

Populationsbiologische Gefährdungsanalyse des Esparketten-Widderchens (*Zygaena carniolica*) – Überleben in einem Landschaftsmosaik im Weserbergland (Nordrhein-Westfalen) und Diemeltal (Hessen)

Population Viability Analysis of *Zygaena carniolica* (Blood Droplet
Burnet-moth) – Surviving in a Landscape Mosaic of Semi-natural Dry
Grassland in the Weserbergland (Nordrhein-Westfalen) and along the
Diemeltal (Hessen)

AXEL HILLE

Zusammenfassung: In einer populationsbiologischen Pionierstudie in den Jahren 1985/86 wurden an acht Standorten im Weserbergland, Kreis Höxter (NRW) und im Diemeltal (angrenzender Landkreis Kassel, Hessen) umfangreiche Freilanduntersuchungen mit Fang-Wiederfang-Methoden zur Schätzung der Populationsgrößen und zum Dispersionsvermögen des Esparsetten-Widderchens (*Zygaena carniolica*), „Insekt des Jahres 2008“ durchgeführt. Zusätzlich wurden mit Stichproben für enzymelektrophoretische Analysen vergleichend die genetische Populationsstruktur, das Ausmaß des Genflusses sowie die räumliche Differenzierung erfasst. Eine populationsbiologische Gefährdungsanalyse, welche den heutigen Ansprüchen zeitgemäßer Naturschutzforschung durch die Einbeziehung genetischer wie demographischer Daten genügt, wies nach, dass die Leitart für typische Kalk-Trockenrasen, *Zygaena carniolica*, geradezu exemplarisch in Metapopulationssystemen strukturiert ist. Auf der Basis aktueller GIS [Geographisches Informationssystem]-Daten der Biologischen Stationen und Naturschutzbehörden von NRW und Hessen wurden der Besetzungsgrad der im NATURA-2000-Prozess gemeldeten FFH-Trockenrasenflächen und Naturschutzgebiete und deren Habitatkonnektivität in Abhängigkeit vom Dispersionsvermögen von *Zygaena carniolica* simuliert. Die Populationsstärken (1985/1986) können jährlich deutlichen Schwankungen unterworfen sein, bei längeren Erfassungszeiträumen sind weit höhere Fluktuationen zu erwarten. Die Populationsstärken stehen in keinem direkten Verhältnis zu der Größe der Habitate. Die Verteilungsfunktion der Dispersionsweiten ergab, dass 75% aller Falter nur in einem Radius von 310 m dispergieren, was ihre relative Standorttreue unterstreicht. Die durchschnittliche Dispersionsweite mit 904 m, die entsprechend der Dispersionsfunktion von 9,7 % der Individuen zurückgelegt wird, nimmt auf unter 2,8 % ab, wenn Entfernungen > 2000 m in Betracht gezogen werden. Die genetische Differenzierung F_{st} der Widderchen an den untersuchten Standorte ist mit 2,4 % gering. Sie erreicht in den Simulationen, die die genetischen und demographischen Rahmenbedingungen in einem Insel-Modell adäquat berücksichtigen, ähnlich hohe Differenzierungswerte von $F_{st}(sim) = 0,101$, wie man sie tatsächlich innerhalb dieser Subspezies *Zygaena carniolica berolinensis* erwartet (subspezifische Differenzierung: $F_{st} = 0,111$). Die beobachtete individuelle Heterozygotie der untersuchten Populationen beträgt $H_{ind} = 0,434$, 95%-Konfidenzintervall (KI) [0,330; 0,524], die erwartete Heterozygotie im HARDY-WEINBERG-Gleichgewicht beträgt $H_{exp} = 0,341$ [0,246; 0,446]; die als Prozentsatz heterozygoter Individuen definierte genetische Variabilität $H_{ind}(sim)$ nimmt in den Simulationen noch zu ($\sim 0,78$). Ein signifikanter Zusammenhang zwischen Habitatgröße und genetischer Diversität lässt sich statistisch nicht nachweisen. Es gibt keine Hinweise auf Gründereffekte oder eingeschränkte genetische Variabilität, wie sie typischerweise Flaschenhals-Populationen

