



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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Zusammenfassung

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

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

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

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

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

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

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

1 Einführung

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

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

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

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

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

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

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

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

2 Untersuchungsgebiete und -methoden

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Bereits 2003 stellte sich heraus, dass sich in den Knospen auch andere Lepidopteren-Larven entwickeln, die mit *Maculinea alcon* in Konkurrenz treten. In den Folgejahren wurden im Unterschied zu 2003 daher nicht nur belegte Knospen, sondern bei den meisten Proben sämtliche Blütenknospen der Triebe analysiert, um mögliche Unterschiede in der Präsenz von Konkurrenzarten zwischen den vom Lungenenzian-Ameisenbläuling mit Eiern belegten und nicht belegten Knospen herausfiltern zu können (Nischenüberlappung). Zudem wurde der Reifezustand der Samenanlagen festgehalten, da eine erfolgreiche Reproduktion der Wirtspflanzen für deren langfristigen Bestand bedeutsam und damit ebenfalls relevant für die Wahl des Mahdzeitpunktes ist.

Im Labor wurden die Knospen nach Möglichkeit unmittelbar anschließend, also frisch untersucht. Dies war aufgrund des hohen Zeitaufwandes allerdings nicht immer möglich. In diesem Falle wurden die Knospen nach kühler Zwischenlagerung beim Transport sofort tiefgefroren und jeweils unmittelbar nach dem Auftauen untersucht.

Im Einzelnen wurde dabei folgendermaßen verfahren:

Zunächst erfolgte eine Zählung anhaftender Eier separat nach Ablagemedium (Kelch, Blütenblätter, Hochblätter, Stiel).

Die Raupen des Lungenenzian-Ameisenbläulings schlüpfen im Unterschied zu anderen Arten nach unten aus den Eiern. Um erkennen zu können, ob die Raupen bereits geschlüpft waren und ob die Raupe erfolgreich in die Knospe gelangt war, musste daher wie folgt verfahren werden:

- Vorsichtiges Abheben jedes Eies von der Unterlage (Skalpell); Kontrolle ob das Ei geschlüpft war (ungeschlüpfte Eier sind an einer noch intakten Membran an der Kontaktfläche mit der Unterlage zu erkennen),
- wenn nein, Unterscheidung ob leer (ohne Flüssigkeit), verdorben (trübe gelbliche Flüssigkeit) oder noch nicht entwickelt (grünliche Flüssigkeit oder bereits schlüpfbereite Raupe im Ei erkennbar),
- Eiparasiten im Ei erkennbar oder schon durch Loch auf Eioberseite geschlüpft.

Da sich zeigte, dass vor allem bei späteren Entnahmen stets bereits ein Teil der Eier abgefallen war, wurden zusätzlich Einbohrlöcher ohne Ei gezählt, um die Gesamtzahl abgelegter Eier bilanzieren zu können. Abgefallene Eier hinterlassen einen charakteristischen „Rand“, sekundär einbohrende Raupen (s. Kap. 3.3.1) jedoch nur ein kreisrundes Loch typischer Größe.

Anschließend wurde das Innere der Knospen untersucht:

- Prüfung, ob schlüpfende L₁-Raupen erfolgreich durchdringen konnten durch Abschälen des Kelchs und Öffnen der Blüte,
- Zählung der Raupen von *Maculinea alcon* (nach Stadien) im Inneren der Blütenhülle, sowie durch vorsichtiges Aufschlitzen des Fruchtknotens auch in dessen Inneren,
- Zählung der großen runden Ausbohrlöcher (soweit noch erkennbar) am Fruchtknoten bzw. an Blütenblättern und Kelch, die L₄-Raupen verursachen, wenn sie den Enzian verlassen um in die Ameisennester zu wechseln; Zählung von Larvenhäuten und Kopfkapseln der Raupen des Lungenenzian-Ameisenbläulings außerhalb und innerhalb des Fruchtknotens.

Entsprechend der Zahl gefundener L₃-Raupenhäute bzw. Kopfkapseln (sowie Ausbohrlöcher) kann für die einzelnen Proben angegeben werden, welcher Anteil der Nachkommenschaft zum Entnahmedatum die Enziane bereits verlassen hatte. Die Zahl der sich bereits „in Sicherheit“ befindenden Raupen wurde in Relation zu den im Falle einer Mahd

zu diesem Zeitpunkt entfernten Eiern bzw. Raupen gesetzt. Weiterhin wurde versucht, die Mahdverluste unter Berücksichtigung „natürlicher“ Mortalitätsfaktoren in Bezug zur Gesamtzahl abgelegter Eier zu setzen, um auch eine Abschätzung der relativen Bedeutung der Mahd als Mortalitätsfaktor zu ermöglichen.

Hierfür wurden Beobachtungen zur Anwesenheit anderer Tierarten, die als mögliche Konkurrenten von *Maculinea alcon* relevant sein können (Anzahl, Größenklasse) herangezogen. Unter Berücksichtigung wahrscheinlicher Verluste durch Nahrungskonkurrenten wurden die Überlebenschancen der noch ungeschlüpften Eier an den Knospen bzw. der noch darin befindlichen Raupen abgeschätzt.

Auf Basis dieser Daten wurde die zu erwartende Überlebensrate von *Maculinea alcon* näherungsweise berechnet (genauerer siehe Ergebnisteil).

Die Ergebnisse wurden statistischen Tests unterzogen, die M. Dolek und A. Freese (Büro Dolek & Geyer, Bayreuth) übernahmen. Für diese Analysen wurde das Programm „STATISTICA 6“ eingesetzt. Prozentwerte wurden für einige Tests nach SACHS (1997) transformiert. Soweit nicht anders angegeben wurde Pearsons Korrelationskoeffizient berechnet ($x[\text{transformiert}] = \arcsin$). Weiterhin wurde eine Hauptkomponenten- und Klassifikationsanalyse eingesetzt, um die Anzahl der Variablen auf weniger, neu errechnete Faktoren zu reduzieren (STATSOFT 2003), mit dem Ziel, grundlegende Datenstrukturen aufzuspüren. Die Extraktion dieser Hauptkomponenten läuft auf eine Varianzmaximierende Drehung des originalen Variablenraumes hinaus. Das Ziel dieser Drehung besteht darin, die Varianz (Variabilität) des neuen Faktors zu maximieren, während die Varianz um die neue Variable (Faktor) minimiert wird. Nachdem der erste Faktor extrahiert wurde, der die meiste Varianz des Datensatzes erklärt, wird iterativ ein weiterer Faktor gesucht, der die verbleibende Variabilität möglichst gut beschreibt.

Die Daten aus 2005 konnten bis zur Einreichung des Manuskripts nicht mehr statistisch geprüft werden.

3 Ergebnisse

3.1 Wirtspflanzenspektrum

Für die Einschätzung der Bedeutung der Enzian-Arten als Eiablagemedium für *Maculinea alcon* sind auch die Daten zum Wirtspflanzenspektrum relevant, die im Rahmen des Habitatvergleichs gewonnen wurden.

In den Untersuchungsgebieten diente *G. pneumonanthe* in 44 Habitatflächen als Wirtspflanze, *Gentiana asclepiadea* hingegen in 65 der Habitate. In 36 Flächen traten beide Enzianarten auf und wurden als Eiablagepflanzen genutzt.

Daneben konnten auf Flächen in der Grasleitener Moorlandschaft auch Eier am Deutschen Enzian (*Gentianella germanica*) gefunden werden. Der Belegungsgrad war dabei sehr hoch, d.h. der überwiegende Teil der in mäßiger Anzahl vorhandenen Pflanzen war belegt. Die entnommene Stichprobe von 25 Knospen enthielt 53 Eier. Eine erfolgreiche Entwicklung wurde über Funde von L₃-Raupenhäute für *Gentianella germanica* ebenfalls belegt. Diese kommt in den Habitaten jedoch nur vereinzelt vor und koinzidiert in der phänologischen Entwicklung nur teilweise.

Eier wurden auch an dem ebenfalls zu den Enziangewächsen gehörenden Moor-Tarant (*Swertia perennis*) gefunden, jedoch waren trotz größerer Häufigkeit im Vergleich zu *G. germanica* nur wenige Pflanzen belegt. Auf einer Streuwiese bei Grasleiten (Flur „Auf

der Wurz“), wurden an 4 von 24 *Swertia*-Pflanzen Eier gefunden. Auf einer zweiten nahegelegenen Streuwiese (Flur „Hintere Schaar“) wuchsen 18 Pflanzen, die jedoch keine Eier trugen. Für *Swertia perennis*-Knospen konnte, vermutlich aufgrund des nur geringen Nahrungsvorrats, kein Entwicklungserfolg festgestellt werden.

