photograph by M.F. WallisDeVries).

3 Methods

3.1 Habitat characteristics

Characteristics of habitat quality were investigated in three populations in Flanders near Zutendaal, Wezel and Meeuwen-Gruitrode during 1998 (with additional data collected in 2000). Those factors known or suspected to be of importance but not well described were given special attention (see also WALLISDEVRIES 1998): host plant density, vegetation height at hibernation sites and Ellenberg site indicator values.

Host plant density was estimated in a 1 m² square around the spring nests in the populations of Zutendaal and Meeuwen-Gruitrode. Vegetation height at and around each spring and autumn nests was determined in two crosswise 2 m-transects, in N-S and W-E directions, intersecting at the nest itself. Height measurements were carried out with a light tempex disc (8 g, 10 cm diameter) lowered gently along a wooden rod onto the vegetation.

Ellenberg indicator values have been used successfully by OOSTERMEIJER & VAN SWAAY (1998) to characterise abiotic conditions of butterfly habitats. Site indicator values on a scale from 1 to 9 were calculated for soil reaction (1 = acid, 9 = calcareous), productivity (also known as nitrogen value (1 = poor, 9 = rich) and moisture (1 = dry, 9 = wet) from plant species lists for 45 sites, excluding rare species. Of these sites, 15 had been occupied by *M. cinxia* in the 1990s (including the above populations, a site near Olmen in Flanders and along the Julianakanaal in The Netherlands) and 30 sites were chosen from dry grassland sites in the vicinity of these populations. In the calculation the contributions of individual species were averaged without weighting according to their cover. The same sites were surveyed for nectar plant abundance. All these sites were located on sandy to sandy-loamy soils. For comparison, 6 sites were surveyed on calcareous soils in the area of an introduced population near Lanaye, Belgium. Logistic regression was used, as in OOSTERMEIJER & VAN SWAAY (1998), to derive optimal values for occupied patches.

3.2 Microclimatic measurements

Microclimatic measurements were made at the site of Wezel, Belgium, during sunny days in late summer (31st August 2000) and in spring (28th March 2002). Substrate and larval temperatures were measured at each location using a handheld infra-red thermometer (OS530 L). Ambient air temperature was measured with a digital thermometer at a fixed point in the shade at 1.3 m height. In 2000 the temperature of 13 different larval nests and their surroundings were measured once during the day, between 10.00 AM and 16.00 PM. In 2002 eight different larval sites in sunny locations were followed at 30-minute intervals between 9.30 AM and 16.00 PM. For the analysis of the data for 2000, comparisons between substrate temperatures were made, using location number to correct for variation in temperatures during the day. Repeated measures for each location were averaged over the day prior to analysis for 2002.

3.3 Habitat quality index

A habitat quality index was designed to classify various components of habitat patches in terms of low, moderate or high quality (Table 1). The importance of all factors has been shown either in the above-mentioned studies or in the present study, although the factors 'sun' and 'shelter' are merely surmised from general microclimatic considerations. The index is calculated as the sum of the values for the various quality components, with -2 for 'low', 0 for 'moderate' and 1 for 'high'. Thus, low quality weighs heavy but a cut-off point

for complete unsuitability was not included. Boundary values were derived from field data and from other studies. Topography has not been presented in the data and index values, as only a few areas showed any relief. A preliminary test of the predictive power of the habitat quality index was performed at a scale of 50 × 50 m, which lowered the number of sites to 40 (with 8 recently occupied), by logistic regression of the index on actual or recent occupancy.

Table 1. Factors included in the habitat quality index for *Melitaea cinxia* and their values for low, moderate or high quality habitat; the respective index values for low, moderate and high quality are -2, 0 and 1. Variation in (micro)topography was so low in the study areas that this factor was left out of the final index.

Characteristic	Quality		
	Low	Moderate	High
Primary factors			
%Cover standing dead vegetation	< 5	5–25	> 25
Ellenberg soil reaction value	< 3.8	3.8–4.5	≥ 4.6
Scale of structural diversity (m)	> 50	10–50	< 10
Ellenberg productivity value	> 5.7	5.2–5.7	≤ 5.1
Area with high <i>Plantago</i> density (m ²) ¹	10–100	100–1000	> 1000
Open field border (%)	> 75	50–75	< 50
Secondary factors			
%Cover short vegetation (< 5 cm)	< 5	5–15	> 15
Nectar abundance (flowers/m ²)	< 0.01	0.01–1	> 1
Ellenberg moisture value	> 5.8	5.4–5.8	≤ 5.3
Sun	Shady	Some shade	Sunny
Shelter	None	Some	Secluded
(Micro)topography	None	Some	Abundant

¹ In the first test of the index, a *Plantago* density measure was used instead of this criterion (with values for low: < 1, moderate: 1–10, and high quality: > 10 plants/m²)

In a practical application of the habitat quality index in Limburg (The Netherlands), sites were chosen on the basis of the occurrence of *Plantago* concentrations (> 10 plants/m² on > 10 m²) instead of selecting dry grasslands. This provides a more practical and less ambiguous selection criterion in field surveys. Consequently, the host plant density criterion in the index was replaced by an area criterion (based on HANSKI 1994): low quality 10–100 m², moderate quality 100–1,000 m² and high quality > 1,000 m² of high *Plantago* density.

4 Results

4.1 General site characteristics

At a scale of 50 × 50 m habitat patches were secluded with only 33 ± 17% (± 95% confidence interval) of the perimeter bordering open fields. The vegetation showed affinity with *Violion*, *Thero-Airion* and, locally, *Bromion* communities. Occupied patches showed a high frequency of occurrence (> 60%) for the following plant species: *Plantago lanceolata*, *Achillea millefolium*, *Festuca rubra*, *Vicia hirsuta*, *Hypericum perforatum*, *Holcus lanatus*, *Vicia sativa* ssp. *angustifolia*, *Trifolium dubium* and the main nectar plant *Centaurea jacea*. Significant positive associations (chi-square test, *P* < 0.05) of plant species with the occur-

rence of *M. cinxia* were found for *Achillea millefolium*, *Hypochaeris radicata*, *Rumex acetosella* and *Vicia sativa* ssp. *angustifolia*, whereas *Rumex obtusifolius*, *Ranunculus acris* and *Alopecurus pratensis* were more frequent in unoccupied patches. Host plant densities around larval nests in spring averaged 29.0 ± 14.6 per m^2 ($N = 9$) in Meeuwen-Gruitrode and 23.7 ± 12.0 per m^2 ($N = 16$) in Zutendaal, which is well above the calculated minimum density. Nectar abundance in occupied patches typically ranged in the order of 1–10 flowers/ m^2 .

On sandy soils, occupied patches were located on sites of intermediate soil reaction and productivity. On these soils soil reaction and productivity values are significantly correlated (Pearson correlation, $r = +0.89$, $P < 0.0001$, $N = 40$). The optimal soil reaction value was 4.9 with a tolerance of 0.5 and a maximum probability of occurrence of 0.60 (logistic regression, $P = 0.0003$, $N = 40$). The optimal productivity value was 4.8 with a tolerance of 0.5 and a maximum probability of occurrence of 0.61 (logistic regression, $P = 0.004$, $N = 40$). No relation was found between occupancy and moisture value, but this was probably due to the narrow range of conditions sampled in this respect. The average moisture value of occupied patches was 4.8 ± 0.5 ($\pm 95\%$ confidence interval). The sites on calcareous soils showed that *M. cinxia* may also occur at high soil reaction values in combination with low productivity values.

4.2 Vegetation structure

In April, 70–85% of the vegetation on larval sites from four populations was less than 15 cm high, with 20% less than 5 cm. This confirms the open nature of the vegetation structure of caterpillar feeding sites. In contrast, hibernation nests were located in comparatively tall vegetation in late summer: 20.9 ± 10.6 cm ($N = 19$) in Zutendaal and 13.7 ± 5.2 cm ($N = 18$) in Wezel. This vegetation typically consisted of standing dead grasses. The nests themselves were always suspended at some height above ground level, with a respective median of 8 and 5 cm for the two populations (Fig. 5).

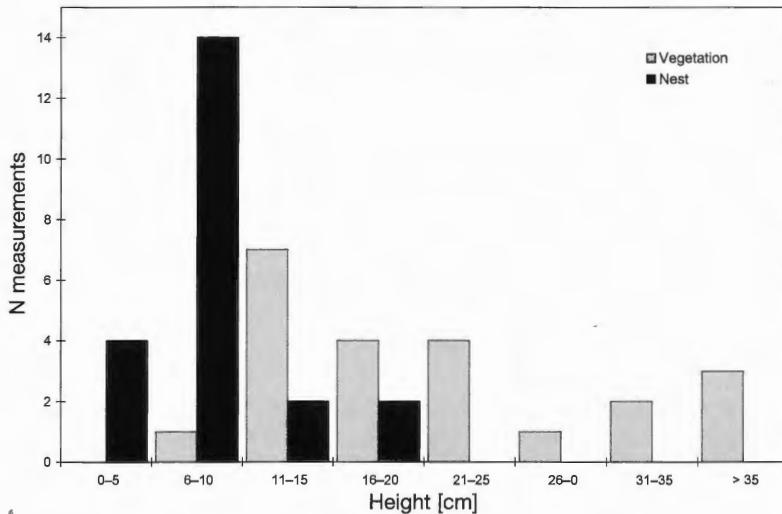


Figure 5. Distribution of the vegetation height above larval nests of *Melitaea cinxia* and of the larval nests themselves in late summer ($N = 22$ nests).

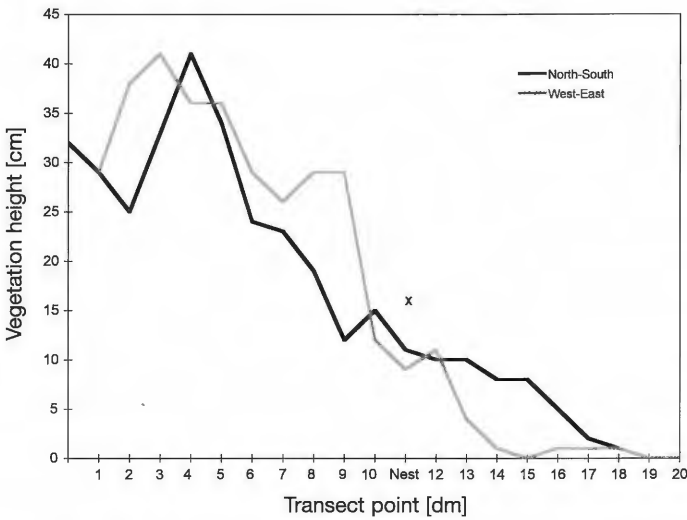


Figure 6. Example of the change in vegetation height around larval nests of *Melitaea cinxia* in late summer along a North-South and West-East oriented transect; the position of the larval nest is indicated by the cross.

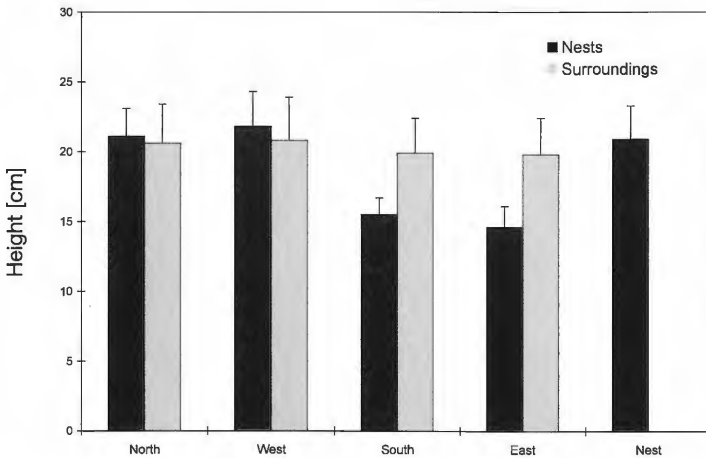


Figure 7. Mean vegetation height (\pm s.e.) in transects laid out in four directions around larval nests of *Melitaea cinxia*, and mean vegetation height at the larval nests in late summer ($N = 19$ nests).

In Wezel, all the surrounding vegetation was shorter (9.7 ± 3.3 cm; Wilcoxon test, $P = 0.0005$, $N = 18$), whereas in Zutendaal only the vegetation on the sun-facing southern and eastern sides was shorter (15.0 ± 5.8 cm; Wilcoxon test, $P = 0.004$, $N = 19$; Fig. 6 and 7). In other words, the vegetation around larvae nests showed structural diversity with short vegetation adjacent to tall vegetation.

4.3 Microclimate

Microclimatic measurements in late summer and in spring showed that solar irradiation substantially raises surface temperatures of larval nests and larvae of *M. cinxia* above those of green plants and air temperature (Fig. 8). The surface temperature of green plants in the sun does not get much higher than ambient air temperature due to evaporation. Dead plants and sandy soil, however, have a low moisture content, and thus readily heat up 10–18 °C higher than air temperature. The caterpillars bask on these warm substrates and, in combination with their black coloration, also achieve body temperatures 10–16 °C higher than air temperature.

4.4 Habitat quality index

The full index explained 61.1% of the variation in patch occupancy; the lowest value for an occupied site was 5. However, some components of the index rather decreased than raised the proportion of explained variation. A stepwise regression approach identified six primary factors out of the original 11 factors, which explained 72.7% of patch occupancy (Table 1; also see WALLISDEVRIES 2001b). All but one of the primary factors were associated with larval habitat quality. Only the proportion of the location perimeter with open field is associated with adult habitat quality.

4.5 Application for species conservation

The habitat quality index has been used to rate potential and actual population sites for *M. cinxia* in Flanders, Belgium (WALLISDEVRIES 2001b, VANREUSEL et al. 2005), and in Limburg, The Netherlands (WALLISDEVRIES 2004). The index provides both insight in the quality of the sites and in the limitations that exist for the establishment of *M. cinxia*, excluding isolation. The limitations in habitat quality have been translated into recommen-

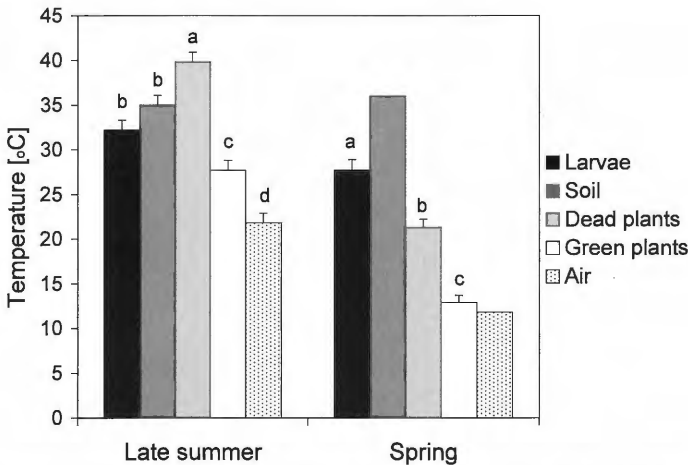


Figure 8. Mean temperatures (°C; least square means \pm s.e.) of *M. cinxia* larvae (larval nests in late summer), substrates and ambient air temperature on sunny days in late summer (31st August 2000) and spring (28th March 2002). Different letters in the bar chart indicate significant differences ($P < 0.05$; Tukey HSD) between categories within the measurement period; soil and ambient air temperatures in spring were not replicated and were therefore not included in the statistical analysis.

Table 2: Recommendations for habitat management for *Melitaea cinxia* as a function of limitations in habitat quality.

Limitation	Recommendation
Uniform short or tall vegetation	Rotational mowing or extensive grazing
Eutrophic sites	Top-soil removal or mowing twice a year
Acidified soils	Sod-cutting ('plaggen') or liming
Small <i>Plantago</i> areas	enlargement by appropriate management
Insufficient shelter	Promote hedgerows or tree lines
Shade	Reduce by cutting trees or shrubs

dations for management (Table 2). In the framework of the species protection plan for *M. cinxia* (WALLISDEVRIES 2001b), these recommendations are integrated in management plans of government and conservation authorities in order to promote the re-establishment of *M. cinxia* in The Netherlands.

Recolonisation could become reality due to the presence of two small source populations in Belgium, Lanaye and Zutendaal, situated at 4 and 12 km, respectively, from potentially suitable habitat in The Netherlands. The Zutendaal population is now expanding due to, amongst other reasons, appropriate management. New sites have been colonised at 2 km from the source population (VANREUSEL et al. 2005). Despite the pessimistic predictions of Hanski's metapopulation models (Etienne n.p.), a first colonisation attempt has also occurred in The Netherlands in 2004. A female butterfly was seen in spring at the St. Pietersberg, later followed by a male, at 4 km from the source population near Lanaye (Fig. 9). In August a larval nest was found at the same location. The warm year of 2003 boosted the source population in Lanaye to an estimated size of 300–400 individuals. This may have been favourable for the colonisation attempt in the sunny spring of 2004. Several butterflies have again been observed in 2005 and 2006, but it is too early to conclude that a local population has now established.



Figure 9: This *Melitaea cinxia* butterfly was the first individual to be observed in The Netherlands during 2004, after an absence of nine years (photograph by R. Ketelaar).

5 Discussion

5.1 The significance of warm microclimates

The present data indicate that abiotic conditions (moderately acid to calcareous soils with low to intermediate productivity) and small-scale diversity in vegetation structure are important aspects of habitat quality for *Melitaea cinxia*. These aspects have not been quantified earlier, although abiotic conditions have been described earlier in qualitative terms (THOMAS & LEWINGTON 1991, BINK 1992). It appears, as expected, that habitat quality for the larval stages is more important in defining habitat characteristics for *M. cinxia* than quality aspects for the adult stage.

Both the geographical distribution and the characteristics of its microhabitat indicate that, in an oceanic temperate climate, *Melitaea cinxia* is a thermophilous species depending on warm microclimates. This study has identified several factors confirming this hypothesis. The main factors appear to be a low productivity, an open vegetation structure, with sufficient standing dead vegetation over winter. The sunny exposition of the vegetation fringes with hibernation nests in Zutendaal suggests an even more subtle influence of microclimate on the selection of microhabitats. The importance of standing dead vegetation for hibernation nests seems implied by SIMCOX & THOMAS (1979) on the Isle of Wight, but hibernation apparently takes place mainly in low vegetation in Finland (Singer & Kuussaari pers. comm.). It may be that the protection offered by standing dead vegetation is more important with the greater humidity and essentially snow-free winters of the oceanic climate in Western Europe. Although of lesser importance in Flanders and The Netherlands, a sunny exposition of topography undoubtedly is a potentially important additional factor contributing to a warm microclimate for *M. cinxia* (SIMCOX & THOMAS 1979). Indeed, Fartmann (pers. comm.) recently observed on the Isle of Wight that larval development was more advanced in sunny expositions than on more shady, westerly or northerly exposed locations.

There seems to be a paradox between the thermal requirements of *Melitaea cinxia* and the general decline of the species in northwestern Europe during a period of climatic warming, WALLISDEVRIES & VAN SWAAY (2006) have suggested a solution for this paradox by highlighting the discrepancy between changes in macro- and microclimates. While the macroclimate has warmed during the last decades, microclimates have rather become cooler in early spring, at the time of the larval development of species such as *M. cinxia*. The reasons for this microclimatic cooling are found in the advancing start of the plant growing season in combination with increased levels of atmospheric nitrogen deposition. Both lead to taller and greener vegetation, and, hence, a cooler vegetation. Warm microclimates have also disappeared due to changes in land use, leading either to intensification (more productive environments) or abandonment (cooler tall environment) (BIGNAL & MCCrackEN 1996). This is likely to have caused the disappearance of *M. cinxia* from the Diemeltal in northwestern Germany (FARTMANN 2004; last record from 1926) and possibly also from the dunes in The Netherlands (see section 2; the disappearance from mainland Britain may have been a true effect of macroclimatic cooling during the latter part of the 19th century, comparable to the effect on *Pararge aegeria* (ASHER et al. 2001).

5.2 Conservation management for butterflies

The suggested process of microclimatic cooling poses a severe threat for thermophilous species such as *Melitaea cinxia*. Range expansions driven by climatic warming only appear to occur in butterflies when suitable microclimates are present (WALLISDEVRIES & VAN SWAAY 2006). Appropriate management may overcome this limitation to a significant

extent. Warm microclimates can be promoted by reducing the nutrient status in the soil and by promoting an open and diverse vegetation structure. Grazing, rotational mowing and top-soil removal in eutrophic sites offer suitable tools to achieve this purpose (BOURN & THOMAS 2002, WALLISDEVRIES 2001a, 2004).

6 Conclusion

Studying the ecology of *Melitaea cinxia* has contributed both to insights in the role of metapopulation dynamics (HANSKI 1999) and in the importance of habitat quality (THOMAS et al. 2001, WALLISDEVRIES 2001b and this study). This study emphasises the crucial role of larval habitat quality, and warm microclimates in particular. Improving habitat quality through appropriate management may overcome the growing threat of microclimatic cooling for species such as *M. cinxia*. The recent recolonisation attempt of the species in the Netherlands, mentioned above, suggests that serious efforts in habitat restoration may, to a certain extent, even overcome problems of isolation by boosting local population sizes and increasing the availability of suitable habitat. This gives hope for a permanent re-establishment of *M. cinxia* in The Netherlands and, in a wider perspective, also presents a major challenge for conservation management in northwestern Europe!

Acknowledgements

The studies underlying this paper were carried out with financial support of the Dutch Ministry of Agriculture, Nature and Food Quality, the Vlaamse Landmaatschappij and the Province of Limburg. Nicolien Peet, Sicco Ens, Ivo Raemakers, Tineke de Groot and Margreet van der Veen kindly contributed to the field work. Dirk Maes' help in introducing me to the Flemish sites is much appreciated. Finally, thanks are due to Chris Van Swaay for many fruitful discussions on butterfly research, trends and conservation.

7 References

- ASHER, J., WARREN, M.S., FOX, R., HARDING, P., JEFFCOATE, G. & S. JEFFCOATE (2001): The millennium atlas of butterflies in Britain and Ireland. – Oxford University Press, Oxford.
- BIGNAL, E. & D. MCCrackEN (1996): Low-intensity farming systems in the conservation of the countryside. – *Journal of Applied Ecology* **33**: 413–424.
- BINK, F. A. (1992): *Ecologische atlas van de dagvlinders van Noordwest-Europa*. – Schuyt & Co., Haarlem.
- BOURN, N. A. D. & J. A. THOMAS (2002): The challenge of conserving grassland insects at the margin of their range in Europe. – *Biological Conservation* **104**: 285–292.
- DENNIS, R. L. H. & H. T. EALS (1997): Patch occupancy in *Coenonympha tullia* (Müller, 1764) (Lepidoptera: Satyrinae): habitat quality matters as much as patch size and isolation. – *Journal of Insect Conservation* **1**: 167–176.
- FARTMANN, T. (2004): Die Schmetterlingsgemeinschaften der Halbtrockenrasen-Komplexe des Diemeltales: Biozöologie von Tagfaltern und Widderchen in einer alten Hudelandschaft. – *Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde* **66** (1): 1–256.
- GOFFART, PH., BAGUETTE, M., DUFRÈNE, M., MOUSSON, L., NÈVE, G., SAWCHIK, J., WEISERBS, A. & PH. LEBRUN (2001): *Gestion des milieux semi-naturels et restauration de populations menacées de papillons de jour*. – Travaux no. 25, Ministère de la Région Wallonne, Direction générale des Ressources naturelles et de l'environnement, Division de la Nature et des Forêts, Jambes.
- HANSKI, I. (1994): A practical model of metapopulation dynamics. – *Journal of Animal Ecology* **63**: 151–162.

- HANSKI, I., KUUSSAARI, M. & M. NIEMINEN (1994): Metapopulation structure and migration in the butterfly *Melitaea cinxia*. – *Ecology* **75**: 747–762.
- HANSKI, I., PAKKALA, T., KUUSSAARI, M. & G. LEI (1995): Metapopulation persistence of an endangered butterfly in a fragmented landscape. – *Oikos* **72**: 21–28.
- HANSKI, I., MOILANEN, A., PAKKALA, T. & M. KUUSSAARI (1996): The quantitative incidence function model and persistence of an endangered butterfly metapopulation. – *Conservation Biology* **10**: 578–590.
- KUUSSAARI, M., NIEMINEN, M. & I. HANSKI (1996): An experimental study of migration in the Glanville fritillary butterfly *Melitaea cinxia*. – *Journal of Animal Ecology* **65**: 791–801.
- LORAM, A., JOY, J. & A. S. PULLIN (2003): The habitat requirements of the Grayling, *Hipparchia semele* (Linnaeus, 1758) (Lepidoptera: Nymphalidae, Satyrinae) in a semi-natural inland landscape in Shropshire, England. – *Entomologist's Gazette* **54**: 153–165.
- OOSTERMEIJER, J. G. B. & C. A. M. VAN SWAAY (1998): The relationship between butterflies and environmental indicator values: a tool for conservation in a changing landscape. – *Biological Conservation* **86**: 271–280.
- ROY, D. B. & J. A. THOMAS (2002): Seasonal variation in the niche, habitat availability and population fluctuations of a bivoltine thermophilous insect near its margin. – *Oecologia* **134**: 439–444.
- SIMCOX, D. J. & J. A. THOMAS (1979): The Glanville Fritillary – survey 1979. – Joint Committee for the Conservation of British Insects. ITE, Wareham, Dorset.
- THOMAS, J. A. & LEWINGTON, R. (1991): The butterflies of Britain and Ireland. – Dorling Kindersley, London.
- THOMAS, J. A., SIMCOX, D. J., WARDLAW, J. C., ELMES, G. W., HOCHBERG, M. E. & R. T. CLARKE (1998): Effects of latitude, altitude and climate on the habitat and conservation of the endangered butterfly *Maculinea arion* and its *Myrmica* ant hosts. – *Journal of Insect Conservation* **2**: 39–46.
- THOMAS, J. A., BOURN, N. A. D., CLARKE, R. T., STEWART, K. E., SIMCOX, D. J., PEARMAN, G. S., CURTIS, R. & B. GOODGER (2001): The quality and isolation of habitat patches both determine where butterflies persist in fragmented landscapes. – *Proceedings Royal Society London B* **268**: 1791–1796.
- VANREUSEL, W., CORTENS, J., JACOBS, M. & H. VAN DYCK (2005): Uitbreidingsmogelijkheden voor het leefgebied van de met uitsterven bedreigde veldparelmoervlinder: een verkennende studie in Oost-Limburg. – Onderzoeksgroep Dierenecologie, Departement Biologie, UIA, Antwerpen.
- VAN SWAAY, C. A. M. & M. S. WARREN (1999): Red data book of European butterflies (Rhopalocera). – *Nature and Environment*, No. 99, Council of Europe, Strassbourg.
- WALLISDEVRIES, M.F. (1998): Toekomstperspectief voor de Veldparelmoervlinder in Nederland. – Rapport VS 98.21, De Vlinderstichting, Wageningen.
- WALLISDEVRIES, M.F. (2001a): Beschermingsplan Veldparelmoervlinder 2001–2005. Report Directie Natuurbeheer 2001/013, EC-LNV, Wageningen. (can be downloaded from www.limburg.nl)
- WALLISDEVRIES, M.F. (2001b): Habitat quality assessment and its role in the conservation of the butterfly *Melitaea cinxia*. – *Proceedings Experimental and Applied Entomology*, NEV Amsterdam **12**: 141–146.
- WALLISDEVRIES, M.F. (2004): Nieuw leefgebied voor de veldparelmoervlinder in Limburg: uitvoeringsplan voor beheer en inrichting 2004–2008. – Report VS2003.032, De Vlinderstichting, Wageningen. (can be downloaded from www.limburg.nl)
- WALLISDEVRIES, M.F. (2004): A quantitative conservation approach for the endangered butterfly *Maculinea alcon*. – *Conservation Biology* **18**: 489–499.
- WALLISDEVRIES, M.F. & VAN SWAAY, C.A.M. (2006): Global warming and excess nitrogen induce butterfly decline by microclimatic cooling. – *Global Change Biology* **12** (9): 1620–1626.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Michiel F. WallisDeVries
De Vlinderstichting/Dutch Butterfly Conservation
P.O. Box 506
NL-6700 AM Wageningen
E-mail: michiel.wallisdevries@vlinderstichting.nl



Trautner, J. (2006): Naturschutzfachliche Bewertungsfragen in der Praxis – Welche Rolle spielen Daten zu Art-Präsenz und Ausprägung spezifischer Larvalhabitate von Tagfaltern und Widderchen? – In: Fartmann, T. & G. Hermann (Hrsg.) (2006): Larvalökologie von Tagfaltern und Widderchen in Mitteleuropa. Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde. Heft 68 (3/4): 295–308.

Naturschutzfachliche Bewertungsfragen in der Praxis – Welche Rolle spielen Daten zu Art-Präsenz und Ausprägung spezifischer Larvalhabitate von Tagfaltern und Widderchen?

Jürgen Trautner, Filderstadt

Abstract: Questions of assessment for nature conservation in practice – Which role do data on species presence and the shaping of specific larval habitats of butterflies and burnets play?

Butterflies and burnets play an important role as indicator species and target species for management goals in the practice of nature conservation and landscape planning as well as in the evaluation of impacts, e. g. in the framework of Environmental Impact Assessment (EIA) procedures. In this context dealing with larval habitats and recording of preimaginal stages is necessary in many cases. Examples from projects are given for the assessment (a) of grazing in bogs concerning *Colias palaeno*, (b) of expected impacts through construction and use of a new road concerning *Zygaena carniolica* and (c) basic data for a monitoring project concerning *Pyrgus armoricanus* in South Germany. The second part of the article shows important questions and approaches within the framework of the implementation of the Convention on Biological Diversity (CBD) into national Environmental Impact Assessment (EIA) procedures concerning species diversity as well as the consideration of characteristic species in protected areas of the European network Natura 2000. Reference lists of species sets typical for relevant habitats in different natural landscape units have to be elaborated and used for assessment. In this context, larval habitats and the recording of preimaginal stages of butterflies are also very important.

Zusammenfassung

Tagfalter und Widderchen spielen in der Praxis von Naturschutz, Landschaftsplanung und der Bewertung von Eingriffen, u.a. im Rahmen der Umweltverträglichkeitsprüfung (UVP), eine bedeutende Rolle als Indikatorarten und auch als Zielarten für ein Naturschutz orientiertes Management. Die Berücksichtigung von Larvalhabitaten und die Erfassung von Präimaginalstadien sind in diesem Rahmen vielfach erforderlich. Beispiele aus Projekten in Süddeutschland werden vorgestellt für die Bewertung (1) der Beweidung in Mooren betreffend den Hochmoor-Gelbling (*Colias palaeno*), (2) von Beeinträchtigungen durch den geplanten Bau und Betrieb einer neuen Straße betreffend das Esparsetten-Widderchen (*Zygaena carniolica*) sowie (3) von Basisdaten und Erfassungsmethodik für ein Monitoring des Zweibrütigen Würfeldickkopffalters (*Pyrgus armoricanus*). Der zweite Teil des Beitrags zeigt wichtige Fragestellungen und Ansätze im Rahmen der Umsetzung des Übereinkommens über die biologische Vielfalt in der Umweltverträglichkeitsprüfung bezüglich

der Komponente Artenvielfalt sowie der Berücksichtigung charakteristischer Arten von Lebensraumtypen in Gebieten des europäischen Netzwerkes Natura 2000. Naturraumbezogene Referenzlisten zu Artenspektren wesentlicher Lebensraumtypen sollten erarbeitet und in der Bewertung angewendet werden. Auch in diesem Zusammenhang sind Larvalhabitate und die Erfassung von Präimaginalstadien von Tagfaltern und Widderchen von hoher Bedeutung.

1 Einführung

Wer war zuerst da: Der Falter oder sein Ei? Diese Frage soll hier nicht philosophisch erörtert werden. In der Praxis subsumiert der Nachweis eines Eies oder einer Raupe aber die Information, dass sich vorher bereits ein Weibchen der betreffenden Art an dieser Stelle bzw. in ihrer unmittelbaren Nähe befunden haben muss (es war also vorher da). Betrachtet man demnach den Informationsgehalt eines imaginalen oder präimaginalen Einzelnachweises, so ist dieser für den präimaginalen aufgrund der geringen bis fehlenden Mobilität dieser Stadien wesentlich höher. Und er belegt gleichzeitig, dass das betreffende Weibchen es für wert erachtet hat, die Stelle in ihren Reproduktionsversuch einzubeziehen (dies gilt zumindest in der Regel; Notablagen bleiben hier unberücksichtigt). Im Falle vieler Arten tritt zu diesem höheren Informationsgehalt noch die effektivere und zuverlässigere Nachweisbarkeit.

Vor diesem Hintergrund ist es eher kurios, dass die Diskussion um Erfassungsmethoden im Rahmen der naturschutzfachlichen Praxis sich in den vergangenen Jahren darum bemühen musste, präimaginale Stadien stärker zu berücksichtigen (v.a. HERMANN 1998, 1999, 2006). Dies gilt ganz besonders aus dem „neidvollen“ Blickwinkel des Verfassers, der sich schwerpunktmäßig mit Laufkäfern beschäftigt, bei denen eine direkte Suche nach Präimaginalstadien nach derzeitigem Kenntnisstand nur in wenigen Fällen praktikabel ist, z.B. bei Sandlaufkäfern. Die oben angesprochene Situation wird nur dadurch erklärbar, dass die gezielte Suche nach Präimaginalstadien spezifischere Kenntnisse voraussetzt und vielen Tagfalter-Kartierern ganz offensichtlich noch das Know-how fehlt, um entsprechende Methoden in der Praxis anzuwenden. Es ist erfreulich, dass sich hier Verbesserungen abzeichnen. Denn gerade für die naturschutzfachliche Bewertung spielen Informationen, die sich vor allem oder ausschließlich auf die präimaginalen Stadien der Tagfalter und Widderchen beziehen, eine sehr große Rolle. Einige Beispiele und die aus Sicht des Verfassers besonders wichtigen Einsatzfelder für die aktuelle bzw. zukünftige Arbeit werden im Folgenden vorgestellt.

