



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). **Hauptablagesubstrat:** 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.	Überwin-terung	Areal	Wichtige Quellen
Zygaenidae										
Procridinae										
1	<i>Rhagades pruni</i> (Denis & Schiffmüller, 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 & Schiffmüller, 1775)	Bibernell-Widderchen	●	EH	GE	BU	+?	R	.	10, 11, 12, 13, 14
12	<i>Zygaena purpurialis</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 & Schiffmüller, 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 & Schiffmüller, 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> Ochsenheimer, 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-Dick-kopffalter	●	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-Dick-kopffalter	○	EH	E	BLÜ	+	R	.	25
28	<i>Carcharodus floccifera</i> (Zeller, 1847)	Heizstiel-Dick-kopffalter	●	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-Würfelfalter	●	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 argioltus</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 Wiesenknopf-Ameisen-Bläuling	●	EH	E	BLÜ	+	R	.	22, 109, 115, 116, 117, 118, 119, 120
96	<i>Maculinea nausithous</i> (Bergsträsser, 1779)	Dunkler Wiesenknopf-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)	Weißdoldch-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)	Braunfleckiger 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> (Hühner, 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-Schrecken- falter	-	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-Schrecken- falter	●	EH	GE	BU	+	R	.	48, 58, 68, 157, 175, 176, 177, 178
147	<i>Euphydryas aurinia</i> (Rottemburg, 1775)	Goldener Schrecken- falter	●	EH	GE	BU	+	R	.	20, 48, 112, 179, 180, 181, 182, 183, 184
148	<i>Melitaea cinxia</i> (Linnaeus, 1758)	Wegerich-Schrecken- falter	●	EH	GE	BU	+	R	.	48, 185, 186
149	<i>Melitaea phoebe</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	Flockenblumen- Schreckenfalter	○	EH	GE	BU	+	R	.	48
150	<i>Melitaea didyma</i> (Esper, 1777)	Roter Schrecken- falter	●	EH	GE/ GR	BU	+	R	.	48, 187, 188, 189
151	<i>Melitaea diamina</i> (Lang, 1789)	Baldrian-Schrecken- falter	○	EH	GE	BU	+	R	.	48
152	<i>Melitaea parthenoides</i> Keferstein, 1851	Westlicher Schrecken- falter	○	EH	GE	BU	+	R	.	48
153	<i>Melitaea aurelia</i> Nickerl, 1850	Ehrenpreis-Schrecken- falter	●	EH	GE	BU	+	R	.	8, 48, 190
154	<i>Melitaea britomartis</i> Assmann, 1847	Östlicher Schrecken- falter	○	EH	GE	BU	+	R	.	48
155	<i>Melitaea athalia</i> (Rottemburg, 1775)	Wachtelweizen- Schreckenfalter	○	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 Eis- vogel	○	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 Wiesen- vögelchen	-	EH	E	B/AM	+	R	.	-
167	<i>Coenonympha oedippus</i> (Fabricius, 1787)	Moor-Wiesen- vögelchen	-	EH	E	B	+	R	.	-
168	<i>Coenonympha arcania</i> (Linnaeus, 1761)	Weißbindiges Wiesen- vögelchen	○	EH	E	B/AM	+	R	.	22, 23
169	<i>Coenonympha glycerion</i> (Borkhausen, 1788)	Rotbraunes Wiesen- vögelchen	○	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> (Rottenburg, 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>Oeniscus 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 ÜLRICH (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 ÜLRICH (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). Schmetterlingseier 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 Habitats 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 thyrsoiflorus* (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 Raupenespinnen 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*-Rauen). 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, Hesperidae). – *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.
- RAVENSCROFT, 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., BINZEHÖFER, 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.): *Insect 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., GREATORIX-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

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Abhandlungen aus dem Westfälischen Provinzial-Museum für Naturkunde](#)

Jahr/Year: 2006

Band/Volume: [68_3-4_2006](#)

Autor(en)/Author(s): Fartmann Thomas, Hermann Gabriel

Artikel/Article: [Larvalökologie von Tagfaltern und Widderchen in Mitteleuropa - von den Anfängen bis heute 11-57](#)