3.2 Eidichten und Ablagemedien

3.2.1 Eidichten

Insgesamt konnten im Jahr 2003 17 Proben mit 528 Blütenknospen bzw. 1.235 Eiern und im Jahr 2004 30 Proben mit 2.913 Blütenknospen (davon 1.361 mit Eiern) bzw. 4.198 Eiern² ausgewertet werden. Hinzu kommen 592 Knospen (935 Eier) aus 5 Proben, die ergänzend zur Absicherung der Ergebnisse im Jahr 2005 dienen sollten.

Als Eidichte wird hier die Eimenge pro Spross und Knospe bezeichnet. Für die Knospenproben ergaben sich folgende Eidichten pro Knospe: 2003 waren an den untersuchten Knospen von *Gentiana pneumonanthe* durchschnittlich 3,1 Eier, an denen von *G. asclepiadea* 2,1 Eier abgelegt. Im Folgejahr wurden 5,2 bzw. 2,2 Eier pro Knospe als Durchschnitt ermittelt. Damit wurden in beiden Jahren signifikant mehr Eier an Lungenezian als an Schwalbenwurzenzian abgelegt (2003: $\chi^2 = 41,4$, FG 8, $p < 0,001$; 2004: $\chi^2 = 285,1$, FG 8, $p < 0,001$).

Auch hohe Eizahlen traten dabei an Lungenezian jeweils häufiger auf, wobei 2004 im Vergleich zu 2003 signifikant mehr Eier pro Knospe abgelegt waren ($\chi^2 = 29,8$, FG 8, $p < 0,001$). Über 5 Eier pro Knospe waren an Schwalbenwurzenzian in beiden Jahren selten (Tab. 2) und die Belegung unterschied sich in beiden Untersuchungsjahren nicht wesentlich. Über 10 Eier wurden 2003 nur an 4 % der Knospen des Lungenezians gezählt, während es 2004 immerhin 11 % waren und je einmal sogar 31 bzw. 34 Eier an einer Knospe deponiert waren.

Auch bei Betrachtung der Eidichten pro Spross konnten deutlich geringere Eidichten beim Schwalbenwurzenzian gefunden werden ($\chi^2 = 52,1$, FG 2, $p < 0,001$), obgleich dieser im Mittel eine rund 75 % höhere Anzahl von Knospen pro Trieb aufwies (*G. asclepiadea*: $n = 344$ Sprosse; *G. pneumonanthe*: $n = 123$ Sprosse).

Tab. 2: Anteilige Häufigkeitsverteilung von Eimengen auf Knospen von *G. pneumonanthe* und *G. asclepiadea* für die Untersuchungsjahre 2003 und 2004 (in %, gerundet).

	Anzahl Eier/Knospen																				Summe Knospen
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20 >20	
2003																					
<i>G. pneum.</i>	35	15	20	10	5	6	3	2	0	2	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	115
<i>G. asclep.</i>	45	28	13	6	5	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	413
2004																					
<i>G. pneum.</i>	19	15	12	12	8	7	4	4	5	4	3	1	1	1	1	1	1	1	0	0	390
<i>G. asclep.</i>	48	25	12	6	5	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	971

² Einschließlich bereits abgefallener Eier.

3.2.2 Verteilung auf Pflanzenorgane

Bezüglich der Ablageorte konnten die Daten von 2003 nur teilweise sinnvoll ausgewertet werden, da aufgrund des heißen Augusts die Blütenblätter zum Zeitpunkt der letzten Entnahmen vor allem beim Lungenenzian vielfach bereits abgefallen waren.

Der Löwenanteil der Eier befand sich in beiden Untersuchungsjahren am Kelch (Tab. 3). In 2003 waren aber auch die Blütenblätter bedeutsame Eiablagemedien. Bei *G. pneumonanthe* war die auswertbare Stichprobe klein und der Anteil der dort abgelegten Eier dürfte auch bei den in die Auswertung einbezogenen Proben etwas unterrepräsentiert sein, da die Blütenblätter oft nur teilweise erhalten waren.

Im Jahr 2004 waren bei *G. asclepiadea* signifikant weniger Eier an den Blütenblättern und mehr Eier auf Hochblättern abgelegt als beim Lungenenzian ($\chi^2 = 381,5$, FG = 10, $p < 0,001$). Erst recht fiel dies bei einzelnen Proben ins Auge: Bei 14 Proben aus 9 der Gebiete waren bei *G. asclepiadea* über 10 % der Eier auf den Hochblättern abgelegt, in einigen wurden gar 20 % erreicht!

Bei *G. asclepiadea* gab es signifikante Unterschiede zwischen den Untersuchungsjahren 2003 und 2004 ($\chi^2 = 194,0$; FG = 3; $p < 0,001$): 2004 war ein deutlich geringerer Anteil der Eier an die Blütenblätter gelegt. Deutliche Unterschiede gab es auch beim Lungenenzian ($\chi^2 = 19,0$, FG = 3, $p < 0,001$), bei dem Hochblätter 2003 stark genutzt wurden, doch ist hier zu bedenken, dass 2003 nur sehr geringe absolute Zahlen zugrunde liegen (s. Tab 3).

Bei den Proben aus dem Jahr 2005 waren bei *G. pneumonanthe* erneut im Mittel 78 % der Eier am Kelch abgelegt ($n = 572$ Eier). Bei *G. asclepiadea* befanden sich am Kelch zwischen 69 % und 99 % (Mittel 73 %) der Eier ($n = 363$ Eier) und es waren deutlich mehr Eier an Hochblättern abgelegt (Mittel 12 %; Maximum 14 %) als bei *G. pneumonanthe* (im Mittel 7 %). An den Blütenblättern waren es beim Lungenenzian im Mittel nur 14 %, bei Schwalbenwurz 10 %. Die Verhältnisse ähnelten damit stark denen des Jahres 2004.

Tab. 3: Verteilung der auf die unterschiedlichen Pflanzenorgane abgelegten Eier in den Untersuchungsjahren 2003 und 2004 (gerundet).

	Anteil Eier [%]				Summe Eier
	Kelch	Blütenblätter	Hochblätter	Stiel	
2003					
<i>G. pneum.</i>	74	10	14	3	101
<i>G. asclep.</i>	56	37	7	0	691
2004					
<i>G. pneum.</i>	78	16	5	1	4.032
<i>G. asclep.</i>	74	13	12	1	2.145

3.3 Larvalentwicklung in den Enzianknospen

3.3.1 Schlupfvorgang

Im Normalfall nagen sich die Jungraupen durch die Blütenhülle bzw., soweit sich die Eier am Kelch befinden, zuvor durch den Kelch. Beim Schlupfvorgang nagen sich die Raupen nach Durchbrechen der Membran an der Eibasis nach unten in das Pflanzengewebe. Überraschend konnte 2003 beobachtet werden, dass an *G. asclepiadea* zahlreiche Larven beim Versuch den Kelch zu durchbohren scheitern. Sie verenden entweder und stecken im Einbohrloch bzw. teilweise noch in der Eihülle oder nagen sich unmittelbar neben dem Ei wieder nach außen. Es entstehen "Tunnels", die gelegentlich auch mehrere Millimeter lang sein können und beim Ablösen des Eies gut sichtbar werden.

In vielen Fällen war das Innere der Knospen intakt, obwohl abgelegte Eier geschlüpft waren. Einem Teil der zunächst gescheiterten Raupen gelingt es jedoch sekundär über die Blütenblätter einzudringen, wie Funde von Raupen oder deren Häuten im Inneren beweisen. Der Vorgang konnte unter dem Binokular auch direkt beobachtet werden. Die ziellos umherwandernde Raupe gelangte in die Spitzenregion der Knospe, wo sie sich einbohren konnte. Ob dies gelingt oder die Raupe zu Boden fällt, mag vor allem von den momentanen Witterungsverhältnissen (insbesondere Wind) abhängen.

Im Gegensatz dazu scheinen an Hochblättern geschlüpfte Raupen fast nie in die Knospen zu gelangen, da sie sich aus den in der Regel auf der Oberseite der waagrecht bis schräg stehenden Hochblättern abgelegten Eiern nach unten durchbohren³.

Nachdem zunächst unklar war, inwieweit die Probleme beim Schlupf durch die ungewöhnlichen klimatischen Bedingungen des Ausnahmesommers 2003 beeinflusst worden sein könnten und ob z.B. Unterschiede zwischen Brachen und gemähten Beständen bestehen, untersuchten wir dieses Phänomen 2004 genauer.

Bei *G. pneumonanthe* waren 83,2 % der Eindringversuche auf Anhieb erfolgreich gegenüber nur 25,7 % bei *G. asclepiadea* (Tab. 4). Sekundär konnten sich beim Schwalbenwurzenzian immerhin 13,3 % noch einbohren. Noch deutlicher fällt der Unterschied aus, wenn man nur die am Kelch abgelegten Eier betrachtet: Nur 11,9 % konnten sich hier erfolgreich hindurch bohren.