2 Was ist naturschutzfachliche Bewertung?

Der Begriff der „Bewertung“ beinhaltet ein gewisses Maß an Subjektivität: „Unter Bewertung versteht man die Einschätzung des Wertes oder der Bedeutung eines Sachverhaltes oder eines Gegenstandes. Ein verwandter Begriff ist Evaluation. Der Begriff wird in den unterschiedlichsten Zusammenhängen verwendet.“ (Definitionsbeispiel aus www.wikipedia.com). Um einen Wert einschätzen zu können, bedarf es Wertmaßstäben oder Werteskalen und dazu gehörender Kriterien (vgl. auch BERNOTAT et al. 2002).

Was umfasst Bewertung für Belange des Naturschutzes in der Praxis? Hierbei geht es nicht ausschließlich um eine Bewertung von Flächen in ihrer Bedeutung als Lebensraum für bestimmte Arten oder eine bestimmte Lebensgemeinschaft, auch wenn dieser Arbeitsschritt vielfach eine große Rolle in Planungen spielt. Hierfür wurden auch Skalen und Bewertungskriterien entwickelt (z.B. KAULE 1991, TRAUTNER 2000). Vielmehr umfasst das Aufgabenspektrum u. a. außerdem:

- die Bewertung bestimmter Funktionen einer Fläche (z.B. als Habitatbestandteil einer Art, als Verbundachse);
- die Bewertung von Eingriffsfolgen
 - naturschutzfachlich,
 - rechtlich (sind Folgen nach geltenden Rechtsvorschriften erheblich oder zu vernachlässigen, z.B. nach § 12 UVPG?);
- die Bewertung des Erfolges von Naturschutzmaßnahmen;
- die Bewertung der Gefährdungsdiskposition von Arten (mit Aussterbewahrscheinlichkeit: Erarbeitung von Roten Listen).

Auch die Entwicklung naturschutzfachlicher Ziele und Leitbilder ist letztlich Bestandteil und Ergebnis eines Bewertungsprozesses.

An dieser Stelle kann nicht ausführlicher auf das umfangreiche Themenfeld der Bewertung eingegangen werden. Nachfolgend werden aber drei Beispiele aus konkreten Projekten vorgestellt, bei denen Tagfalter- oder Widderchenarten eine wichtige Rolle spielten.

3 Bewertungsbeispiele aus der Praxis

3.1 Ist Moorbeweidung günstig oder zumindest vertretbar?

Das erste Beispiel stammt aus einem Forschungs- und Entwicklungsvorhaben zu genossenschaftlichen Weiden im Südwesten Bayerns (s. LEDERBOGEN et al. 2004). Hierbei stellte sich u. a. die Frage, wie eine Beweidung in Mooren hinsichtlich spezifischer Moorarten zu bewerten ist. Eine der dabei berücksichtigten Arten ist der Hochmoor-Gelbling (*Colias*

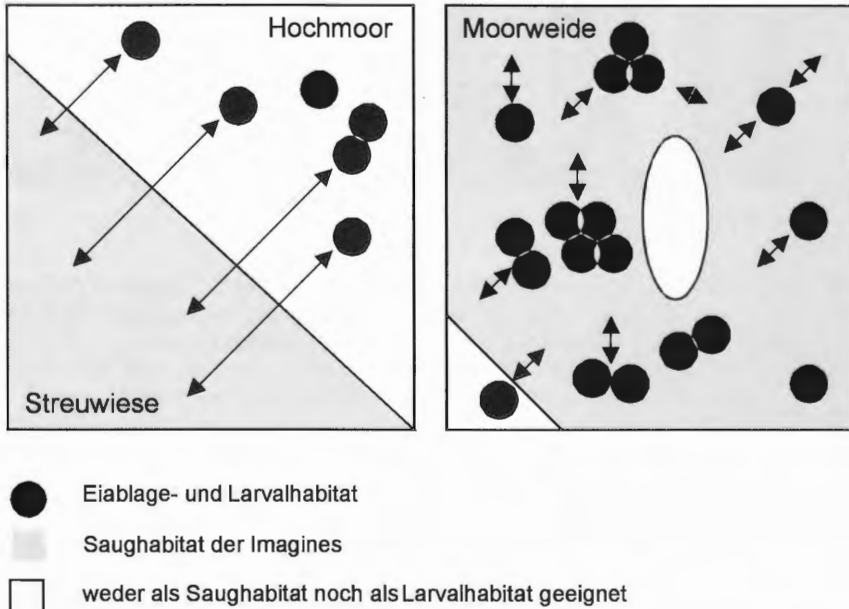


Abb. 1: Klassisches Habitatschema des Hochmoor-Gelblings (*Colias palaeno*) als „Biotopkomplex-Bewohner“ (links) und im Fall untersuchter Moorweiden bei enger Verzahnung der Larvalhabitate mit imaginalen Saughabitaten (rechts) (aus: HERMANN & GRÜNEBERG 2004).

palaeno), der im Untersuchungsraum teils große Vorkommen hat. Er ist außerhalb der hochalpinen Lagen ein stenotoper Regenmoorbewohner und lebt in diesen Mooren als Raupe monophag an Rauschbeere (*Vaccinium uliginosum*). Dabei gilt er als „Biotöpkomplex-Bewohner“ (WEIDEMANN 1995): besonnte Bestände seiner Wirtspflanze als Larvalhabitat einerseits, geeignete Nektarressourcen für die Imagines andererseits stellen die wesentlichen Bestandteile seines Lebensraumes dar. In der „klassischen“ Situation vieler Hochmoore sind diese Habitatbestandteile räumlich deutlich getrennt (s. Abb. 1, links).

Wesentlichster methodischer Ansatz waren zeitbezogene Zählungen der Präimaginalstadien (insbesondere Jungrauen) auf Flächen mit und ohne Beweidungseinfluss. Die Ergebnisse sind ausführlich in HERMANN & GRÜNEBERG (2004) dargestellt. In extensiv beweideten Flächen können demnach kleinwüchsige, sonnenexponierte Fraßpflanzen begünstigt und damit die Reproduktion/Bestandsdichte der Art erhöht werden. Eine der beweideten Probestellen (MV b, Abb. 2) wies über den gesamten Untersuchungszeitraum überdurchschnittliche Jungraupendichten und auch die insgesamt höchsten Werte auf. Hier sind die Larvalhabitate und imaginalen Saughabitate kleinräumig vernetzt (s. Abb. 1, rechts).

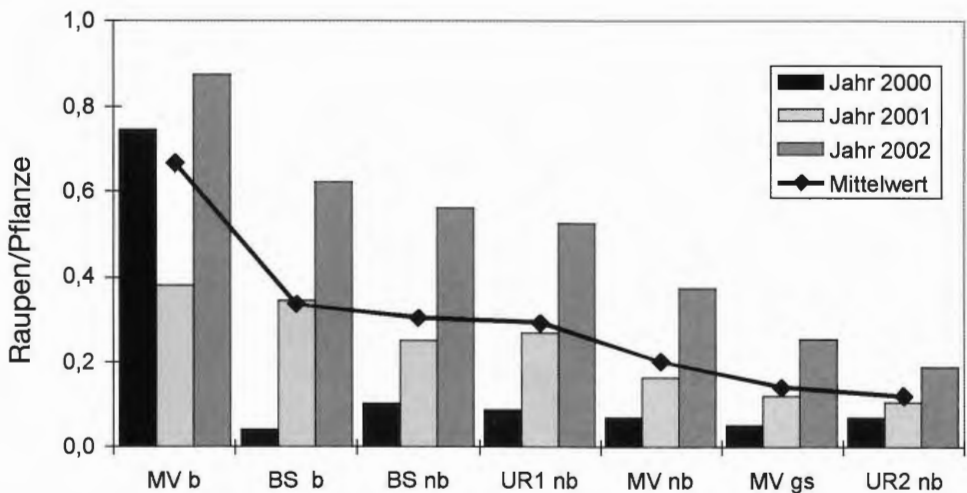


Abb. 2: Zählwerte des Hochmoor-Gelblings (*Colias palaeno*) zweier beweideter (MV b, BS b) sowie von 5 nicht beweideten Probestellen für die Untersuchungsjahre 2000 bis 2002. Dargestellt ist die durchschnittliche Eizahl pro abgesuchter Pflanze ($n > 50$ je Probestelle und Jahr. Kürzel nach Untersuchungsgebieten: b = beweidet, nb = nicht beweidet, gs = geschwendet + nicht beweidet) (aus: HERMANN & GRÜNEBERG 2004).

Moorbeweidung wurde auf Basis der Ergebnisse dann als unbedenklich oder sogar positiv für die Art bewertet, wenn die Weideintensität so „eingestellt“ ist, dass einerseits Bultkronen mit Bewuchs von Rauschbeere sowie minerotrophe Schlenken mit Saugpflanzen nebeneinander erhalten bleiben, andererseits aber einer flächigen Bewaldung oder weiteren Regenmoor-Entwicklung (als erwarteter Folge von Unterbeweidung oder Brachfallen) mit Ausfall der Larvalhabitate entgegen gewirkt wird.

Auch für die großräumige Erfassung der Art, die von GRÜNEBERG (2003) in einem rund 1.400 km² umfassenden Ausschnitt des westlichen Alpenvorlandes realisiert wurde, erwies sich die Suche nach Präimaginalstadien im Übrigen als hoch effizient.

3.2 Bringt der Neubau einer Straße erhebliche Beeinträchtigungen mit sich?

Beim geplanten Neubau einer Ortsumfahrung im Mittleren Neckarraum (Baden-Württemberg) wird ein Talhang mit Halbtrockenrasen, in dem die Trasse aus einem Tunnel kommen wird, teilweise direkt in Anspruch genommen und zerschnitten. Unter den charakteristischen, gleichzeitig wertgebenden Arten ist das Esparsetten-Widderchen (*Zygaena carniolica*) betroffen, das im Naturraum an dieser Stelle sein letztes bekanntes Vorkommen hat. Die möglichen Auswirkungen werden dargestellt und diskutiert, wobei vorrangig – im Sinne von Vermeidung und Minderung – Ansätze der Planungsoptimierung eine Rolle spielen (vgl. TRAUTNER & HERMANN 2002).

Für *Z. carniolica* werden diejenigen Flächen als Kernhabitat eingestuft, in denen Larvalnachweise gelangen. Diese beschränken sich auf den steilsten und steinigsten Hang im Süden des Gebietes. Imaginalbeobachtungen liegen jahrweise auch aus anderen Bereichen des Hanges vor.

Die Ergebnisse zeigen, dass durch eine bestimmte Trassenführung die direkte Inanspruchnahme von Flächen, die als Larvalhabitate eine Rolle spielen, weitgehend oder vollständig vermieden werden kann. Es wird daher empfohlen, eine entsprechende, relativ geringfügige Verschiebung der Trasse vorzunehmen. Die mögliche unmittelbare Zerschneidungs- bzw. Barrierewirkung auf Individuen der Art ist nur als nachrangig einzustufen.

Als besonderes Problem stellt sich aber die indirekte Folge der Zerschneidung des Talhanges dar. Dieser wird bereits seit Jahren im Rahmen eines kommunalen Projektes zur Offenhaltung mit Schafen beweidet. Bei Abtrennung des südlichen – für *Z. carniolica* essenziellen – Teilbereiches ist die Beweidung für diesen aber nicht mehr praktikabel und die Habitatqualität könnte sich dort bereits mittelfristig wesentlich verschlechtern. Eine ersatzweise Mahd der überwiegend steilen Bereiche ist nicht mit vertretbarem Aufwand leistbar. Langfristig ist als indirekte Folge des Straßenbaus mit einem Wegfall der Habitateignung und damit dem Erlöschen der Population von *Z. carniolica* zu rechnen, sofern nicht Maßnahmen ergriffen werden können, um die Beweidung des südlich der neuen Trasse gelegenen Hangbereiches aufrecht zu erhalten.

Ziel der Planungsoptimierung muss deshalb sein, dass die Schafe über die Trasse gelangen können, ohne dadurch Verkehrsgefährdungen zu verursachen. Dies kann durch Schaffung eines offenen Korridors (Ausstockung von Wald) und die trassennahe Errichtung stabiler Weidezäune am Oberhang oberhalb des zukünftigen Tunnelmundes erreicht werden. Unter zusätzlicher Berücksichtigung einzelner weiterer Begleitmaßnahmen ist das geplante Straßenbauvorhaben ohne erhebliche Beeinträchtigungen der Population des Esparsetten-Widderchens realisierbar.

3.3 Wie lassen sich mögliche Bestandsveränderungen dokumentieren (und später bewerten)?

In Naturschutzgebieten des Donautals an der Grenze von Baden-Württemberg zu Bayern sind umfangreiche Wiedervernässungsmaßnahmen geplant, deren Ziel die Wiederherstellung der ursprünglichen hydrologischen Verhältnisse in den einstigen Niedermoorgebieten sowie die Förderung der hierfür typischen Vegetation und Fauna ist. Innerhalb des Planungsgebietes sind allerdings aktuell auf großen Flächen trockene Magerrasen ausgebildet, die seit langem für ihre besondere und bedeutsame Fauna bekannt sind. Hierunter

findet sich u. a. mit dem Zweibrütigen Würfeldickkopffalter *Pyrgus armoricanus* eine bundesweit als vom Aussterben bedroht (s. PRETSCHER 1998) eingestufte Art.

Da die Erhaltung ihres Bestandes im Raum – trotz Wiedervernässung – ein wichtiges Ziel darstellt, sollte die Grundlage für ein Monitoring sowie gegebenenfalls für die Umsetzung gezielter Artenschutzmaßnahmen geliefert werden. Insoweit handelte es sich noch nicht um eine Bewertungsaufgabe, sondern die Bereitstellung von Daten und einer anwendbaren Erfassungsmethodik für zukünftige Bewertungen. Dies erfolgte durch eine entsprechende Kartierung (s. HERMANN & STEINER 2004). Hierfür wurde die Präsenz der Art auf Basis eines 100 × 100 m-Rastergitters, das über das Gesamtuntersuchungsgebiet gelegt wurde, dokumentiert. Der methodische Ansatz beinhaltete eine Kombination der Erfassung von Imagines und Präimaginalstadien. Die einzelnen Rasterfelder wurden zunächst auf das Vorhandensein der artspezifischen Larvalhabitat-Strukturen (Vorkommen der Raupennahrungspflanze *Potentilla reptans*) auf trockenen und zugleich mit nur lückiger oder niedrigwüchsiger Vegetation bewachsenen Standorten überprüft. Alle entsprechenden Rasterfelder wurden dann zur Hauptflugzeit der zweiten Generation nach Faltern abgesucht und der entsprechende Termin phänologisch geeicht. Diejenigen Rasterfelder mit potenziell geeignetem Larvalhabitat, in denen kein Nachweis gelang, wurden an zwei späteren Terminen gezielt auf Eier und Jungraupe überprüft (erfolgsorientierte Suche mit Maximalzeit von 20 min. pro Rasterfeld).

Mittels der angewandten Methodenkombination kann auf Basis des festgesetzten Rasters ein relativ genaues Bild der aktuellen Verbreitung von *Pyrgus armoricanus* dargestellt werden (s. Abb. 3). Insgesamt wurden 109 aktuell besetzte Rasterfelder festgestellt (Rasterfrequenz 30 % bezogen auf das Gesamtgebiet). Das verfügbare Habitatangebot wird von *Pyrgus armoricanus* zu einem großen Teil ausgeschöpft. Art-Nachweise gelangen auf 76 % der Rasterfelder mit potenziellen Habitaten, davon rund 50 % „nur“ präimaginal. Die

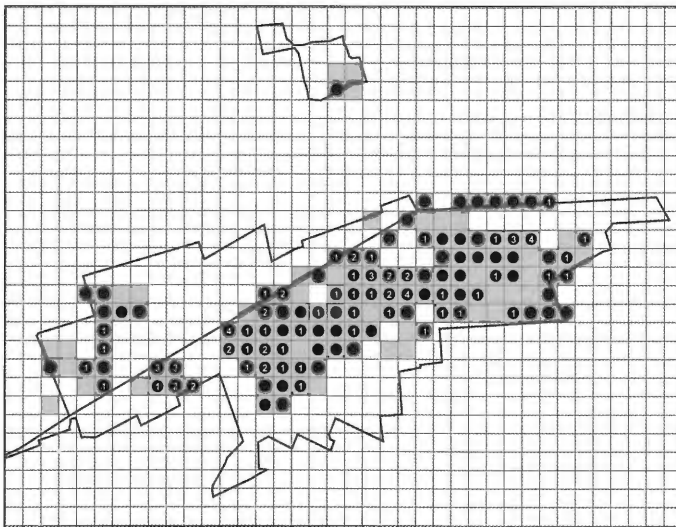


Abb. 3: Nachweise des Zweibrütigen Würfeldickkopffalters (*Pyrgus armoricanus*) auf 100 × 100 m Rasterfeldern in einem Untersuchungsgebiet des Schwäbischen Donaumooses. Rasterfelder mit Vorkommen potenziell geeigneter Habitatstrukturen sind grau unterlegt. ● = Rasterfeld mit Nachweis. Ohne Zahl = ausschließliche Ei- oder Raupennachweis; Zahleneinträge = Anzahl der beobachteten Imagines (vereinfacht aus HERMANN & STEINER 2004).

Suche der witterungsunabhängig nachweisbaren Eier und Jungraupen der 2. Generation ist für *P. armoricanus* nach heutigem Kenntnisstand eine hervorragende qualitative Nachweismethode. Bei Folgeuntersuchungen im Rahmen des Monitoring sollte vorrangig die Anzahl besetzter Rasterfelder als Vergleichsmaß einer Bewertung (positive oder negative Bestandsentwicklung, gegebenenfalls zu ziehende Konsequenzen) herangezogen werden.

4 Bewertung im Kontext mit der Umsetzung der Konvention zur Erhaltung der biologischen Vielfalt sowie dem europäischen Netzwerk Natura 2000

4.1 Erhaltung der biologischen Vielfalt

Belange der Biodiversität – darunter die Komponente Artenvielfalt – sind im Rahmen der Umsetzung des Übereinkommens über die biologische Vielfalt (*Convention on Biological Diversity*, CBD) u. a. in der Umweltverträglichkeitsprüfung (UVP) zu berücksichtigen. Hierfür werden auch in Deutschland entsprechende spezifische rechtliche Grundlagen und Rahmenbedingungen zu schaffen sein (vgl. UMWELTBUNDESAMT UND TECHNISCHE UNIVERSITÄT BERLIN 2003).

Der Prüfgegenstand „Artenvielfalt“ sollte dabei im Rahmen der UVP als naturraum- und lebensraumtypische Artenvielfalt vor dem Hintergrund des jeweiligen lokalen Standortpotenzials interpretiert werden, wobei die vorkommenden Arten i.d.R. auch langfristig lebensfähige Elemente des Lebensraumes bilden können sollten, dem sie angehören (TRAUTNER 2003). Als wesentlicher methodischer Ansatz hierzu wurde formuliert, dass sich die Erfassung der Artenvielfalt im Rahmen der UVP darauf konzentrieren sollte, die Artenvielfalt ausgewählter taxonomischer Artengruppen mit vollständiger oder weitestgehender Bestimmung auf Artebene zu registrieren. Für diese ausgewählten Gruppen ist insbesondere ein für eine weitere Bewertung und Wirkungsprognose erforderlicher guter Kenntnisstand (u. a. betreffend Biologie und Habitatbindung) erforderlich. Weitere Ausführungen hierzu finden sich bei TRAUTNER (2003).

Diesen Voraussetzungen entsprechen Tagfalter und Widderchen in besonderem Maße. Sie sind zudem für viele Lebensraumtypen bereits derzeit als relevante Indikatorgruppe in Naturschutz- und Eingriffsplanungen belegt. Insofern ist davon auszugehen, dass sie auch im Rahmen der Erfassung und Bewertung der Artenvielfalt – und der Prüfung deren möglicher Beeinträchtigung durch ein Projekt im Rahmen einer UVP – eine wichtige Rolle spielen werden.

Wesentliche Grundlage für eine gute und nachvollziehbare Bewertung der „Artenvielfalt“ sind insbesondere Referenzlisten charakteristischer Arten auf Biotoptypen- und Naturraumebene (s. Beispiel in Tab. 1), um „Erwartungswerte“ zu präzisieren. Diese werden einerseits für die Skalierung der Bedeutung betroffener Flächen im nationalen, regionalen oder lokalen Kontext, andererseits für die Wirkungsprognose benötigt. Wie bei TRAUTNER (2003) ausgeführt, kann die Ausarbeitung solcher Referenzlisten in einem ersten Schritt als Experteneinschätzung vorgenommen und gegebenenfalls in der Folge durch umfangreiche Datenanalysen verbessert werden. Für den lokalen Vergleich können die im Rahmen eines jeweiligen Projektes erhobenen Daten dienen. Eine Skalierung mit Kriterien (u.a.: Wann kann von überdurchschnittlicher Artenvielfalt gesprochen werden? Veränderungen welchen Ausmaßes sind als erheblich einzustufen?) wird ebenfalls erforderlich.

Tab. 1: Referenzliste der Charakterarten (■) und biotoptypischen Begleitarten (□) der Tagfalter- und Widderchenfauna von Kalkmagerrasen der Naturräume Schwäbische Alb und Tauberland in Baden-Württemberg auf Basis einer Experteneinschätzung. Die in einem konkreten Projekt ermittelten Artenspektren können hinsichtlich ihres prozentualen "Erfüllungsgrades" skaliert werden. Das vollständige Artenspektrum ist in einzelnen Untersuchungsflächen nicht zu erwarten (aus: TRAUTNER 2003).

Artname		Schw. Alb	Tauberland
Heide-Grünwiderchen	(<i>Rhagades pruni</i>)	-	■
Flockenblumen-Grünwiderchen	(<i>Adscita globulariae</i>)	■	■
Skabiosen-Grünwiderchen	(<i>Adscita notata</i>)	■	-
Sonnenröschen-Grünwiderchen	(<i>Adscita geryon</i>)	■	■
Thymian-Widderchen	(<i>Zygaena purpuralis</i>)	■	■
Bibernell-Widderchen	(<i>Zygaena minos</i>)	■	■
Esparsetten-Widderchen	(<i>Zygaena carniolica</i>)	■	■
Beilfleck-Widderchen	(<i>Zygaena loti</i>)	□	□
Kleines Fünffleck-Widderchen	(<i>Zygaena viciae</i>)	□	□
Veränderliches Widderchen	(<i>Zygaena ephialtes</i>)	-	□
Hufeisenklee-Widderchen	(<i>Zygaena transalpina</i>)	■	■
Sechsfleck-Widderchen	(<i>Zygaena filipendulae</i>)	□	□
Klee-Widderchen	(<i>Zygaena lonicerae</i>)	□	□
Roter Würfel-Dickkopffalter	(<i>Spialia sertorius</i>)	■	■
Kleiner Würfel-Dickkopffalter	(<i>Pyrgus malvae</i>)	□	□
Sonnenröschen-Würfel-Dickkopffalter	(<i>Pyrgus alveus</i> agg.)	■	-
Schwarzbrauner Würfel-Dickkopffalter	(<i>Pyrgus serratalae</i>)	■	-
Spätsommer-Würfel-Dickkopffalter	(<i>Pyrgus cirsii</i>)	■	-
Leguminosen-Dickkopffalter	(<i>Erynnis tages</i>)	□	□
Mattscheckiger Braun-Dickkopffalter	(<i>Thymelicus acteon</i>)	□	□
Komma-Dickkopffalter	(<i>Hesperia comma</i>)	■	■
Apollofalter	(<i>Parnassius apollo</i> ssp. <i>suevicus</i>)	■	-
Schwalbenschwanz	(<i>Papilio machaon</i> ssp. <i>gorganus</i>)	□	□
Segelfalter	(<i>Iphiclidides podalirius</i>)	■	■
Leguminosen-Weißlinge	(<i>Leptidea sinapis/realii</i>)	□	□
Weißklee-Gelbling	(<i>Colias hyale</i>)	□	□
Hufeisenklee-Gelbling	(<i>Colias alfacariensis</i>)	■	■
Kreuzdorn-Zipfelfalter	(<i>Satyrrium spini</i>)	■	■
Kleiner Schlehen-Zipfelfalter	(<i>Satyrrium acaciae</i> ssp. <i>nostras</i>)	■	■
Grüner Zipfelfalter	(<i>Callophrys rubi</i>)	□	□
Zwerg-Bläuling	(<i>Cupido minimus</i>)	■	■
Alexis-Bläuling	(<i>Glaucopsyche alexis</i>)	-	■
Schwarzfleckiger Ameisen-Bläuling	(<i>Glaucopsyche arion</i>)	■	■
Kreuzenzian-Ameisen-Bläuling	(<i>Glaucopsyche rebeli</i>)	■	■
Graublauer Bläuling	(<i>Scotitantides baton</i>)	■	-
Argus-Bläuling	(<i>Plebeius argus</i>)	□	□ ¹
Kronwicken-Bläuling	(<i>Plebeius argyrognomon</i>)	-	■
Kleiner Sonnenröschen-Bläuling	(<i>Polyommatus agestis</i>)	□	□
Großer Sonnenröschen-Bläuling	(<i>Polyommatus artaxerxes</i> ssp. <i>hercynica</i>)	■	■
Storchschnabel-Bläuling	(<i>Polyommatus eumedon</i>)	□	□
Weißdolch-Bläuling	(<i>Polyommatus damon</i>)	■	-
Rotklee-Bläuling	(<i>Polyommatus semiargus</i>)	□	□
Silbergrüner Bläuling	(<i>Polyommatus coridon</i>)	■	■
Himmelblauer Bläuling	(<i>Polyommatus bellargus</i>)	■	■
Zahnflügel-Bläuling	(<i>Polyommatus daphnis</i>)	-	■

Artname		Schw. Alb	Tauberland
Wundklee-Bläuling	(<i>Polyommatus dorylas</i>)	■	-
Esparetten-Bläuling	(<i>Polyommatus theristes</i>)	■	■
Schlüsselblumen-Würfelfalter	(<i>Hamearis lucina</i>)	□	□
Großer Perlmutterfalter	(<i>Argynnis aglaja</i>)	■	■
Mittlerer Perlmutterfalter	(<i>Argynnis niobe</i>)	■	-
Silbriger Perlmutterfalter	(<i>Issoria lathonia</i>)	□	□
Mädesüß-Perlmutterfalter	(<i>Brenthis ino</i>)	□ ²	-
Magerrasen-Perlmutterfalter	(<i>Boloria dia</i>)	■	■
Wegerich-Scheckenfalter	(<i>Melitaea cinxia</i>)	-	■
Flockenblumen-Scheckenfalter	(<i>Melitaea phoebe</i>)	-	■
Roter Scheckenfalter	(<i>Melitaea didyma</i>)	■	■
Baldrian-Scheckenfalter	(<i>Melitaea diamina</i>)	□	□
Wachtelweizen-Scheckenfalter	(<i>Melitaea athalia</i>)	□	□ ¹
Östlicher Scheckenfalter	(<i>Melitaea britomartis</i>)	■	-
Westlicher Scheckenfalter	(<i>Melitaea parthenoides</i>)	■	-
Ehrenpreis-Scheckenfalter	(<i>Melitaea aurelia</i>)	■	■
Blauschwarzer Eisvogel	(<i>Limenitis reducta</i> ssp. <i>schiffermülleri</i>)	□	-
Mauerfuchs	(<i>Lasiommata megera</i>)	-	□
Braunauge	(<i>Lasiommata maera</i>)	□	-
Kleines Wiesenvögelchen	(<i>Coenonympha pamphilus</i>)	□	□
Weißbindiges Wiesenvögelchen	(<i>Coenonympha arcania</i>)	□	□
Rotbraunes Wiesenvögelchen	(<i>Coenonympha glycerion</i>)	■	□ ¹
Großes Ochsenauge	(<i>Maniola jurtina</i>)	□	□
Graubindiger Mohrenfalter	(<i>Erebia aethiops</i>)	□	□
Rundaugen-Mohrenfalter	(<i>Erebia medusa</i>)	□	□
Ockerbindiger Samtfalter	(<i>Hipparchia semele</i>)	■	-
Berghexe	(<i>Chazara briseis</i> ssp. <i>interjecta</i>)	■	-
Schachbrett	(<i>Melanargia galathea</i>)	□	□
Charakteristische Arten (Anzahl)	■	37	29
Begleitarten (Anzahl)	□	28	28

¹ Aktuelles Vorkommen im Naturraum fraglich

² Auf der Schwäbischen Alb sind mehrere Populationen in brachgefallenen Kalkmagerrasen bekannt, die den Kleinen Wiesenknopf (*Sanguisorba minor*) als Wirtspflanze nutzen.

Es liegt auf der Hand, dass bei der Erfassung und Bewertung am Maßstab solcher Referenzlisten (wie auch bei ihrer Erstellung) die Berücksichtigung von Präimaginalhabitaten und der methodische Ansatz der Suche nach Präimaginalstadien einen großen Anteil haben müssen. Dies wird bereits durch einen Abgleich der hier als Beispiel gezeigten Referenzliste mit der Liste derjenigen Arten, die besonders gut bzw. mehr oder weniger ausschließlich präimaginal erfassbar sind (s. HERMANN 1998, 1999) deutlich und ist auch auf andere Lebensraumtypen übertragbar.

4.2 Natura 2000

Das europäische Netzwerk Natura 2000 beinhaltet (oder wird beinhalten) u. a. Schutzgebiete, die von den Mitgliedstaaten der Europäischen Union nach den Maßgaben der Fauna-Flora-Habitat-Richtlinie (kurz: FFH-Richtlinie; DER RAT DER EUROPÄISCHEN GEMEINSCHAFTEN 1992) ausgewiesen wurden. Nach Art. 2 hat diese Richtlinie zum Ziel, „zur Sicherung der Artenvielfalt durch die Erhaltung der natürlichen Lebensräume sowie der wildlebenden Tiere und Pflanzen im europäischen Gebiet der Mitgliedstaaten, für das der Vertrag Geltung hat, beizutragen“.

Hierbei steht die Bewahrung oder Wiederherstellung eines günstigen Erhaltungszustandes der natürlichen Lebensräume und wildlebenden Tier- und Pflanzenarten von gemeinschaftlichem Interesse (definiert in den entsprechenden Anhängen der Richtlinie) im Vordergrund (s. a. BNatSchG § 10 Abs. 9), für die Maßnahmen zu treffen sind.

Die entsprechenden Regelungen der Richtlinie und ihre Umsetzung in nationales Recht sowie Ausführungsvorschriften u. a. haben Relevanz für:

- Pflege- und Entwicklungsmaßnahmen (Management) vor dem Hintergrund der gebietsbezogenen Erhaltungsziele;
- die Beurteilung von Beeinträchtigungen durch Projekte oder Pläne (gebietsbezogene FFH-Verträglichkeitsprüfung);
- das Monitoring des Erhaltungszustandes.

Primäre Objekte des gebietsbezogenen Schutzes sind:

- Arten von gemeinschaftlichem Interesse (Anhang II der FFH-Richtlinie);
- Natürliche Lebensräume von gemeinschaftlichem Interesse (Anhang I der FFH-Richtlinie).

Auf beiden Ebenen spielen Tagfalter (Widderchen nur auf Ebene der Lebensraumtypen) eine wichtige Rolle. Auf der ersten Ebene – der Arten von gemeinschaftlichem Interesse – ist dies offensichtlich und allgemein bekannt, da mehrere in Deutschland vorkommende Tagfalterarten in Anhang II der Richtlinie aufgeführt sind, darunter der Dunkle Wiesenknopf-Ameisenbläuling (*Maculinea nausithous*) und der Goldene Scheckenfalter (*Euphydryas aurinia*). Auf diese Ebene wird im Folgenden nicht näher eingegangen. An dieser Stelle nur der Hinweis darauf, dass im Zuge der EU-Osterweiterung auch in Deutschland vorkommende Schmetterlingsarten neu in den Anhang II aufgenommen wurden (s. BALZER et al. 2004).

Weit weniger bekannt ist allerdings, dass Arten auch im Zusammenhang mit den Lebensraumtypen des Anhangs I der FFH-Richtlinie von großer Bedeutung sind. Hierbei spielt der bereits angesprochene Begriff und die Definition des *günstigen Erhaltungszustandes* eine zentrale Rolle. Denn nach Artikel 1 der FFH-Richtlinie ist es dafür, dass der Erhaltungszustand eines natürlichen Lebensraumes als günstig erachtet wird, auch erforderlich, dass „der Erhaltungszustand *der für ihn charakteristischen Arten* im Sinne des Buchstaben i) [Anm.: hier wiederum des Art. 1 der Richtlinie, s.u.] günstig ist“.

Jener Buchstabe i) der Richtlinie definiert den Erhaltungszustand einer Art (die Gesamtheit der Einflüsse, die sich langfristig auf die Verbreitung und die Größe der Populationen der betreffenden Arten in dem in Artikel 2 bezeichneten Gebiet auswirken können) und die Kriterien, wann dieser als „günstig“ betrachtet werden kann, nämlich wenn (Zitate):

- aufgrund der Daten über die Populationsdynamik der Art anzunehmen ist, dass diese Art ein lebensfähiges Element des natürlichen Lebensraumes, dem sie angehört, bildet und langfristig weiterhin bilden wird;
- das natürliche Verbreitungsgebiet dieser Art weder abnimmt noch in absehbarer Zeit vermutlich abnehmen wird und
- ein genügend großer Lebensraum vorhanden ist und wahrscheinlich weiterhin vorhanden sein wird, um langfristig ein Überleben der Populationen dieser Art zu sichern.

Hiermit werden vergleichsweise hohe Anforderungen an den günstigen Erhaltungszustand charakteristischer Arten in natürlichen Lebensräumen gestellt, die dem Grunde nach gleich hoch sind wie diejenigen an den Erhaltungszustand von Arten des Anhangs II in einem FFH-Gebiet. Allerdings ist dieser Rahmen sicherlich etwas zu relativieren, da charakteristische Arten und ihr Erhaltungszustand nicht primäres Schutzobjekt, sondern i.e.S. wiederum Indikatoren für die Funktion des Lebensraumes darstellen. Nichtsdestoweniger

kommt dem Erhaltungszustand der charakteristischen Arten eine bedeutende Rolle im Zielsystem und Management von Gebieten des europäischen Netzwerkes Natura 2000 zu.

