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

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

Patrick Leopold, Bonn

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

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

Zusammenfassung

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

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

1 Einleitung

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

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

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

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

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

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

2 Untersuchungsgebiet

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

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

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

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

3 Methoden

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

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

3.1 Ei- und Raupenbeobachtungen

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

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

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

3.2 Habitatstruktur

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

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

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

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

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

3.3 Vegetation

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

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

3.4 Zucht, Fraßversuch und Laboranalyse

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

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

4 Ergebnisse und Diskussion

4.1 Eiablage

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

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

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

Eingeflossen sind ausschließlich eigene Beobachtungen aus dem Freiland ($n_{Fr} = 543$ Individuen) sowie aus dem Zuchtversuch ($n_{Zu} = 264$ Einzelbeobachtungen). Die Winterdipause ist grau dargestellt (ein Individuum: L_3).

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

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

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

4.2 Überwinterung

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

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

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

4.3 Raupen-Beobachtungen und Wirtspflanzen

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

4.4 Larvalhabitat

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

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

4.4.1 Vegetation

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

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

4.4.2 Mikrohabitat

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

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

Eine zusammenfassende Tabelle im Anhang 1 zeigt alle erhobenen Parameter.

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

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

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

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

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

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

4.4.3 Mesohabitat

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

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

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

5 Synopse und Naturschutz

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

5.1 Nichts als altes Gras?

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

5.2 Wertlose Kiefernforste?

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

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

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

5.3 Biotopmanagement

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

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

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

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

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

Danksagung

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

6 Literatur

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

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

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

Anschrift des Verfassers:

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

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

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

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

Anhang 2: Kalk-Trockenkiefernwald und wärmeliebende Gebüsch.

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

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

Anhang 3: Enzian-Fiederzwenken-Rasen.

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

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

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

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): Leopold Patrick

Artikel/Article: [Die Larvalökologie des Waldteufels \(*Erebia aethiops*\) in Nordrhein-Westfalen und deren Bedeutung für den Erhalt der Art 61-82](#)