Für 60,9 % der geschlüpften Raupen konnte beim Schwalbenwurzenzian weder ein primäres noch ein sekundäres Einbohrloch gefunden werden, sie konnten nicht in das Innere der Knospen gelangen. Dieser Wert liegt fünfmal so hoch wie bei *G. pneumonanthe*. Allerdings ist damit zu rechnen, dass bei nicht mehr völlig intakter Blütenkrone sekundäre Einbohrungen manchmal nicht mehr zu erkennen waren oder Raupen über die geöffneten Blüten eindringen konnten. Die wirkliche Zahl erfolgreicher Einbohrer dürfte jedoch nicht wesentlich höher liegen, da in den allermeisten Fällen im Inneren der Knospen jede Spur von den "vermissten" Raupen fehlte.

Die Verhältnisse unterschieden sich bei Knospen aus Brachen und gemähten Beständen bei *G. asclepiadea* dabei nicht erheblich ($\chi^2 = 1,589$, FG = 2, $p = 0,452$), ein denkbarer Managementeinfluss, etwa durch erhöhte Vitalität des Enzians in Brachen, bestätigte sich nicht.

³ Aus ausnahmsweise an der Unter- bzw. Außenseite schräg stehender Hochblätter deponierten Eiern konnten Raupen sich fallweise erfolgreich einbohren.

Im Jahr 2005 gelangten beim Lungenenzian im Schnitt 90,6 % der schlüpfenden Raupen in die Knospen, während es beim Schwalbenwurzenzian nur 38,3 % waren und damit etwa so viel wie im Vorjahr.

Tab. 4: Primäre, sekundäre und gescheiterte Einbohrungen in % an beiden Enzian-Arten im Vergleich (2004).

Einbohrungen	Gentiana-Art	
	<i>G. asclepiadea</i>	<i>G. pneumonanthe</i>
primär	26	83
sekundär	13	3
gescheitert	61	14
Summe Eier	1.566	1.688

3.3.2 Maximale Raupenzahlen

Im Jahr 2003 konnten maximal 5 Raupen pro Knospe gefunden werden (Tab. 5). Bis zu drei Raupen in einer Knospe waren nicht selten anzutreffen. Bei *G. pneumonanthe* hatten zum Zeitpunkt der Knospen-Entnahme jedoch die meisten Raupen in diesem heißen Sommer die Enziane schon wieder verlassen.

2004 enthielten 391 untersuchte Knospen von *G. pneumonanthe* 135 Raupen, wobei in 77 % nur eine oder zwei angetroffen wurden. Immerhin lag das Maximum bei 13 Raupen in einer Knospe. Im Falle von *G. asclepiadea* wurden in 209 von 971 Knospen Raupen gefunden, wobei hier fast 94 % nur maximal zwei Raupen enthielten und die Zahl von fünf nicht überschritten wurde.

Bei der insgesamt im Vergleich zu 2003 viel größeren Stichprobe von *G. pneumonanthe* wurden 2004 nicht selten zwei oder drei Raupen gefunden und in etlichen Fällen mehr als vier (in ca. 8 % der mit Raupen besetzten Knospen). Mehr als zwei Raupen pro Knospe waren bei *G. asclepiadea* dagegen in nur rund 14 % (2003) bzw. 6 % (2004) der mit Raupen besetzten Knospen zu anzutreffen.

Tab. 5: Häufigkeitsverteilung Raupen (L₁-L₃) in mit Raupen besetzten Knospen (n = Anz. Raupen) von *G. pneumonanthe* und *G. asclepiadea* (Anteil Knospen in % gerundet).

	Raupenzahl										Anz. Knospen mit Raupen
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	> 9	
2003											
<i>G. pneum.</i>	85	0	8	0	8	0	0	0	0	0	13
<i>G. asclep.</i>	71	15	11	2	1	0	0	0	0	0	96
2004											
<i>G. pneum.</i>	49	28	9	7	3	2	0	1	1	1	135
<i>G. asclep.</i>	71	22	4	2	0	0	0	0	0	0	209

Noch aussagekräftiger ist die Anzahl gefundener L₃-Häute bzw. Kopfkapseln, da diese den letztendlichen Entwicklungserfolg wiedergibt (Tab. 6). Die erfolgreiche Entwicklung von bis zu 10 Raupen in einer einzigen Knospe des Lungenenzians konnte belegt werden. Der Anteil von Knospen, in denen sich drei oder mehr Raupen entwickeln konnten lag mit 30 % (2003) bzw. 36 % (2004) hoch (Tab. 5). Bei *G. asclepiadea* gelang dies nur 2003 und nur in 8 % der Knospen, in denen L₃-Häute gefunden wurden. Bei gleicher Knospengröße ist der Fruchtknoten von *G. asclepiadea* weniger voluminös und enthält einen geringeren Nahrungsvorrat als der des Lungenenzians.

Tab. 6: Häufigkeitsverteilung L₃-Raupenhäute in mit Raupen besetzten Knospen von *G. pneumonanthe* und *G. asclepiadea* (Anteil Knospen in % gerundet).

	Raupenzahl										Anz. Knospen mit L ₃ -Häuten
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	>9	
2003											
<i>G. pneum.</i>	47	22	19	11	0	0	0	0	0	0	36
<i>G. asclep.</i>	73	20	5	2	1	0	0	0	0	0	59
2004											
<i>G. pneum.</i>	44	21	17	8	4	4	0	1	1	1	156
<i>G. asclep.</i>	85	15	0	0	0	0	0	0	0	0	65

In beiden Jahren kamen hohe Zahlen erfolgreich entwickelter Raupen bei *G. pneumonanthe* signifikant häufiger vor als beim Schwalbenwurzenzian (2003: Pearson $\chi^2 = 31,4$, FG 4, $p < 0,001$; 2004: $\chi^2 = 488,9$, FG 9, $p < 0,001$). Im Jahr 2004 war dies auch so in Bezug auf die Raupenzahlen ($\chi^2=57,8$, FG 9, $p < 0,001$). Dagegen konnten höhere Raupenzahlen 2003 etwas häufiger bei *G. asclepiadea* gefunden werden ($\chi^2 = 11,4$, FG 5, $p = 0,044$), da beim Lungenenzian zu den Probenahmeterminen ein größerer Teil der Raupen schon die Enzianpflanzen verlassen hatte.

Wie viele Raupen sich potenziell in einer Knospe entwickeln können, hängt nach unseren Beobachtungen von der Größe ab. Hohe Raupenzahlen sind nur in Knospen von rund 4 cm Länge zu finden, in etwa 2 cm langen Knospen können 2–3 zur Entwicklung kommen. Die kleinsten Knospen, in denen sich Raupen erfolgreich entwickelten, waren nur ca. 8 mm lang.

Ergänzend sei noch angemerkt, dass sich vereinzelt Raupen auch außerhalb des Fruchtknotens an den Staubgefäßen fressend entwickeln können, was Funde von L₃-Häuten neben intakten Fruchtknoten beweisen.

3.3.3 Entwicklungsphänologie

Im Hinblick auf die Fragestellung des unschädlichen Mahdzeitpunkts ist die Relation der bereits aus den Enzianen geschlüpften L₄-Raupen zum noch in bzw. an den Knospen befindlichen Teil der Nachkommenschaft entscheidend. Aus den Verhältnissen zum Zeitpunkt der Probenahme kann auf mahdbedingte Verluste bei Mahd zum Entnahmedatum rückgeschlossen werden.

Im Jahr 2003 ergab sich ein zwischen den Proben recht uneinheitliches Bild. Interessant ist jedoch der Befund, dass in den in verschiedenen Gebieten unterschiedlicher Höhenlage (440 bis 720 m NN) entnommenen Proben von Lungenenzian bereits Mitte August die

Zahl der Raupen, welche die Enziane bereits verlassen hatten ($n = 89$), die Zahl der noch am/im Enzian befindlichen Präimaginalstadien – teils deutlich – überstieg ($n = 10$). Dies gilt auch für die Probe vom Deutschen Enzian.

Bei *G. asclepiadea* war dies hingegen nur bei einer Probe aus einem Habitat in der Grasleitener Moorlandschaft der Fall, wo auch im Lungenezian die Entwicklung offenbar besonders rasch verlief und auch hier deutlich weiter fortgeschritten war als beim Schwalbenwurzenzian aus derselben Fläche. Insgesamt fiel auf, dass erst Ende August die Mehrzahl der Raupen *G. asclepiadea* verlassen hatte.

Bei den 2003 und 2004 in denselben Gebieten entnommenen Proben (Knospenproben mit je insgesamt mindestens 100 anhaftenden Eiern) zeigten sich deutliche Unterschiede im Entwicklungsstand. Einige Proben enthielten zu wenige Raupen und Raupenhäute um ein repräsentatives Bild vom Entwicklungsstand zu geben und wurden daher in der Grafik weggelassen (Abb. 1).

Beim Vergleich der Jahre 2003 und 2004 wird deutlich, dass die Entwicklung 2004 zumindest im Schwalbenwurzenzian deutlich verzögert verlief. Für Lungenezian können allerdings nur Proben aus zwei Gebieten verglichen werden.