Für die Definition „charakteristischer Arten“ im Sinne der FFH-Richtlinie ist zu berücksichtigen (vgl. auch BERNOTAT 2003, LAMBRECHT et al. 2004):

- Es handelt sich dabei um Arten, anhand derer die konkrete Ausprägung eines natürlichen Lebensraums in einem Gebiet von gemeinschaftlicher Bedeutung und nicht nur ein Lebensraumtyp im Allgemeinen charakterisiert wird.
- Charakteristische Arten beziehen sich auf gegebenenfalls breite und regional differierende Artenspektren naturraum- und lokal bedingter Eigenart (s. a. Art. 2 Abs. 3 FFH-Richtlinie).
- Voraussetzung für die Einstufung als charakteristische Art ist, dass die betreffende Art im jeweiligen Lebensraumtyp einen gewissen Vorkommensschwerpunkt aufweist bzw. der Lebensraumtyp zur Erhaltung ihrer Populationen einen wesentlichen Beitrag leistet.
- Im Bestand gefährdete oder funktional für den Lebensraum besonders bedeutsame Arten sind von besonderem Interesse.

Es ist offensichtlich, dass hier starke Bezüge zur allgemeinen Sicherung der biologischen Vielfalt (s. Kap. 4.1), die sich nicht nur auf Schutzgebiete beschränken kann, bestehen. Dies wird bereits durch die Formulierung in Art. 2 der FFH-Richtlinie zum Ausdruck gebracht. Insoweit kann das Konzept der „Referenzlisten“ (s. Kap. 4.1 und Tab. 1) auch im Kontext von Natura 2000 angewendet werden, hier mit speziellem Bezug zu den Lebensraumtypen des Anhangs I.

Zunächst ist eine Auswertung vorzunehmen, für welche Lebensraumtypen des Anhangs I der FFH-Richtlinie Tagfalter und Widderchen als Gruppen mit charakteristischen Arten eine besondere Bedeutung zukommt. Dann können entsprechende Referenzlisten erarbeitet werden, für die im Einzelfall gebietspezifische Besonderheiten hinzutreten. Im Weiteren stellen sich dann v. a. die folgenden Fragen:

- Welche charakteristischen Tagfalter-/Widderchenarten von Lebensraumtypen sind durch allgemeine Bewertungskriterien in Lebensraumtypen bereits hinreichend oder eben nicht repräsentiert?
- Bei welchen Arten können innerhalb von Gebieten räumlich differenzierte Prioritäten bezüglich Schutz und Entwicklung von Lebensraumtypen erwartet werden? (Voraussetzung kann in diesem Zusammenhang auch die Initiierung oder der Erhalt spezifischer Prozesse, die notwendige Habitatstrukturen erzeugen, sein)
- Von welchen Arten sollten gegebenenfalls spezifische Vorgaben für Art, Zeitpunkt oder Dauer von Erhaltungs- und Entwicklungsmaßnahmen abgeleitet werden?
- Welche Wirkfaktoren im Rahmen der FFH-Verträglichkeitsprüfung von Plänen und Projekten sind bezüglich Tagfalter/Widderchen gegebenenfalls im Besonderen zu berücksichtigen (und in welchen Lebensraumtypen)?

Ein Fokus sollte zunächst auf solche Arten gelegt werden, bei denen die spezifischen Habitate von gängigen (auch im Naturschutz noch verbreiteten) Vorstellungen des Zielzustandes eines Lebensraums abweichen: z.B. Störstellen mit offenem Boden in Halbtrockenrasen; Kahlhiebe, Lichtungen oder Sturmwurf in Wäldern (vgl. auch TRAUTNER 2000).

Hierbei spielen die Präimaginalhabitate wiederum eine besondere Rolle, z.B. bei Arten wie dem Komma-Dickkopffalter (*Hesperia comma*) in Magerrasen. Beiträge in diesem Band liefern hierzu gute Beispiele (u. a. FARTMANN 2006).

Für Waldlebensraumtypen kann die Bedeutung spezifischer Strukturen exemplarisch am Schwarzen Apollo (*Parnassius mnemosyne*) dargestellt werden. Er ist zu den charakteristischen Arten des prioritären Lebensraumtyps 9180 „Schlucht- und Hangmischwälder

(*Tilio-Acerion*)“ des Anhangs I der FFH-Richtlinie zu rechnen und ist gleichzeitig durch seine Aufnahme in Anhang IV streng geschützt, allerdings nicht selbst bzw. direkt für die Ausweisung von FFH-Gebieten relevant (da nicht gleichzeitig in Anhang II der Richtlinie geführt). Der als Raupe oligophag an Lerchensporn-Arten (*Corydalis cava* und *C. intermedia*) gebundene Schwarze Apollo profitiert allerdings keineswegs von den ausgedehnten Lerchensporn-Beständen im Inneren von Schluchtwäldern mit geschlossener Kronenschicht. Sein Habitat stimmt also nicht mit dem Optimum der Fraßpflanze und dem vielfach propagierten „Leitbild“ eines dauerhaften Hochwaldes mit Naturverjüngung überein. Vielmehr ist er (bei zusätzlichem ausreichenden Nektarangebot für die Imagines) an besonnte Bestände seiner Wirtspflanze als Larvalhabitat gebunden, wie sie sich – bei gleichzeitig luftfeuchter Lage – nur in stark aufgelichteten Beständen, auf Sturmwürfen, Kahlhieben oder in direkter Waldrandlage bei entsprechender Durchsonnung vorfinden. Entsprechende Strukturen sind in einem forstlichen Management derjenigen Wälder, in denen die Art vorkommt oder Besiedlungspotenzial hat (gerade auch innerhalb von Natura-2000-Gebieten), zwingend zu berücksichtigen und ihr Angebot in flächenhaft und qualitativ ausreichendem Umfang zu gewährleisten. Dies steht auch keinesfalls im Widerspruch zum Erhalt des Lebensraumtyps: Denn zu diesem gehört eine hinreichende strukturelle Vielfalt und Vielfalt an Sukzessionsstadien, um die ihm eigene und spezifische Biodiversität zu sichern – unter Einschluss des Schwarzen Apollos.

5 Schlussbemerkung und Dank

Im Rahmen dieses kurzen Beitrages war keine umfassende Abhandlung des Themas Bewertung möglich. Vielmehr wurden einige Beispiele vorgestellt und auf die wichtigen Arbeitsfelder im Zusammenhang mit der Sicherung der biologischen Vielfalt sowie dem europäischen Schutzgebietssystem Natura 2000 hingewiesen, bei denen Tagfalter und Widderchen eine besondere Bedeutung zukommt. Darüber hinaus sind sicherlich noch Fragen des besonderen Artenschutzes (eine Reihe von Tagfalter- und Widderchenarten ist nach dem BNatSchG streng geschützt, der Großteil besonders geschützt) sowie der Bewertung möglicher Folgen der Ausbringung gentechnisch veränderter Organismen (GVO) von hoher Aktualität, auf die hier jedoch nicht eingegangen werden konnte. Mein Dank gilt in erster Linie meinen Kollegen Gabriel Hermann und Roland Steiner für die gute Zusammenarbeit und intensive Diskussionen zum Thema Bewertung sowie den damit zusammenhängenden spezifischen Fragen bei Tagfaltern und Widderchen.

Die in Kap. 3 dargestellten Beispiele entstammen dem Forschungsvorhaben „Allmendeweide als alternatives Nutzungskonzept für gefährdete offene und halboffene Landschaften“, finanziert vom Bundesministerium für Bildung und Forschung (BMBF), FKZ 01LN0005, einem Gutachten erarbeitet im Auftrag des Stadtplanungsamtes der Stadt Sindelfingen sowie einer Studie, die im Auftrag der ARGE Schwäbisches Donaumoos (Riedheim) erstellt wurde.

6 Literatur

- BALZER, S., SCHRÖDER, E. & A. SSYMANK (2004): Ergänzung der Anhänge zur FFH-Richtlinie auf Grund der EU-Osterweiterung. – *Natur und Landschaft* 79 (4): 145–151.
- BERNOTAT, D. (2003): FFH-Verträglichkeitsprüfung - Fachliche Anforderungen an die Prüfungen nach § 34 und § 35 BNatSchG. – UVP-report 17 (Sonderheft zum UVP-Kongress 2002): 17–26.
- BERNOTAT, D., JEBRAM, J., GRUEHN, D., KAISER, T., KRÖNERT, R., PLACHTER, H., RÜCKRIEM, C. & A. WINKELBRANDT (2002): 7.5 Gelbdruck „Bewertung“. In: PLACHTER, H., BERNOTAT, D., MÜSSNER,

- R. & U. RIECKEN: Entwicklung und Festlegung von Methodenstandards im Naturschutz. – Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz **70**: 357–407.
- DER RAT DER EUROPÄISCHEN GEMEINSCHAFTEN (1992): Richtlinie 92/43/EWG des Rates vom 21. Mai 1992 zur Erhaltung der natürlichen Lebensräume sowie der wildlebenden Tiere und Pflanzen (ABl. L 206 vom 22.07.1992, S. 7 ff.), zuletzt geändert durch die Verordnung (EG) Nr. 1882/2003 des Europäischen Parlaments und des Rates vom 29. September 2003 (Abl. L 284, S. 1 ff.). – CONSLEG: 1992L0043 – 01/05/2004 (Konsolidierter Text hergestellt mit dem System CONSLEG des Amtes für amtliche Veröffentlichungen der Europäischen Gemeinschaften).
- FARTMANN, T. (2006): Welche Rolle spielen Störungen für Tagfalter und Widderchen? In: FARTMANN, T. & G. HERMANN (Hrsg.): Larvalökologie von Tagfaltern und Widderchen in Mitteleuropa. – Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde **68** (3/4): 259–270.
- GRÜNEBERG, G. (2003): Einfluss von Flächengröße, Isolation und Habitatqualität auf die Verbreitung und Populationsdynamik des Hochmoor-Gelblings *Colias palaeno* (Linnaeus, 1761) (Lepidoptera, Pieridae) im bayerischen Alpenvorland. – Dipl.-Arb. Inst. f. Landschaftsökologie, Univ. Münster.
- HERMANN, G. (1998): Erfassung von Präimaginalstadien bei Tagfaltern. Ein notwendiger Standard für Bestandsaufnahmen zu Planungsvorhaben. – Naturschutz und Landschaftsplanung **30** (5): 133–142.
- HERMANN, G. (1999): Methoden der qualitativen Erfassung von Tagfaltern. In: SETTELE, J., FELDMANN, R. & R. REINHARDT (Hrsg.): Die Tagfalter Deutschlands. – Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart: 124–143.
- HERMANN, G. (2006): Präimaginalstadien-Suche als Nachweismethode für Tagfalter – Rahmenbedingungen, Chancen, Grenzen. In: FARTMANN, T. & G. HERMANN (Hrsg.): Larvalökologie von Tagfaltern und Widderchen in Mitteleuropa. – Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde **68** (3/4): 223–231.
- HERMANN, G. & C. GRÜNEBERG (2004): Reaktion ausgewählter Arten bei verschiedenen Nutzungseinflüssen. 5.5.4.4 Hochmoor-Gelbling (*Colias palaeno*). In: LEDERBOGEN, D., ROSENTHAL, G., SCHOLLE, D., TRAUTNER, J., ZIMMERMANN, B. & G. KAULE (2004): Allmendweiden in Südbayern – Naturschutz durch landwirtschaftliche Nutzung. – Angewandte Landschaftsökologie **62**: 307–311.
- HERMANN, G. & R. STEINER (2004): Kartierung von *Pyrgus armoricanus* und *Pseudophilotes baton* in Naturschutzgebieten des Schwäbischen Donaumooses. – Im Auftrag der ARGE Schwäbisches Donaumoos e. V.
- KAULE, G. (1991): Arten- und Biotopschutz. 2. Aufl. – Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- LAMBRECHT, H., TRAUTNER, J., KAULE, G. & E. GASSNER (2004): Ermittlung von erheblichen Beeinträchtigungen im Rahmen der FFH-Verträglichkeitsuntersuchung. FuE-Vorhaben im Rahmen des Umweltforschungsplanes des Bundesministeriums für Umwelt, Naturschutz und Reaktorsicherheit im Auftrag des Bundesamtes für Naturschutz - FKZ 801 82 130 [unter Mitarb. von M. RAHDE u.a.]. – Endbericht: 316 S. – Hannover, Filderstadt, Stuttgart, Bonn, April 2004.
- LEDERBOGEN, D., ROSENTHAL, G., SCHOLLE, D., TRAUTNER, J., ZIMMERMANN, B. & G. KAULE (2004): Allmendweiden in Südbayern – Naturschutz durch landwirtschaftliche Nutzung. – Angewandte Landschaftsökologie **62**: 1–469.
- PRETSCHER, P. (1998): Rote Liste der Großschmetterlinge (Macrolepidoptera). (Bearbeitungsstand: 1995/96). In: BUNDESAMT FÜR NATURSCHUTZ (Hrsg.): Rote Liste gefährdeter Tiere Deutschlands. – Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz **55**: 87–118.
- TRAUTNER, J. (2000): Naturschutzfachliche Bewertung mit wirbellosen Tierarten. In: KURZ, H. & A. HAACK (Hrsg.): Aktuelle Bewertungssysteme in der naturschutzfachlichen Planung. – VSÖ-Publikationen **4**: 33–55.
- TRAUTNER, J. (2003): Biodiversitätsaspekte in der UVP mit Schwerpunkt auf der Komponente „Artenvielfalt“. – UVP-report **17** (3/4): 155–163.
- TRAUTNER, J. & G. HERMANN (2002): Nordumfahrung Sindelfingen-Darmsheim. Tierökologischer Fachbeitrag zur UVS. – Im Auftrag der Stadt Sindelfingen, Stadtplanungsamt (unveröffentlicht).
- UMWELTBUNDESAMT & TECHNISCHE UNIVERSITÄT BERLIN (2003): National Expert Workshop: Further

development of the draft guidelines for incorporating biodiversity-related issues into environmental impact assessment legislation and/or process and strategic environmental assessment (UNEP/CBD/COP/6/VIIA). 31 March 2003 – 01 April 2003 Berlin, Germany.

WEIDEMANN, H.J. (1995): Tagfalter: beobachten, bestimmen. 2. Auflage. – Naturbuch-Verlag, Augsburg.

www.wikipedia.com – letztmalig abgerufen am 07.05.2005.

Anschrift des Verfassers:

Jürgen Trautner
Arbeitsgruppe für Tierökologie und Planung
Johann-Strauß-Straße 22
D-70794 Filderstadt
E-Mail: info@tieroekologie.de
Internet: www.tieroekologie.de



Hafner, S. (2006): Einfluss der Bewirtschaftung auf die Besiedlung von Habitaten durch die Flockenblumen-Grünwiderchen *Jordanita globulariae* und *J. notata*. – In: Fartmann, T. & G. Hermann (Hrsg.) (2006): Larvalökologie von Tagfaltern und Widderchen in Mitteleuropa. Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde. Heft 68 (3/4): 309–322.

Einfluss der Bewirtschaftung auf die Besiedlung von Habitaten durch die Flockenblumen-Grünwiderchen *Jordanita globulariae* und *J. notata*

Stefan Hafner, Löffingen

Abstract: Impact of land use on patch occupancy in the forester moths *Jordanita globulariae* and *J. notata*.

In two calcareous grassland regions in the “Alb-Wutach Gebiet” in southern Baden-Wuerttemberg the impact of different management types on the forester moths *Jordanita notata* and *J. globulariae* (Zygaenidae: Procridinae) was studied. The larvae of both species live on Knapweeds (*Centaurea jacea*, *C. scabiosa*). Forester densities were measured by means of the feeding damage of old larvae. Survivorship of immature stages were decisively influenced by the timing of mowing. Mowing in the first half of July causes high mortality, which can even lead to extinction at that particular site. Higher survival rates were ascertained at sites with mowing by the second decade of June or from mid August onwards. High reproduction success was detected on abandoned nutrient-poor grassland with high abundance of the host plants *Centaurea jacea* and *C. scabiosa*, respectively. The change of mowing tolerance during the growing season is due to the differences in sensitivity of the different preimaginal stages to the ‘catastrophe’ event of mowing: During the first half of June only pupae occur. The cocoons are near the ground and therefore are not affected by the cut. From the last June decade until mid/end of July adults are on the wing. Mowing during this period destroys eggs as well as the young mining larvae and causes high losses. From the 3rd larval instar onwards, larvae live near the ground and only climb up for foraging on the host plant; mowing tolerance clearly increases. As the optimum management strategy, rotating the time of mowing as well as the creation of temporary fallow land by means of rotational mowing are suggested.

Zusammenfassung

In zwei Kalkmagerrasen-Gebieten im Naturraum „Alb-Wutach-Gebiet“ im südlichen Baden-Württemberg wurden die Auswirkungen verschiedener Pflegemethoden auf die als Raupe an Flockenblumen (*Centaurea jacea*, *C. scabiosa*) lebenden Grünwiderchen-Arten *Jordanita notata* und *J. globulariae* (Zygaenidae: Procridinae) untersucht. Durch Ermittlung der Raupen-Dichten anhand der gut sichtbaren und quantitativ erfassbaren Fraßspuren der erwachsenen Raupen konnte nachgewiesen werden, dass der Mahdtermin einen maßgeblichen Einfluss auf die Überlebensrate der jungen Präimaginalstadien ausübt. So verursacht eine Mahd in der ersten Julihälfte große Präimaginalstadienverluste bis hin zum Totalausfall auf der jeweiligen Fläche. Erheblich höhere Überlebensraten waren festzustellen bei Mahdterminen einerseits im Juni bis Ende der 2. Dekade, andererseits im Spätsommer etwa ab Mitte August. Ein guter Reproduktionserfolg war auch auf Magerra-

sen-Brachen mit reichlichen Beständen der Nahrungspflanzen *Centaurea jacea* und/oder *C. scabiosa* zu beobachten.

Die Änderungen der Mahdtoleranz im Verlauf der Vegetationsperiode sind nur zu erklären über Unterschiede in der Empfindlichkeit der verschiedenen Präimaginalstadien gegenüber dem „Katastropheneignis“ Mahd: In die ersten beiden Junidekaden fällt das Puppenstadium. Die an der Bodenoberfläche befindlichen Puppenkokons werden vom Schnitt nicht erfasst, die Verluste sind gering. In der letzten Juni-Dekade beginnt die Imaginalphase und erstreckt sich bis Mitte/Ende Juli. Eine Mahd in dieser Periode trifft die Eier sowie die jungen, stationär minierenden Larvalstadien und führt zu hohen Ausfällen. Ab etwa dem L₃-Stadium halten sich die Raupen überwiegend bodennah auf und bestei-gen nur noch zur Nahrungsaufnahme die Fraßpflanzen; die Mahdtoleranz erhöht sich wieder deutlich.

Als optimale Pflegekonzeption wird die Einrichtung gestaffelter Mahdtermine sowie temporärer Brachen durch Festlegung von Flächen mit Turnus-Mahd, d.h. auf jährlich wechselnden Teilflächen, empfohlen.

1 Einleitung

In Deutschland kommen insgesamt sieben Arten aus der Zygaeniden-Unterfamilie der Grünwiderchen (Procridae) vor. Sie sind durchweg auf Offenland-Lebensraumtypen magerer, d.h. stickstoffarmer Standorte – meist Kalkmagerrasen – spezialisiert (vgl. Tab. 1). Die Bindung an diese bedrohten Biotoptypen erklärt ihre zumeist hohe Gefährdungseinstufung in den Roten Listen von Bund und Ländern. In Baden-Württemberg konnten mit Ausnahme von *Jordanita subsolana* alle Arten nachgewiesen werden. Für 2 Arten, *Adscita mannii* und *Jordanita notata*, hat dieses Bundesland eine besondere Schutzverantwortung. Sie sind daher als prioritär zu fördernde Arten im Rahmen des landesweiten Artenschutzprogrammes (ASP; HOFMANN 2000, HOFMANN & EBERT 2000) eingestuft worden. Im Rahmen der Umsetzung des ASP Schmetterlinge im Regierungsbezirk Freiburg hatte der Autor Gelegenheit, die Auswirkungen unterschiedlicher Pflegeregime auf die beiden Grünwiderchenarten *Jordanita notata* und *Jordanita globulariae* zu unter-

Tab. 1: Die Grünwiderchenarten Deutschlands: Lebensraum, Raupennahrung und Gefährdung. Legende: RL = Rote Liste, BW = Baden-Württemberg, D = Deutschland, 1 = vom Aussterben bedroht, 2 = stark gefährdet, 3 = gefährdet, V = Vorwarnliste, R = Art mit geographischer Restriktion, ! = besondere Schutzverantwortung; Quellen: RL D: BINOT et al. (1998); RL BW: EBERT et al. (2005).

Art	Lebensraum	Raupennahrung	RL	
			BW	D
<i>Rhagades pruni</i>	Kalkmagerrasen mit Gebüsch, <i>Calluna</i> -Heiden	<i>Prunus</i> spp., <i>Rubus</i> spp., <i>Calluna vulgaris</i> u.a.	3	3
<i>Adscita stactices</i>	Feuchte bis trockene magere Rasen	<i>Rumex acetosa</i> , <i>R. acetosella</i>	3	V
<i>A. geryon</i>	Kalkmagerrasen	<i>Helianthemum</i> spp.	3	3
<i>A. mannii</i>	Kalkmagerrasen	<i>Helianthemum</i> spp. evtl. auch andere	1R!	R
<i>Jordanita notata</i>	Kalkmagerrasen	<i>Centaurea jacea</i> , <i>C. scabiosa</i>	2!	2
<i>J. globulariae</i>	Kalkmagerrasen	<i>Centaurea jacea</i> , <i>C. scabiosa</i>	3	2
<i>J. subsolana</i>	Kalkmagerrasen	<i>Carlina vulgaris</i> , <i>Cirsium eriophorum</i>	.	2



Abb. 1: *Jordanita*-Fraßspuren an Wiesen-Flockenblume (*Centaurea jacea*) und erwachsene Raupe beim Anfertigen einer Mine. Die walzenförmige Larve hinterlässt stark ausgebeulte, sackartige Minen. Diese sind im Gelände weithin sichtbar und eignen sich hervorragend für den Nachweis von *Jordanita notata* und/oder *J. globulariae*. Eine Artdiagnose ist auf diese Weise jedoch nicht möglich, da keine erkennbaren Unterschiede im Fraßverhalten existieren.

suchen.

EBERT et al. (1994) verweisen auf die enge Bindung sowohl von *J. notata* als auch *J. globulariae* an Kalkmagerrasen (*Bromion*), obwohl die wichtigste Raupennahrungspflanze *Centaurea jacea* auch in schwach bis mäßig gedüngten Glatthaferwiesen (*Arrhenatherion*) vorkommt und dort sogar eine höhere Dichte und Stetigkeit aufweist. Diese Einschätzung der Habitatansprüche konnte im Zuge von Auswertung und Umsetzung des ASP Schmetterlinge Baden-Württemberg bestätigt werden, ferner konnte ein relativ umfassendes Bild der Vorkommensdichte der beiden Arten im Untersuchungsgebiet gewonnen werden. Dies gelang insbesondere aufgrund der leichten Nachweisbarkeit der *Jordanita*-Arten über ihre auffälligen Fraßbilder (s. Abb. 1).

Zur Verbreitungssituation der beiden Arten konnten folgende wichtigen Erkenntnisse gewonnen werden:

- Die Flockenblumen-Grünwidderchen weisen zwar innerhalb des Naturraums eine relativ hohe Stetigkeit in der Besiedlung potentieller Habitate auf, sind jedoch keineswegs in jedem geeignet erscheinenden Magerrasen präsent.
- Auf den besiedelten Flächen kommen fast immer beide Arten syntop vor.

- In geeigneten Habitaten können hohe Besatzdichten erreicht werden, die mitunter zu kahlfraßartigen Zuständen und mutmaßlichem Nahrungsengpass führen; häufiger jedoch sind die Fundorte kleinflächig und die Individuendichten gering.

Gemäß der Aufgabenstellung des ASP standen spezifische Fragen des Habitatmanagements mit dem Ziel, die beiden *Jordanita*-Arten optimal zu fördern und insbesondere der hohen Schutzverantwortung für *J. notata* gerecht zu werden, im Mittelpunkt.

Es war zu klären:

- Welche der gängigen Pflegemethoden Mahd bzw. Beweidung ist grundsätzlich besser geeignet für Lebensräume mit *Jordanita*-Vorkommen?
- Welche Terminvorgaben bezüglich Schnitt- bzw. Beweidungszeitpunkten sind optimal? Sind Extinktionsereignisse aufgrund „falscher“ Magerrasen-Pflege denkbar?
- Wie sind die Häufigkeitsverhältnisse der beiden Flockenblumen-Grünwidderchen in den Habitaten mit syntopen Vorkommen? Um entsprechende Schwerpunkte im Rahmen der ASP-Umsetzung setzen zu können, war es notwendig, den 2-Arten-Komplex zumindest bei den wichtigsten Vorkommen zu „entwirren“.

2 Untersuchungsgebiet und Methodik

2.1 Untersuchungsgebiet

Sämtliche im Rahmen der vorliegenden Untersuchung bearbeiteten Flächen befanden sich in der Naturräumlichen Einheit „Alb-Wutach-Gebiet“ im Süden des Bundeslandes Baden-Württemberg, wo die beiden „Flockenblumen-Grünwidderchen“ *Jordanita notata* und *J. globulariae* auf Muschelkalk-Magerrasen größere Populationsgruppen aufweisen.

Das Alb-Wutach-Gebiet erstreckt sich als südlichster Teil der Großlandschaft „Neckar-Tauber-Gäuplatten“ vom Hochrhein bei Schaffhausen bis fast zum Oberlauf der Donau. Die westliche Begrenzung bildet der Schwarzwald, im Norden und Osten schließen die Naturräume Baar, Schwäbische Alb und Schweizer Randen an.

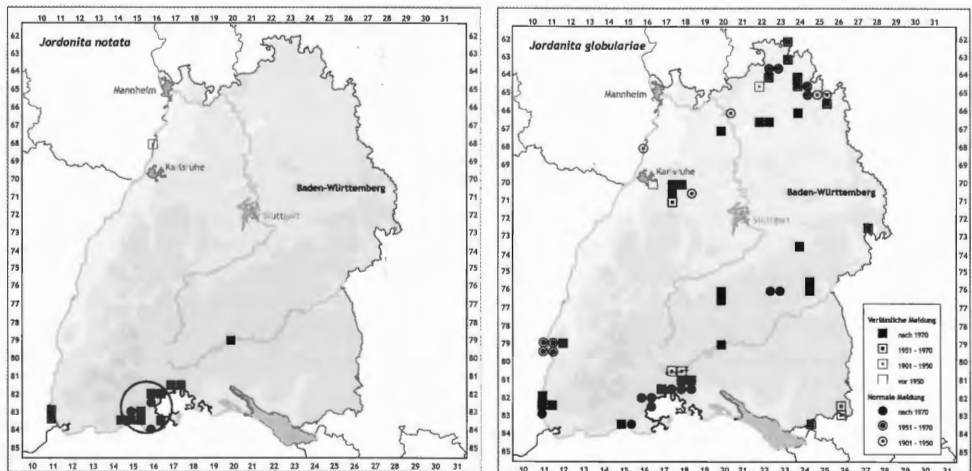


Abb. 2: Die Verbreitung von *Jordanita notata* (links) und *J. globulariae* (rechts) in Baden-Württemberg. Der Kreis markiert den Bereich syntopen Vorkommens der beiden Arten und umreißt zugleich das Untersuchungsgebiet. Quelle: EBERT (1993), verändert.

2.2 Methodik

Eine Planung und Einrichtung von Probeflächen nach streng wissenschaftlichen Vorgaben war im Rahmen des ASP natürlich nicht durchführbar, die Wahl der Untersuchungsflächen mußte den vor Ort gegebenen Verhältnissen angepaßt werden. In bereits seit mehreren Jahren betreuten ASP-Objekten konnten jedoch durch Absprachen mit den Bewirtschaftern Situationen geschaffen werden, die einen unmittelbaren Vergleich unterschiedlicher Pflegemodi ermöglichten (dies gilt insbesondere für das Teilgebiet Untermettingen).

Die quantitative Erfassung der Besatzdichte pro Flächeneinheit erfolgte durch Zählung der charakteristischen und unübersehbaren Fraßspuren an *Centaurea jacea* und *C. scabiosa*. Das Verhältnis besetzte – unbesetzte Flockenblumen wurde durch Überprüfung von *Centaurea*-Gruppen (*C. jacea*) oder -stöcken (*C. scabiosa*) in der 2. Mai-Dekade auf die dann sehr auffälligen Platzminen der erwachsenen Raupen ermittelt. Zu diesem Zweck wurde die jeweilige Probefläche langsam abgegangen und eine „*Centaurea*-Einheit“ nach der anderen abgesucht.

Direkt miteinander verglichen wurden ausschließlich Probeflächen, die eine unterschiedliche Behandlung (Pflege, Nutzung) erfahren hatten, jedoch gleiche Standortbedingungen (Exposition, Mikroklima, Vegetationstyp, geologisches Substrat) aufwiesen und maximal 500 m voneinander entfernt waren. Die Größe der Probeflächen lag zwischen 0,05 und 0,15 ha.

3 Ergebnisse

3.1 Teilgebiet Birkingen-Birndorf

In diesem Gebiet im südwestlichen Teil des Naturraums wurden schon Anfang/Mitte der 1990er Jahre Beobachtungen gemacht, die auf einen erheblichen und quantitativ meßbaren Einfluss des jeweiligen Pflegeregimes auf die Besatzdichten von Magerrasen durch *Jordanita*-Präimaginalstadien schließen ließen: Zwei nur wenige Hundert Meter voneinander entfernte Magerrasen-Parzellen wiesen trotz scheinbar gleicher Habitatqualität stark voneinander abweichende Raupendichten auf (s. Tab. 2).

Tab. 2: Zusammenstellung von Beobachtungen verschiedener Bearbeiter zu Präimaginaldichten auf zwei Vergleichsflächen bei Birkingen/Birndorf.

Datum (Bearbeiter)	Probefläche	
	Kehlbrunnen	Schründel
20.05.1992 (Weber)	Zahlreiche Raupen, Kahlfraß an <i>Centaurea</i> spp. verursachend; zur Flugzeit „massig Falter“	Wenige Raupen; keine Falter zur Flugzeit
04.06.1994 (Weber/Hafner)	Stichprobe: 145 befallene Pflanzen, 10 Raupen; Befallsrate = 43%	< 10 befallene Pflanzen auf gesamter Fläche
29.05.1995 (Lussi)	22 Raupen, zahlreiche befallene Pflanzen	0 Raupen, 8 befallene Pflanzen
17.07.1995 (Hafner)	34 Eier; 8 von 18 <i>Centaurea</i> -Gruppen belegt (= 44 %)	9 Eier; 3 von 19 <i>Centaurea</i> -Gruppen belegt (= 16 %)

Im Zuge der Umsetzung des ASP konnte herausgefunden werden, dass zwischen den beiden Flächen ein konstanter Unterschied hinsichtlich des Nutzungs- bzw. Pflegeregimes existierte. Auf der Parzelle „Kehlbrunnen“ fand regelmäßig eine reguläre Heuernte bereits in der ersten Junihälfte statt; bei „Schründel“ handelte es sich um eine Pflegefläche, für die der 20. Juli als frühester Mahdtermin vertraglich festgeschrieben war. Auf der früh gemähten Teilfläche „Kehlbrunnen“ wurden in verschiedenen Jahren durch unterschiedliche Bearbeiter durchweg deutlich höhere *Jordanita*-Besatzdichten festgestellt.

3.2 Teilgebiet Untermettingen

Die Magerrasen-Grünland-Komplexe um Untermettingen im Steinatal werden seit Jahren intensiv im Rahmen der ASP-Umsetzung betreut. Damit war eine wesentliche Voraussetzung erfüllt, um die aus den qualitativen Ergebnissen des Teilgebiets Birkingen-Birndorf abgeleiteten Hypothesen und Fragen mittels systematischer vergleichender Untersuchungen zu klären. Stichprobenartige Kontrollen hatten gezeigt, dass auch im Teilgebiet Untermettingen parzellenweise erhebliche Unterschiede in der *Jordanita*-Besatzdichte existierten. Insbesondere fiel auf, dass auf manchen anscheinend hervorragend geeigneten Flächen überhaupt kein Präimaginalstadien-Nachweis gelang, während auf anderen, z.T. unmittelbar benachbarten Parzellen zahlreiche Raupen zu finden waren.

So wurde ein Mahd-Turnus eingerichtet, der sowohl den Vergleich unterschiedlich gepflegter benachbarter Flächen im gleichen Jahr (Dimension Zeitebene) als auch den Vergleich derselben Fläche in aufeinanderfolgenden Jahren nach unterschiedlichem Pflegemodus (Dimension Zeitachse) ermöglichte.



Abb. 3: Ausschnitt aus dem Teilgebiet Untermettingen mit einigen Probeflächen. Die Grünwidderchen-Vorkommen konzentrieren sich auf die steilen, südexponierten Magerrasen-Hänge oberhalb des Feldwegs etwa in der Bildmitte. Von dem Südhang in der rechten Bildhälfte wurde der Oberhang gemäht, während der Unterhang unterhalb des einzelstehenden Busches im Zuge der Turnusbrache ungemäht blieb.

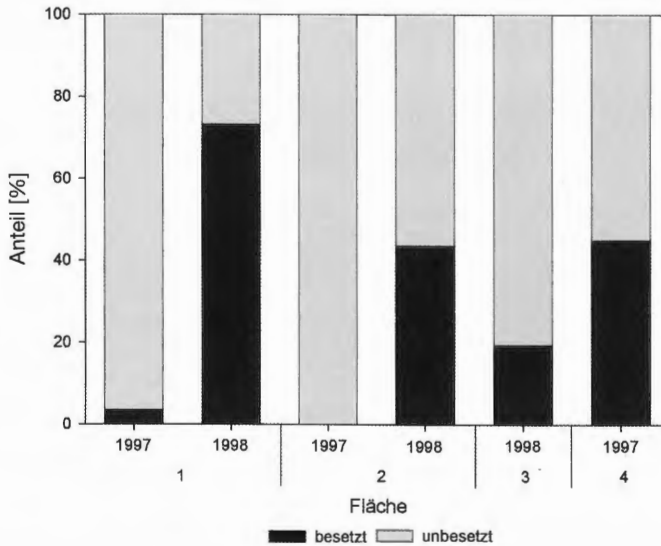


Abb. 4: Prozentualer Anteil der von *Jordanita*-Raupen besetzten und nicht besetzten *Centaurea*-Gruppen bzw. -Stöcke in den Jahren 1997 und 1998. Die 1997 als „Nullfläche“ erhobene Brache (Fl. 4) befand sich in unmittelbarer Nachbarschaft zu den anderen Probeflächen. Das Untersuchungsgebiet ist Bestandteil eines geschlossenen Populationsareals, mit ständigem Individuenaustausch zwischen allen Probeflächen. Bewirtschaftung/Pflege der jeweiligen Probeflächen im Jahr vor der Präimaginalstadienerfassung: Fl. 1: 1997: Juli-Mahd, 1998: keine Mahd (temporäre Brache); Fl. 2: 1997: Juli-Mahd, 1998: keine Mahd (temporäre Brache); Fl. 3: 1998: Juni-Mahd; Fl. 4: 1997: ältere Brache („Nullfläche“).