Im Jahr 2004 konnten deutliche Unterschiede in der Entwicklung festgestellt werden (Abb. 2). Auch nach Mitte August hatte bei einigen Proben der größere Teil der Brut noch nicht die Lungeneziane verlassen. Beim Schwalbenwurzenzian befanden sich Mitte August noch alle Raupen in den Knospen, der Großteil der Eier war noch nicht einmal geschlüpft.

Gegen Ende August waren beim Lungenezian praktisch alle Eier geschlüpft, allerdings überwog die Zahl noch in den Knospen befindlicher Raupen in Proben aus zwei Gebieten noch die Zahl der bereits aus den Knospen geschlüpften Raupen. Zwischen den Gebieten scheinen erhebliche Unterschiede bestanden zu haben.

Beim Schwalbenwurzenzian hatten um diese Zeit jedoch mit Ausnahme des Enzenstetterer Quellmooses offenbar nur sehr wenige Raupen die Knospen verlassen. In der Pechschnait und dem Bergener Moos hatten sogar Mitte September erst etwa die Hälfte der Raupen die Knospen von *G. asclepiadea* verlassen. Anfang Oktober konnten wir hingegen keine Raupen mehr in den Knospen finden, sodass die Entwicklung auch bei *G. asclepiadea* zu diesem Zeitpunkt weitgehend abgeschlossen gewesen sein dürfte.

Im Jahr 2005 hatten Ende August bei den Proben aus der Pechschnait und aus Grasleiten noch keine Raupen die Knospen verlassen. Bei der Probe aus dem Röhrenmoos hatten sich erst 4 %, bei der aus der Pechschnait erst 1 % der Eier bis zum L₄-Stadium entwickelt. Selbst beim Lungenezian hatten in Weyarn erst 2 % der abgelegten Eier dieses Stadium erreicht, in Grasleiten waren es immerhin 19 % und im Röhrenmoos sogar 45 %.

3.4 Konkurrenz

3.4.1 Zwischenartliche Konkurrenz

Während der Knospenuntersuchung konnten wir eine Reihe von Mitbewohnern feststellen. Von diesen stellte sich eine Art als sehr bedeutsam für den Entwicklungserfolg heraus. Die Larve des zu den Langhornmotten (Fam. Adelidae) gehörenden „Enzian-Langhornfalters“ *Nemophora violellus* (Stainton, 1851) bewohnt Blütenknospen von Lungenezian wie auch von Schwalbenwurzenzian und war in Proben aus allen Gebieten vertreten.

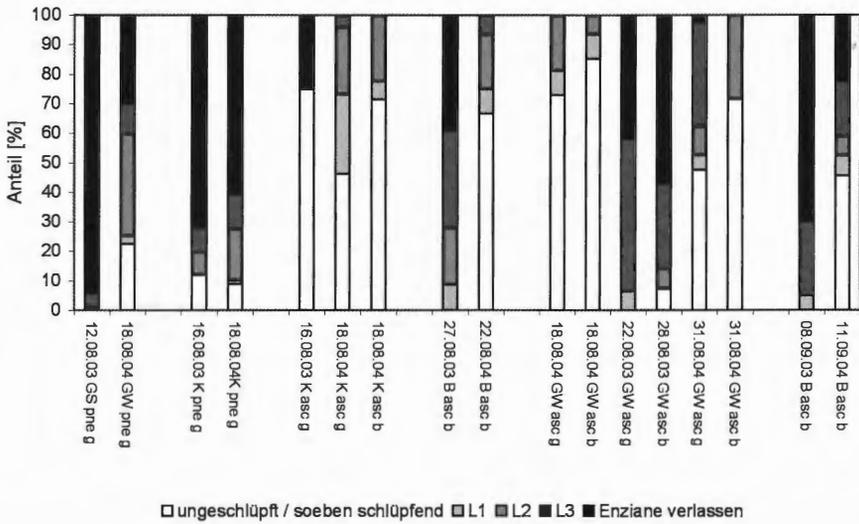
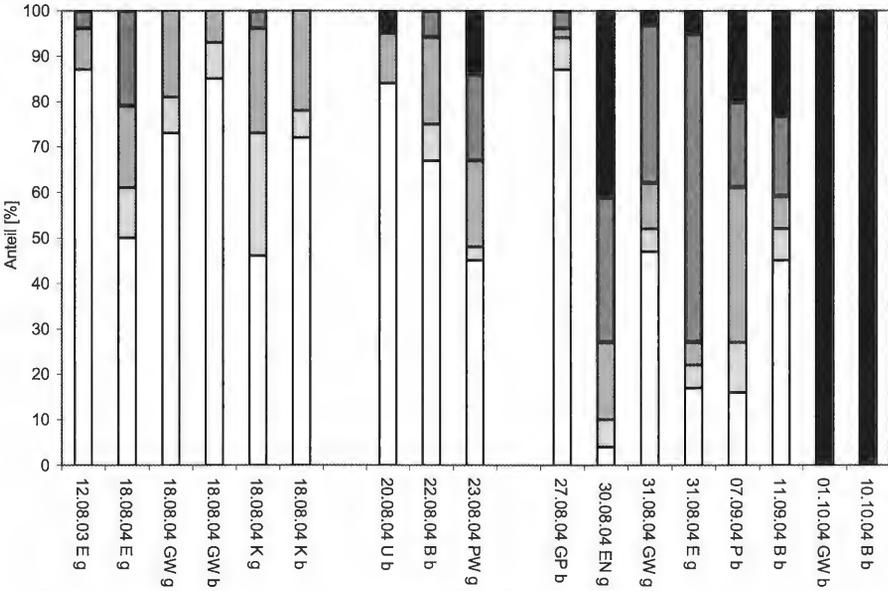


Abb. 1: Unterschiedliche Entwicklung in den Jahren 2003 und 2004 (pne = *G. pneumonanthe*, asc = *G. asclepiadea*; g = gemäht, b = brach, Gebiete: GS = Grasleiten Schaar, GW = Grasl. Wurz., K = Kögelsberg, B = Bergener Moos; die Entnahmegebiete in der Grasleitener Moorlandschaft sind eng benachbart).

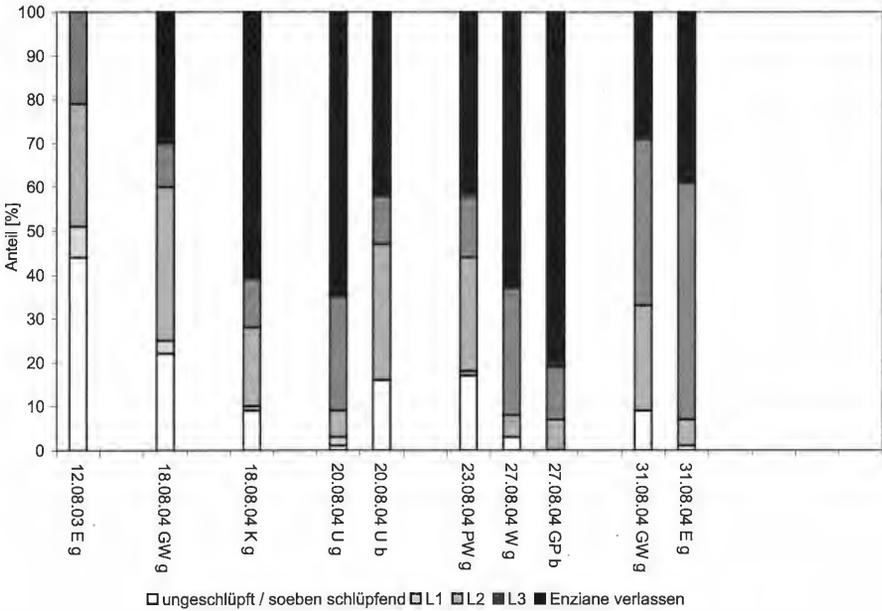
Die Flugperiode liegt vor derjenigen von *Maculinea alcon*, weshalb wir feststellen konnten, dass der Entwicklungsstand der Larven von *Nemophora violellus* meist weiter fortgeschritten und die Larven größer als diejenigen von *M. alcon* waren. Nur sehr selten waren kleine *Nemophora*-Larven und größere Lungenenzian-Bläulingsraupen in einer Knospe vergesellschaftet. Nicht selten war hingegen 2004 und 2005 im Inneren der Knospen der Nahrungsvorrat bereits aufgebraucht, wenn außen die Räumchen von *Maculinea alcon* erst aus den Eiern zu schlüpfen begannen. *Nemophora violellus* kann im Gegensatz zu *Maculinea alcon* bei Nahrungsknappheit die Enziane verlassen und in der Streu weiterleben. Wenn sie die hierfür nötige Größe noch nicht erreicht hat, vermag sie sich in Nebenknospen hineinzufressen, was auch direkt im Labor beobachtet werden konnte. Bis zu vier Kleinschmetterlingslarven in einer Knospe konnten häufig beobachtet werden. Das Maximum lag bei 11 großen Larven in einer großen Lungenenzian-Knospe.