3.3 Besatzdichte identischer Flächen in der Zeitachse nach Änderung des Pflegeregimes

Im Jahr 1997 wurden drei Probeflächen abgegrenzt und jeweils systematisch nach Fraßspuren abgesucht. Dann erfolgte im Rahmen der ASP-Umsetzung eine Modifizierung der Pflegevorgaben, im Folgejahr 1998 erneut eine quantitative Präimaginalstadien-Erhebung. Bei allen bearbeiteten Fläche handelt es sich um südexponierte Magerrasen mit guten Beständen von *Centaurea jacea* und *C. scabiosa*. Angaben zum Pflegemodus“ der Probeflächen (Fl. 1–4) sind Abbildung 4 zu entnehmen.

Im Jahr nach der Juli-Mahd waren beide untersuchten Flächen frei von Grünwiderchen-Raupen (Fund in Fl. 1 ist wahrscheinlich als Randeffekt der angrenzenden brachliegenden Fl. 4 zu werten), während die selben Flächen im darauffolgenden Jahr nach Aussetzen der Mahd eine Besatzrate von 44 % bzw. 73 % aufwiesen. In Fl. 3, 1997 im Juni gemäht, waren im Mai 1998 immerhin noch an 20 % der untersuchten „*Centaurea*-Einheiten“ Fraßspuren festzustellen.

Fl. 4, auf der seit Jahren keine Nutzung oder Pflege stattgefunden hatte, wies 1997 eine Besatzrate von 45 % auf. Die jahrelange Brache dieser Parzelle spiegelte sich in einem deutlich zugunsten der Saumart *Centaurea scabiosa* verschobenen relativen Anteil der beiden Flockenblumenarten wider. Die bisherigen Freiland-Beobachtungen lassen den

Schluss zu, dass beide Raupennahrungspflanzen in gleichem Maße genutzt werden, ohne Präferenzen in die eine oder andere Richtung.

3.4 Besatzdichte benachbarter Flächen nach unterschiedlicher Pflege

Im Jahre 2004 wurden 5 Probestellen untersucht, wobei Fl. 5, 6, 9 bzw. Fl. 7, 8 jeweils unmittelbar aneinandergrenzen. Direkt miteinander verglichen wurden folglich: Septembermahd und Rinderbeweidung (Fl. 5 + 6), Turnusflächen nach Juli-Mahd und nach Brachejahr (Fl. 7 + 8). Fl. 9 war noch bis 2000 von einem dichten Fichtenforst annähernd ohne Krautschicht bestockt. Nach dessen Entfernung im Winter 2000/01 setzte die Wiederbesiedlung durch Magerrasen-Vegetation ein, die derzeit noch im Gange ist. Vor allem *Centaurea jacea* hat sich inzwischen gut etabliert. Die Erschließung dieser neu gewonnenen Habitatflächen (Probestelle 9) durch *J. notata/globulariae* erfolgt zögerlich, wie die Besatzrate von lediglich 29 % – gegenüber 100 % auf den Probestellen 5 und 7 – zeigt. Die Untersuchungsergebnisse 2004 belegen im Übrigen ein Phänomen, auf das eingangs (Kap. 2.2) bereits hingewiesen worden ist: die Herausbildung hoher Raupendichten in geeigneten Habitaten. In den Probestellen Fl. 5 und Fl. 7 war es kaum möglich, eine nicht befressene Flockenblume ausfindig zu machen; nicht selten waren zwei oder mehr Raupen pro Pflanze anzutreffen.

Nicht in Abbildung 3 dargestellt sind die aktuellsten Untersuchungsergebnisse vom 27.05.2005: Erhoben wurden die Turnusmahd-Flächen Fl. 7 und Fl. 8, mit gegenüber dem Vorjahr vertauschtem Pflegeregime. Entsprechend fielen die Untersuchungsergebnisse aus: Fl. 7 92 % unbesetzt, 8 % besetzt; Fl. 8 19 % unbesetzt, 81 % besetzt – also gerade umgekehrt wie 2004.

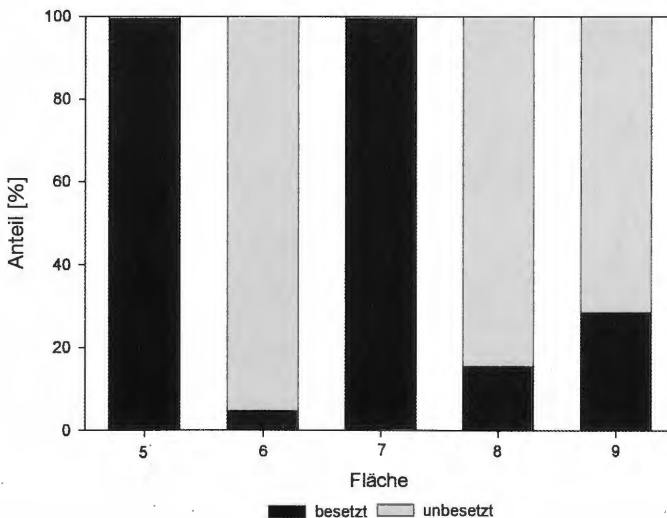


Abb. 5: Prozentualer Anteil der von *Jordanita*-Raupen besetzten und nicht besetzten *Centaurea*-Gruppen bzw. -Stöcke im Jahr 2004. Pflegemodus im Jahr vor der Erhebung: Fl. 5: September-Mahd; Fl. 6: Beweidung mit Rindern; Fl. 7: Turnusfläche nach Brache-Jahr; Fl. 8: Turnusfläche, im Vorjahr Juli-Mahd; Fl. 9: September-Mahd; ehemaliger Fichten-Forst, ausgestockt im Winter 2000/2001.

Auch hinsichtlich des Schnittzeitpunktes erbrachte die Begehung eine Bestätigung der bisherigen Erkenntnisse: Zwei vom gleichen Landwirt im Vorjahr gemähte Teilflächen fielen durch stark unterschiedliche Besatzdichten (2 % vs. 45 %) auf. Eine Rückfrage beim Bewirtschafter ergab, dass die Parzelle mit höherer Raupendichte am 20. Juni, die andere hingegen im Juli gemäht worden war.

Damit ist bewiesen, dass im UG tatsächlich der Pflegemodus und nicht flächenimmanente Faktoren entscheidenden Einfluss auf den Reproduktionserfolg der beiden *Jordanita*-Arten ausüben.

3.5 Zusammenschau

Nach Auswertung aller Untersuchungsergebnisse aus zwei Teilgebieten lassen sich folgende Thesen formulieren:

- Bei der Mahd ist der Schnittzeitpunkt von entscheidender Bedeutung für die Überlebensrate der *Jordanita*-Präimaginalstadien.
- Juli-Mahd wirkt sich ausgesprochen negativ aus und führt zum annähernden Totalausfall. Besser toleriert wird offenbar Frühsommer-Mahd (Juni) und dann wieder ein später Schnitt (Mitte August/September).
- Beweidung wirkt sich ebenfalls negativ aus, zumindest in der im Untersuchungsgebiet praktizierten Form (Koppelhaltung von Rindern oder Schafen auf relativ kleinen Flächen).
- Brachestadien bringen dann einen hohen *Jordanita*-Raupenbesatz hervor, wenn die *Centaurea*-Dichte hoch ist. Günstigenfalls wird der bei langjährigen Brachen einsetzende Rückgang von *Centaurea jacea* durch die Zunahme der Saumart *Centaurea scabiosa* kompensiert, so dass auch nach mehreren Brachejahren die Habitatqualität für die Flockenblumen-Grünwiderchen erhalten bleibt.

Tab. 3: Metamorphose-Zyklus und Mahdverträglichkeit der *Jordanita*-Entwicklungsstadien. (+ = gute, - = schlechte Mahdverträglichkeit)

	Vegetationsperiode							
	März	April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.
Phänologie	Nachdiapause-Larve			Puppe	Falter/Ei/Raupe in Blattmine		Jungraupe (ab L ₃) freilebend	
Mahdtoleranz	.			+	-		+	

Die erstaunlich unterschiedliche Reaktion der Grünwiderchen-Population auf variierende Mahdtermine lässt sich nur anhand von Unterschieden in der Empfindlichkeit der Präimaginalstadien gegenüber diesem Eingriff während der Entwicklungsphase erklären (Tab. 3).

Der Zyklus beginnt mit der Eiablage auf den Blättern der Raupennahrungspflanzen. Nach dem Schlüpfen bohrt sich die Raupe in das Blatt ein und verbringt die ersten Stadien (bis L₂) minierend im Blatt. Das minierende Freßverhalten gibt die Raupe bis zur Verpuppung nicht mehr auf, jedoch hält sie sich ab etwa L₃ nur noch zur Nahrungsaufnahme selbst in der Mine auf und verbringt die Ruhe- und Häutungsphasen sowie die Diapause in Bodennähe an der Basis der Nahrungspflanze. Die Verpuppung erfolgt in einem weißlichen Gespinst ebenfalls am Boden.

Als gegenüber dem Mahdereignis hochsensible Stadien müssen das an Flockenblumen-Blätter angeheftete Ei, aber auch die außerhalb der Mine offenbar nicht lebensfähigen ersten Larvenstadien gelten. Wenn die enge Bindung der Raupe an die Blattmine nicht mehr gegeben ist, können Mahd und Abräumen des Mähguts außerhalb der Nahrungspflanze problemlos überstanden werden. Indifferent auf die Mahd reagiert das Puppenstadium, da die an der Bodenoberfläche befindlichen Puppenkokons vom Mähbalken bzw. -messer

nicht erreicht werden. Die hohe Mahdtoleranz im Juni, der plötzliche Anstieg der Sensibilität mit Risiko von Totalausfällen im Juli sowie die wieder geringe Empfindlichkeit gegenüber dem „Katastrophenereignis“ Mahd im Spätsommer/Herbst lassen sich auf diese Weise zwanglos erklären.

4 Konsequenzen für Artenschutz und Habitatmanagement

Für die „Flockenblumen-Grünwiderchen“ konnte gezeigt werden, dass die Wahl des Mahdzeitpunktes einen starken Einfluss auf die Populationsdichte ausübt. Bemerkenswert und von großer Relevanz für die Pflegeplanung ist insbesondere die Erkenntnis, dass die Mahdtoleranz im Juli am geringsten ist – also gerade in einem Zeitraum, der in Pflegekonzeptionen und Landschaftspflegeverträgen vielfach als Pflegetermin für Magerrasen vorgegeben wird. Angesichts der in Kap. 3 dargestellten massiven Präimaginalstadien-Verluste bei ungünstigem Schnittzeitpunkt ist es durchaus denkbar, dass „falsche“ Pflege in kleinflächigen Habitaten ohne Ausweichmöglichkeiten zur Extinktion von isolierten Lokalpopulationen führen kann. Hierin könnte eine Erklärung dafür liegen, dass die Grünwiderchen auf den Magerrasen des Alb-Wutach-Gebiets viel lokaler auftreten als andere gebietstypische Magerrasenbewohner, wie etwa *Boloria dia*, *Polyommatus coridon*, *Melitaea parthenoides*, *Zygaena carniolica* und *Polyommatus dorylas*.

In der historischen Kulturlandschaft des 18. und 19. Jahrhunderts, in der temporäre oder langjährige Brachen zumindest in Grünlandgebieten sicher die Ausnahme waren und als Regenerationsflächen nicht zur Verfügung standen, kam es wahrscheinlich durchaus zu lokalen Aussterbe-Ereignissen durch für *Jordanita* spp. ungünstige Nutzungsweise. Es kann aber davon ausgegangen werden, dass aufgrund eines im Vergleich zu heute sehr großen Flächenpotentials geeigneter Habitate sowie der kleinparzelligen Nutzungsstrukturen genügend Raum für die Persistenz einer vitalen Metapopulation zur Verfügung stand. Außerdem stellten Äcker damals vermutlich – im Gegensatz zu heute – für Magerrasen-Arten nutzbare Habitate dar; im Rahmen der bis ins 19. Jahrhundert hinein betriebenen 3-Felder-Wirtschaft waren im Ackerbau temporäre Brachen die Regel (BEINLICH & PLACHTER 1995).

Wie kann nun unter heutigen Rahmenbedingungen ein Pflegeregime aussehen, das den Fortbestand dieser hochgradig schutzbedürftigen Magerrasen-Spezialisten bei gleichzeitiger Erhaltung des in der Regel ebenfalls naturschutzfachlich bedeutenden Begleitartenspektrums nachhaltig sichert?

Im Rahmen des ASP wird versucht, durch Festlegung gestaffelter Mahdtermine und Einrichtung von Turnusflächen mit jährlich wechselnder Mahd die Voraussetzungen für den Aufbau einer strukturierten Population zu schaffen. Ein weiteres wichtiges Ziel ist die Bereitstellung eines möglichst großen Flächenpotentials, das Raum lässt für lokale Extinktions- und Wiederbesiedlungsprozesse.

Ein mangels Daten und Kenntnissen leider zwangsläufig fast immer unberücksichtigt bleibender biotischer Umweltfaktor ist die Prädation der Präimaginalstadien durch Parasitoiden (Tachinidae, Ichneumonidae, Braconidae etc.). Dass dieser Faktor auch bei den *Jordanita*-Arten die Populationsdynamik wahrscheinlich maßgeblich beeinflusst, zeigt der bei Freilandraupen immer wieder auftretende Befall durch Raupenfliegen (Tachinidae) und Schlupfwespen (Braconidae). Es ist inzwischen bekannt, dass die für Metapopulationen bezeichnenden lokalen Extinktions- und Wiederbesiedlungsprozesse eine überlebenswichtige Strategie im Wechselspiel mit den Parasitoiden darstellen können (HANSKI & GAGGIOTTI 2004). Aus diesem Grund muss es nicht Ziel der Schutzkonzeption sein, jede ver-

fügbare Fläche in einen für die Zielarten permanent optimalen Zustand zu bringen. Vielmehr sind – eine gesunde Populationsstruktur und ausreichendes Flächenpotential vorausgesetzt – punktuelle Aussterbe-Ereignisse etwa aufgrund „falscher“ Pflege tolerierbar und sogar erwünscht.

Angesichts der zunehmenden Tendenz, aus Praktikabilitäts- und Kostengründen auf Beweidung zur Offenhaltung der Landschaft zu setzen, muß an dieser Stelle auch auf diese Form der Landschaftspflege eingegangen werden. Es war darauf hingewiesen worden, dass im Teilgebiet 2 die beweideten Flächen keine Rolle als Grünwidercheren-Habitate spielen. Dies gilt unter den gebietsspezifischen Rahmenbedingungen im Realteilungsgebiet; hier werden die Weidetiere auf vergleichsweise kleinen Parzellen gekoppelt, d.h. es entsteht auch auf Extensivflächen zumindest kurzzeitig ein hoher Beweidungsdruck. Anders ist die Situation in großflächigen extensiven Weidelandschaften, wie beispielsweise in Baden-Württemberg die vielfach noch mit autochthonen Rinderrassen bestoßenen Allmendweiden im Südschwarzwald (KERSTING 1991). Bei letzteren handelt es sich jedoch um Silikatmagerrasen, in denen die Flockenblumen-Grünwidercheren fehlen.

Traditionelle Weidelandschaften in Kalkgebieten innerhalb des baden-württembergischen *Jordanita*-Arealen gibt es – wenn auch in geringerer Flächenausdehnung – heute noch auf der östlichen Schwäbischen Alb (Lonetal-Flächenalb) in Form von großen Wacholderheiden, die ihre Existenz der Wanderschäferie verdanken (BEINLICH & PLACHTER 1995). Aber auch dort ist *Jordanita globulariae* (*J. notata* fehlt in diesem Naturraum) eine der seltensten Magerrasen-Arten: Im Rahmen einer umfassenden Untersuchung der Schmetterlingsfauna dieses Gebietes (WAGNER 2003) konnte die Art nur in einem einzigen von über 40 Magerrasen-Gebieten gefunden werden. Viele der dortigen Wacholderheiden werden oder wurden traditionell scharf beweidet, was von *Jordanita globulariae* wahrscheinlich nicht toleriert wird.

5 Das Artenpaar *J. notata/globulariae*:

Syntope Vorkommen ökologisch scheinbar identischer Arten – ein Widerspruch?

In den bisherigen Ausführungen wurden die beiden Flockenblumen-Grünwidercheren *Jordanita notata* und *J. globulariae* als undifferenzierter Artenkomplex behandelt. Dies war unvermeidlich, da die Präimaginalstadien aufgrund ihrer morphologischen, phänologischen und auch ethologischen Ähnlichkeit im Gelände nicht unterscheidbar waren. Auch die einschlägige Literatur (EBERT et al. 1994, SBN 1997, EFETOV 2001) hilft hier nicht weiter.

Im Imaginalstadium lassen sich die beiden Arten klar voneinander trennen (vgl. Abb. 4). Zwar sind die Falter beider Arten äußerlich sehr ähnlich, aber die Genitalstrukturen weichen so stark voneinander ab, dass auch im Gelände eine Art-Diagnose bei beiden Geschlechtern möglich ist (vgl. Abb. 6).

Mittels Determination über die Imagines konnte festgestellt werden, dass in allen Habitaten, in denen mehrere Falter überprüft werden konnten, beide Arten vertreten waren. Syntope Vorkommen stellen also im Alb-Wutach-Gebiet keineswegs Ausnahmefälle dar, vielmehr sind sie die Regel. Die relative Häufigkeit schwankt von Habitat zu Habitat; mal überwiegt die eine, mal die andere Art (s. Tab. 4). So dominiert bei Untermettingen (Teilgebiet 2) *Jordanita notata*, während bei Birkingen (Teilgebiet 1) beide Arten sich anscheinend ungefähr die Waage halten. Der Fundort Blumberg (MTB 8117), wo ein klares *J. globulariae*-Übergewicht herrscht, gehört bereits zum nördlich angrenzenden Naturraum Baaralb und liegt somit am Rande des *J. notata*-Kernareals.

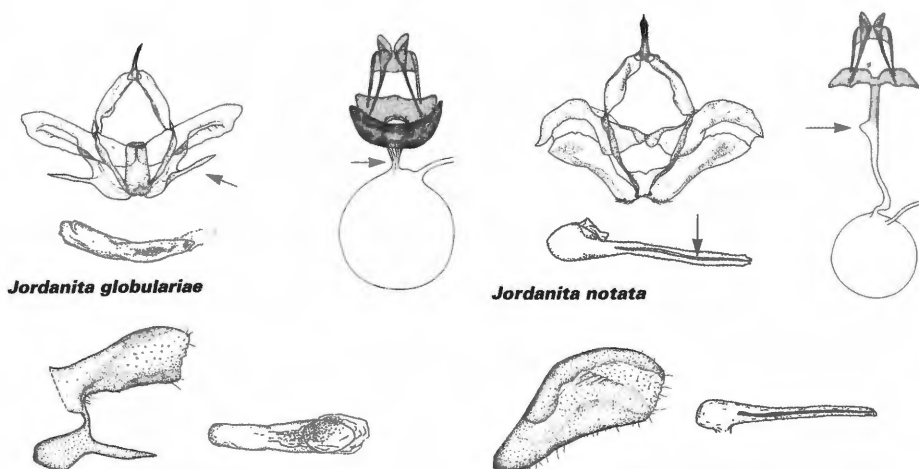


Abb. 6: Genitalarmaturen von *Jordanita globulariae* (links) und *J. notata* (rechts). Bei den Männchen sind die Valven das beste Unterscheidungsmerkmal, bei den Weibchen ist auf die bei *J. globulariae* vorhandene, am lebenden Tier als gelbliche, haar- und schuppenfreie Struktur erkennbare Subgenitalplatte zu achten (aus Ebert et al. 1994, SBN 1997).

Tab. 4: Häufigkeitsverhältnis *Jordanita notata* – *J. globulariae* an verschiedenen Fundorten (von N nach S).

Fundorte	Naturraum	Anzahl <i>Jordanita</i> spp.		
		<i>J. notata</i>	<i>J. globulariae</i>	Gesamt
Blumberg	Baar-Alb	9	22	31
Untermettingen	Alb-Wutach	18	4	22
Birkingen	Alb-Wutach	5	4	9

Die außergewöhnliche Situation im Alb-Wutach-Gebiet mit einer Reihe von syntopen Vorkommen der beiden „Flockenblumen-Grünwiderchen“ wirft einige Fragen auf, die nur durch detaillierte wissenschaftliche Untersuchungen geklärt werden können:

- *J. notata* und *J. globulariae* weisen keine erkennbaren autökologischen Unterschiede auf ⇒ besetzen die beiden Arten die gleiche ökologische Nische oder wurden die – sicher vorhandenen – Unterschiede lediglich noch nicht erkannt?
- Beide Arten unterliegen Massenwechseln ⇒ in manchen Jahren kommt es zu einer Ressourcenverknappung, was zu interspezifischer Konkurrenz und gemäß dem Prinzip des „character displacement“ zur Eliminierung einer der beiden Arten führen müsste.
- Bei Freilandraupen kann regelmäßig Befall durch Tachiniden oder Braconiden nachgewiesen werden ⇒ welcher Einfluss geht von den Parasitoiden auf die Populationsdynamik der beiden Grünwiderchen-Arten aus?

Grundvoraussetzung für die Klärung dieser Fragen ist die Unterscheidbarkeit der Präimaginalstadien im Freiland. Dies ist im Augenblick noch nicht leistbar – u.a. auch deshalb, weil es offenbar bislang noch nie ernsthaft versucht wurde. Eigene vergleichende Untersuchungen an Raupen von sicher determinierten Elterntieren – die jedoch noch nicht abschließend ausgewertet sind – geben Anlass zur Hoffnung, dass die Differentialdiagnose bereits im Larvalstadium möglich sein könnte. Sollte sich diese Vermutung bestätigen, dann würde sich die Möglichkeit für gezielte feldökologische Untersuchungen zur Einni-



Abb. 7: Drei *Jordanita notata*-Raupen (oben) und zwei *J. globlariae*-Raupen (unten) aus Parallelzuchten. Mutmaßliche Unterscheidungsmerkmale sind Details in der Rückenzeichnung, auf die jedoch an dieser Stelle aufgrund noch nicht hinreichender Absicherung nicht näher eingegangen werden soll.

schung der beiden Arten eröffnen. Die bisherigen Beobachtungen erwecken nämlich den Anschein, dass hier zwei autökologisch identische Arten syntop in den gleichen Biotopen vorkommen – eine Situation, die es gemäß dem Prinzip des Konkurrenzausschlusses eigentlich nicht geben dürfte.

5 Literatur

- BEINLICH, B. & H. PLACHTER (1995): Schutz und Entwicklung der Kalkmagerrasen der Schwäbischen Alb. – Veröffentlichungen für Naturschutz und Landschaftspflege in Baden-Württemberg / Beiheft 83: 1–520.
- BINOT, M., BLESS, R., BOYE, P., GRUTTKKE, H. & P. PRETSCHER (1998): Rote Liste gefährdeter Tiere Deutschlands. – Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz 55: 1–434.
- EBERT, G. & E. RENNWALD (1993): Die Schmetterlinge Baden-Württembergs. Tagfalter I und II – Bd. 1 u. 2. – Ulmer, Stuttgart.
- EBERT, G., A. HOFMANN & J.-U. MEINEKE (2005): Rote Liste Schmetterlinge Baden-Württembergs (3. Fassung). – Ulmer, Stuttgart.
- EBERT, G. (Hrsg.) (1993): Die Schmetterlinge Baden-Württembergs. – Bd. 3, Nachtfalter I. – Ulmer, Stuttgart.
- EBERT, G. (Hrsg.) (2005): Die Schmetterlinge Baden-Württembergs. Band 10, Ergänzungsband. – Eugen Ulmer, Stuttgart.
- EFETOV, K.A. (2001): A review of the western Palearctic Procridinae (Lepidoptera: Zygaenidae). – Crimean State Medical University Press, Simferopol.
- HANSKI, I. & O. GAGGIOTTI (Hrsg.) (2004): Ecology, genetics, and evolution of metapopulations. – Elsevier Academic Press, München.
- HOFMANN A. (2000): Artenschutzprogramm Schmetterlinge Baden-Württemberg – Jahresbericht. – Im Auftrag der Landesanstalt für Umwelt Baden-Württemberg (unveröffentlicht).
- HOFMANN, A. & G. EBERT (2000): Umsetzung von Roten Listen in Hilfs- und Schutzprogramme für Schmetterlinge. – Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz 65: 159–177.
- KERSTING, G. (1992): Allmendweiden im Südschwarzwald – eine vergleichende Vegetationskartierung nach 30 Jahren. – MLR Baden-Württemberg, Stuttgart.
- SBN – SCHWEIZERISCHER BUND FÜR NATURSCHUTZ (Hrsg.) (1997): Schmetterlinge und ihre Lebensräume, Band 2. – Fotorotar AG, Egg/ZH.
- WAGNER, W. (2003): Zur Kenntnis der Schmetterlings- und Heuschreckenfauna von Magerrasen der Schwäbischen Alb. – Carolinea 61: 73–118.

Anschrift des Verfassers:

Stefan Hafner
ABL – Arten, Biotope, Landschaft
Büro für Landschaftsökologie
Nägeleseestr. 8
79102 Freiburg
E-Mail: hafner@abl-freiburg.de



Anthes, N. & A. Nunner (2006): Populationsökologische Grundlagen für das Management des Goldenen Scheckenfalters, *Euphydryas aurinia*, in Mitteleuropa. – In: Fartmann, T. & G. Hermann (Hrsg.) (2006): Larvalökologie von Tagfaltern und Widderchen in Mitteleuropa. Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde. Heft 68 (3/4): 323–352.

Populationsökologische Grundlagen für das Management des Goldenen Scheckenfalters, *Euphydryas aurinia*, in Mitteleuropa

Nils Anthes & Andreas Nunner, Tübingen

Abstract: Population ecology and management of the marsh fritillary butterfly, *Euphydryas aurinia*, in Central Europe.

The endangered marsh fritillary butterfly, *Euphydryas aurinia* (Rottemburg, 1775), has recently suffered substantial population declines in Central Europe. In order to identify the major deficiencies in our knowledge of the species' conservation biology, we review and evaluate the available information on population ecology, life cycle and habitat preferences. Habitat requirements in damp habitats are comparably well understood, although some aspects including the quality of food plants require further exploration. In contrast, we almost completely lack detailed investigations of oviposition preferences and other key life history aspects from calcareous grassland, and those deserve our prime future attention. The effects of various management types on *E. aurinia* populations have not yet been sufficiently addressed and require experimental field studies. Understanding such effects appears crucial in defining regionally optimised management strategies for this species.

Zusammenfassung

Im Rahmen einer Literaturübersicht dokumentieren wir den aktuellen Kenntnisstand zur Populationsökologie des Goldenen Scheckenfalters (*Euphydryas aurinia* [Rottemburg, 1775]) in Mitteleuropa, identifizieren die wesentlichen schutzrelevanten Kenntnisdefizite und geben Handlungsempfehlungen bezüglich prioritär zu bearbeitender Fragestellungen. Populationsdynamik, Lebenszyklus und Habitatansprüche von Feuchtpopulationen des Falters sind inzwischen mit Ausnahme einiger Details zufriedenstellend dokumentiert. Entsprechende Kenntnisse von Trockenstandorten sind dagegen unzureichend und bedürfen vorrangiger Bearbeitung. Weitere Defizite bestehen in Grundlagendaten, die eine Bewertung unterschiedlicher Bewirtschaftungssysteme für ein Management von *E. aurinia*-Populationen ermöglichen könnten. Hier sollten experimentelle Ansätze Klärung verschaffen. Der derzeitige Kenntnisstand verdeutlicht, dass die Wirkung von Pflegemaßnahmen stark von standörtlichen Gegebenheiten beeinflusst wird und daher regionalisierte Managementkonzepte erforderlich sind.

1 Einleitung

Der für eine Reihe europäischer Tagfalter seit Mitte der 1950er Jahre ermittelte Bestandsrückgang übertrifft in seiner Geschwindigkeit die bei vielen anderen Tiergruppen registrierten Entwicklungen (THOMAS & MORRIS 1994, THOMAS et al. 2004). So ist für den in der frühindustriellen Kulturlandschaft Mitteleuropas weit verbreiteten Goldenen Schekkenfalter *Euphydryas aurinia* (Rottenburg, 1775) ein beachtlicher Arealverlust dokumentiert (VAN SWAAY & WARREN 1999, PRETSCHER 2000, ANTHES et al. 2003b). Nicht zuletzt in Folge der Aufnahme des Goldenen Schekkenfalters in Anhang II der Fauna-Flora-Habitat-Richtlinie (FFH, 92/43/EEC) ist das wissenschaftliche und naturschutzpolitische Interesse an *E. aurinia* erheblich angestiegen. Seither beschreiben zahlreiche populationsökologische Studien Lebenszyklus, Populationsstruktur und Habitatsprüche der Art (z.B. FISCHER 1997, ANTHES et al. 2003b, THOSS et al. 2005). Bezüglich der praktischen Umsetzung dieser Erkenntnisse in Managementmaßnahmen bestehen jedoch Defizite: Die genauen Auswirkungen unterschiedlicher Bewirtschaftungsmethoden auf die Überlebensfähigkeit der Falterpopulationen sind unzureichend bekannt (vgl. DE BOISSIEU 2000, ANTHES et al. 2003a, BRÄU & NUNNER 2003, HULA et al. 2004). Gleichzeitig scheinen verschiedentlich eingeleitete Schutzmaßnahmen den Rückzug des Falters bestenfalls verlangsamen, jedoch nicht erkennbar stoppen zu können (Übersichten bei PRETSCHER 2000, ANTHES et al. 2003b).

Vor diesem Hintergrund bündeln wir die Vielzahl vorhandener Informationen und leiten wesentliche Faktoren für den Schutz des Falters ab. Folgende Prozesse und Requisiten, die für die Persistenz von Falterpopulationen von entscheidender Bedeutung sind, stehen dabei im Mittelpunkt: (i) Populationsstruktur und -dynamik, (ii) Imaginalhabitate, (iii) Wirtspflanzen und (iv) Larvalhabitate. Darauf aufbauend werden anschließend verschiedene Managementmaßnahmen für *E. aurinia* bewertet. In den entsprechenden Abschnitten wird zunächst der aktuelle Kenntnisstand aufbereitet. Dabei greifen wir soweit möglich auf Studien aus Mitteleuropa zurück, die zum Teil durch gezielte Nachfragen bei mit der Art vertrauten Entomologen ergänzt wurden. Anschließend geben wir Hinweise zu den wesentlichen schutzrelevanten Kenntnislücken, die zügig durch entsprechende Untersuchungen geschlossen werden sollten. Auf regionalspezifische Befunde gehen wir gezielt ein und heben die Bedeutung standörtlich und geografisch bedingter Unterschiede in der Habitatnutzung und entsprechend der notwendigen Pflegemaßnahmen hervor.

2 Populationsstruktur und -dynamik

2.1 Kenntnisstand

Bereits seit den frühen Untersuchungen an *Euphydryas aurinia* in Großbritannien (FORD & FORD 1930) ist bekannt, dass der Falter in räumlich vernetzten Teilpopulationen (sog. *Metapopulationen*) lebt. In einem derartigen Gefüge kann die Extinktion einzelner Habitate kompensiert werden, wenn die Dynamiken verschiedener Teilpopulationen asynchron verlaufen und unregelmäßiger Individuenaustausch zwischen den Flächen besteht (vgl. HANSKI 1999). Die Existenz zeit-räumlich dynamischer Metapopulationen wurde inzwischen für das gesamte Areal der Art von Westeuropa bis China nachgewiesen (WARREN 1994, LEWIS & HURFORD 1997, WAHLBERG et al. 2002, ANTHES et al. 2003a, JOYCE & PULLIN 2003, WANG et al. 2003, 2004, HULA et al. 2004, ULRICH 2004; vgl. Tab. 1). Für Schutzkonzeptionen besonders relevant ist zum einen, dass auch unbesiedelte Habitatpatches (= potenziell geeignete Flächen mit Vorkommen der Wirtspflanzen) wichtiger Bestandteil eines räumlich kohärenten Gebietsschutzes sind. Zum anderen sind geeignete Habitate in geringer räumlicher Distanz zu erhalten: Ein regelmäßiger Austausch zwischen *E. aurinia*-

Tab. 1: Schutzrelevante Parameter zu Lebenszyklus und Populationsstruktur von *E. aurinia*. Die Angaben entstammen soweit möglich Untersuchungen in Mitteleuropa.

Parameter	Habitattyp		Quellen
	Niedermoore, mageres Feuchtgrünland	Kalkmagerrasen	
Flugzeit*	Mitte/Ende 5 – Anf. 7	Anf. 5 – Mitte 7	(1), (4), (10), (11), (12)
Verweildauer Männchen [d]**	Ø 5–10, max. 13	Ø 9, max. 27	(2), (4), (6), (8), (10), (12)
Verweildauer Weibchen [d]**	Ø 3–9, max. 12	Ø 6, max. um 20	(2), (4), (6), (8), (10), (12)
Gelegegrößen	Ø um 250 (70–390)	?	(5), (7), (10), (14)
Dauer des Eistadiums [d]	Ø um 30 (18–39)	?	(10), (13)
Populationsgröße**	Ø um 150 (bis >1.000)	Ø um 200 (bis 900)	(3), (6), (10), (11), (12)
Wanderdistanzen Männchen [m]**	Ø 50 – 150, max. 1.300	bis 2.200***	(4), (6), (8), (11), (12)
Wanderdistanzen Weibchen [m]**	Ø um 150, max. 8.500	bis 2.200***	(4), (6), (8), (11), (12)
Besiedlungs-/Extinktionsdynamik?	Ja	?	(8), (9), (11)
Faktoren			(8), (9), (11)
<i>Flächengröße</i>	ja	?	
<i>Wirtspflanzendichte</i>	ja	?	
<i>Isolation</i>	(ja)	?	
<i>Bewirtschaftung/Sukzessionsst.</i>	ja	?	