Um den Konkurrenzinfluss von *Nemophora violellus* auch zahlenmäßig zu erfassen, verglichen wir für mit Eiern des Lungenenzian-Ameisenbläulings belegte Knospen die Zahl der erfolgreich entwickelten Raupen (Funde von L₃-Häuten) mit und ohne Befall durch *Nemophora violellus*. Da einige spät entnommene Proben vielfach nicht mehr sicher erkennen ließen, ob die Knospen Eier trugen (Blütenblätter z.T. abgefallen) wurden diese nicht mit ausgewertet. Der Anteil von L₃-Häuten von *M. alcon* korreliert negativ mit dem Vorkommen von *N. violellus* in den Knospen ($r_s = -0,603$, $n = 31$ Proben bzw. $n = 782$ Knospen; $p < 0,001$; Abb. 3). Der "Bläulingsraupen-output" war umso geringer, je regelmäßiger *N. violellus* in vom Lungenenzian-Ameisenbläuling belegten Knospen vertreten war.

Die Differenz zwischen der Zahl an *Maculinea alcon*-Raupen, die in die Knospen gelangten und den darin noch als Raupen oder L₃-Häute nachweisbaren, also der Verlust an Bläulingsraupen, war in den von *N. violellus* befallenen etwa zweieinhalb mal so hoch wie in denen ohne Langhornmotten-Larven. Dabei waren kaum Unterschiede zwischen beiden



Schwalbenwurzenzian



□ ungeschlüpft / soeben schlüpfend □ L1 □ L2 ■ L3 ■ Enziane verlassen

Lungenenzian

Abb. 2: Entwicklungsphänologie von *M. alcon* im Untersuchungsjahr 2004 (Parallelproben aus denselben Gebieten zum identischen Datum sind untereinander angeordnet: (g = gemäht, b = brach, Gebiete: E = Eurasburg, GS = Grasleiten Schaar, GW = Grasl. Wurz., K = Kögelsberg, B = Bergener Moos; U = Unterreitenauer Moos, PW = Pfrontener Wasenmoos, W = Weyarn, GP = Grasleiten Paradies, EN = Enzenstetten, E = Eurasburg, P = Pechschnait).

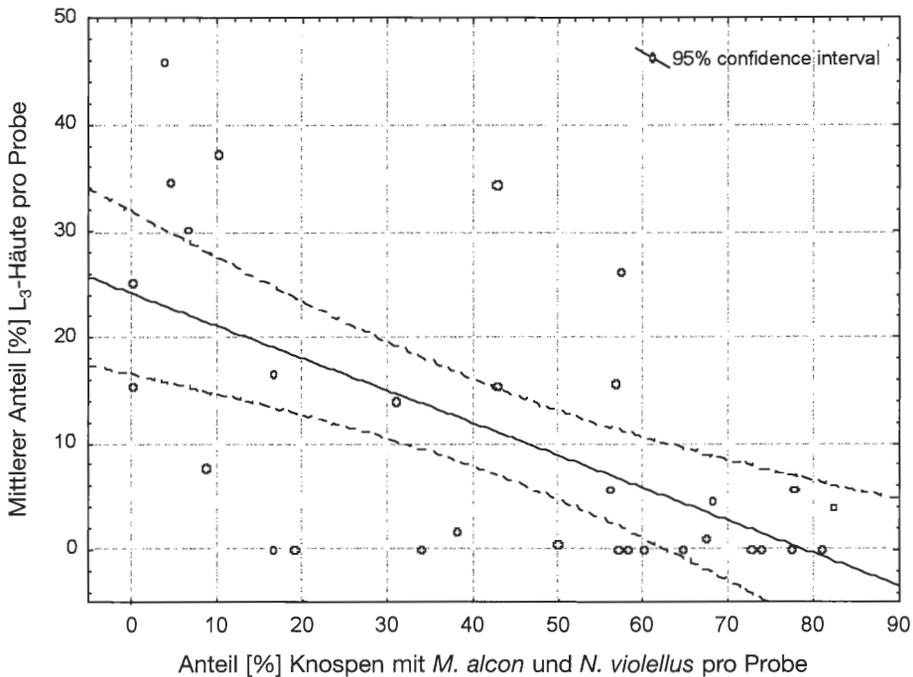


Abb. 3: Abhängigkeit des Entwicklungserfolgs von *Maculinea alcon* vom Befall mit *Nemophora violellus* ($n = 31$ Proben bzw. $N = 782$ Knospen).

Enzianarten zu verzeichnen. Die Zahl der erfolgreich entwickelten Bläulingsraupen hängt auch von der Zahl der *N. violellus*-Larven ab, die sich in der gleichen Knospe aufhalten. Der Anteil der Raupen, die nicht bis zum L₄-Stadium durchkommen ist umso geringer, je mehr *N. violellus*-Larven in der Knospe vorhanden sind ($n = 1.078$, $r = -0,323$, $p < 0.001$).

Neben der Spezialisierung auf Enzianknospen als Nahrung ist auch das Verhalten der Langhornmotten-Larven für *Maculinea alcon* besonders problematisch: Nachdem diese zunächst frei inner- oder außerhalb des Fruchtknotens leben, bauen sie sich aus Stücken des Fruchtknotens einen Schutzköchler. Da sich die meisten Bläulingsraupen entweder von Beginn an im Fruchtknoten entwickeln oder sich wie beobachtet im L₂-Stadium in diesen einbohren, wird ihnen die Hauptnahrung entzogen.

Dass die Bläulingsraupen unter natürlichen Bedingungen auch direkt gefressen werden, kann nur vermutet werden. Im Laborversuch wurde je eine Raupe der unterschiedlichen Stadien mit drei großen *Nemophora*-Raupen unter Nahrungsmangel vergesellschaftet, wobei die L₁-Raupe am folgenden Morgen fehlte.

Bei den Proben aus dem Jahr 2005 bestätigte sich die starke Präsenz von *N. violellus* erneut: Im Mittel war diese Art in 51 % der von *M. alcon* belegten Knospen vertreten, wobei wiederum große gebietsspezifische Unterschiede auftraten. In den beiden Gebieten mit Vorkommen beider Enzianarten war *N. violellus* interessanterweise 2005 jedoch in Schwalbenwurzenzian deutlich häufiger vertreten als in Lungenenzian (Grasleiten 85 % gegenüber 56 %, Röhrenmoos 46 % gegenüber 19 %).

3.4.2 Innerartliche Konkurrenz

Neben zwischenartlicher Konkurrenz ist bei begrenzter Nahrungsressource und hoher Eizahl pro Knospe auch innerartliche Konkurrenz zu erwarten. Um den Einfluss beider Faktoren trennen zu können, betrachteten wir ausschließlich Knospen ohne *Nemophora violellus*. Für diese verglichen wir die Menge der noch in Knospen befindlichen sowie erfolgreich aus dem Enzian geschlüpften in Relation zur Zahl eingedrungener Raupen (primäre und sekundäre Einbohrlöcher). Es ergab sich ein statistisch signifikanter Zusammenhang: Je mehr L_1 -Raupen sich in eine Knospe einbohren konnten, desto höher fiel die Verlustrate aus ($n = 526$ Knospen, $r = 0,238$, $p < 0,001$). Der Effekt bleibt der gleiche, wenn man die Enzianarten separat betrachtet.

4 Diskussion

4.1 Stellenwert von *Gentiana pneumonanthe* und *G. asclepiadea* als Wirtspflanzen

Der Lungenenzian ist die „klassische“ und im größten Teil seines europäischen Areals einzige Wirtspflanze von *Maculinea alcon*. Jedoch kommt dem Schwalbenwurzenzian in der präalpinen Region, aufgrund der noch vergleichsweise günstigen Bestandssituation in diesem Raum auch aus überregionaler Sicht zweifellos eine erhebliche Bedeutung als Wirtspflanze zu. Hierauf machte bereits MARKTANNER (1985) aufmerksam, der in Oberschwaben (Baden-Württemberg) in 47 von 63 Untersuchungsgebieten *G. asclepiadea* als einzige Wirtspflanze finden konnte. In 17 Gebieten wurden beide Enzian-Arten genutzt. Auf 92 der von SCHLUMPRECHT & STRÄTZ (2000) in Bayern untersuchten Streuwiesen kam der Schwalbenwurzenzian vor, der Lungenenzian nur auf 30 von diesen. Obwohl kein vollständiger Überblick existiert, vermuten wir auch aufgrund eigener Felderfahrung, dass im Alpenvorland dem Schwalbenwurzenzian sogar die größere Bedeutung als Eiablagemedium zukommt.

Es scheint jedoch einen bedeutenden Unterschied in der Belegungsdichte sowohl einzelner Knospen als auch Sprosse der beiden Enzian-Arten zu geben. Obwohl der Schwalbenwurzenzian gewöhnlich mehr Knospen pro Spross hervorbringt, vermag dies die geringere Belegung pro Knospe nicht zu kompensieren. Da auch bei Betrachtung der Eidichten pro Spross signifikante Unterschiede zwischen den Enzianarten gefunden werden konnten, ist die Ursache für die höheren Eidichten an Knospen von *G. pneumonanthe* nicht etwa in einer stärkeren Streuung auf die für die Eiablage verfügbaren Knospen zu suchen.