* Flugzeit stark von der Höhenlage und jährlicher Witterung abhängig

** geschätzt aus Markierungsuntersuchungen für Einzelflächen

*** Zuordnung zu Männchen und Weibchen nicht ganz klar, zudem können keine mittleren Distanzen angegeben werden.

? Systematische Untersuchungen zum entsprechenden Parameter liegen nicht vor

Quellen: (1) EBERT & RENNWALD (1991), (2) WARREN (1994), (3) GOFFART et al. (1996), (4) FISCHER (1997), (5) WAHLBERG (2000), (6) GOFFART et al. 2001, (7) FISCHER & REINHARDT (2001), (8) WAHLBERG et al. (2002), (9) ANTHES et al. (2003a), (10) ANTHES et al. (2003b), (11) HULA et al. (2004), (12) ULRICH (2004), (13) THOSS (2004), (14) Dolek n.p.

Kolonien erfolgt nur über eine Entfernung von wenigen 100 m, ausnahmsweise mehreren Kilometern (z.B. WARREN 1994, WAHLBERG et al. 2002, ULRICH 2004).

Während Metapopulationsstudien lange Zeit von einer Analyse der Faktoren Habitatgröße, Habitatqualität und Isolation dominiert wurden (vgl. Tab. 1), wird nun zunehmend auch die Bedeutung der zwischen den eigentlichen Habitaten gelegenen „Landschaftsmatrix“ für die Wanderbewegungen von Tagfaltern erkannt (RICKETTS 2001, CHARDON et al. 2003, DENNIS 2004). Ein solcher für Schutzkonzepte relevanter Effekt deutet sich auch für *E. aurinia* an, ist jedoch in seiner genauen Ausprägung umstritten. So fand ULRICH (2004) wandernde Falter außerhalb der eigentlichen Habitatpatches mehrheitlich entlang von nektarreichen Säumen, ohne dass allerdings ausreichend geklärt werden konnte, inwieweit diese tatsächlich notwendig für Ausbreitungsbewegungen sind. Weiterhin bezeichnet PORTER (1981) Hecken- und Waldstrukturen als Ausbreitungshindernisse, während zumindest in Süd-Finnland Schlagfluren in Wäldern ein wichtiger Bestandteil dortiger Metapopulation sind (WAHLBERG et al. 2002). Laufende Arbeiten in Westböhmen deuten ebenfalls an, dass Wanderbewegungen der Falter durch Barrieren wie Waldstreifen negativ beeinflusst wurden (FRIC et al. 2005). Zur tatsächlichen Bedeutung der Landschaftsmatrix für Ausbreitungsbewegungen besteht demnach noch Klärungsbedarf.

Warum sind asynchrone Populationsdynamiken innerhalb eines Metapopulationssystems von so großer Bedeutung? An *E. aurinia* lässt sich dies gut aufzeigen, ist die Art doch für ihre enormen *Populationschwankungen* bekannt (FORD & FORD 1930). Selbst individuenstarke Teilpopulationen können innerhalb kurzer Zeit weitgehend „zusammenbrechen“ und sind daher wie jede andere Teilpopulation einem natürlichen Aussterberisiko ausgesetzt. Erfolgen solche Schwankungen in benachbarten Kolonien zu unterschiedlichen Zeitpunkten, so können verwaiste Habitatpatches immer wieder neu besiedelt werden. Im Sächsischen Vogtland beispielsweise schwanken die jährlichen Bestandsgrößen in Abhän-

gigkeit von der Witterung: So erreichten auf mikroklimatisch besonders kühlen Flächen nach dem nasskühlen Spätsommer 2004 viele Raupen vor der Überwinterung lediglich das 2. Larvenstadium (THOSS et al. 2005), andere dagegen wie üblich das 4. Larvenstadium. Da L₂-Raupen die Überwinterung vermutlich kaum überleben (ELIASSON & SHAW 2003), ist das Aussterben einzelner Teilpopulationen abzusehen, eine Wiederbesiedlung von benachbarten Flächen aber möglich. Umgekehrt könnten kühlere Mikrohabitate in besonders trockenwarmen Jahren höhere Überlebenschancen bieten und damit das Überleben der Metapopulation sicherstellen. Ähnliche Effekte fanden ANTHES et al. (2003b) im Allgäu: In benachbarten Kolonien unterschieden sich die Schlupftermine in Abhängigkeit von der mikroklimatischen Lage und der Wirtspflanzennutzung. Zusätzlich wuchsen Raupen auf *Succisa pratensis* langsamer als auf *Gentiana asclepiadea*. Selbst solche geringfügigen phänologischen Unterschiede können bewirken, dass Teilpopulationen unterschiedlich stark von Zufallsereignissen wie Witterung oder Bewirtschaftung betroffen sind und damit deren negative Auswirkungen mildern.

Populationsschwankungen werden zusätzlich durch den Befall der Raupen mit hoch spezifischen *parasitoiden Brackwespen* (Braconidae, Microgastrinae) ausgelöst (PORTER 1983, s. auch KANKARE & SHAW 2004, KANKARE et al. 2005). Deren Einfluss in Mitteleuropa ist allerdings derzeit unzureichend bekannt. Einzelbeobachtungen schlüpfender Brackwespen (*Cotesia bignelli*, *Cotesia spec.*) aus posthibernalen Raupen liegen jedoch z.B. aus Sachsen (THOSS et al. 2005) und aus dem Alpenvorland (Nunner n.p.) vor. Eine mehrjährige Erfassung des Befalls durch *Cotesia melitaearum* in Schweden haben ELIASSON & SHAW (2003) vorgelegt. Dabei waren erwachsene Raupen nach der Überwinterung stärker betroffen als die ersten vier Larvenstadien vor der Diapause. Entscheidend ist, dass der bei *E. aurinia* natürlicherweise hohe Parasitierungsgrad einen erheblichen Einfluss auf die Populationsgrößen haben kann (FORD & FORD 1930, PORTER 1981, 1983) und daher starke Populationsschwankungen nicht unbedingt auf Veränderungen der Habitatqualität zurückzuführen sind.

Trotz der dargestellten Bedeutung von Metapopulationen gibt es immer wieder Beispiele kleinflächiger, isolierter *Einzelpopulationen* mit erstaunlich langer Persistenz. Eine seit Mitte der 1980er Jahre bekannte Population auf einer alljährlich gemähten Magerwiese nahe Baden-Baden hält sich seither auf \pm konstantem Niveau, obwohl die nächsten Vorkommen > 10 km entfernt liegen (Hofmann schriftl.). Begünstigt wird dies möglicherweise durch das Fehlen anderer Scheckenfalter-Arten und damit möglicherweise auch der auf Scheckenfalter parasitierenden Brackwespen in der näheren Umgebung. Berichte über isolierte Einzelvorkommen liegen auch aus Mecklenburg-Vorpommern (Wachlin schriftl.) sowie aus dem Bayerischen Voralpenland (BRÄU & NUNNER 2003) vor. Die Chancen für den Erhalt solcher Einzelpopulationen sind ohne begleitende Maßnahmen zur Erweiterung des Habitatangebotes als gering einzustufen. Mehrjährige Stabilität zum Beispiel im Zuge mehrerer aufeinander folgender trocken-warmer Sommer mag hier eine scheinbare Persistenz vortäuschen, die mit einem einzigen stochastischen Umweltereignis bereits zunichte gemacht werden kann. So erloschen zwei kleine Populationen bei Geisingen auf der Baaralb sowie im Alb-Wutach-Gebiet bei Untermettingen trotz Habitatoptimierung nach einem verregneten Frühjahr 2003 (Karbiener schriftl.). Eine Wiederbesiedlung von umliegenden Flächen ausgehend ist in solchen Fällen ausgeschlossen. Wesentlicher Bestandteil von Schutzmaßnahmen sollte daher die Bereitstellung weiterer potenzieller Habitats im nahen Umfeld sein.

Genauere Analysen von *Populationsgrößen* und *Siedlungsdichten* mitteleuropäischer Populationen auf Basis der Erfassung von *Raupengespinnten* liegen für einige Regionen bzw. einzelne Populationen des nördlichen Alpenvorlandes, für Sachsen und für die Tschechische Republik vor. Bei einer umfangreichen Übersichtskartierung im Landkreis Ravensburg, dem aktuellen Verbreitungsschwerpunkt von *E. aurinia* in Baden-Württem-

berg, waren nur 31 von fast 600 untersuchten Streuwiesen besiedelt (NUNNER 2003). Die einzelnen Fundorte ließen sich 10 verschiedenen Populationen zuordnen, die teilweise < 10, maximal aber 85, 93 bzw. 137 Raupengespinste aufwiesen. Die maximal festgestellte Dichte lag bei 70 Gespinsten/ha. In 18 verschiedenen Untersuchungsgebieten im bayerischen Voralpenland zeigten sich ebenfalls extreme Unterschiede in den Bestandsgrößen (BRÄU & NUNNER 2003): 12 Gebiete wiesen < 50, drei sogar < 10 Gespinste auf. Bestandsgrößen zwischen 51 und 250 Gespinsten ergaben sich für vier Vorkommen, in den beiden individuenreichsten Populationen wurden 364 bzw. 522 Gespinste gezählt, bei maximalen Dichten von 150–200 Gespinsten/ha.

Auf insgesamt 99 untersuchten Streuwiesenpatches östlich und nördlich des Forggensees (Südbayern) fand ANTHES (2002 und n.p.) auf insgesamt 35 Teilflächen zwischen 1 und 78 Gespinste, wobei große Flächen nur teilweise erfasst werden konnten und die geschätzte Anzahl Gespinste maximal 200 erreichte. Die meisten Flächen wiesen 5–30 Gespinste auf, bei Dichten zwischen 20 und 50 Gespinsten/ha *Succisa*-Wuchsfläche (maximal 120/ha). In sechs Schutzgebieten im „Grünen Band“ Sachsens erbrachte eine Zählung im Jahr 2002 insgesamt 274 Raupengespinste mit 19–149 Gespinsten bzw. Gelegen pro Gebiet (THOSS 2004). Eine Bestandskontrolle im Folgejahr ergab für das am stärksten besiedelte Gebiet sogar einen Anstieg auf 465 Gespinste (THOSS et al. 2005). In Westböhmen schließlich wiesen 23 von 30 Kolonien < 10 Gespinste auf, nur in vier Gebieten lag die Bestandsgröße bei 50–100 Gespinsten (HULA et al. 2004).

Einfache Bestandsgrößenschätzungen, die auf *Zählungen von Faltern* beruhen, existieren für die Vorkommen in den saarländischen Kalkgebieten des Bliesgaus (ULRICH 2003). Der Autor schätzt die Anzahl der aktuellen Populationen in diesem Naturraum auf mindestens 50, mit Populationsgrößen bis über 300 Individuen pro Habitat. Der Gesamtbestand der Region wurde für die Jahre 2001 und 2002 auf jeweils 2.500 bis 3.000 Imagines geschätzt. In einem der saarländischen Fundgebiete wurde der Bestand außerdem mittels einer Fang-Markierung-Wiederfang-Untersuchung detaillierter erfasst (ULRICH 2004). Für das etwa 3,6 ha große Kalkmagerrasengebiet ergab sich eine Populationsgröße von 490 bis 500 Individuen. Deutlich kleiner war dagegen die Population auf einem 5,1 ha Kalkflachmoorhang in Südbayern, wo der Bestand anhand einer Markierungsstudie auf 160 Falter geschätzt wurde (ANTHES et al. 2003b).

Insgesamt zeigen die bislang vorliegenden Angaben aus Mitteleuropa, dass *E. aurinia* in den meisten Gebieten in kleinen (< 250 Imagines bzw. < 100 Gespinste, oft sogar sehr deutlich darunter) bis mittelgroßen Populationen (250–500 Imagines bzw. 100–250 Gespinste) vorkommt. Bestandsgrößen von mehr als 500 Imagines bzw. 250 Raupennestern wurden bislang nur vereinzelt festgestellt. Extrem individuenstarke Populationen mit mehreren tausend Imagines, wie sie aus den riesigen Kalkmagerrasen der Salisbury Plain in Großbritannien gemeldet wurden (WARREN 1994), sind in Mitteleuropa höchstens für sehr großflächige Habitate im Voralpenraum zu erwarten. Insbesondere außerhalb der Kernareale dürften daher die Populationsgrößen ganzer Metapopulationen kritisch für die langfristige Persistenz sein. Für Belgien werden dafür etwa 1740 Individuen veranschlagt (SCHTICKZELLE et al. 2005).

Sobald umfassendere Kenntnisse zu Habitateignung und Mindestflächenbedarf für *E. aurinia* vorliegen, könnten *Wiedereinbürgerungen* in verwaiste, aber nun optimal bewirtschaftete Regionen erwogen werden (vgl. NATURSTYRELSEN 2000). Erste verhalten optimistische Erfahrungen liegen aus Belgien vor (GOFFART et al. 1996, 2001): Im Herbst 1994 wurden zehn und vier Raupennester auf zwei ehemals besiedelte Flächen in den Ardennen und Vogesen eingebracht. Während die erste Fläche bereits 1998 wieder verwaist war, hatte sich auf der zweiten eine kleine Population etabliert. Eine weitere Aussetzung von 10 Weibchen und 2 Männchen 1997 in den Vogesen erbrachte neun Raupenne-



Abb. 1: Überwinterungsgespinst von *E. aurinia* an der Basis von Grashalmen im Alpenvorland (Hammermoos, Westallgäuer Hügelland, 15.9.2002, A. Nunner).

ster im selben Herbst und zahlreiche Falter im folgenden Frühjahr. Auch Karbiener (schriftl.) berichtet aus dem Kaiserstuhl von einer erfolgreichen Umsetzung „einiger“ Gespinste 2002 nachdem die Raupen alle verfügbaren Wirtspflanzen kahlgefressen hatten, doch muss hier die weitere Entwicklung abgewartet werden. Wir betrachten Wiedereinbürgerungen jedoch ausdrücklich nur dann als Option, wenn nach dem regionalen Erlöschen einer Metapopulation ein Netz geeigneter Habitats dauerhaft bereitgestellt werden kann. Der Schutz vorhandener (Meta-)Populationen sollte in aktuellen Schutzkonzepten eindeutig Vorrang genießen.

Über den *Lebenszyklus* von *E. aurinia* vor der Überwinterung liegen inzwischen zahlreiche Angaben vor, unter anderem zu Flugzeiten, Gelegegrößen, Entwicklungsdauer von Eiern und Raupen sowie der Anlage der Überwinterungsgespinnste (Abb. 1, Tab. 1). Unvollständiger sind dagegen die Angaben zur Entwicklung nach der Diapause, insbesondere was die Aufenthaltsorte der Raupen, deren Futterpflanzen und die Anlage der Puppen angeht. Für einige Regionen deutet sich nach der Diapause die Nutzung eines breiter gefächerten Futterpflanzenspektrums an (Abb. 2, Tab. 2), was mit der Verfügbarkeit geeigneter Nahrungspflanzen zusammenhängen dürfte. In einigen Niedermoorgebieten des Voralpenlandes befressen die erwachsenen Raupen im Frühjahr z.B. mit Vorliebe die Blüten von Clusius' Enzian (*Gentiana clusii*), während die Eiablage und die Entwicklung der Jungraupen überwiegend an Teufelsabbiss (*Succisa pratensis*) erfolgt (OSTHELDER 1925, Kraus n.p., Rau n.p.).

Naturschutzfachliche Relevanz besitzt schließlich die Frage eines fakultativ mehrjährigen Entwicklungszyklus in Mitteleuropa. Nachgewiesen wurde dies bereits für die feucht-kühleren Regionen Skandinaviens (ELIASSON & SHAW 2003). In Mitteleuropa erscheint dies insbesondere in klimatisch benachteiligten Regionen wie dem Voralpenraum und den Hochlagen der Alpen als Strategie zur Überdauerung ungünstiger Jahre denkbar. Für die Schweizer Alpen wurde ein zweijähriger Zyklus bereits postuliert (SBN 1991).

2.2 Handlungsempfehlungen

- Die weitere Bestands- und Arealentwicklung in Deutschland sollte im Rahmen eines systematischen *Monitorings* dokumentiert werden. Dazu sollten Transektzählungen der Imagines bzw. quantitative Erfassungen von Jungraupengespinnten (FARTMANN et al. 2001, LEOPOLD et al. 2005) in mehreren Kernverbreitungsgebieten und Randarealen erfolgen.
- Systematische mehrjährige Untersuchung der *Populationsdynamik* einiger weniger Kolonien unter besonderer Berücksichtigung der *Parasitoiden* sowie der Effekte der *Landschaftsstruktur* auf Ausbreitungsbewegungen.
- Fortlaufende *Dokumentation isolierter Einzelpopulationen*, um deren Überlebensfähigkeit besser einschätzen zu können, gegebenenfalls begleitet durch populationsgenetische Studien zur Abschätzung möglicher Inzuchteffekte (vgl. HAIKOLA et al. 2001, NIEMINEN et al. 2001).
- Vorbereitung eines Konzeptes zur *Wiedereinbürgerung*, das u.a. eine langjährige



Abb. 2: * Erwachsene Raupe von *E. aurinia* nach der Überwinterung beim Fraß an frisch austreibendem Kreuzenzian *Gentiana cruciata* (Amtenhauser Tal, Baden-Württemberg, 29.4.1999, S. Hafner).

Tab. 2: Übersicht über die in Mitteleuropa nachgewiesenen Wirtspflanzen von *E. aurinia* (aktualisiert nach ANTHES et al. 2003b). Aufgenommen wurden nur eindeutige Fraßbeobachtungen im Freiland. Zahlreiche weitere Pflanzenarten werden im Herbst von Gespinsten umherstreifender Raupen-
gruppen überzogen bzw. im Frühjahr zum Sonnenbaden benutzt, dienen jedoch nicht als Futterpflanzen. Literaturangaben ohne eindeutige Ver-
merke bezüglich Fraßspuren bzw. Herkunft aus Zuchten oder Freiland wurden daher nicht übernommen (z.B. in BINK 1992, SETTELE et al. 1999).
Wirtstyp: primäre Wirte (p) werden zur Eiablage genutzt, sekundäre Wirte (s) dagegen erst von späteren Larvenstadien in das Nahrungsspektrum
aufgenommen. Zudem erfolgt eine Einteilung, ob die Art bereits vor oder erst nach der Diapause genutzt wird.

Familie/Art	Region	Wirtstyp		Diapause		Habitat*	Quelle
		p	s	vor	nach		
Dipsacaceae							
<i>Dipsacus fullonum</i>	Bliesgau, Nordwest-Europa?	-	+	+	-	Zucht!	Ulrich n.p., BINK (1992)
<i>Knautia arvensis</i>	Bliesgau, Kaiserstuhl, Kanton Zürich, Südschweden	+	+	+	+	T	MAZEL (1984a, b), ELIASSON & SHAW (2003), SCHIESS-BÜHLER (2004), ULRICH (2004), Thoss n.p.
<i>Knautia dipsacifolia</i>	Vogesen, Allgäuer Alpen	+	-	+	-	S	Hafner & Heitz n.p., Wagner n.p.
<i>Scabiosa columbaria</i>	nördliches Alpenvorland, Kaiserstuhl, Thüringen, Bliesgau, Werra-Tal	+	-	+	+	T, F	OSTHELDER (1925), MAZEL (1984), EBERT & RENNWALD (1991), WEIDEMANN (1995), ULRICH (2004) u.a.
<i>Scabiosa lucida</i>	Nördliche Kalkalpen	+	-	+	-	T	Nunner n.p., Wagner n.p.
<i>Succisa pratensis</i>	Mitteleuropa, zahlreiche Regionen	+	-	+	+	F, B, (T)	OSTHELDER (1925), EBERT & RENNWALD (1991), ANTHES et al. (2003b), BRÄU & NUNNER (2003), ULRICH (2004) u.a.
Gentianaceae							
<i>Gentiana acaulis</i> (<i>G. kochiana</i>)	Schweiz, Alpenhochlagen	+	-	+	+	T	GERBER (1972), SBN (1991)
<i>G. asclepiadea</i>	nördliches Alpenvorland	+	-	+	+	F	EBERT & RENNWALD (1991), ANTHES et al. (2003b), BRÄU & NUNNER (2003), DOLEK et al. (2003)
<i>G. clusii</i>	Südbayern, Salzburger Ebene, Schweizer Alpen	?	+	?	+	F, T	OSTHELDER (1925), SBN (1991), Gros n.p., Kraus n.p., Rau n.p.
<i>G. cruciata</i>	Baden-Württemberg, Süd-Bayern	?	-	+	-	T	Hafner n.p., DOLEK et al. (2003)
<i>G. lutea</i>	Schweiz	-	+	+	+	T	SBN (1991)
<i>G. pneumonanthe</i>	nördliches Alpenvorland	-	+	+	?	F	ANTHES et al. (2003b)
<i>G. punctata</i>	Allgäuer Alpen	+	-	+	-	B	Bräu n.p., Nunner n.p., Wagner n.p.
<i>G. verna</i>	Südbayern	-	+	-	+	F, T	OSTHELDER (1925)
Menyanthaceae							
<i>Menyanthes trifoliata</i>	nördliches Alpenvorland	-	+	+	-	F	ANTHES et al. (2003b), Nunner n.p.
Valerianaceae							
<i>Valeriana dioica</i>	nördliches Alpenvorland, Südwest-Sachsen	-	+	+	+	F	FISCHER & REINHARDT 2001 (zit. in THOSS 2004), ANTHES et al. (2003b)
<i>V. sambucifolia</i>	Südschweden	-	+	-	+	F	ELIASSON & SHAW (2003)
Caprifoliaceae							
<i>Lonicera xylosteum</i>	nördliches Alpenvorland	-	+	-	+	F	Hundhammer n.p. (Einzelfund)
Asteraceae							
<i>Centaurea jacca</i>	Saarland, Südwest-Sachsen	-	+	+	+	T	Ulrich n.p., FISCHER et al. 2003 (zit. in THOSS 2004)
<i>Centaurea scabiosa</i>	Saarland	-	+	-	+	Zucht!	Ulrich n.p.

Erfolgskontrolle sowie populationsgenetische Analysen zur Abschätzung möglicher Inzuchteffekte umfasst.

- Im Rahmen der *Klimafolgenforschung* wurde inzwischen ein weitreichender Einfluss der rezenten Erwärmung auf Arealgrenzen, Höhenverbreitung, Phänologie und Habitatnutzung von Tagfaltern nachgewiesen (z.B. PARMESAN & YOHE 2003, STEFANESCU et al. 2003). Für *E. aurinia* sind derartige Phänomene bislang nicht untersucht worden, könnten aber den Arealschwund zusätzlich beschleunigen. Zu klären wäre z.B., inwieweit eine Verfrühung der Vegetationsperiode und infolge dessen zunehmende Biomasseproduktion auf oligotrophen Standorten die Larvalhabitate des Falters beeinflussen (vgl. WALLISDEVRIES & VAN SWAAY 2005). Ebenso kann der zunehmende Eintrag von Luftstickstoff die mikroklimatischen und vegetationsstrukturellen Bedingungen auf Magerstandorten nachteilig beeinflussen (z.B. im Kaiserstuhl, Karbiener schriftl.).
- Entwicklung eines Bewertungsschemas, das die Klassifizierung größerer Landschaftsausschnitte nach ihrer Eignung zur langfristigen Sicherung von *E. aurinia*-Kolonien ermöglicht (FOWLES & SMITH 2006).

3 Imaginalhabitate

3.1 Kenntnisstand

Euphydryas aurinia besiedelt *mageres Grünland* i.w.S. entlang verschiedener Standortgradienten von trocken über wechselfeucht und wechselfeucht bis nass, von kalkreich bis kalkarm und von wärmebegünstigten Regionen der planaren und kollinen Stufe wie Kaiserstuhl, Bliesgau und Thüringer Becken über verschiedene Mittelgebirgsregionen bis in die alpine Stufe der Alpen (> 2000 m NN) (siehe Kap. 5 und Tab. 3). Die historische Bedeutung des mesotrophen Wirtschaftsgrünlandes (z.B. Verband *Cynosurion*) ist noch unzureichend geklärt. Aktuell sind nur noch wenige derartige Restvorkommen in Mitteleuropa bekannt (z.B. Westerwald, Nord-schwarzwald, teilweise SW-Sachsen), daneben gibt es Vorkommen in mesotrophen Grünland in Südengland (WARREN 1994). Die meisten Autoren sind sich zwar einig, dass ehemals das gesamte Spektrum mageren Wirtschaftsgrünlandes besiedelt wurde und erst die flächendeckende Nutzungsintensivierung insbesondere der „mittleren“ Standorte die Aufteilung auf extensiv genutzte Grenzertragsstandorte trockener und feuchter Standorte einleitete (vgl. EBERT & RENNWALD 1991, FISCHER 1997, THOSS 2004), eine Dokumentation über ein verbreitetes Vorkommen auf mittleren Standorten für das mitteleuropäische Verbreitungsareal ist uns jedoch nicht bekannt. Selbst extensiv genutzte, d.h. einschürige (Sommermahd) und nur schwach gedüngte Berg-Glathoferwiesen mit Vorkommen von *Knautia arvensis* und *Centaurea*-Arten als potenzielle Wirtspflanzen sind heute in der Regel zu dichtwüchsig und als Habitat ungeeignet.

Vor dem Hintergrund der bis in die jüngste Zeit breiten Standortamplitude erscheint es fraglich, ob die Trennung von *E. aurinia* in Unterarten bzw. *Ökotypen* in Abhängigkeit von der Habitat- und Wirtspflanzennutzung reale Einheiten wiedergibt, die (bereits) genetisch fixiert sind und damit einen an sich schützenswerten Genpool darstellen. In Fraßexperimenten zeigten Raupen aus französischen Populationen, die jeweils monophag an *Cephalaria*, *Gentiana*, *Lonicera*, *Scabiosa* oder *Succisa* leben, beim Austausch der Wirtspflanzen erhebliche Wachstumsstörungen (MAZEL 1982a, b). MAZEL (1982a, b) ging daher von genetisch bedingten Unterschieden aus und unterschied mehrere Unterarten. Dagegen beobachtete Hehl (pers. Mitt.) keinen maßgeblichen Einfluss verschiedener Futterpflanzen auf Larven von *E. aurinia* unterschiedlicher Herkunft: Raupen von *E. aurinia*-Populationen aus den Voralpen und Alpen, Istrien und Spanien ließen sich problemlos mit *Lonicera xylosteum*, aber auch mit Pflanzen der Gattungen *Dipsacus*, *Knautia* und *Scabiosa* züchten. Allerdings basiert diese Studie auf älteren Larvenstadien, die möglicherweise weniger

Tab. 3: Übersicht über die in Mitteleuropa relevanten Vegetationseinheiten (RENNWALD 2000) in Larvalhabitaten von *E. aurinia*. Es wurden ausschließlich Nachweise von Präimaginalstadien (Eigelege, Raupengespinste) berücksichtigt. Vegetationseinheiten mit besonderer Bedeutung sind mit * gekennzeichnet.

Vegetationseinheit	Anmerkungen	Hauptwirts- pflanzen	Regionen (beispielhaft)
Submediterrane Trocken- und Halbtrockenrasen (<i>Brometalia erecti</i>)			
Trespen-Halbtrockenrasen* (<i>Bromion</i>)	Verschiedene Ausprägungen, z.B. beweidetes <i>Gentiano-Koelerietum</i> oder gemähte Esparsetten-Halbtrockenrasen (<i>Onobrychido-Brometum</i>)	<i>Scabiosa columbaria</i>	Kaiserstuhl (EBERT & RENNWALD 1991), Bliesgau (ULRICH 2003), Thüringisches Becken (Weipert, n.p.); Nördliche Frankenalb (WEIDEMANN 1995), Diemeltal (Fartmann n.p.), Lorraine (GOFFART et al. 1996)
Alpige Kalk-Magerrasen (<i>Seslerietalia albicantis</i>)			
Blaugrasrasen (<i>Seslerion albicantis</i>)	z.B. <i>Carlino-Caricetum sempervirentis</i> ; noch wenig untersucht	<i>Scabiosa lucida</i> , <i>Gentiana clusii</i>	Nördliche Kalkalpen, z.T. Alpenvorland (ANTHES 2002, NUNNER, n.p.)
Borstgras-Gesellschaften (<i>Nardetalia strictae</i>)			
Borstgrasrasen der planaren bis montanen Stufe (<i>Violion caninae</i>)*	Verschiedene Ausprägungen	<i>Succisa pratensis</i>	Westerwald (FASEL 1988), Ardennen (GOFFART et al. 1996), Vogtland (Sachsen, THOSS 2004), Alpenvorland (BRÄU & NUNNER 2003)
Borstgrasrasen der hochmontanen und subalpinen Stufe (<i>Nardion</i>)*	Verschiedene Ausprägungen	<i>Succisa pratensis</i> , <i>Gentiana punctata</i>	Allgäuer Alpen (Bräu & NUNNER n.p.)
Heidekraut-Gesellschaften (<i>Vaccinio-Genistetalia</i>)			
Subatlantische Ginsterheiden (<i>Genestion pilosae</i>)		<i>Succisa pratensis</i>	Vogtland (Sachsen, THOSS 1994)
Nass- und Streuwiesen, Hochstaudenfluren (<i>Molinietalia coeruleae</i>)			
Waldbinsen-Gesellschaften (<i>Juncion acutiflori</i>)		<i>Succisa pratensis</i>	Nördliches Alpenvorland (BRÄU & NUNNER 2003), Westerwald (FISCHER 1997)
Eutrophe Nasswiesen* (<i>Calthion</i>)	nur magere, einschürige Ausprägungen z.B. von Kohl- und Bachdistelwiesen, Rasenschmielen-Schlangen-Knöterich-Weiden	<i>Succisa pratensis</i>	Vogtland, Erzgebirge (THOSS 2004, Grosser n.p.), nördliches Alpenvorland (BRÄU & NUNNER 2003), Westerwald (FASEL 1988)

Vegetationseinheit	Anmerkungen	Hauptwirts- pflanzen	Regionen (beispielhaft)
Pfeifengraswiesen* (<i>Molinion</i>)	verschiedene Assoziationen sowohl kalkreicher als auch kalkarmer Standorte	<i>Succisa pratensis</i>	Nördliches Voralpenland (ANTHES et al. 2003b, BRÄU & NUNNER 2003, EBERT & RENNWALD 1991), Vogtland (THOSS 2004), Belgien (GOFFART et al. 1996)
Fettwiesen und Weiden frischer Standorte (<i>Arrhenatheretalia elatioris</i>)			
Fettweiden (<i>Cynosurion</i>)	vor allem Mager-Fettweide (<i>Festuco-Cynosuretum</i>)	<i>Succisa pratensis</i>	Westerwald (FASEL 1988), Vogtland (THOSS 2004)
Glatthafer-Frischwiesen (<i>Arrhenatherion</i>)	magere Ausprägungen	<i>Succisa pratensis</i>	Vogtland (THOSS 2004)
Flach- und Zwischenmoore (<i>Scheuchzerio-Caricetea fuscae</i>)			
Mesotrophe Zwischenmoore (<i>Caricion lasiocarpae</i>)	vor allem Fadenseggenmoor (<i>Caricetum lasiocarpae</i>) u. Schnabelseggen-Ried (<i>Caricetum rostratae</i>)	<i>Succisa pratensis</i>	Nördliches Alpenvorland (ANTHES et al. 2003b, BRÄU & NUNNER 2003)
Braunseggen-Stümpfe* (<i>Caricion fuscae</i>)	vor allem Braunseggen-Sumpf (<i>Caricetum fuscae</i>) u. Herzblatt-Braunseggensumpf (<i>Parnassio-Caricetum fuscae</i>)	<i>Succisa pratensis</i>	Nördliches Alpenvorland (ANTHES et al. 2003b), Ardennen (GOFFART et al. 1996)
Kalkflachmoore und Kalkstümpfe* (<i>Caricion davallianae</i>)	vor allem Mehlsprimel-Kopfbinsenried (<i>Primulo-Schoenetum</i>) u. Davallseggenried (<i>Caricetum davallianae</i>)	<i>Succisa pratensis</i>	Nördliches Alpenvorland (EBERT & RENNWALD 1991, ANTHES et al. 2003b, BRÄU & NUNNER 2003), Thüringen (Weipert n.p.)
Zwergstrauchreiche Hochmoor- Torfmoosgesellschaften (<i>Oxycocco-Sphagnetea</i>)	nur Übergangsmoore, vor allem Bunter Torfmoos-Rasen (<i>Sphagnetum magellanicum</i>), Rasenbinsen-Hochmoor (<i>Eriophoro-Trichophoretum cespitosum</i>)	<i>Succisa pratensis</i>	Nördliches Alpenvorland (Bräu & Nunner n.p.)
Großseggenriede (<i>Magnocaricion</i>)			
Steifseggen-Ried (<i>Caricetum elatae</i>)	schwachwüchsige Formen in mesotrophen Zwischenmooren	<i>Succisa pratensis</i>	Alpenvorland (ANTHES et al. 2003b)

wählerisch sind als die Jungraupenstadien (vgl. Tab. 2). Eine populationsgenetische Studie in Frankreich fand ebenfalls keine Unterschiede zwischen Populationen an *Succisa pratensis* und *Scabiosa columbaria* in Nordfrankreich, wohl aber zwischen sympatrischen Populationen an *Succisa pratensis*, *Cephalaria leucantha* und *Lonicera etrusca* im Mittelmeerraum (DESCIMON et al. 2001). Zusammengefasst erscheint die Differenzierung in einen Ökotyp feuchter Standorte und einen Ökotyp trockener Standorte derzeit nicht ausreichend begründet, zumal eine genauere Betrachtung beispielsweise der Habitate im nördlichen Voralpenland zeigt, dass einzelne Kolonien von *E. aurinia* ein breites Spektrum nasser bis wechselfeuchter, z.T. sogar trockener Standorte unter Nutzung mehrerer Wirtspflanzen besiedeln (BRÄU & NUNNER 2003). Gezielte Untersuchungen an räumlich benachbarten Populationen in Feuchtwiesen und Kalkmagerrasen könnten hier Aufschluss geben.

Neben den Vorkommen der Wirtspflanzen und geeigneter Larvalhabitate (Kap. 4 und 5) wird die Qualität der Imaginalhabitate von mehreren Schlüsselrequisiten beeinflusst. *Nektarpflanzen* werden von *E. aurinia* ausgiebig besucht (z.B. DOLEK & GEYER 1997, ANTHES et al. 2003b, HULA et al. 2004, Zusammenfassung der nachgewiesenen Nektarpflanzen bei THOSS 2004). Dabei deuten alle bislang vorgelegten Studien an, dass keine ausgeprägten Präferenzen für bestimmte Pflanzenarten, Familien, Infloreszenztypen oder Blütenfarben bestehen, sondern das vorhandene Blütenangebot opportunistisch genutzt wird. Für Schutzmaßnahmen erscheint es daher ausreichend, ein unspezifisches Blütenangebot zur Flugzeit sicherzustellen.

Ansitzwarten werden zum Sonnen sowie als Schauplätze für die Partnerwahl benötigt. Hierzu dienen einzelne, über die umgebende Vegetation aufragende Einzelpflanzen oder Gebüschgruppen. Auch deren Vorhandensein dürfte selten einen limitierenden Habitatfaktor darstellen.

Die Bedeutung von *Windschutz* in Form von Gehölzstrukturen wird regional unterschiedlich bewertet. Im „Grünen Band“ in SW-Sachsen bevorzugen die Falter bei augenscheinlich vergleichbarer Habitateignung direkt benachbarter Flächen (Angebot an Nektarpflanzen und Wirtspflanzen, Vegetationsstruktur) insbesondere an windigen Tagen die Nähe zu Vertikalstrukturen und legen hier mehr Gelege (THOSS et al. 2005). Indirekte Effekte wie z.B. Wärmestau und damit eine begünstigte Larvalentwicklung könnten hier eine Rolle spielen. Auch GOFFART et al. (1996), ULRICH (2003) und Karbiener (schriftl.; Kaiserstuhl) vermuten eine Bedeutung von schützenden Heckenstrukturen, ohne dies allerdings durch eine Analyse der Habitatstrukturen an windgeschützten und windoffenen Bereichen belegen zu können. Andererseits besiedelt *E. aurinia* völlig windoffene Flächen im Bayerischen Alpenvorland und in den Allgäuer Alpen in teilweise hohen Dichten. Hier scheint weniger der Windschutz *per se* als vielmehr das Angebot an geeigneten Strukturen in der Krautschicht ausschlaggebend zu sein (ANTHES et al. 2003b). Da Säume entlang von Gehölzen oft mehr Nektarpflanzen und kräftigere Futterpflanzen aufweisen als die zentralen Bereiche gemähter Streuwiesen, konzentrieren sich automatisch auch die Falter entlang von Hecken, ohne dass Windschutz der entscheidende Faktor sein muss.

3.2 Handlungsempfehlungen

- Abschätzung der *genetischen Isolation* benachbarter Populationen auf Feuchtwiesen (*Succisa*) und Kalkmagerrasen (*Scabiosa*) („Ökotypen“). Etablierte populationsgenetische Methoden für Tagfalter sind vorhanden (z.B. Allozym-Elektrophorese: JOHANNESSEN et al. 1996, SCHMITT & SEITZ 1999, VEITH et al. 1999, JOYCE & PULLIN 2003; Diversität mitochondrialer Haplotypen: JOYCE & PULLIN 2001, LAI & PULLIN 2004; „DNA-Fingerprinting“ via RAPDs, AFLPs oder DALPs: SHARBEL 1999, VEITH et

al. 1999, VANDEWOESTIJNE & BAGUETTE 2002, WANG et al. 2003).

- Im Hinblick auf die Optimierung von Pflegeplänen sollte die Bedeutung wichtiger *Habitatrequisiten* experimentell überprüft werden, um fehlerhaften Zielrichtungen in der Pflege vorzubeugen. Dazu gehören die Bedeutung von Gehölzstrukturen als Windschutz sowie von Saughabitaten.

4 Wirtspflanzennutzung

4.1 Kenntnisstand

Die Bedeutung verschiedener *Wirtspflanzen* für *E. aurinia* ist inzwischen umfassend dokumentiert (Tab. 2). *Succisa pratensis* oder *Scabiosa columbaria* sind in Mitteleuropa bei allen Vorkommen außerhalb der Alpen von existenzieller Bedeutung. Regional besitzen *Gentiana asclepiadea* (Abb. 3), *G. cruciata* (Abb. 4) und *Knautia arvensis* möglicherweise „populationsstützende“ Bedeutung. Gespinstzählungen an *G. asclepiadea* und *S. pratensis* im Alpenvorland deuten an, dass bei Vorkommen beider Wirtspflanzen *Succisa*



Abb. 3: Gespinst von *E. aurinia* am Schwalbenwurz-Enzian *Gentiana asclepiadea* (Hangquellmoor am Bannwaldsee, Ostallgäu, 25.8.2001, N. Anthes).



Abb. 4: Gespinst von *E. aurinia* am Kreuzenzian *Gentiana cruciata* (Amtenhauser Tal, Baden-Württemberg, 23.9.1998, S. Hafner).



Abb. 5: Gelege von *E. aurinia debilis* an einer Jungpflanze des Punktieren Enzians *Gentiana punctata* (Gunzesrieder Tal, Allgäuer Alpen, Juli 2003, A. Nunner).

bevorzugt belegt wird: So erfolgte bei 2.005 (DOLEK et al. 2003) bzw. 10.342 (Neuanalyse der Daten von ANTHES 2002) abgesuchten *Succisa*-Pflanzen im Schnitt an jeder 37ten Pflanze ein Gespinstfund, bei 447 bzw. 3.581 abgesuchten *Gentiana* jedoch nur an jeder 89ten bzw. 69ten Pflanze. In den Alpen ist das Wirtspflanzenspektrum noch ungenügend bekannt. Hinsichtlich der geographischen Verbreitung potenzieller Wirtspflanzen, insbesondere der verschiedenen Enzianarten, sind deutliche regionale Unterschiede zu erwarten. In den Allgäuer Alpen wurden z.B. Gelege bzw. Raupengespinste bislang an *Gentiana punctata* (Abb. 5), *Scabiosa lucida* und *Knautia dipsacifolia* gefunden (Bräu & Nunner n.p., Wagner n.p.). Für die Schweiz werden in SBN (1991) allgemein *Gentiana clusii* und *G. acaulis* als Futterpflanzen der Gebirgsform *E. aurinia debilis* angegeben, wobei unklar ist, ob die Beobachtungen möglicherweise nur erwachsene Raupen nach der Überwinterung betreffen.

Von zahlreichen weiteren Pflanzenarten aus sechs Familien liegen inzwischen eindeutige Fraßbeobachtungen aus dem Freiland vor (Tab. 2), und mit weiteren Neunachweisen ist auch in Zukunft zu rechnen. Für das Management des Falters sind solche sekundären Wirtspflanzen allerdings nur eingeschränkt relevant. Interessanterweise steht der großräumigen Polyphagie des Falters in der Regel eine regionale Oligophagie oder gar Monophagie gegenüber, denn die meisten Kolonien nutzen zumindest vor der Diapause lediglich ein oder zwei Wirtspflanzenarten (vgl. MAZEL 1982a).

Umfangreiche Kenntnisse zu *Eiablagepräferenzen* in Mitteleuropa wurden bislang nur für Feuchthabitate ermittelt (für Details siehe ANTHES et al. 2003a, BRÄU & NUNNER 2003, DOLEK et al. 2003, KONVIČKA et al. 2003, THOSS 2004). Zur Ablage an *Succisa pratensis* und *Gentiana asclepiadea* bevorzugt *E. aurinia* kräftige Pflanzen an gut besonnten und leicht zugänglichen Standorten (z.B. auf kleinen Bulten oder Störstellen). Damit kommt der Struktur der umgebenden Vegetation eine entscheidende Bedeutung zu. Auffallend ist, dass vielfach mehrere Gelege, im Vogtland sogar bis zu 17, an einer einzelnen Pflanze gefunden wurden (z.B. GOFFART et al. 1996, THOSS 2004). Unklar bleibt jedoch, ob Weibchen gezielt bereits belegte Pflanzen aufsuchen (wie von ELIASSON & SHAW 2003 vermutet), oder ob es nicht vielmehr die Qualität einzelner Pflanzenindividuen selber ist, die mehrere Weibchen zur Eiablage bewegt (SINGER et al. 2002). Bezüglich der Eignung einzelner Wirtspflanzenindividuen besteht daher noch Klärungsbedarf. Beim Maivogel (*E. maturna*) fand M. Dolek (n.p.), dass Gelege an mehrfach belegten Pflanzen eine geringere Mortalität aufwiesen. Dies spricht für eine generell bessere Eignung dieser Pflanzen entweder als Nahrungspflanze oder aus mikroklimatischen Gründen.

Fremdablagen an nicht als Raupenfutter genutzten Pflanzen wurden bislang nur vereinzelt nachgewiesen, aber auch noch nicht systematisch untersucht. Die uns vorliegenden Nachweise betreffen Einzelfunde auf einem Keimling der Wald-Engelwurz *Angelica sylvestris* im Allgäu (ANTHES 2002) sowie an Verschiedenblättriger Kratzdistel *Cirsium heterophyllum* und Großem Wiesenknopf *Sanguisorba officinalis* in SW-Sachsen (THOSS 2004). Diese Ablagen erfolgten in direkter Nachbarschaft zur Wirtspflanze (*Succisa pratensis*), auf die die Raupen unmittelbar nach dem Schlupf wechselten. Fremdablagen könnten insbesondere dort von Bedeutung sein, wo die eigentliche Wirtspflanze (z.B. bei fortschreitender Sukzession) für die Weibchen schlecht zugänglich ist.

4.2 Handlungsempfehlungen

- Primäre Bedeutung haben detaillierte Untersuchungen zu *Eiablagepräferenzen auf Trockenstandorten*, die bislang für Mitteleuropa fehlen. Entscheidend ist dabei, dass nicht nur eine Beschreibung von Eiablagestandorten erfolgt, sondern tatsächlich eine Präferenzanalyse. Forschungsbedarf besteht außerdem hinsichtlich der Wirtspflanzenbindung

in verschiedenen Regionen des Alpenraumes.

- Die Bedeutung ausreichender Versorgung mit *Wirtspflanzen nach der Überwinterung*, ein in Spanien als bedeutend eingestuft Faktor (TEMPLADO 1975), ist in Mitteleuropa nicht untersucht und könnte zum besseren Verständnis der Überlebensfähigkeit von Populationen beitragen.
- In Freiland- und/oder Laborexperimenten sollte klargestellt werden, welche Charakteristika einer Wirtspflanze ihre Qualität als *Eiablagesubstrat* bestimmen (Größe, sekundäre Inhaltsstoffe wie iridoide Glycoside [BOWERS 1981, WAHLBERG 2001], C/N-Verhältnis, Vorhandensein von Gelehen anderer Weibchen, Zugänglichkeit, einfache Verhaltensregeln [z.B. Rückkehr zum Schlupfort], Mikroklima, Behaarung der Blätter bei *Succisa* [vgl. Hinweise bei THOSS 2004], etc.) sowie inwieweit sich der *Futterwert* unterschiedlicher Hauptwirtspflanzen unterscheidet (z.B. Wachstumsraten der Raupen, vgl. MAZEL 1982a, b, ANTHES et al. 2003b).

5 Larvalhabitate

5.1 Kenntnisstand

Die Kenntnisse zum Larvalhabitat von *E. aurinia* insbesondere in *Feuchtgebieten* wurden in den letzten Jahren erheblich erweitert. Eine Übersicht über die pflanzensoziologische Zuordnung der derzeit bekannten Larvalhabitate gibt Tabelle 3. Die Funde konzentrieren sich auf Pfeifengraswiesen und Kleinseggenriede, doch wird ein breites Spektrum von Borstgrasrasen bis hin zu Übergangsmooren und mesotrophen Großseggenbeständen besiedelt. Entscheidend ist das Vorkommen von Wirtspflanzen in geeigneter Wuchsform und eine lückige Vegetationsstruktur (s. Kap. 4). Positiv beeinflusst wird die Populationsgröße von *E. aurinia* zusätzlich von der Größe und Dichte des Wirtspflanzenbestandes. So stieg im Allgäu die Gespinstdichte mit der Dichte geeigneter (großwüchsiger und zugänglicher) Wirtspflanzen (ANTHES et al. 2003a). Ebenso zeigt eine Korrelations-Analyse der bei BRÄU & NUNNER (2003) dargestellten Daten einen Anstieg der Gespinstzahlen mit der Habitatfläche die *Succisa pratensis* in mittlerer bis hoher Dichte aufweist (Spearman Rangkorrelation, $r_s = 0,68$, $n = 18$, $p = 0,002$). In Böhmen erhöhte sich der Anteil belegter Wirtspflanzen mit der *Succisa*-Dichte (KONVIČKA et al. 2003). Wie Beobachtungen aus den südbayerischen Mooregebieten zeigen, sind ausreichende Wirtspflanzendichten von großer Bedeutung, da die Jungraupengruppen bis zur Diapause einen Nahrungsbedarf von zwei bis drei *Succisa*-Pflanzen mittlerer Größe aufweisen. Bei hohen *Succisa*-Dichten von 0,5–1 Ind./m² gelingt den Raupen ein Wechsel auf benachbarte Wirtspflanzen problemlos. In Gebieten mit geringen Wirtspflanzendichten besteht möglicherweise die Gefahr des Verhungerns. Inwieweit die Jungrauen Nahrungsengpässe durch eine vorgezogene Diapause kompensieren können, ist noch ungeklärt.

Defizite bezüglich der Kenntnis besiedelter Vegetationstypen und Larvalhabitat-Präferenzen bestehen für *Trockenstandorte*. Hier werden vor allem die Bestände des *Bromion* und seiner Verbuschungsstadien von *E. aurinia* besiedelt (Tab. 3). Sowohl im Bliesgau wie auch im Kaiserstuhl scheinen niedrigwüchsige Brachestadien mit schwach entwickeltem Obergrashorizont bevorzugt zu werden (ULRICH 2003, Karbiener schriftl.). Eine detailliertere Kenntnis der Larvalhabitate und ihrer Standortbedingungen ist von entscheidender Bedeutung, um die Eignung verschiedener Pflegemaßnahmen bewerten zu können (s. Kap. 6). Erst dann lassen sich die Schwankungen in den genutzten Larvalhabitatstrukturen verstehen, und gleichzeitig die oftmals unterschiedlichen Erfahrungen mit bestimmten Pflegemaßnahmen erklären.

5.2 Handlungsempfehlungen

- Vordringlich ist eine systematische Analyse der präferierten Wirtspflanzen und *Larvalhabitate auf Trockenstandorten*.
- Die genaueren Habitatansprüche der *Gebirgsform E. aurinia debilis* sind bislang wenig bekannt und sollten geklärt werden (vgl. Abb. 6).

6 Management

6.1 Beweidung mit Rindern

Voralpine Nieder- und Zwischenmoore unterliegen seit dem Mittelalter vielfach einer großflächigen Beweidung durch (Jung-)Rinder, gelegentlich kombiniert mit einer Nachmahd zur Streugewinnung. Heute existieren extensiv beweidete Allmenden im voralpinen Süddeutschland nur noch vereinzelt, obwohl diese gemeinschaftliche Form der Landnutzung zunehmend ins Interesse der Naturschutzes rückt (LEDERBOGEN et al. 2004). In anderen Regionen Europas gelten großflächige, extensive Rinderweiden vielfach als optimale Lebensräume für *E. aurinia*. Entsprechend ist zwar anzunehmen, dass derartige Flächen vor der Intensivierung der Grünlandwirtschaft auch in Mitteleuropa Schwerpunktorkommen des Falters beherbergten, doch lässt sich dies nur schwerlich rekonstruieren (Übersicht bei HERMANN & ANTHES 2003).

Aktuelle Vorkommen von *E. aurinia* auf Rinderweiden sind heute auf wenigen Allmende- weiden in voralpinen Mooren (Ostallgäu), auf Feuchtwiesen in Böhmen sowie häufiger auf Almweiden der Allgäuer und Schweizer Alpen bekannt. Historisch belegt sind Vorkommen auf Gemeindeviehweiden im Westerwald (FISCHER 1997). Inwieweit die heute meist auf



Abb. 6: Imaginal- und Larvalhabitat der alpinen Form *E. aurinia debilis* auf Borstgrasrasen einer beweideten Almfläche (Gunzesrieder Tal, Allgäuer Alpen, Juli 2003, A. Nunner).

kleinen Parzellen praktizierte Rinderweide geeignete Habitatstrukturen bereit stellen kann, wird derzeit kontrovers diskutiert. Beim Vergleich von voralpinen Allmendeweiden mit benachbarten Streuwiesen zeigte sich, dass die Weiden tendenziell in geringerer Stetigkeit von *E. aurinia* besiedelt sind (DOLEK et al. 1999) und nur ausnahmsweise als Larvalhabitat genutzt werden (ANTHES et al. 2003a, HERMANN & ANTHES 2003). In einer Folgeuntersuchung fanden sich geeignete Larvalhabitate in mehreren südbayerischen Allmendeweiden, wenn auch mit geringerer Flächenausdehnung, Wirtspflanzendichte und Gespinstdichte als auf benachbarten Brachflächen (DOLEK et al. 2003). In Böhmen ergab eine Analyse der Bestandsentwicklung auf 30 Habitat-Inseln, dass selbst extensive Rinderbeweidung das Aussterbe-Risiko erhöht (HULA et al. 2004), was mit einer Reduzierung des Blütenangebotes und der Wirtspflanzen-Wüchsigkeit in Verbindung gebracht wird. Zu ähnlichen Befunden kam DE BOISSIEU (2000) für die Bretagne, wobei sich unter den 41 untersuchten potenziellen Habitaten lediglich drei (unbesiedelte) auf Rinderweiden befanden. GOFFART et al. (1996, 2001) betrachten extensive Beweidung als geeignetes Mittel zur Bewirtschaftung von *E. aurinia*-Vorkommen in Belgien, stützen sich dabei aber scheinbar auf Erkenntnisse aus Nordwest-Europa (z.B. LAVERY 1993, WARREN 1994, LEWIS & HURFORD 1997), die nicht unbedingt auf Mitteleuropa übertragbar sind. Im Alpenraum werden die Imagines von *E. aurinia* zwar häufig auf Almflächen beobachtet, die enge räumliche Anbindung an unbeweidete alpine Rasen erschwert allerdings die Beurteilung dieser Funde im Hinblick auf die Weideverträglichkeit der Präimaginalstadien. Die generelle Eignung von Rinderbeweidung ist damit derzeit ebenso ungeklärt wie die Frage, ob extensive Standweiden mit dauerhaft geringer Besatzdichte oder aber Umtriebsweiden mit kurzer Standzeit in hoher Besatzdichte die bessere Pflegemaßnahme sind. Eine regelmäßige Überprüfung der Besatzdichten in Abhängigkeit von der Entwicklung der Raupen-Futterpflanzen scheint dabei unerlässlich (vgl. SAARINEN et al. 2005).

Zusammengefasst scheint Rinderbeweidung zwar toleriert zu werden und stellt kleinflächig günstige Larvalhabitate zur Verfügung, ist jedoch unter heutigen Bedingungen außerhalb des Alpenraumes eher als pessimal einzustufen (vgl. HERMANN & ANTHES 2003). Unterschiede in der Habitatqualität bestimmter Weiden sind vermutlich durch eine Kombination aus standörtlicher Komposition, den genutzten Wirtspflanzen sowie Intensität und Zeitpunkt der Beweidung bestimmt (vgl. Abbildung 1 und DOLEK et al. 2003). Insbesondere bei großflächigen Moorweiden (Allmenden) ist bei ausreichender standörtlicher Variabilität davon auszugehen, dass einzelne Teilflächen geeignete Larvalhabitatstrukturen aufweisen. Zur Optimierung schlagen DOLEK et al. (2003) vor, durch gezieltes Aussparen von Larvalhabitaten eine gewisse Steuerung der Beweidungsintensitäten zu erreichen. Optimale Zielvorgabe eines Managementkonzeptes sollte allerdings eine möglichst un gelenkte, wenig aufwändige und daher großflächig als Naturschutzmaßnahme einsetzbare Bewirtschaftungsform sein (vgl. LEDERBOGEN et al. 2004).

6.2 Beweidung mit Schafen

Schafbeweidung stellt die traditionelle großflächige Bewirtschaftungsform einiger von *E. aurinia* besiedelter Kalkmagerrasengebiete dar. Dies betrifft insbesondere die bestehenden Vorkommen in Nordfranken, auf der Rhön, in Thüringen, im Werratal (Hessen) sowie ehemalige Vorkommen im Mittleren Diemeltal, nicht dagegen die erloschenen Vorkommen auf der Schwäbischen Alb und Baar-Alb, die überwiegend als Wiesen genutzt wurden, sowie die brachliegenden Kalkmagerrasen im Bliesgau. Obwohl die traditionell ausgedehnte, großflächige und zeit-räumlich dynamische Schafbeweidung offensichtlich geeignete Habitate für *E. aurinia* bereitgestellt hat, ist unklar, ob dies auch für die heute mehrheitlich praktizierte kleinflächige Schafbeweidung in einem meist engen, „vereinheitlichenden“ Pflegekorsett zutrifft. Gezielte Untersuchungen über die tatsächlichen Effekte der Schafbeweidung auf Eiablage und Präimaginalstadien in Mitteleuropa stehen bislang

aus. Einzelbeobachtungen zeigen jedoch, dass Schafbeweidung problematisch sein kann: So berichtet KUDRNA (1995), die „stärkste xerothermophile Population“ auf der Rhön sei „durch Schafbeweidung vernichtet“ worden. Gleichfalls erlitt die letzte individuenstarke Population Hessens seit Einführung der Schafbeweidung erhebliche Bestandseinbußen. Das besiedelte Areal schrumpfte von ehemals vier auf lediglich eine gut besiedelte Fläche (Lange n.p.). Andererseits berichtet Thust (mdl., zitiert aus ULRICH 2003), dass *E. aurinia* auf Trockenstandorten in Thüringen von Hüteschafhaltung profitiert. Allerdings bleibt hier zu klären, ob Hüteschafhaltung auch kleinflächig förderlich sein kann, oder ob sie nur bei großflächiger, raum-zeitlich dynamischer Anwendung durch den Effekt der Offenhaltung mit anschließender Brachephase geeignete Lebensräume bereitstellt.

Auf frischen Standorten gehört Schafbeweidung in Mitteleuropa zur Ausnahme und wird meist von Rinderbeweidung ersetzt (s. Kap. 6.1). Vorläufige Untersuchungen zum Einfluss der Schafbeweidung von Pfeifengraswiesen im „Grünen Band“ in SW-Sachsen bestätigen jedoch die Erkenntnisse von Trockenstandorten: Selektiver Verbiss der Wirtspflanze *Succisa pratensis* und großflächige Trittschäden werden als pessimal für *E. aurinia* beurteilt (THOSS 2004, THOSS et al. 2005). Von negativen Effekten bei der Beweidung durch Schafe wird auch aus Großbritannien berichtet (WARREN 1994): Auf mehreren Feuchtstandorten und in einigen Kalkmagerrasengebieten starben Kolonien von *E. aurinia* in Folge einer Schafbeweidung aus.

6.3 Streuwiesennutzung auf Feuchtstandorten

Die einschürige Mahd von Feucht- und Moorstandorten im Spätsommer, Herbst oder Winter zur Gewinnung von Einstreu für die Stallungen war früher in Mitteleuropa eine weitverbreitete Nutzungsform, insbesondere in den stroharmen Regionen der Mittelgebirge, des Alpenvorlandes und der Alpentäler (vgl. StMLU/ANL 1995). Nicht zuletzt aufgrund der Förderung durch den Vertragsnaturschutz blieben größere Reste dieser traditionellen Form der Grünlandnutzung im bayerischen und württembergischen Alpenvorland erhalten. Streuwiesen stellen in Süddeutschland, vermutlich aber auch in den Tieflagen der Schweiz und Österreichs, die wichtigsten Habitate des Goldenen Schreckenfalters dar. Vereinzelte Beobachtungen von durch Mahd zerrissenen Raupengespinnten (Riesch in WEIDEMANN 1995) sowie eine aufkommende Kritik an der oftmals flächendeckend und vorzeitig durchgeführten Streuwiesenmahd im Hinblick auf die Schmetterlingsfauna (HUEMER 1996) gaben Anlass, die Auswirkungen der Streumahd im bayerischen Alpenvorland näher zu untersuchen (BRÄU & NUNNER 2003). In 18 verschiedenen Gebieten mit Bracheanteilen zwischen 0 und 100 % wurden auf einer abgesuchten *Succisa*-Wuchsfläche von 51 ha insgesamt 1.635 Raupengespinne festgestellt. Es zeigte sich, dass in den Gebieten eine z.T. recht unterschiedliche Verteilung von Raupengespinnten auf gemähte und brachliegende Bereiche besteht. In den im September gemähten Flächen konnten im Anschluss an die Mahd die zuvor kartierten Raupengespinne in der Regel kaum wiedergefunden werden. Eine Ausnahme stellten einige vorzeitig, d.h. bereits Anfang August gemähte Flächen dar, auf denen sekundäre Fraßgespinne in großer Anzahl angetroffen wurden. Obwohl die Untersuchung zeigte, dass die Jungraupengespinne durch die Mahd zum größten Teil zerstört werden, ergab sich nicht automatisch eine Bewertung der Streuwiesenmahd als existenzgefährdender Faktor. Insbesondere die Existenz individuenreicher Populationen von *E. aurinia* auf seit Jahren flächendeckend und mit geringer Schnitthöhe gemähten Streuwiesen wird von den Autoren als Beweis erachtet, dass zumindest vitale Populationen selbst durch Mahd ohne Belassung von Brachestreifen nicht im Fortbestand bedroht werden (Abb. 7). So wurden auf der alljährlich ab Anfang September mit Kreiselmäherwerk gemähten Streuwiese „Wildberg“ 364 Raupengespinne auf einer Gesamtfläche von nur 2,16 ha gezählt. Die zahlreichen Gespinnstfunde auf einigen vorzeitig bereits Anfang August gemähten Flächen werden außerdem als direkter Beleg gewertet, dass die Jungraupen die Mahd zu einem großen Teil überleben und in der Lage sind, neue Gespinne zu bil-



Abb. 7: Alljährlich mit Kreiselmäher gemähte Streuwiese (Fidellershof) mit konstant großem Vorkommen von *E. aurinia* (Westallgäuer Hügelland, August 2001, A. Nunner).

den (Abb. 8). Für die im September gemähten Flächen wird vermutet, dass die Raupen die Mahd größtenteils überlebten und lediglich nicht mehr auffindbar waren. Wie die Raupen die Mahd überstehen, welchen Einfluss zusätzliche Parameter wie Schnitthöhen, Schnittzeitpunkt, Mikorelief des Habitats und das Vorhandensein einer ausgeprägten Mooschicht haben (vgl. Abb. 1) und ob auch einzelne Jungraupen ohne gemeinschaftliches Gespinst überwintern können, ist jedoch ungeklärt.

Die Befunde von BRÄU & NUNNER (2003) werden durch Beobachtungen aus anderen Regionen Mitteleuropas gestützt. Gros (schriftl.) fand nach einer Augustmahd auf einem dicht mit Gespinsten bestückten Kopfbinsensried in der Salzburger Ebene anschließend wieder zahlreiche kleinere Raupengruppen. Im „Grünen Band“ Südwest-Sachsens erfolgt derzeit testweise eine einschürige Mahd um die Monatswende Juli/August, also zur Zeit des L₁-Larvenstadiums. Bei den dortigen Vorkommen an *Succisa* sitzen die kleinen Raupengespinste dann bodennah in der Blattrosette und sind möglicherweise von der Mahd nur geringfügig betroffen. Die kommenden Jahre müssen den Erfolg eines solchen Mahdregimes zeigen (Thoss schriftl.), insbesondere wenn Jungraupen-Gespinnste nicht vor der Mahd gekennzeichnet und explizit von der Nutzung ausgespart werden.

GOFFART et al. (2001) geben an, dass belgische Populationen an *Succisa pratensis* bei einmaligem Septemberschnitt in 10–15 cm Höhe über Boden nur geringe Gespinstverluste erleiden. Als Alternative empfehlen GOFFART et al. (2001) eine Junimahd, also während der Flugzeit, wobei Eigelege an den Rosettenblättern von *Succisa* bei entsprechender Schnitthöhe ebenfalls verschont bleiben. Bei einem Schnitt zur Flugzeit sollten allerdings Teilflächen ungemäht bleiben, um ein ausreichendes Nektarangebot zu gewährleisten. Auch DE BOISSIEU (2000) empfiehlt für die Bretagne einen hohen Schnitt. Kritisch anzumerken bleibt jedoch, dass derartige Untersuchungen bislang nur die direkten Effekte der Mahd erfasst haben – eine bessere Eignung eines hoch angesetzten Schnittes ist dabei fast eine

triviale Erkenntnis. Entscheidend wäre dagegen die langjährige wissenschaftliche Begleitung eines solchen Pflegeschnittes zur Abschätzung der Effekte eines verminderten Nährstoffaustrages und einer verstärkten Verfilzung der unteren Vegetationsschichten auf die Verjüngung der Wirtspflanzen – und damit auf die Qualität der Larvalhabitate.

Damit deutet sich bereits an, dass neben den unmittelbaren mechanischen Auswirkungen der Mahd auch die indirekten Auswirkungen auf Wirtspflanzen und Habitatstruktur berücksichtigt werden müssen. Auf Standorten mit sehr geringer Produktivität kann eine alljährlich durchgeführte Streuwiesenmahd die Vitalität der Wirtspflanzen *Succisa pratensis* und *Gentiana asclepiadea* schwächen und damit die Habitatqualität mindern. Entsprechend präferiert *E. aurinia* in Kalkflachmooren im Bereich des Forggensees die Eiablage in jungen Brachestadien, da auf alljährlich streugemähten Flächen *Succisa* nur noch kümmerwüchsige Exemplare ausbildet (ANTHES et al. 2003a, DOLEK et al. 2003). Auf nährstoffreicheren Standorten mit wuchskräftigen Vegetationsbeständen bleibt dagegen die für die Eiablage und Larvalentwicklung von *E. aurinia* erforderliche, aufgelockerte Vegetationsstruktur nur bei alljährlicher Mahd erhalten. Insbesondere stärker verschilfte



Abb. 8: Kleines, neu gebildetes Jungraupe-Fraßgespinst nach einer Streuwiesenmahd Anfang September (Pfefferbichl, Ostallgäu, 11.9.2002, N. Anthes).

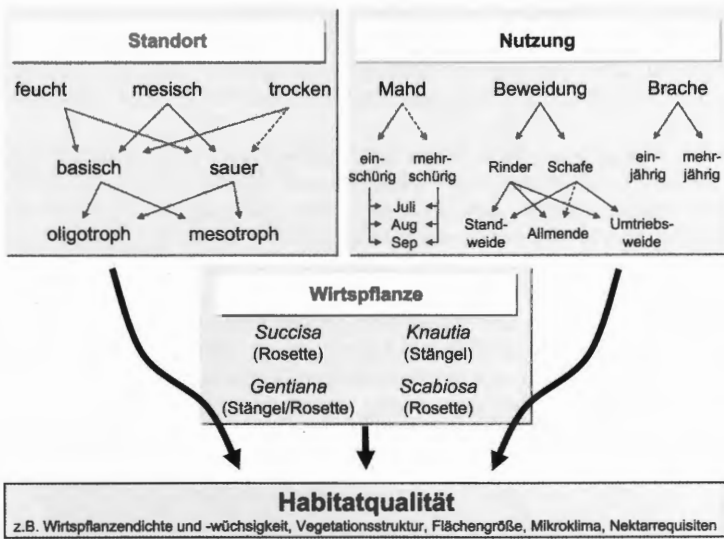


Abb. 9: Wirkungsschema der Schlüsselfaktoren zur Habitatqualität für *E. aurinia*. Dargestellt sind abiotische Standortparameter (Bodenwasserhaushalt, Ausgangsgestein, Nährstoffhaushalt), Nutzungsregime (Nutzungstyp, -zeitpunkt und -intensität) sowie die Hauptwirtspflanzen. Je nach Kombination dieser Faktoren (Pfeile) können unterschiedliche Maßnahmen zur Sicherung von *E. aurinia*-Vorkommen erforderlich sein. So scheint alljährlich Herbstmahd auf produktiven, mesotrophen Streuwiesen die Struktur der Wirtspflanze *Succisa* nicht nachteilig zu beeinflussen; dagegen führt selbige Nutzung auf ausgesprochen mageren Niedermoorflächen zum kümmerlichen Wuchs von *Succisa* und degeneriert die Larvalhabitate des Falters.

Streuwiesen verlieren bereits nach einmaligem Aussetzen der Mahd weitgehend ihre Habitateignung. BRÄU & NUNNER (2003) empfehlen deshalb, dass im Rahmen der Managementplanung von Streuwiesengebieten den Unterschieden in der Wüchsigkeit der Vegetationsbestände Rechnung getragen werden sollte, um dauerhaft vitale *E. aurinia*-Populationen zu erhalten (vgl. Abb. 9).

In Böhmen wird derzeit im Rahmen von Pflegeplänen für *E. aurinia* ein Rotationsmahd-System eingeführt, bei dem innerhalb von Streuwiesen wechselnde Teilbereiche alljährlich ungemäht bleiben und eine Aufdüngung unterbleibt; gleichzeitig soll die staatliche Förderung für Aufforstungen gestoppt werden (HULA et al. 2004). Diesem System vergleichbar empfiehlt SCHIESS-BÜHLER (2004) für den Kanton Zürich eine flächenhafte Mahd, die alljährlich wechselnde 10 % der Fläche als „Wanderbrache“ ausspart. Zu klären bleibt dabei aber, ob 10% der Fläche tatsächlich ausreichen, um alljährlich zumindest einen gewissen Teil der oftmals sehr kleinflächig verteilten Larvalhabitate von *E. aurinia* vor den Folgen der Mahd auszusparen. Auch für die Vorkommen in den bayerischen Streuwiesengebieten wird eine Turnus-Rotationsmahd als das Mittel der Wahl auf mäßig produktiven Standorten eingestuft (BRÄU & NUNNER 2003).