Die Ermittlung der Eiablage in Klassen in insgesamt 714 je mindestens 4 m² großen Probestandquadraten⁴ im Rahmen eines Habitatvergleichs zeigten, dass nichts desto weniger die Eidichten pro Quadratmeter im Falle von *G. asclepiadea* vielfach über denen bei *G. pneumonanthe* liegen können (vgl. BRÄU et al. 2004). Dies erklärt sich aus den beim Schwalbenwurzenzian oftmals höheren Sprossdichten, also einem höheren Angebot an belegbaren fertilen Trieben, da die Eidichten eng mit dem Wirtspflanzenangebot korrelieren. Da jedoch schon bisher angenommen wurde, dass sich nur eine geringe Zahl von Raupen pro Knospe erfolgreich entwickeln kann, sind die Eidichten pro Knospe und Eiverteilung (konzentrierte versus gestreute Ablage) für den "output" an L_4 -Raupen eine entscheidende Ausgangsgröße.

⁴ Innerhalb den von *Maculinea alcon* tatsächlich als Eiablagehabitat genutzten Bereichen der Streuwiesen wurden hierfür Probestandquadraten zufallsverteilt ausgewählt.

Unsere Ergebnisse höherer Eidichten an *Gentiana pneumonanthe* scheinen die allerdings nur in wenigen Gebieten gewonnenen Ergebnisse von SCHLUMPRECHT & STRÄTZ (2000) zu bestätigen, die feststellen konnten, dass in Gebieten mit Vorkommen beider Enzianarten *G. pneumonanthe* bevorzugt wird. In den zwei Gebieten, in denen KRISMANN (2000) Vergleiche anstellte, konnte er ebenfalls beobachten, dass in Relation zur Pflanzendichte *G. pneumonanthe* effektiver zur Eiablage genutzt wurde. Im Gegensatz zu unseren Untersuchungen fand er jedoch, dass sich die Eiablagen auf die Einzelpflanze bezogen qualitativ und quantitativ kaum unterschieden.

Bezüglich Eiablagemustern bei kleinmaßstäblicher Betrachtung fand er geklumpte Eiablage, die nicht mit der Zahl von Enzianen bzw. deren Blüten korrelierte. KRISMANN (2000) vermutet, dass die auch von uns beobachtete geklumpte Eiablage aus Konkurrenz zwischen verschiedenen eierlegenden Weibchen resultiert.

In der Zusammenschau mit unseren Ergebnissen zur Verteilung auf die Eiablagemedien vermuten wir jedoch, dass auch mangelnde zeitliche Synchronisation der Blühperiode der Enzianarten mit der Eiablageperiode zu solchen Eiverteilungs-Mustern führen kann. So konnten wir zu Beginn der Flugperiode im Jahr 2004 beobachten, dass bereits zahlreiche Weibchen flogen, als erst wenige Lungeneziane das bevorzugte Entwicklungsstadium erreicht hatten (noch geschlossene, jedoch relativ weit entwickelte Knospen). Hierdurch konzentrierten sich die Eiablagen zwangsläufig zunächst auf wenige, entsprechend dicht belegte Wirtspflanzen, während mit fortschreitender Flugperiode ein größeres Angebot an Eiablagepflanzen zu Verfügung stand und damit vermutlich zu stärkerer Streuung des Eivorrats führte. Die Blüten des Schwalbenwurzenzians entwickeln sich normalerweise erst später. Für einen Entwicklungsvorsprung des Lungenezians spricht auch der unterschiedliche Reifezustand der Samen in den einzelnen Knospen-Parallelproben beider Enzian-Arten. Der geringe Anteil 2004 an Blütenblätter gelegter Eier und der überraschend hohe Anteil an Hochblätter deponierter Eier ließe sich zwanglos damit erklären, dass dessen Knospen zumindest anfangs noch wenig entwickelt waren und die Blütenblätter kaum als Eiablagemedium genutzt werden konnten. Für eine frühere Eiablage an *G. pneumonanthe* spricht auch der festgestellte fortgeschrittenere Entwicklungsstand der Präimaginal-Entwicklung.

Vor dem Hintergrund der von uns entdeckten hohen Verlustraten im Falle der Eiablage an Hochblättern und Kelchen des Schwalbenwurzenzians dürfte eine solche unvollkommene zeitliche Synchronisation deutlich erhöhte Verlustraten zur Folge haben.

Die Ursache für eine derartige jahrweise unterschiedlich gute Synchronisation mit der Wirtspflanzenphänologie könnte darin zu suchen sein, dass die Entwicklung der Bläulingsraupen in den Ameisennestern von Witterungseinflüssen deutlich abgepuffert verläuft, während ihre Wirtspflanzen diesen vollständig ausgesetzt sind. So konnte umgekehrt im heißen Sommer 2003 beobachtet werden, dass die Entwicklung bei *G. pneumonanthe* aufgrund der Trockenheit an manchen Standorten verzögert war. Möglicherweise resultiert hieraus auch der vergleichsweise hohe Anteil der in diesem Jahr bei *G. pneumonanthe* an Hochblätter abgelegten Eier.

Zum Entwicklungserfolg in den beiden Enzianarten lagen unseres Wissens bislang keine genaueren Kenntnisse vor. Die Untersuchungsergebnisse werfen diesbezüglich ein neues Licht auf die Bedeutung der beiden Haupt-Wirtspflanzen *G. pneumonanthe* und *G. asclepiadea*: Hier erwies sich das Mengenverhältnis der sich erfolgreich entwickelnden Bläulingsraupen in Relation zur Zahl abgelegter Eier beim Schwalbenwurzenzian als deutlich ungünstiger als beim Lungenezian. Die Hauptursache dafür ist der für aus den Eiern schlüpfende Jungraupen deutlich schwerer zu durchdringende Kelch von *G. asclepiadea*. Gerade am Kelch wird jedoch der überwiegende Anteil der Eier abgelegt. Dies gilt zwar auch für *G. pneumonanthe*, wie auch die Untersuchungen von KÜER & FARTMANN (2005) in

Westfalen bestätigen, die rund 70 % der Eier am Kelch fanden und nur 25 % an den Blütenblättern, doch ergeben sich bei dieser Enzianart offenbar nur selten Probleme einzudringen. Die Probleme beim Durchnagen des Kelchs von *G. asclepiadea* dürften durch dessen Zähigkeit verursacht werden; der Unterschied zu *G. pneumonanthe* ist auch beim Öffnen von Knospen mit dem Skalpell deutlich spürbar. Da sich an ein und derselben Knospe sehr häufig ein Teil der Raupen erfolgreich einbohren konnte, während andere scheiterten, scheint die individuelle Fitness über den Eindringenerfolg zu entscheiden.

Inwieweit das bei *G. asclepiadea* beobachtete Phänomen mit einer möglicherweise erst im Eiszeitalter erfolgten, noch nicht vollständigen Anpassung an den Schwalbenwurzenzian als weitere Wirtspflanze zusammenhängen könnte, muss hier offen bleiben.

4.2 Bedeutung der Mortalität in den ersten Stadien der Entwicklung

Über Ursachen und Größenordnung der Mortalität in der ersten Phase der Entwicklung des Lungenzian-Ameisenbläulings bis zum Verlassen des Enzians war bislang wenig bekannt, während über die Adoptions- und Postadoptionsphase Untersuchungen erfolgten (ALS et al. 2001). Bereits ALS et al. (2001) kalkulierten jedoch überschlägig eine Mortalität zwischen Eistadium und Aufnahme ins Ameisennest von mindestens 85 % und möglicherweise deutlich darüber.

In den brachliegenden Probestellen z.B. im Bergener Moos ($n = 275$ Eier) lag die „natürliche“ Mortalität nach unserer Berechnung bei rund 78 %, im Gebiet Grasleiten Wurz (Brache) sogar bei rund 93 % ($n = 364$ Eier). Wirtspflanze war hier in beiden Fällen allerdings Schwalbenwurzenzian, bei dem bereits ein erheblicher Teil gar nicht erst in die Knospen einzudringen vermag.

Nach unseren Ergebnissen können die nicht unmittelbar anthropogen beeinflussten Verluste gebietsspezifisch sehr unterschiedlich ausfallen. Sie werden maßgeblich von der Möglichkeit schlüpfender Raupen überhaupt in die Knospen zu gelangen, aber auch von den Verlusten durch zwischen- und innerartliche Konkurrenz beeinflusst. Als sehr wesentlicher Faktor stellte sich die Konkurrenz mit dem Kleinschmetterling *Nemophora violellus* heraus.