Das gezielte Aussparen von Raupengespinnten bei der Mahd, wie es manche Autoren vorschlagen, erscheint uns nur in Einzelfällen sinnvoll, beispielsweise zur Pflege und Bestandssicherung isolierter Restvorkommen. Ansonsten sollte aus organisatorischen und ökonomischen Gesichtspunkten eine sonst notwendige vorherige Kartierung der Vorkommen vermieden werden. Zudem deutet sich bei entsprechenden Versuchen im „Grünen Band“ Südwest-Sachsens bereits nach wenigen Jahren an, dass die ungemähten Larvalha-

bitate an reicheren Standorten schnell verfilzen und damit ihre Habitataignung rapide verlieren (Thoss schriftl.). Hier werden Standorte nun bewußt nicht alljährlich von der Mahd ausgenommen und vorhandene Gelege gegebenenfalls umgesetzt, was allerdings den Aufwand weiter erhöht. Rotations-Mahd-Systeme sind daher vermutlich in vielen Fällen zu bevorzugen.

6.4 Mahd auf Trockenstandorten

Im Gegensatz zu den Vorkommen in Feuchtgebieten sind unsere Kenntnisse zu Mahdwirkungen auf Trockenstandorten unzureichend. Lediglich die Tatsache, dass beispielsweise im Saarland die meisten rezenten Vorkommen in jungen bis alten Brachestadien der Halbtrockenrasen liegen, deutet eine gewisse Mahdempfindlichkeit an (vgl. ULRICH 2003). Vollständig gemähte Bereiche sind dagegen gar nicht oder nur in geringen Dichten besiedelt. Von ähnlichen Erfahrungen im Kaiserstuhl berichtet Karbiener (schriftl.). Zur Unterdrückung der Sukzession auf produktiveren Standorten empfiehlt ULRICH (2003) eine Halbseitenmahd mit Balkenmähern in ca. 10 cm Höhe über Boden, wobei abzuklären ist inwieweit eine solche Mahd die Verfilzung in den unteren Vegetationsschichten nicht noch verstärkt und damit die Verjüngung der Wirtspflanzen weiter unterdrückt. Der Mahdtermin braucht seines Erachtens nicht festgelegt zu werden, um einerseits den Landwirten genügend Flexibilität zu gewähren, und gleichzeitig ein Nutzungsmosaik wieder herzustellen. Karbiener (schriftl.) erwägt eine frühe erste Mahd Mitte April auf verfilzten Brachflächen, um später ein ausreichendes Nektarangebot sowie eine lückige Vegetationsstruktur an Eiablagestandorten zu ermöglichen. Weitere Untersuchungen sind hier dringend geboten.

6.5 Brache

Nach den bislang vorliegenden detaillierten Studien in *Feucht- und Flachmoorwiesen* Süddeutschlands und Böhmens stellen junge Brachestadien in vielen Kolonien einen entscheidenden Bestandteil des Larvalhabitats von *E. aurinia* dar (ANTHES et al. 2003a, b, BRÄU & NUNNER 2003, DOLEK et al. 2003, KONVIČKA et al. 2003, HULA et al. 2004, THOSS 2004). Die zur Eiablage präferierten großwüchsigen Wirtspflanzen-Individuen (*Succisa pratensis* und *Gentiana asclepiadea*) werden auf sehr mageren Standorten überwiegend in jungen Brachestadien vorgefunden, solange sie nicht von schnellwüchsigen Gräsern, Hochstauden oder Gebüsch überwachsen sind (Abb. 10). Die höchsten Dichten an Raupennestern finden sich dann oftmals in Brachestreifen entlang alljährlich gemähter Streuwiesen.

Ähnliche Erkenntnisse liegen von *Trockenstandorten* vor. Die Kalkmagerrasen des Bliesgaus (Saarland) liegen großflächig bereits seit Jahrzehnten brach (ULRICH 2003). Acht der zehn individuenstärksten Populationen besiedeln hier langjährige Brachen; eine Beweidungs-Tradition wie in anderen Kalkmagerrasen-Landschaften fehlt. Die dortigen Standortbedingungen in Verbindung mit dem trocken-warmen Klima scheinen auf den verfilzten Flächen eine Gehölzsukzession weitgehend zu unterdrücken. Daher stehen großwüchsige und gut zugängliche *Scabiosa columbaria*-Pflanzen in ausreichender Menge zur Verfügung.

Während also frühen Brachestadien eine hohe Bedeutung für *E. aurinia* zukommt, ist deren Einbindung in *Pflegekonzepte* problematisch. Auf den meisten Standorten erfordert die Aufrechterhaltung junger, kaum überwachener und wenig verfilzter Brachen automatisch ein räumlich und zeitlich dynamisches Nutzungskonzept, in dem Nutzungen wie Mahd oder Beweidung mit Brachephasen abwechseln (s. Kap. 6.3 und 6.4). Gelingt dies nicht, wird die Habitatqualität mit andauernder Brachezeit rapide abnehmen und letztlich ein Aussterben von Kolonien beschleunigen (z.B. WAHLBERG et al. 2002, BRÄU & NUNNER 2003, ELIASSON & SHAW 2003, KONVIČKA et al. 2003, ULRICH 2003, HULA et al. 2004).



Abb. 10: Verbrachtes Larvalhabitat von *E. aurinia* mit kräftigen Stauden des Schwalbenwurz-Enzian *Gentiana asclepiadea* (Streuwiese südlich des Bannwaldsees, Ostallgäu, 25.6.2001, N. Anthes).

Eine dauerhafte Sicherung von Brachen wird in den seltensten Fällen wie im Bliesgau zum Ziel führen, und auch dort sollte die Entwicklung der Flächen kritisch im Auge behalten werden (ULRICH 2003). Rotationssysteme in einem regionalen Kontext, die keine fixierten Pflegeregime für Einzelflächen festschreiben, erscheinen daher den Ansprüchen von *E. aurinia* am nächsten zu kommen.

6.6 Handlungsempfehlungen

Experimentelle Untersuchungen der tatsächlichen *Wirkung verschiedener Nutzungsregime* auf die Populationsdynamik von *E. aurinia* auf verschiedenen Standorten sind primär erforderlich. Dies gilt in besonderem Maße für die Vorkommen auf Trockenstandorten, experimentelle Erfassungen sind jedoch auch für Feuchtstandorte wünschenswert (vgl. DE BOISSIEU 2000).

Bei allen Untersuchungen ist zu beachten, dass die Effekte von einem mehrdimensionalen *Beziehungsgeflecht* bestimmt werden. Relevant erscheint insbesondere die Kombination aus abiotischen Standortbedingungen, Vegetation, den lokal relevanten Wirtspflanzen und ihrer jeweiligen Nutzung durch *E. aurinia*, sowie des Nutzungsregimes inklusive Nutzungszeitpunkt und -intensität (Abbildung 1).

Ziel von Managementkonzepten muß eine dauerhafte Bereitstellung der für *E. aurinia* relevanten Habitat-Requisiten im *regionalen Kontext* sein. Dies umfasst eine geeignete räumliche Struktur mehrerer geeigneter Habitatflächen, die wesentlichen Requisiten der Imaginalhabitate (Nektarpflanzen, Ansitzwarten, gegebenenfalls Windschutz) sowie ausreichende Flächen geeigneter Larvalhabitate. Dabei sollten einzelne Requisiten nicht räumlich fixiert festgesetzt, sondern in einem dynamischen räumlichen Mosaik angestrebt werden.

7 Ausblick

Die vorliegende Übersicht behandelt schwerpunktmäßig die artenschutzrelevanten Aspekte der Larval- und Populationsökologie von *E. aurinia* in Mitteleuropa. Sie offenbart wesentliche Defizite im Verständnis von Populationsdynamik sowie Imaginal- und Larvalhabitaten auf Trockenstandorten. Als „unbefriedigend“ muss außerdem der Kenntnisstand zur Larvalökologie der Vorkommen im Alpenraum bewertet werden. Weiterhin ist eine systematische Erfassung der Auswirkungen verschiedener Pflegeregime dringend geboten. Die Erfahrungen aus unterschiedlichen Regionen Mitteleuropas verdeutlichen, dass pauschale Managementempfehlungen bestenfalls suboptimal, möglicherweise aber sogar schädlich für den Erhaltungszustand der Populationen von *E. aurinia* sind. Stattdessen betrachten wir regionalisierte Pflegekonzepte, die gleichzeitig ein großes Maß an Flexibilität für die Ausführenden erlauben, als Schlüssel zum Erfolg.

Die bestehenden Kenntnislücken zur Populationsökologie sollten durch statistisch angelegte Präferenzanalysen, experimentelle Managementuntersuchungen bzw. populationsgenetische Analysen geschlossen werden. Solche Erfassungen sind ergänzend zu rein deskriptiven Arbeiten erforderlich, da letztere eine Interpretation der Daten oft erheblich erschweren. Für experimentelle Ansätze bietet sich einerseits eine verstärkte Einbindung freilandökologisch orientierter Hochschulen an, da im Rahmen von Diplom- und Doktorarbeiten der erforderliche personelle Aufwand abgedeckt werden kann. Weiterhin regen wir die Einsetzung eines durch Bundesmittel (BfN, BMBF) zu fördernden Entwicklungs- und Erprobungsvorhaben (E+E) an, das sich insbesondere mit Aspekten der Habitatpflege auf magerem Grünland, gegebenenfalls unter Einbeziehung weiterer schutzrelevanter Insektenarten dieser Lebensraumtypen, auseinandersetzt.

Zur weiteren Verfolgung der Bestands- und Arealentwicklung sollte ein effektiv organisiertes Monitoring auf repräsentativen Probestellen innerhalb der Schwerpunkt-vorkommen umgesetzt werden. Fachliche Vorgaben hierzu stehen zur Verfügung (FARTMANN et al. 2001, LEOPOLD et al. 2005), allerdings sollte der quantitativen Erfassung von Raupengespinsten im Rahmen von Populationsgrößen-schätzungen größere Bedeutung zukommen als bisher.

Danksagung

Wir danken allen im Text genannten Kollegen für die Bereitstellung zum Teil unveröffentlicher Daten und Beobachtungen sowie Anregungen zum Management von *E. aurinia*. Dank gilt weiterhin Matthias Dolek, Thomas Fartmann, Stefan Hafner, Gabriel Hermann, Rolf Reinhardt und Steffen Thoß für die kritische Durchsicht des Manuskriptes, sowie Thomas Fartmann und Gabriel Hermann für die gelungene Tagungsorganisation.

9 Literatur

- ANTHES, N. (2002) Lebenszyklus, Habitatbindung und Populationsstruktur des Goldenen Scheckenfalters *Euphydryas aurinia* Rott. im Alpenvorland. – Dipl.-Arb. Inst. f. Landschaftsökologie, Univ. Münster.
- ANTHES, N., FARTMANN, T., HERMANN, G. & G. KAULE (2003a): Combining larval habitat quality and metapopulation structure – the key for successful management of prealpine *Euphydryas aurinia* colonies. – *Journal of Insect Conservation* 7: 175–185.
- ANTHES, N., FARTMANN, T. & G. HERMANN (2003b): Wie lässt sich der Rückgang des Goldenen Scheckenfalters (*Euphydryas aurinia*) in Mitteleuropa stoppen? Erkenntnisse aus populations-

- ökologischen Studien in voralpinen Niedermoorgebieten und der Arealentwicklung in Deutschland. – *Naturschutz und Landschaftsplanung* **35**: 279–287.
- BINK, F. A. (1992): Ecologische Atlas van de Dagvlinders van Noordwest-Europa. – Schuyt, Haarlem.
- BOWERS, M. D. (1981): Unpalatability as a defense strategy of western checkerspot butterflies (*Euphydryas* Scudder, Nymphalidae). – *Evolution* **35**: 367–375.
- BRÄU, M. & NUNNER, A. (2003): Tierökologische Anforderungen an das Streuwiesen-Mahdmanagement. – *Laufener Seminarbeiträge* **1/03**: 223–239.
- CHARDON, J. P., ADRIAENSEN, F. & E. MATTHYSEN (2003): Incorporating landscape elements into a connectivity measure: a case study for the speckled wood butterfly (*Pararge aegeria* L.). – *Landscape Ecology* **18**: 561–573.
- DE BOISSIEU, D. (2000): Modes des gestion adaptes au maintien du Damier de la Succise (*Euphydryas aurinia*) en Centre-Bretagne: qualité de l'habitat, mobilité du papillon et impact de la fauche sur ses populations. – *Mémoire de D.E.S.S.* 1–100.
- DENNIS, R. L. H. (2004): Butterfly habitats, broad-scale biotope affiliations, and structural exploitation of vegetation at finer scales: the matrix revisited. – *Ecological Entomology* **29**: 744–752.
- DESCIMON, H., ZIMMERMANN, M., COSSON, E., BARASCUD, B. & G. NÈVE (2001): Genetic variation, geographic variation and gene flow in some French butterfly species. – *Genetics Selection Evolution* **33**: 223–249.
- DOLEK, M. & A. GEYER (1997): Influence of management on butterflies of rare grassland ecosystems in Germany. – *Journal of Insect Conservation* **1**: 125–130.
- DOLEK, M., GEYER, A. & A. FREESE (2003): Beweidung von Feuchtfleichen: Reproduktion von *Euphydryas aurinia* auf Weiden. – Gutachten im Auftrag des Bayerischen Landesamtes für Umweltschutz, Außenstelle Nord, Kulmbach.
- DOLEK, M., RADLMAIR, S. & A. GEYER (1999): Der Einfluss der Nutzung (Weide, Mahd, Brache) voralpiner Moorgebiete auf die Insektenfauna (Tagfalter, Heuschrecken). – *Schriftenreihe des Bayerischen Landesamt für Umweltschutz* **150**: 133–140.
- EBERT, G. & E. RENNWALD (1991): Die Schmetterlinge Baden-Württembergs. Band 1, Tagfalter I. – Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- ELIASSON, C. E. & M. R. SHAW (2003): Prolonged life cycles, oviposition sites, foodplants and *Cotesia* parasitoids of Melitaeini butterflies in Sweden. – *Oedipus* **21**: 1–52.
- FARTMANN, T., HAFNER, S. & G. HERMANN (2001): Skabiosen-Scheckenfalter (*Euphydryas aurinia*). In: FARTMANN, T., GUNNEMANN, H., SALM, P. & E. SCHRÖDER (Hrsg.): Berichtspflichten in Natura-2000-Gebieten. Empfehlungen zur Erfassung der Arten des Anhangs II und Charakterisierung der Lebensraumtypen des Anhangs I der FFH-Richtlinie. – *Angewandte Landschaftsökologie* **42**: 363–368.
- FASEL, P. (1988): Faunistisch-ökologische Untersuchung eines montanen Magerweidenkomplexes im NSG Fuchskaute, Hoher Westerwald. – *Fauna Flora Rheinland-Pfalz* **5**: 180–222.
- FISCHER, K. (1997): Zur Ökologie des Skabiosen-Scheckenfalters *Euphydryas aurinia* (Rottemburg, 1775) (Lepidoptera: Nymphalidae). – *Nachrichten des Entomologischen Vereins Apollo* **18**: 287–300.
- FISCHER, U., REINHARDT, R. & S. WALTER (2003): Bestandsmonitoring der Tagfalterarten *Euphydryas aurinia*, *Melitaea cinxia*, *Melitaea diamina*, *Boloria aquilonaris*, *Scoliantides orion*, *Limnitis camilla* und *Glaucoopsyche nausithous* in ausgewählten Vorkommensgebieten der Region Südwestsachsen. – Unveröffentlichter Bericht an das StUFA Plauen, Schwarzenberg.
- FORD, H. D. & E. B. FORD (1930): Fluctuation in numbers, and its influence on variation in *Melitaea aurinia*, Rott. (Lepidoptera). – *Transactions of the Royal Entomological Society of London* **78**: 345–351.
- FOWLES, A. & R. SMITH (2006): Mapping the habitat quality of patch networks for the marsh fritillary *Euphydryas aurinia* (Rottemburg, 1775) (Lepidoptera, Nymphalidae) in Wales. – *Journal of Insect Conservation* **10**: 161–177.
- FRIC, Z., HULA, V., KLIMOVA, M., ZIMMERMANN, K. & M. KONVIČKA (2005): Four fritillaries in the same network – effects of conspecifics, habitat quality and matrix. – *Kurzfassungen der Beiträge zur Tagung „Lepidoptera as Indicators of Biodiversity Conservation“*. Butterfly Conservation,

Southampton: 30.

- GERBER, H. (1972): Speziation und Biologie von *Euphydryas aurinia aurinia* Rott., *E. aurinia debilis* Oberth. und *E. aurinia debilis f. glaciegenita* Verity. – Mitteilungen der Entomologischen Gesellschaft Basel **22**: 73–87.
- GOFFART, P., BAGUETTE, M., DUFRÈNE, M., MOUSSON, L., NÈVE, G., SAWCHIK, J., WEISERBS, A. & P. LEBRUN (2001): Gestion des milieux semi-naturels et restauration de populations menacées de papillons de jour. Région Wallonne, Direction générale des Ressources naturelles et de l'Environnement, Louvain-la-Neuve.
- GOFFART, P., NÈVE, G., MOUSSON, L., WEISERBS, A., BAGUETTE, M. & P. LEBRUN (1996): Situation actuelle, exigences écologiques et premiers résultats de deux tentatives de réintroduction du damier de la Succée (*Eurodryas aurinia*), un papillon en danger d'extinction en Wallonie. – Les cahiers des Réserves Naturelles-RNOB **9**: 41–54.
- HAIKOLA, S., FORTELIUS, W., O'HARA, R. B., KUUSAARI, M., WAHLBERG, N., SACCHERI, I. J., SINGER, M. C. & I. HANSKI (2001): Inbreeding depression and the maintenance of genetic load in *Melitaea cinxia* metapopulations. – Conservation Genetics **2**: 325–335.
- HANSKI, I. (1999): Metapopulation ecology. – Oxford University Press, Oxford.
- HERMANN, G. & N. ANTHES (2003): Werden Populationen des Goldenen Scheckenfalters (*Euphydryas aurinia*, Rottensburg, 1775) durch Beweidung gefördert oder beeinträchtigt? – Artenschutzreport Jena **13**: 24–33.
- HUEMER, P. (1996): Frühzeitige Mahd, ein bedeutender Gefährdungsfaktor für Schmetterlinge der Streuwiesen (NSG Rheindelta, Vorarlberg, Österreich). – Vorarlberger Naturschau **1**: 265–300.
- HULA, V., KONVIČKA, M., PAVLICKO, A. & Z. FRIC (2004): Marsh Fritillary (*Euphydryas aurinia*) in the Czech Republic: Monitoring, metapopulation structure, and conservation of the endangered butterfly. – Entomologica Fennica **15**: 231–241.
- JOHANNESSEN, J., VEITH, M. & A. SEITZ (1996): Population genetic structure of the butterfly *Melitaea didyma* (Nymphalidae) along a northern distribution range border. – Molecular Ecology **5**: 259–276.
- JOYCE, D. A. & A. S. PULLIN (2001): Phylogeography of the marsh fritillary *Euphydryas aurinia* (Lepidoptera: Nymphalidae) in the UK. – Biological Journal of the Linnean Society **72**: 129–141.
- JOYCE, D. A. & A. S. PULLIN (2003): Conservation implications of the distribution of genetic diversity at different scales: a case study using the marsh fritillary butterfly (*Euphydryas aurinia*). – Biological Conservation **114**: 453–461.
- KANKARE, M. & M. R. SHAW (2004): Molecular phylogeny of *Cotesia* (Hymenoptera: Braconidae: Microgasterinae) parasitoids associated with Melitaeini butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae: Melitaeini). – Molecular Phylogenetics and Evolution **32**: 207–220.
- KANKARE, M., STEFANESCU, C., VAN NOUHUYS, S. & M. R. SHAW (2005): Host specialization by *Cotesia* wasps (Hymenoptera: Braconidae) parasitizing species-rich Melitaeini (Lepidoptera: Nymphalidae) communities in north-eastern Spain. – Biological Journal of the Linnean Society **86**: 45–65.
- KONVIČKA, M., HULA, V. & Z. FRIC (2003): Habitat of pre-hibernating larvae of the endangered butterfly *Euphydryas aurinia* (Lepidoptera: Nymphalidae): What can be learned from vegetation composition and architecture? – European Journal of Entomology **100**: 313–322.
- KUDRNA, O. (1995): Grundlagen für den Schutz der Tagfalter und ihrer Biotope in der Rhön. – Oedippus **10**: 1–46.
- LAI, B.-C. G. & A. S. PULLIN (2004): Phylogeography, genetic diversity and conservation of the large copper butterfly *Lycaena dispar* in Europe. – Journal of Insect Conservation **8**: 27–36.
- LAVERY, T. A. (1993): A review of the distribution, ecology and status of the marsh fritillary *Euphydryas aurinia* Rottensburg, 1775 (Lepidoptera: Nymphalidae) in Ireland. – Irish Naturalists' Journal **24**: 192–199.
- LEDERBOGEN, D., ROSENTHAL, G., SCHOLLE, D., TRAUTNER, J., ZIMMERMANN, B. & G. KAULE (2004): Allmendweiden in Südbayern: Naturschutz durch landwirtschaftliche Nutzung. – Angewandte Landschaftsökologie **62**.
- LEOPOLD, P., PRETSCHER, P., HERMANN, G., ANTHES, N., HAFNER, S., ULRICH, R., FRIEDRICH, W., HASSELBACH, W. & R. REINHARDT (2005): Kriterien zur Bewertung des Erhaltungszustandes der Popu-

- lationen des Goldenen Scheckenfalters *Euphydryas aurinia* (Rottemburg, 1775). In: SCHNITTER, P., EICHEN, C., ELLWANGER, G., NEUKIRCHEN, M. & E. SCHRÖDER (Hrsg.): Empfehlungen für die Bewertung der Arten der FFH-Richtlinie in Sachsen-Anhalt und in Deutschland. – http://www.bfn.de/03/030306_schmetterlinge.pdf (Stand 01.2005).
- LEWIS, O. T. & C. HURFORD (1997): Assessing the status of the marsh fritillary butterfly (*Eurodryas aurinia*): an example from Glamorgan, UK. – *Journal of Insect Conservation* **1**: 159–166.
- MAZEL, R. (1982a): Exigences trophiques et évolution dans les genres *Euphydryas* et *Melitaea sensu lato* (Lep. Nymphalidae). – *Annales de la Société Entomologique de France N.S.* **18**: 211–227.
- MAZEL, R. (1982b): Seconde contribution expérimentale à la connaissance taxinomique et phylétique de quelques formes d'*Eurodryas aurinia* Rottenburg. Intérêts biogéographique et phylétique de deux sous-espèces nouvelles d'*Eurodryas aurinia* Rott. (Lep. Nymphalidae). – *Alexandria* **3**: 303–316.
- MAZEL, R. (1984) : Trophisme, hybridation et spéciation chez *Eurodryas aurinia* Rottenburg (Lepidoptera - Nymphalidae). – Diss., Univ. Perpignan.
- NATURSTYRELSEN, S.-O. (2000): Action Plan for the conservation of the endangered marsh fritillary butterfly *Euphydryas aurinia* in Denmark (Dänisch mit englischer Zusammenfassung). Miljø- og Energiministeriet: 1–31.
- NIEMINEN, M., SINGER, M. C., FORTELIUS, W., SCHÖPS, K. & I. HANSKI (2001): Experimental confirmation that inbreeding depression increases extinction risk in butterfly populations. – *The American Naturalist* **157**: 237–244.
- NUNNER, A. (2003): Zielartenkonzept Landkreis Ravensburg. Teil 6: Tagfalter und Heuschrecken als Zielarten für Streuwiesen. Erste Ergebnisse einer landkreisweiten Übersichtskartierung der Arten Goldener Scheckenfalter (*Euphydryas aurinia*), Lungenenzian-Ameisenbläuling (*Maculinea alcon*), Blaukernauge (*Minois dryas*), Heilziest-Dickkopffalter (*Carcharodus floccifera*) und Warzenbeißer (*Decticus verrucivorus*). Unveröffentlichtes Gutachten im Auftrag des Landkreises Ravensburg.
- OSTHELDER, L. (1925): Die Schmetterlinge Südbayerns und der angrenzenden nördlichen Kalkalpen. I. Teil. Die Großschmetterlinge. Allgemeiner Teil und Tagfalter. – *Mitteilungen der Münchner Entomologischen Gesellschaft* **15**: 1–166.
- PARMESAN, C. & G. YOHE (2003): A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. – *Nature* **421**: 37–42.
- PORTER, K. (1981): Population dynamics of small colonies of the butterfly *Euphydryas aurinia*. – Diss., Univ. Oxford.
- PORTER, K. (1983): Multivoltinism in *Apanteles bignelli* and the influence of weather on synchronisation with its host *Euphydryas aurinia*. – *Entomologia Experimentalis et Applicata* **34**: 155–162.
- PRETSCHER, P. (2000): Aufbereitung ökologischer und faunistischer Grundlagendaten für die Schmetterlingsdatenbank LEPIDAT des Bundesamtes für Naturschutz (BfN) am Beispiel ausgewählter Arten der FFH-Richtlinie, der Roten Liste Tiere Deutschlands und des „100-Arten-Korbes“. – *Natur und Landschaft* **75**: 262–266.
- RENNWALD, E. (2000): Verzeichnis und Rote Liste der Pflanzengesellschaften Deutschlands mit Synonymen und Formationseinteilung. – *Schriftenreihe für Vegetationskunde* **35**: 91–112.
- RICKETTS, T. H. (2001): The matrix matters: effective isolation in fragmented landscapes. – *The American Naturalist* **158**: 87–99.
- SAARINEN, K., JANTUNEN, J. & A. VALTONEN (2005): Resumed forest grazing restored a population of *Euphydryas aurinia* (Lepidoptera: Nymphalidae) in SE Finland. – *European Journal of Entomology* **102**: 683–690.
- SBN (Schweizer Bund für Naturschutz) (1991): Tagfalter und ihre Lebensräume. Arten, Gefährdung, Schutz. Band 1. – Fotorotar AG, Egg/ZH.
- SCHIESS-BÜHLER, H. (2004): Aktionsplan Skabiosen-Scheckenfalter (*Euphydryas aurinia*). – Gutachten im Auftrag des Amtes für Landschaft und Natur im Kanton Zürich. Fachstelle Naturschutz.
- SCHMITT, T. & A. SEITZ, A. (1999): Analyse der genetischen Struktur und des Areal-systems mitteleuropäischer Populationen von *Erebia medusa* (Lepidoptera: Nymphalidae). – *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie* **29**: 381–387.
- SCHTICKZELLE, N., CHOUTT, J., GOFFART, P., FICHEFET, V. & M. BAGUETTE (2005): Metapopulation

- dynamics and conservation of the marsh fritillary butterfly: Population viability analysis and management options for a critically endangered species in Western Europe. – *Biological Conservation* **126**: 569–581.
- SETTELE, J., FELDMANN, R. & R. REINHARDT (1999): Die Tagfalter Deutschlands. Ein Handbuch für Freilandökologen, Umweltplaner und Naturschützer. – Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- SHARBEL, T. H. (1999): Amplified fragment length polymorphisms: A non-random PCR-based technique for multilocus sampling. In: EPPLER, J. T. & T. LUBJUH (Hrsg.): DNA profiling and DNA fingerprinting. – Birkhäuser Verlag, Heidelberg.
- SINGER, M. C., STEFANESCU, C. & I. PEN (2002): When random sampling does not work: standard design falsely indicates maladaptive host preferences in a butterfly. – *Ecology Letters* **5**: 1–6.
- STEFANESCU, C., PENUÉLAS, J. & I. FILELLA (2003): Effects of climatic change on the phenology of butterflies in the northwest Mediterranean Basin. – *Global Change Biology* **9**: 1494–1506.
- StMLU/ANL (1995): Landschaftspflegekonzept Bayern, Bd. II.9 Streuwiesen.
- TEMPLADO, J. (1975): La regulación natural de las poblaciones de *Euphydryas aurinia* Rott. (Lep. Nymphalidae). – *Boletín de la Estación Central de Ecología Madrid* **7**: 77–81.
- THOMAS, J. A. & M. G. MORRIS (1994): Patterns, mechanisms and rates of decline among UK invertebrates. – *Philosophical transactions of the Royal Society of London / Series B, Biological sciences* **344**: 47–54.
- THOMAS, J. A., TELFER, M. G., ROY, D. B., PRESTON, C. D., GREENWOOD, J. J. D., ASHER, J., FOX, R., CLARKE, R. T. & J. H. LAWTON (2004): Comparative losses of British butterflies, birds, and plants and the global extinction crisis. – *Science* **303**: 1879–1881.
- THOSS, S. (2004): Untersuchungen am Abbiss-Scheckenfalter *Euphydryas aurinia* Rott. als Grundlage artbezogener Biotopmanagement- und Monitoringmaßnahmen im „Grünen Band“ Sachsens. – Dipl.-Arb. Fachbereich Landschaftsnutzung und Naturschutz, FH Eberswalde.
- THOSS, S., FISCHER, U., REINHARDT, R. & S. WALTER (2005): Der Abbiss-Scheckenfalter *Euphydryas aurinia* (Rottemburg 1775) (Lep., Nymphalidae) in Sachsen – ein Überblick zu Verbreitung Bestandentwicklung, Biologie und Ökologie der letzten rezenten Vorkommen im Vogtland. – *Entomologische Nachrichten und Berichte* **49**: 81–90.
- ULRICH, R. (2003): Die FFH-Art Goldener Scheckenfalter (*Euphydryas aurinia* Rottemburg, 1775) im Saarland. Aktuelle Verbreitung, Bedeutung für die deutsche Gesamtpopulation und Schutz. – *Naturschutz und Landschaftsplanung* **35**: 178–183.
- ULRICH, R. (2004): Das Wanderverhalten des Goldenen Scheckenfalters (*Euphydryas aurinia* Rottemburg, 1775) in einem Metapopulationssystem im Muschelkalkgebiet des Bliesgau/Saarland. – *Natur und Landschaft* **79**: 358–363.
- VAN SWAAY, C. & M. WARREN (1999): Red data book of European butterflies (Rhopalocera). Council of Europe, Nature and Environment, No. 99, Strasbourg.
- VANDEWOESTIJNE, S. & M. BAGUETTE (2002): The genetic structure of endangered populations in the Cranberry Fritillary, *Boloria aquilonaris* (Lepidoptera, Nymphalidae): RAPDs vs allozymes. – *Heredity* **89**: 439–445.
- VEITH, M., BAHL, A. & A. SEITZ (1999): Populationsgenetik im Naturschutz - Einsatzmöglichkeiten und Fallbeispiele. In: AMLER, K., BAHL, A., HENLE, K., KAULE, G., POSCHLOD, P. & J. SETTELE (Hrsg.) *Populationsbiologie in der Naturschutzpraxis. Isolation, Flächenbedarf und Biotopansprüche von Pflanzen und Tieren*. – Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart: 112–126.
- WAHLBERG, N. (2000): Comparative description of the immature stages and ecology of five Finnish melitaeine butterfly species (Lepidoptera: Nymphalidae). – *Entomologica Fennica* **11**: 167–174.
- WAHLBERG, N. (2001): The phylogenetics and biochemistry of host-plant specialization in Melitaeine butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae). – *Evolution* **55**: 522–537.
- WAHLBERG, N., KLEMETTI, T. & I. HANSKI (2002): Dynamic populations in a dynamic landscape: the metapopulation structure of the marsh fritillary butterfly. – *Ecography* **25**: 224–232.
- WALLISDEVRIES, M. F. & C. VAN SWAAY (2005): Microclimatic cooling explains butterfly declines in the temperate zone. Zusammenfassungen der Beiträge zur Tagung “Lepidoptera as Indicators of Biodiversity Conservation“. – *Butterfly Conservation*, Southampton: 42.
- WANG, R., WANG, Y., CHEN, J., LEI, G. & R. XU (2004): Contrasting movement patterns in two species of chequerspot butterflies, *Euphydryas aurinia* and *Melitaea phoebe*, in the same patch

- network. – *Ecological Entomology* **29**: 367–374.
- WANG, R., WANG, Y., LEI, G., XU, R. & J. PAINTER (2003): Genetic differentiation within metapopulations of *Euphydryas aurinia* and *Melitaea phoebe* in China. – *Biochemical Genetics* **41**: 107–118.
- WARREN, M. S. (1994): The UK status and suspected metapopulation structure of a threatened European butterfly, the marsh fritillary (*Eurodryas aurinia*). – *Biological Conservation* **67**: 239–249.
- WEIDEMANN, H. J. (1995): Tagfalter beobachten, bestimmen. 2. Aufl. – Naturbuch Verlag, Augsburg.

Anschrift der Verfasser:

Nils Anthes
Zoologisches Institut
Lehrstuhl Evolutionsökologie der Tiere
Eberhard-Karls-Universität Tübingen
Auf der Morgenstelle 28
72076 Tübingen
E-Mail: nils.anthes@uni-tuebingen.de

Andreas Nunner
Bioplan – Institut für angewandte Biologie und Planung
Grabenstr. 40
72070 Tübingen
E-Mail: info@bioplan-tuebingen.de

Autorenregister

Anthes, N. 323
Bräu, M. 197
Caspari, S. 233
Dolek, M. 271
Fartmann, T. 11, 259
Gottwald, F. 123
Grandchamp, A.-C. 135
Gros, P. 197
Hafner, S. 309
Hermann, G. 11, 223
Leopold, P. 61
Loritz, H. 243
Möller, J. 123
Nick, A. 123
Nunner, A. 153, 197, 323
Settele, J. 197, 243
Steiner, R. 135
Stettmer, C. 197
Strehmann, A. 123
Trautner, J. 135, 295
Wagner, W. 83, 171
WallisDeVries, M. 281

Register der Tagfalter- und Widderchenarten

Admiral, s. *Vanessa atalanta* (Linnaeus, 1758)
Adscita geryon (Hübner, 1813) 17, 302, 310
Adscita mannii (Lederer, 1853) 17, 310
Adscita statices (Linnaeus, 1758) 17, 310
Aglais urticae (Linnaeus, 1758) 21, 29
Aglaope infausta (Linnaeus, 1767) 17, 35
Ähnlicher Mohrenfalter, s. *Erebia eriphyle* (Freyer, 1836)
Alexis-Bläuling, s. *Glaucopsyche alexis* (Poda, 1761)
Alpen-Gelbling, s. *Colias phicomone* (Esper, 1780)
Alpen-Perlmutterfalter, s. *Boloria thore* (Hühner, 1806)
Alpen-Weißling, s. *Pontia callidice* (Hübner, 1800)
Alpen-Wiesenvögelchen, s. *Coenonympha gardetta* (Prunner, 1798)
Alpiner Würfel-Dickkopffalter, s. *Pyrgus warrenensis* (Verity, 1928)
Ampfer-Grünwidderchen, s. *Adscita statices* (Linnaeus, 1758)
Anthocharis cardamines (Linnaeus, 1758) 18, 31
Apatura ilia (Denis & Schiffermüller, 1775) 21
Apatura iris (Linnaeus, 1758) 21
Aphantopus hyperantus (Linnaeus, 1758) 22, 32
Apollofalter, s. *Parnassius apollo* (Linnaeus, 1758)
Aporia crataegi (Linnaeus, 1758) 18, 35, 231
Araschnia levana (Linnaeus, 1758) 21, 29, 35
Arethusana arethusa (Denis & Schiffermüller, 1775) 22, 32
Argus-Bläuling, s. *Plebeius argus* (Linnaeus, 1758)
Argynnis adippe (Denis & Schiffermüller, 1775) 20, 27, 29, 33, 76, 266

Argynnis aglaja (Linnaeus, 1758) 20, 303
Argynnis laodice (Pallas, 1771) 20
Argynnis niobe (Linnaeus, 1758) 20, 33, 303
Argynnis paphia (Linnaeus, 1758) 14, 20, 32
Aricia agestis (Denis & Schiffermüller, 1775) 20, 25–26, 278, 302
Aricia artaxerxes (Fabricius, 1793) 20, 302
Aricia eumedon (Esper, 1780) 20, 27, 186, 302
Aurorafalter, s. *Anthocharis cardamines* (Linnaeus, 1758)
Baldrian-Scheckenfalter, s. *Melitaea diamina* (Lang, 1789)
Baum-Weißling, s. *Aporia crataegi* (Linnaeus, 1758)
Beilfleck-Widderchen, s. *Zygaena loti* (Denis & Schiffermüller, 1775)
Berghexe, s. *Chazara briseis* (Linnaeus, 1764)
Bergkronwicken-Widderchen, s. *Zygaena fausta* (Linnaeus, 1767)
Berg-Weißling, s. *Pieris bryoniae* (Hübner, 1805)
Bibernell-Widderchen, s. *Zygaena minos* (Denis & Schiffermüller, 1775)
Blauer Eichen-Zipfelfalter, s. *Neozephyrus quercus* (Linnaeus, 1758)
Blaukernauge, s. *Minois dryas* (Scopoli, 1763)
Blauschillernder Feuerfalter, s. *Lycaena helle* (Denis & Schiffermüller, 1775)
Blauschwarzer Eisvogel, s. *Limenitis reducta* Staudinger, 1901
Boloria aquilonaris (Stichel, 1908) 20, 230
Boloria dia (Linnaeus, 1767) 20, 303, 318
Boloria eunomia (Esper, 1799) 20, 35, 156, 163, 182, 186, 188–189, 230
Boloria euphrosyne (Linnaeus, 1758) 20, 27, 76, 266–269
Boloria napaea (Hoffmannsegg, 1804) 20
Boloria pales (Denis & Schiffermüller, 1775) 20
Boloria selene (Denis & Schiffermüller, 1775) 20, 230, 266
Boloria thore (Hühner, 1806) 20
Boloria titania (Esper, 1793) 20
Braunauge, s. *Lasiommata maera* (Linnaeus, 1758)
Brauner Eichen-Zipfelfalter, s. *Satyrrium ilicis* (Esper, 1779)
Brauner Feuerfalter, s. *Lycaena tityrus* (Poda, 1761)
Braunfleckiger Perlmutterfalter, s. *Boloria selene* (Denis & Schiffermüller, 1775)
Braunkolbiger Braun-Dickkopffalter, s. *Thymelicus sylvestris* (Poda, 1761)
Braunscheckauge, s. *Lasiommata petropolitana* (Fabricius, 1787)
Brenthis daphne (Denis & Schiffermüller, 1775) 20
Brenthis ino (Rottemburg, 1775) 20, 186, 188, 303
Brintesia circe (Fabricius, 1775) 22, 32
Brombeer-Perlmutterfalter, s. *Brenthis daphne* (Denis & Schiffermüller, 1775)
Callophrys rubi (Linnaeus, 1758) 19, 31, 302
Carcharodus alceae (Esper, 1780) 17, 101
Carcharodus floccifera (Zeller, 1847) 17, 94
Carcharodus lavatherae (Esper, 1783) 17, 31, 94, 97, 267
Carterocephalus palaemon (Pallas, 1771) 18
Carterocephalus silvicola (Meigen, 1829) 18
Celastrina argiolus (Linnaeus, 1758) 19, 26
C-Falter, s. *Polygonia c-album* (Linnaeus, 1758)
Chazara briseis (Linnaeus, 1764) 22, 23, 27, 194, 267–268, 303
Coenonympha arcania (Linnaeus, 1761) 21, 303
Coenonympha gardetta (Prunner, 1798) 22
Coenonympha glycerion (Borkhausen, 1788) 21, 303
Coenonympha hero (Linnaeus, 1761) 22, 76, 167, 225, 269
Coenonympha oedippus (Fabricius, 1787) 21
Coenonympha pamphilus (Linnaeus, 1758) 22, 303
Coenonympha tullia (Müller, 1764) 21

Colias alfacariensis Ribbe, 1905 19, 302
Colias croceus (Fourcroy, 1785) 19
Colias erate (Esper, 1805) 19
Colias hyale (Linnaeus, 1758) 19, 29, 302
Colias myrmidone (Esper, 1780) 19, 271–273, 276
Colias palaeno (Linnaeus, 1761) 18, 24, 227, 267, 273, 295, 297–298
Colias phicomone (Esper, 1780) 18
Cupido minimus (Fuessly, 1775) 19, 226, 302
Distelfalter, s. *Vanessa cardui* (Linnaeus, 1758)
Distel-Grünwiderchen, s. *Jordanita subsolana* (Staudinger, 1862)
Doppelaugen-Mohrenfalter, s. *Erebia oeme* (Hübner, 1804)
Dukaten-Feuerfalter, s. *Lycaena virgaureae* (Linnaeus, 1758)
Dunkler Alpen-Bläuling, s. *Plebeius glandon* (Prunner, 1798)
Dunkler Wiesenknopf-Ameisen-Bläuling, s. *Maculinea nausithous* (Bergsträsser, 1779)
Ehrenpreis-Schreckenfaller, s. *Melitaea aurelia* Nickerl, 1850
Eisenfarbener Samtfalter, s. *Hipparchia statilinus* (Hufnagel, 1766)
Eis-Mohrenfalter, s. *Erebia pluto* (Prunner, 1798)
Elegans-Widderchen, *Zygaena angelicae* Ochsenheimer, 1808
Erebia aethiops (Esper, 1777) 22, 26–27, 61–80, 303
Erebia epiphron (Knoch, 1783) 22
Erebia eriphyle (Freyer, 1836) 22
Erebia euryale (Esper, 1805) 22
Erebia gorge (Hübner, 1804) 22
Erebia ligea (Linnaeus, 1758) 22, 26–27, 62, 64, 75
Erebia manto (Denis & Schiffermüller, 1775) 22
Erebia medusa (Denis & Schiffermüller, 1775) 22, 24, 26–27, 230, 268, 303
Erebia melampus (Fuessly, 1775) 22
Erebia meolans (Prunner, 1798) 22, 230
Erebia oeme (Hübner, 1804) 22
Erebia pandrose (Borkhausen, 1788) 22
Erebia pharte (Hübner, 1804) 22
Erebia pluto (Prunner, 1798) 22
Erebia pronoe (Esper, 1780) 22
Erebia styx (Freyer, 1834) 22
Erebia tyndarus (Esper, 1781) 22
Erynnis tages (Linnaeus, 1758) 17, 302
Eschen-Schreckenfaller, s. *Euphydryas maturna* (Linnaeus, 1758)
Esparsetten-Bläuling, s. *Polyommatus thersites* (Cantener, 1835)
Esparsetten-Widderchen, s. *Zygaena carniolica* (Scopoli, 1763)
Euphydryas aurinia (Rottemburg, 1775) 15, 21, 24, 26, 28, 34, 37, 252, 304, 323–352
Euphydryas cynthia (Denis & Schiffermüller, 1775) 21
Euphydryas intermedia (Ménétries, 1859) 21
Euphydryas maturna (Linnaeus, 1758) 21, 24, 26–30, 76, 269, 271–275, 337
Everes argiades (Pallas, 1771) 19
Faulbaum-Bläuling, s. *Celastrina argiolus* (Linnaeus, 1758)
Fetthennen-Bläuling, s. *Scolitantides orion* (Pallas, 1771)
Feuriger Perlmutterfalter, s. *Argynnis adippe* (Denis & Schiffermüller, 1775)
Flockenblumen-Grünwiderchen, s. *Jordanita globulariae* (Hübner, 1793)
Flockenblumen-Schreckenfaller, s. *Melitaea phoebe* (Denis & Schiffermüller, 1775)
Gelbbindiger Mohrenfalter, s. *Erebia meolans* (Prunner, 1798)
Gelbgefleckter Mohrenfalter, s. *Erebia manto* (Denis & Schiffermüller, 1775)
Gelbringfalter, s. *Lopinga achine* (Scopoli, 1763)
Gelbwürfeliges Dickkopffalter, s. *Carterocephalus palaemon* (Pallas, 1771)
Ginster-Bläuling, s. *Plebeius idas* (Linnaeus, 1761)

Glaucopsyche alexis (Poda, 1761) 19, 269, 302
 Gletscherfalter, s. *Oeneis glacialis* (Moll, 1783)
 Gold-Dickkopffalter, s. *Carterocephalus silvicola* (Meigen, 1829)
 Goldener Scheckenfalter, s. *Euphydryas aurinia* (Rottemburg, 1775)
Gonepteryx rhamni (Linnaeus, 1758) 19, 29, 235
 Graubindiger Mohrenfalter, s. *Erebia aethiops* (Esper, 1777)
 Graubrauner Mohrenfalter, s. *Erebia pandrose* (Borkhausen, 1788)
 Großer Eisvogel, s. *Limenitis populi* (Linnaeus, 1758)
 Großer Feuerfalter, s. *Lycaena dispar* (Haworth, 1803)
 Großer Fuchs, s. *Nymphalis polychloros* (Linnaeus, 1758)
 Großer Kohl-Weißling, s. *Pieris brassicae* (Linnaeus, 1758)
 Großer Perlmutterfalter, s. *Argynnis aglaja* (Linnaeus, 1758)
 Großer Schillerfalter, s. *Apatura iris* (Linnaeus, 1758)
 Großer Sonnenröschen-Bläuling, s. *Aricia artaxerxes* (Fabricius, 1793)
 Großer Waldportier, s. *Hipparchia fagi* (Scopoli, 1763)
 Großer Wander-Bläuling, s. *Lampides boeticus* (Linnaeus, 1767)
 Großes Ochsenauge, s. *Maniola jurtina* (Linnaeus, 1758)
 Großes Wiesenvögelchen, s. *Coenonympha tullia* (Müller, 1764)
 Grünader-Weißling, s. *Pieris napi* (Linnaeus, 1758)
 Grüner Zipfelfalter, s. *Callophrys rubi* (Linnaeus, 1758)
 Haarstrang-Widderchen, s. *Zygaena cynarae* (Esper, 1789)
Hamearis lucina (Linnaeus, 1758) 15, 19, 24, 31, 32, 35, 36, 188, 252, 303
 Hauhechel-Bläuling, s. *Polyommatus icarus* (Rottemburg, 1775)
 Heide-Grünwidderchen, s. *Rhagades pruni* (Denis & Schiffermüller, 1775)
 Heilziest-Dickkopffalter, s. *Carcharodus floccifera* (Zeller, 1847)
 Heller Alpen-Bläuling, s. *Plebeius orbitulus* (Prunner, 1798)
 Heller Wiesenknopf-Ameisen-Bläuling, s. *Maculinea teleius* (Bergsträsser, 1779)
Hesperia comma (Linnaeus, 1758) 15, 18, 23, 29, 266–267, 302, 305
Heteropterus morpheus (Pallas, 1771) 18
 Himmelblauer Bläuling, s. *Polyommatus bellargus* (Rottemburg, 1775)
Hipparchia alcyone (Denis & Schiffermüller, 1775) 22, 267
Hipparchia fagi (Scopoli, 1763) 22
Hipparchia semele (Linnaeus, 1758) 22, 67, 266–268, 303
Hipparchia statilinus (Hufnagel, 1766) 22, 97, 267
 Hochalpen-Apollo, s. *Parnassius phoebus* (Fabricius, 1793)
 Hochmoor-Bläuling, s. *Plebeius optilete* (Knoch, 1781)
 Hochmoor-Gelbling, s. *Colias palaeno* (Linnaeus, 1761)
 Hochmoor-Perlmutterfalter, s. *Boloria aquilonaris* (Stichel, 1908)
 Hufeisenklee-Gelbling, s. *Colias alfacariensis* Ribbe, 1905
 Hufeisenklee-Widderchen, s. *Zygaena transalpina* (Esper, 1780)
Hyponephele lycaon (Rottemburg, 1775) 22
Inachis io (Linnaeus, 1758) 21, 29
Iphiclides podalirius (Linnaeus, 1758) 15, 18, 33, 227, 302
Issoria lathonia (Linnaeus, 1758) 20, 29, 303
Jordanita chloros (Hübner, 1813) 17
Jordanita globulariae (Hübner, 1793) 17, 302, 309–322
Jordanita notata (Zeller, 1847) 17, 302, 309–322
Jordanita subsolana (Staudinger, 1862) 17, 266–267, 310
 Kaisermantel, s. *Argynnis paphia* (Linnaeus, 1758)
 Klee-Widderchen, *Zygaena lonicerae* (Scheven, 1777)
 Kleiner Eisvogel, s. *Limenitis camilla* (Linnaeus, 1758)
 Kleiner Feuerfalter, s. *Lycaena phlaeas* (Linnaeus, 1761)
 Kleiner Fuchs, s. *Aglais urticae* (Linnaeus, 1758)
 Kleiner Kohl-Weißling, s. *Pieris rapae* (Linnaeus, 1758)

Kleiner Mohrenfalter, s. *Erebia melampus* (Fuessly, 1775)
 Kleiner Perlmutterfalter, s. *Issoria lathonia* (Linnaeus, 1758)
 Kleiner Schillerfalter, s. *Apatura ilia* (Denis & Schiffermüller, 1775)
 Kleiner Schlehen-Zipfelfalter, s. *Satyrium acaciae* (Fabricius, 1787)
 Kleiner Sonnenröschen-Bläuling, s. *Aricia agestis* (Denis & Schiffermüller, 1775)
 Kleiner Waldportier, s. *Hipparchia alcyone* (Denis & Schiffermüller, 1775)
 Kleiner Würfel-Dickkopffalter, s. *Pyrgus malvae* (Linnaeus, 1758)
 Kleines Fünffleck-Widderchen, s. *Zygaena viciae* (Denis & Schiffermüller, 1775)
 Kleines Ochsenauge, s. *Hyponphele lycaon* (Rottemburg, 1775)
 Kleines Wiesenvögelchen, s. *Coenonympha pamphilus* (Linnaeus, 1758)
 Komma-Dickkopffalter, s. *Hesperia comma* (Linnaeus, 1758)
 Kreuzdorn-Zipfelfalter, s. *Satyrium spini* (Denis & Schiffermüller, 1775)
 Kreuzenzian-Ameisen-Bläuling, s. *Maculinea rebeli* (Hirschke, 1904)
 Kronwicken-Bläuling, s. *Plebeius argyrognomon* (Bergsträsser, 1779)
 Kronwicken-Dickkopffalter, s. *Erynnis tages* (Linnaeus, 1758)
 Kurzschwänziger Bläuling, s. *Everes argiades* (Pallas, 1771)
Lampides boeticus (Linnaeus, 1767) 19
 Landkärtchen, s. *Araschnia levana* (Linnaeus, 1758)
Lasiommata maera (Linnaeus, 1758) 21, 26–27, 31, 230, 303
Lasiommata megera (Linnaeus, 1758) 21, 31, 67, 230, 303
Lasiommata petropolitana (Fabricius, 1787) 21, 31, 230
 Leguminosen-Weißling, s. *Leptidea sinapis* (Linnaeus, 1758)
Leptidea reali Reissinger, 1989 18, 302
Leptidea sinapis (Linnaeus, 1758) 18, 252, 302
 Lilagold-Feuerfalter, s. *Lycaena hippothoe* (Linnaeus, 1761)
Limenitis camilla (Linnaeus, 1758) 14, 21
Limenitis populi (Linnaeus, 1758) 21, 26
Limenitis reducta Staudinger, 1901 21, 303
Lopinga achine (Scopoli, 1763) 21, 34, 75–76, 269
 Loreley-Dickkopffalter, s. *Carcharodus lavatherae* (Esper, 1783)
 Lungenenzian-Ameisen-Bläuling, s. *Maulineaalcon* (Denis & Schiffermüller, 1775)
Lycaena alciphron (Rottemburg, 1775) 19, 23–27, 123–134, 148, 267–268, 271–273, 276–278
Lycaena dispar (Haworth, 1803) 19, 26, 28, 34, 36, 243–255
Lycaena helle (Denis & Schiffermüller, 1775) 19, 135–151, 153–169
Lycaena hippothoe (Linnaeus, 1761) 19, 26–27, 123–134, 138, 148–149
Lycaena phlaeas (Linnaeus, 1761) 19, 29, 126, 148, 245, 266
Lycaena tityrus (Poda, 1761) 19, 29, 126, 148
Lycaena virgaureae (Linnaeus, 1758) 19, 26, 32, 126, 163
Maculineaalcon (Denis & Schiffermüller, 1775) 15, 19, 28, 32, 34, 36, 197–219, 231, 252, 273
Maculinea arion (Linnaeus, 1758) 19, 23, 25, 36, 266–268, 278, 302
Maculinea nausithous (Bergsträsser, 1779) 19, 30, 34, 36, 273, 304
Maculinea rebeli (Hirschke, 1904) 15, 19, 28, 30, 32, 36, 199, 216, 231, 271–273, 276–277, 302
Maculinea teleius (Bergsträsser, 1779) 19, 30, 36
 Mädesüß-Perlmutterfalter, s. *Brenthis ino* (Rottemburg, 1775)
 Magerrasen-Perlmutterfalter, s. *Boloria dia* (Linnaeus, 1767)
 Malven-Dickkopffalter, s. *Carcharodus alceae* (Esper, 1780)
Maniola jurtina (Linnaeus, 1758) 22, 32, 235, 303
 Mattscheckiger Braun-Dickkopffalter, s. *Thymelicus acteon* (Rottemburg, 1775)
 Mauerfuchs, s. *Lasiommata megera* (Linnaeus, 1758)
Melanargia galathea (Linnaeus, 1758) 22, 29, 32, 303
Melitaea athalia (Rottemburg, 1775) 21, 27, 88, 266–267, 303

Melitaea aurelia Nickerl, 1850 21, 28, 303
Melitaea britomartis Assmann, 1847 21, 303
Melitaea cinxia (Linnaeus, 1758) 21, 26, 28, 33, 266, 281–293, 303
Melitaea diamina (Lang, 1789) 21, 303
Melitaea didyma (Esper, 1777) 21, 23–24, 267, 278, 303
Melitaea parthenoides Keferstein, 1851 21, 303, 318
Melitaea phoebe (Denis & Schiffermüller, 1775) 21, 94, 303
Minois dryas (Scopoli, 1763) 22, 32
Mittlerer Perlmutterfalter, s. *Argynnis niobe* (Linnaeus, 1758)
Moor-Wiesenvögelchen, s. *Coenonympha oedippus* (Fabricius, 1787)
Natterwurz-Perlmutterfalter, s. *Boloria titania* (Esper, 1793)
Neozephyrus quercus (Linnaeus, 1758) 19, 31, 36, 233–242
Nierenfleck-Zipfelfalter, s. *Thecla betulae* (Linnaeus, 1758)
Nymphalis antiopa (Linnaeus, 1758) 21, 31, 231
Nymphalis polychloros (Linnaeus, 1758) 21, 31, 231
Nymphalis xanthomelas (Esper, 1781) 21, 31
Ochlodes sylvanus (Esper, [1778]) 17, 18
Ockerbindiger Samtfalter, s. *Hipparchia semele* (Linnaeus, 1758)
Oeneis glacialis (Moll, 1783) 22
Östlicher Gelbling, s. *Colias erate* (Esper, 1805)
Östlicher Großer Fuchs, s. *Nymphalis xanthomelas* (Esper, 1781)
Östlicher Perlmutterfalter, s. *Argynnis laodice* (Pallas, 1771)
Östlicher Quendel-Bläuling, s. *Pseudophilotes vicrama* (Moore, 1865)
Östlicher Scheckenfalter, s. *Melitaea britomartis* Assmann, 1847
Papilio machaon Linnaeus, 1758 18, 29, 33, 266, 302
Pararge aegeria (Linnaeus, 1758) 21, 281
Parnassius apollo (Linnaeus, 1758) 15, 18, 23–24, 29–30, 32, 94, 267, 271–275, 277, 302
Parnassius mnemosyne (Linnaeus, 1758) 18, 26–27, 32, 67, 267, 305–306
Parnassius phoebus (Fabricius, 1793) 18
Pflaumen-Zipfelfalter, s. *Satyrium pruni* (Linnaeus, 1758)
Pieris brassicae (Linnaeus, 1758) 18, 34–35, 37
Pieris bryoniae (Hübner, 1805) 18, 35
Pieris napi (Linnaeus, 1758) 18, 31, 33
Pieris rapae (Linnaeus, 1758) 18, 29, 31, 33, 235, 266
Platterbsen-Widderchen, s. *Zygaena osterodensis* Reiss, 1921
Plebeius argus (Linnaeus, 1758) 20, 230, 266–268, 302
Plebeius argyrognomon (Bergsträsser, 1779) 20, 302
Plebeius glandon (Prunner, 1798) 20, 36
Plebeius idas (Linnaeus, 1761) 14, 20, 32–33, 267
Plebeius optilete (Knoch, 1781) 20, 36, 230
Plebeius orbitulus (Prunner, 1798) 20
Polygonia c-album (Linnaeus, 1758) 21, 26, 29, 33
Polyommatus amandus (Schneider, 1792) 20
Polyommatus bellargus (Rottemburg, 1775) 20, 26, 266–267, 302
Polyommatus coridon (Poda, 1761) 20, 32, 302, 318
Polyommatus damon (Denis & Schiffermüller, 1775) 20, 267, 302
Polyommatus daphnis (Denis & Schiffermüller, 1775) 20, 302
Polyommatus dorylas (Denis & Schiffermüller, 1775) 20, 26, 267, 303, 318
Polyommatus eros (Ochsenheimer, 1808) 20
Polyommatus icarus (Rottemburg, 1775) 20, 29
Polyommatus semiargus (Rottemburg, 1775) 20, 302
Polyommatus thersites (Cantener, 1835) 20, 303
Pontia callidice (Hübner, 1800) 18

Pontia daplidice (Linnaeus, 1758) 18
Pseudophilotes baton (Bergsträsser, 1779) 19, 91, 230, 267, 302
Pseudophilotes vicrama (Moore, 1865) 19, 230, 267
Pyrgus alveus (Hübner, 1803) 18, 83–86, 91, 93–96, 98–100, 102–106, 114–116, 119–120, 267, 302
Pyrgus andromedae (Wallengren, 1853) 18, 83–87, 94–96, 99, 101–105, 109, 118, 122
Pyrgus armoricanus (Oberthür, 1910) 18, 83–85, 90–93, 98–100, 102–105, 113–115, 120, 225, 228, 267, 273, 295, 300–301
Pyrgus cacaliae (Rambur, 1839) 18, 83–87, 91, 94–95, 99, 102–106, 108, 119
Pyrgus carthami (Hübner, 1813) 18, 83–86, 92, 97–99, 101–103, 106, 117–118, 120, 267–268
Pyrgus cirsii (Rambur, 1839) 18, 83–85, 88–90, 92–94, 98–100, 102–106, 112, 117, 119, 267–268, 273, 302
Pyrgus malvae (Linnaeus, 1758) 18, 83–85, 87–88, 90, 99, 101, 102–103, 105, 111, 228, 266–267, 302
Pyrgus serratulae (Rambur, 1839) 18, 83–85, 87, 90–93, 98–100, 102–103, 105, 114–115, 119, 266–267, 302
Pyrgus warrenensis (Verity, 1928) 18, 83–85, 86–87, 91, 93–96, 98–99, 102–103, 105, 118, 121
Pyronia tithonus (Linnaeus, 1767) 22, 32
Randring-Perlmutterfalter, s. *Boloria eunomia* (Esper, 1799)
Reals Schmalflügel-Weißling, s. *Leptidea reali* Reissinger, 1989
Regensburger Gelbling, s. *Colias myrmidone* (Esper, 1780)
Reseda-Weißling, s. *Pontia daplidice* (Linnaeus, 1758)
Rhagades pruni (Denis & Schiffermüller, 1775) 17, 302, 310
Rostfarbiger Dickkopffalter, s. *Ochlodes sylvanus* (Esper, [1778])
Rotbindiger Samtfalter, s. *Arethusana arethusa* (Denis & Schiffermüller, 1775)
Rotbraunes Ochsenauge, s. *Pyronia tithonus* (Linnaeus, 1767)
Rotbraunes Wiesenvögelchen, s. *Coenonympha glycerion* (Borkhausen, 1788)
Roter Scheckenfalter, s. *Melitaea didyma* (Esper, 1777)
Roter Würfel-Dickkopffalter, s. *Spialia sertorius* (Hoffmannsegg, 1804)
Rotklee-Bläuling, s. *Polyommatus semiargus* (Rottemburg, 1775)
Rundaugen-Mohrenfalter, s. *Erebia medusa* (Denis & Schiffermüller, 1775)
Satyrrium acaciae (Fabricius, 1787) 19, 33, 36, 302
Satyrrium ilicis (Esper, 1779) 19, 267, 269
Satyrrium pruni (Linnaeus, 1758) 19, 33, 36, 235, 238–239, 241
Satyrrium spini (Denis & Schiffermüller, 1775) 19, 302
Satyrrium w-album (Knoch, 1782) 19, 235, 241
Schachbrett, s. *Melanargia galathea* (Linnaeus, 1758)
Schlüsselblumen-Würfelfalter, s. *Hamearis lucina* (Linnaeus, 1758)
Schornsteinfeger, s. *Aphantopus hyperantus* (Linnaeus, 1758)
Schwalbenschwanz, s. *Papilio machaon* Linnaeus, 1758
Schwarzbrauner Würfel-Dickkopffalter, s. *Pyrgus serratulae* (Rambur, 1839)
Schwarzer Apollofalter, s. *Parnassius mnemosyne* (Linnaeus, 1758)
Schwarzfleckiger Ameisen-Bläuling, s. *Maculinea arion* (Linnaeus, 1758)
Schwarzkolbiger Braun-Dickkopffalter, s. *Thymelicus lineola* (Ochsenheimer, 1808)
Scolitantides orion (Pallas, 1771) 19, 267
Sechsfleck-Widderchen, s. *Zygaena filipendulae* (Linnaeus, 1758)
Segelfalter, s. *Iphiclides podalirius* (Linnaeus, 1758)
Silberfleck-Perlmutterfalter, s. *Boloria euphrosyne* (Linnaeus, 1758)
Silbergrüner Bläuling, s. *Polyommatus coridon* (Poda, 1761)
Skabiosen-Grünwidderchen, s. *Jordanita notata* (Zeller, 1847)
Sonnenröschen-Grünwidderchen, s. *Adscita geryon* (Hübner, 1813)
Sonnenröschen-Würfel-Dickkopffalter, s. *Pyrgus alveus* (Hübner, 1803)

Spätsommer-Würfel-Dickkopffalter, s. *Pyrgus cirsii* (Rambur, 1839)
Spialia sertorius (Hoffmannsegg, 1804) 18, 32, 92, 302
 Spiegelfleck-Dickkopffalter, s. *Heteropterus morpheus* (Pallas, 1771)
 Storchschnabel-Bläuling, s. *Aricia eumedon* (Esper, 1780)
 Südwestdeutsches Grünwidderchen, s. *Adscita mannii* (Lederer, 1853)
 Sumpfhornklee-Widderchen, s. *Zygaena trifolii* (Esper, 1783)
 Tagpfauenauge, s. *Inachis io* (Linnaeus, 1758)
Thecla betulae (Linnaeus, 1758) 19, 29, 31, 235, 238–239, 241
Thymelicus acteon (Rottemburg, 1775) 18, 230, 302
Thymelicus lineola (Ochsenheimer, 1808) 18, 235
Thymelicus sylvestris (Poda, 1761) 18
 Thymian-Widderchen, s. *Zygaena purpuralis* (Brünnich, 1763)
 Trauermantel, s. *Nymphalis antiopa* (Linnaeus, 1758)
 Trauerwidderchen, s. *Aglaope infausta* (Linnaeus, 1767)
 Ulmen-Zipfelfalter, s. *Satyrium w-album* (Knoch, 1782)
 Unpunktierter Mohrenfalter, s. *Erebia pharte* (Hübner, 1804)
Vanessa atalanta (Linnaeus, 1758) 21, 29
Vanessa cardui (Linnaeus, 1758) 21, 29
 Veilchen-Scheckenfalter, s. *Euphydryas cynthia* (Denis & Schiffermüller, 1775)
 Veränderliches Widderchen, s. *Zygaena ephialtes* (Linnaeus, 1767)
 Violetter Feuerfalter, s. *Lycaena alciphron* (Rottemburg, 1775)
 Vogelwicken-Bläuling, s. *Polyommatus amandus* (Schneider, 1792)
 Wachtelweizen-Scheckenfalter, s. *Melitaea athalia* (Rottemburg, 1775)
 Waldbrettspiel, s. *Pararge aegeria* (Linnaeus, 1758)
 Wald-Wiesenvögelchen, s. *Coenonympha hero* (Linnaeus, 1761)
 Wander-Gelbling, s. *Colias croceus* (Fourcroy, 1785)
 Wegerich-Scheckenfalter, s. *Melitaea cinxia* (Linnaeus, 1758)
 Weißbindiger Bergwald-Mohrenfalter, s. *Erebia euryale* (Esper, 1805)
 Weißbindiger Mohrenfalter, s. *Erebia ligea* (Linnaeus, 1758)
 Weißbindiges Wiesenvögelchen, s. *Coenonympha arcania* (Linnaeus, 1761)
 Weißdolch-Bläuling, s. *Polyommatus damon* (Denis & Schiffermüller, 1775)
 Weißer Waldportier, s. *Brintesia circe* (Fabricius, 1775)
 Weißklee-Gelbling, s. *Colias hyale* (Linnaeus, 1758)
 Westlicher Quendel-Bläuling, s. *Pseudophilotes baton* (Bergsträsser, 1779)
 Westlicher Scheckenfalter, s. *Melitaea parthenoides* Keferstein, 1851
 Wundklee-Bläuling, s. *Polyommatus dorylas* (Denis & Schiffermüller, 1775)
 Zahnflügel-Bläuling, s. *Polyommatus daphnis* (Denis & Schiffermüller, 1775)
 Zitronenfalter, s. *Gonepteryx rhamni* (Linnaeus, 1758)
 Zweibrütiger Würfel-Dickkopffalter, s. *Pyrgus armoricanus* (Oberthür, 1910)
 Zwerg-Bläuling, s. *Cupido minimus* (Fuessly, 1775)
Zygaena angelicae Ochsenheimer, 1808 17, 174–175, 178, 181–183, 186–187, 189, 193–194
Zygaena carniolica (Scopoli, 1763) 17, 94, 171, 173–175, 178, 181–182, 184–186, 189–193, 295, 299, 302, 318
Zygaena cynarae (Esper, 1789) 17
Zygaena ephialtes (Linnaeus, 1767) 17, 173, 174–175, 177, 182, 184, 186–187, 190, 193–194, 302
Zygaena exulans (Hohenwarth, 1792) 17, 174–175, 183, 189–191, 195
Zygaena fausta (Linnaeus, 1767) 17, 94, 174–175, 181, 183, 186–187, 189, 194
Zygaena filipendulae (Linnaeus, 1758) 17, 171–172, 174–176, 178, 182–186, 189–193, 302
Zygaena loniceriae (Scheven, 1777) 17, 171, 174–175, 177, 182–184, 187–189, 302
Zygaena loti (Denis & Schiffermüller, 1775) 17, 171–172, 174–176, 178–179, 183–184, 186, 189–191, 193, 302

Zygaena minos (Denis & Schiffermüller, 1775) 17, 171–172, 174–175, 178, 180–181, 183–185, 189–194, 302
Zygaena osterodensis Reiss, 1921 17, 35, 174–175, 178–180, 183, 187–189, 191, 193–194, 269
Zygaena purpuralis (Brünnich, 1763) 17, 171, 174–176, 178, 181, 184–186, 189–193, 266–268, 302
Zygaena transalpina (Esper, 1780) 17, 171, 173–176, 178, 182–184, 186–187, 189–194, 302
Zygaena trifolii (Esper, 1783) 17, 174–175, 182, 188–189, 191, 192, 194
Zygaena viciae (Denis & Schiffermüller, 1775) 17, 171, 174–175, 182, 184, 187–190, 193, 302

LWL

Für die Menschen.
Für Westfalen-Lippe.

**Westfälisches Museum
für Naturkunde**
Landesmuseum und Planetarium



Landschaftsverband
Westfalen-Lippe www.lwl.org

Sentruper Straße 285
Tel: 0251/591-05

48161 Münster

ISSN
0175-3495