Die von PRÖSE et al. (2003) für Bayern als stark gefährdet eingestufte Langhornmotte scheint erheblich weiter verbreitet als bisher angenommen. *N. violellus* ist in Europa weit verbreitet und etwa auch aus Österreich, Tschechien, Ungarn, der Schweiz, Frankreich, Italien und aus den Niederlanden bekannt (Datenbank Fauna Europaea Web Service 2004). Diese Art ist nicht zu verwechseln mit einer anderen Langhornmotte, die lange Zeit diesen Namen trug, aber an *Dipsacus*, *Scabiosa*, *Succisa* und *Sedum* lebt. Die an Enzian gebundene Art hieß bis vor wenigen Jahren *Adela violella* und in früheren Zeiten *Nemotois violellus* (NIEUKERKEN 2003).

Die Larven der Gattung *Nemophora* fressen zunächst die Samen der Wirtspflanze und leben später in einem flachen Köcher in der Streuschicht (KALTENBACH & KÜPPERS 1987): Im Gegensatz zu *Maculinea alcon* erfolgt die Eiablage endophytisch, so dass der Befall anfangs von außen nicht zu erkennen ist. Als Wirtspflanzen der oligophagen Art werden weiterhin *G. lutea* (PRÖSE 1998) und *G. cruciata* (Varga n.p.) genannt.

Wir konnten nachweisen, dass die Langhornmotte *Nemophora violellus* sowohl durch ihre frühere Flugzeit als auch durch ihre größere Flexibilität bei der Nutzung von Nahrungsressourcen eindeutige Konkurrenzvorteile gegenüber *Maculinea alcon* genießt und den Entwicklungserfolg der Bläulingsraupen stark beeinflussen kann. Das Ausmaß hängt

davon ab, wie stark *N. violellus* in einem Gebiet vertreten ist und wie stark die Überlappung mit sich ebenfalls in den Knospen entwickelnden Raupen von *Maculinea alcon* ist. Die Stetigkeit in von *M. alcon* genutzten Knospen variierte nämlich je nach Gebiet zwischen 3 % und 91 % (2004). Die Anwesenheit dieser Kleinschmetterlings-Art in den von *Maculinea alcon* mit Eiern belegten Knospen war im Durchschnitt sehr hoch (44 %) und fast gleich hoch wie die Stetigkeit von *Nemophora* in Knospen insgesamt (45 %). Daraus schließen wir, dass es keine (effektive) Nischen-Separation der beiden Arten gibt, was die Eiablagemedien angeht. Allerdings scheint es meist eine zeitliche Separation mit variierender Überlappung zu geben, weil in spät im Jahr entnommenen Knospen *Nemophora*-Larven unterdurchschnittlich stark vertreten waren.

Hohe Eidichten pro Knospe sind jedoch auch ohne Präsenz von *Nemophora*-Larven nicht vorteilhaft. Wir konnten auch deutliche Verluste durch Konkurrenz der Larven von *Maculinea alcon* untereinander indirekt nachweisen, wobei diese am vielfach stärker belegten Lungenenzian noch mehr zum Tragen kommt, zumal der Großteil schlüpfender Raupen auch tatsächlich in die Knospen gelangt. Interessanterweise konnten wir in einem Gebiet (Unterreitenaauer Moos) mit sehr geringer Präsenz von *N. violellus* kaum größeren Entwicklungserfolg feststellen, da aufgrund der Seltenheit von Lungenenzian-Pflanzen diese außerordentlich dicht belegt waren und daher wohl sehr hohe Konkurrenz zwischen den Bläulingsraupen auftrat.

4.3 Bedeutung der Mahd als Gefährdungsfaktor von *Maculinea alcon*

Unabhängig von der Habitat-erhaltenden Wirkung der Mahd, kann zu frühe Mahd schädigende Wirkung auf *Maculinea alcon*-Populationen entfalten. Großflächige Mahd zu einem zu frühen Zeitpunkt, d.h. bevor ein ausreichender Teil der Raupen die Wirtspflanzen verlassen hat, kann zweifellos deren Erlöschen nach sich ziehen, wenn sie weite Teile des Habitats einer lokalen Population erfasst. Unbekannt ist jedoch, inwieweit eine wie bei *M. rebeli* nachgewiesene zweijährige Entwicklung eines Teils der Raupen im Ameisennest (SCHÖNROGGE et al. 2000) solche Bestandeszusammenbrüche zu verhindern vermag. Folgen mehrere Jahre mit ungünstiger Witterung aufeinander (wie es 2004 und 2005 der Fall war) kann in Habitaten mit *G. asclepiadea* als einziger Wirtspflanze frühe Mahd jedoch für *M. alcon* katastrophale Folgen haben, wenn nicht großzügig bemessene Brache-Anteile belassen werden. Es soll hier diskutiert werden, welche Auswirkungen bei bestimmten Mahdzeiträumen auf Populationen von *Maculinea alcon* nach unseren Ergebnissen zu erwarten sind.

Die Frage ist also, mit welchen Verlusten bei bestimmten Mahdterminen zu rechnen ist und welche vor dem Hintergrund von Schwankungen der natürlichen Mortalität tolerierbar erscheinen. Dies soll in Hinblick auf praxisübliche Mahdzeiträume diskutiert werden.

Mahd ab Oktober bis in die Wintermonate war die verbreitetste historische Nutzungsform für Habitats in der alpennahen Region. Die Vorteile waren u.a. günstige, gegen Verrottung resistente Streu bei später Mahd, bessere Mähbarkeit mit der Sense in gefrorenem Zustand, leichtere Befahrbarkeit der nassen Streuwiesen mit Fuhrwagen und die Möglichkeit zur Mahd in einer ansonsten arbeitsarmen Zeit im Betriebsablauf.

Heute sind diese Vorteile weitgehend weggefallen, die Landwirte drängen vielmehr zu möglichst früher Mahd, möglichst noch vor September in spätsommerlichen Trockenphasen. So wurden Vertragsflächen im heißen Sommer 2003 von der Naturschutzverwaltung bereits ab Mitte August zur Mahd freigegeben und meist auch kurz danach geschnitten.

Um diese Zeit hatte in zwei der untersuchten Gebiete der größere Teil der Raupen die Knospen des Lungenenzians bereits verlassen (in einem rund die Hälfte). Im Falle des Schwalbenwurzenzians hätte Mahd vor September jedoch selbst in diesem Ausnahmejahr den Verlust des überwiegenden Teils der Entwicklungsstadien bedeutet. Erst recht gilt dies für Jahre mit normalem bis ungünstigem Witterungsverlauf: Bei Mahd selbst gegen Ende August hätten sich im Jahr 2004 nur 15–38% der an *Gentiana pneumonanthe* abgelegten Eier erfolgreich bis zum Verlassen des Enzians entwickeln können. Auch 2005 hätten in zwei Habitaten nur rund 2 % bzw. 20 % das L₄-Stadium erreicht.

Aus *Gentiana asclepiadea* wäre 2004 wie auch 2005 mit einer Ausnahme nur maximal 1–5 % der Nachkommenschaft zur Entwicklung gekommen, in den meisten Fällen wäre sogar Totalausfall die Folge gewesen. Interessant ist die Ausnahme: Es handelt sich um ein Gebiet mit gut bekannter Vornutzung. Die Habitatflächen im Enzenstetterer Quellmoor werden im Regelfall unmittelbar nach dem 1. September und in manchen Jahren zur Gänze gemäht. Hier hatten Ende August erst 13 % der Brut die Enziane verlassen. Das Fortbestehen selbst einer wie in diesem Falle ausschließlich an Schwalbenwurzenzian lebenden Population bei derart früher Mahd ist offensichtlich grundsätzlich möglich. Allerdings fliegt *Maculinea alcon* hier verhältnismäßig früh und es sind nach Ameisenköderfängen die Wirtsameisen in einer Dichte vertreten, die hohe Adoptionschancen verspricht. Die weiteren Verluste fallen daher wohl ausreichend gering aus.

Nach unseren Daten ist Mahd vor Mitte September jedoch im Falle des Schwalbenwurzenzians ohne solch günstige Voraussetzungen riskant. Der „output“ an L₄-Raupen hätte bei allen anderen Gebieten im Jahr 2004 bei maximal 7 % gelegen. Erst Anfang Oktober dürfte Mahd in jedem Falle gefahrlos möglich sein.

Nach den aktuellen Regelungen des bayerischen Erschwernisausgleich-Programms kann auf Vertragsflächen jedoch kein späterer Mahdtermin als der 15. September festgelegt werden. Dies war bisher über die Nebenbestimmungen von Verträgen möglich, doch sind diese nun entfallen. Auf den Vertragsflächen darf weiterhin nur ein Brachestreifen von maximal 5 m Breite belassen werden. Selbst wenn dieser im Bereich des Eiablagehabitats zu liegen kommt, dürfte in der Regel damit nur ein geringer Teil der Nachkommenschaft von der Mahd verschont bleiben. Es besteht also zu den derzeit in Bayern geltenden Bestimmungen Diskussionsbedarf, inwieweit bei der Festlegung der Mahdtermine dem Schutz von *Maculinea alcon*-Habitaten stärker Rechnung getragen werden kann, um das Risiko von Bestandsverlusten von zu minimieren.

Danksagung

Für die finanzielle Unterstützung des Projektes danken wir der ANL (Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege, Laufen) und dem UFZ (Umweltforschungszentrum) Leipzig-Halle in besonderem Maße. Weiterhin sei allen gedankt, die an den Feldarbeiten beteiligt waren. Für Hinweise, die zur Identifizierung der Larven von *N. vioellus* führten, danken wir dem Kleinschmetterlingsspezialisten H. Pröse, Hof. Des Weiteren wurden die Arbeiten unterstützt durch das EU FP5 Projekt MacMan (SETTELE et al. 2002; FKZ EVK2-CT-2001-00126).

5 Literatur

- ALS, T. D., NASH, D. R. & J. J. BOOMSMA (2001): Adoption of parasitic *Maculinea alcon* caterpillars (Lepidoptera: Lycaenidae) by three *Myrmica* ant species. – *Animal Behaviour* **62**: 99–106.
- ALS, T.D., VILA, R., KANDUL, N., NASH, D.R., YEN, S.-H., HSU, Y.-F., MIGNAULT, A. A., BOOMSMA, J. J., & N. E. PIERCE (2004): The evolution of alternativ parasitic life histories in large blue butterflies. – *Nature* **432**: 386–389.
- BRÄU, M., GROS, P., NUNNER, A., SCHWIBINGER & A. MEINECKE (2004): Research and recommendations on mowing management for habitats of *Maculinea alcon* – a descriptive study. – Unveröffentlichtes Gutachten des Büros ifuplan im Auftrag der Bayerischen Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege.
- Datenbank Fauna Europaea Web Service (2004): Fauna Europaea version 1.1. – online unter: <http://www.faunaeur.org>.
- KALTENBACH, T. & V. KÜPPERS (1987): Kleinschmetterlinge: beobachten – bestimmen. – Neumann-Neudamm (JNN Naturführer), Melsungen.
- KARSHOLT, O. & J. RAZOWSKI (1996): The Lepidoptera of Europe. A distributional checklist. – Apollo Books, Stenstrup.
- KRISMANN, A (2000): Zum Eiablageverhalten von *Maculinea alcon* (D. & S.; 1775) an *Gentiana pneumonanthe* und *Gentiana asclepiadea*. – UFZ-Bericht 2/2000: 103–110.
- KÜER, A. & T. FARTMANN (2003): Prominent shoots are preferred: microhabitat preferences of *Maculinea alcon* ([Dennis & Schiffermüller], 1775) in Northern Germany (Lycaenidae). – *Nota lepidopterologica* **27** (4): 3–13.
- MAES, D., VANREUSEL, W., TALLOEN, W. & H. VAN DYCK (2004): Functional conservation units for the endangered Alcon Blue butterfly in Belgium (Lepidoptera: Lycaenidae). – *Biological Conservation* **120**: 233–245.
- MARKTANNER, T. (1985): Die Bedeutung des Schwalbenwurzengians als Futterpflanze von *Maculinea alcon* (Lep.: Lycaenidae) im oberschwäbischen Alpenvorland und die Verbreitung der Lycaenidae in diesem Raum. – *Entomologische Zeitschrift* **95**: 257–272.
- MUNGUIRA, M. (1987): Biología y biogeografía de los Licénidos Ibéricos en peligro de extinción (Lepidoptera, Lycaenidae). – Thesis Doctoral, Univ. Madrid.
- PECH, P., FRIC, Z., KONVICKA, M. & J. ZRZAVY (2004): Phylogeny of *Maculinea* blues (Lepidoptera: Lycaenidae) based on morphological and ecological characters: evolution of parasitic myrmecophily. – *Cladistics* **20**: 362–375.
- PRETSCHER, P. (1998): Rote Liste der Großschmetterlinge (Macrolepidoptera). In: BINOT, M., BLESS, R., BOYE, P., GRUTTKE, H. & P. PRETSCHER (Hrsg.): Rote Liste gefährdeter Tiere Deutschlands. – Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz **55**: 87–111.
- PRÖSE, H. (1998): Die Kleinschmetterlingsfauna bayerischer Streuwiesen und Streuobstbestände in ökologischer Sicht. – Unveröffentlichtes Gutachten im Auftrag des Bayerischen Landesamt für Umweltschutz, Außenstelle Nordbayern.
- PRÖSE, H., SEGERER, A. & H. KOLBECK, (2003): Rote Liste gefährdeter Kleinschmetterlinge Bayerns (Lepidoptera: Microlepidoptera) Bayerns. – Schriftenreihe des Bayerischen Landesamtes für Umweltschutz **166**: 234–268.
- QUINGER, B., SCHWAB, U., RINGLER, A., BRÄU, M., STROHWASSER, R. & J. WEBER (1995): Lebensraumtyp Streuwiesen. In: BAYERISCHES STAATSMINISTERIUM FÜR LANDESENTWICKLUNG UND UMWELTFRAGEN & BAYERISCHE AKADEMIE FÜR NATURSCHUTZ UND LANDESPFLEGE (Hrsg.): Landschaftspflegekonzept Bayern, Band II.9. München.
- SACHS, L. (1997): Angewandte Statistik – Anwendung statistischer Methoden. 8. Aufl. – Springer Verlag, Berlin.
- SCHLUMPRECHT, H & C. STRÄTZ (2000): Erfolgskontrollen zum Erschwernisausgleich für die Bewirtschaftung von Streuwiesen in Südbayern. Teilbeitrag Stenotope Tagfalterarten, Weichtierfauna und Streuwiesenmanagement. – Unveröff. Projektbericht im Auftrag des Bayerischen Landesamtes für Umweltschutz, Außenstelle Kulmbach-Steinenhausen.
- SCHÖNRÖGGE, K., WARDLAW, J.C., J.A. THOMAS & G.W. ELMES (2000): Polymorphic growth rates in myrmecophilous insects. – *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biol. Sciences*

267 (1445): 771–777.

- SETTELE, J., FELDMANN, R. & R. REINHARDT (Hrsg.) (2000): Die Tagfalter Deutschlands. – Ulmer Verlag, Stuttgart.
- SETTELE, J., THOMAS, J.A., BOOMSMA, J., KÜHN, E., NASH, D., ANTON, C., WOYCIECHOWSKI, M. & Z. VARGA (2002): *MACulinea* butterflies of the habitats directive and European red list as indicators and tools for conservation and MANagement (MacMan). – Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie **32**: 63.
- STATSOFT (2003). STATISTICA für Windows [Software-System für Datenanalyse] Version 6.1. – online unter: www.statsoft.com.
- THOMAS, J. A., G. W. ELMES, J. C. WARDLAW, & M. WOYCIECHOWSKI (1989): Host specificity among *Maculinea* butterflies in *Myrmica* ant nests. – *Oecologia* **79**: 452–457.
- THOMAS, J. A., M. L. MUNGUIRA, J. MARTIN, & G. W. ELMES (1991): Basal hatching by *Maculinea* butterfly eggs: a consequence of advanced myrmecophily? – *Biological Journal of the Linnean Society* **44**: 175–184.
- VAN NIEUKERKEN, E.J. (2003). Comment on the proposed conservation of the specific name of *Nemotois violellus* Herrich-Schaeffer in Stainton, 1851 (currently *Nemophora violella*; Insecta, Lepidoptera) (Case 3188; see BZN 59: 30-33). – *Bulletin of Zoological Nomenclature* **60** (1): 54–58.
- VAN SWAAY, CHRIS & M. WARREN (1999). Red data book of European butterflies (Rhopalocera). – *Nature and Environment* **99**: 1–260.
- WYNHOFF, I. (1998): The recent distribution of the European *Maculinea* species. – *Journal of Insect Conservation* **2**: 1–13.

Anschrift der Verfasser:

Markus Bräu
Amperstraße 13
D-80638 München
E-Mail: markus.braeu@freenet.de

Dr. Patrik Gros
Naturkundliches Museum „Haus der Natur“
Museumsplatz 5
A-5020 Salzburg
E-Mail: patrik.gros@hausdernatur.at

Andreas Nunner
BIOPLAN – Institut für angewandte Biologie und Planung
Grabenstr. 40
D-72070 Tübingen
E-Mail: bioplan.tue@t-online.de

Dr. Christian Stettmer
Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege
Postfach 1261
D-83406 Laufen/Salzach
E-Mail: Christian.Stettmer@anl.bayern.de

PD Dr. Josef Settele
UFZ – Umweltforschungszentrum Leipzig-Halle, Sektion Biozönoseforschung
Theodor-Lieser-Str. 4
D-06120 Halle (Saale)
E-Mail: Josef.Settele@ufz.de

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): Bräu Markus, Gros Patrick, Nunner Andreas, Stettmer Christian, Settele Josef

Artikel/Article: [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 197-219](#)