nen zeigen (verringerte Allelzahl, verminderte Heterozygotie), wenn die Populationen über längere Zeit klein waren und Drifteffekte zum Zuge kommen konnten. Das räumliche Modell, das am besten das Genflussmuster beschreibt, ist ein Insel-Modell von isolierten Kernpopulationen mit eigener Populationsdynamik, dessen Zeitverhalten mit Simulationen (100 Zeitschritte) zu den Erwartungswerten der Heterozygotie und der Populationsdifferenzierung untersucht wurde. Die über 100 Zeitschritte mit Simulationen berechnete durchschnittliche Besetzungswahrscheinlichkeit der Habitatflächen („patches“) unter Berücksichtigung der Konnektivität (Kehrwert der Isolation) in dem Metapopulationssystem beträgt ca. 36%. Die rechnerische Herausnahme wichtiger (großer und verbundener) Habitate, im wesentlichen der fünf Kernpopulationen, darunter mehrere zusammenhängende Trockenrasenkomplexe an der Diemel, in Scherfede und Willebadessen lässt die Kapazität deutlich abnehmen. Diese „prime sites“ bilden gewissermaßen ein stabiles Grundsystem einer Metapopulation mit minimaler Turnover-Rate. Die Sensitivitätsanalyse zur Metapopulationskapazität erbrachte zudem eindeutige Hinweise darauf, dass auch die vielen kleinen Habitatflecken („sinks“) im Untersuchungsgebiet für die mittel- oder langfristige Erhaltung der Populationen von Bedeutung sind. Somit sind die Konnektivität neben der Habitatqualität die wichtigsten Faktoren im Patch-Besetzungsmodell. Deshalb sind alle bekannten Flächen zu erhalten und mittel- bis langfristig sollten weitere geeignete Standorte in der Nähe besiedelter Habitate entwickelt werden.

Schlüsselwörter: *Zygaena carniolica*, Populationsschätzung, genetische Populationsstruktur, Metapopulation, Simulation mit R (CRAN)

Summary: An initial phase of a population study in the middle 1980s provided the first insight into levels of gene flow and an inferred population structure as a metapopulation, using electrophoretic markers and conducting mark-release-recapture studies of *Zygaena carniolica*, designated 'Insect of the Year 2008'. Field studies and sampling were done at eight sites in a landscape mosaic of seminatural dry grassland in the Weserbergland (Nordrhein-Westfalen) and along the Diemeltal (Hessen) (Germany). To upgrade initial findings by a timely population viability study, novel GIS [geographic information system] area data on all potential site locations and presence/absence snapshot data of *Zygaena carniolica* at these sites were used in an incidence function model to look at the turnover rates at these, nowadays, most valuable NATURA 2000 sites. Site connectivity was crucially based on habitat size and dispersal capabilities of *Zygaena carniolica*. GIS layers were provided by the regional Nature Conservancy authorities. Historical 2-year abundance data showed remarkable fluctuations that were expected to vary much more drastically in the longer term. Population sizes do not correlate with the size and quality of habitats. The dispersal function derived from the distances that individuals moved predicts dispersal probabilities of 9.7% at 904 m, and 2.8% at > 2000 m. Seventy-five per cent of all moths move on average only 310 m (mainly movement within habitat). Genetic parameters were derived from polymorphic allozymes coded for by 11 loci. Any serious interruption of gene flow between the sub-populations could be ruled out; however, at first sight this was expected to be induced by the patchiness of suitable habitats in that region ($F_{st} = 0.024$). Given that considerable gene flow was mediated by migration among the sub-populations, a metapopulation structure was simulated in a parameter setting of an island model based on growth dynamics derived from mark-release-recapture estimates of population sizes and by dispersal. The simulated, indirect gene flow measure $F_{st}(sim) = 0.101$ across the metapopulation network rose approximately to a level of subspecific differentiation ($F_{st} = 0.111$ found in a previous study for *Zygaena carniolica* ssp. *berolinensis*) in 100 time steps. Electrophoretic gene diversity ($H_{ind} = 0.434$, 95% confidence interval (CI) [0.330; 0.524]) was high; nevertheless, the slightly differently calculated heterozygosity in the individually-based simulation was even higher (the percentage of individuals being heterozygous $H_{ind}(sim) \sim 0.78$). A significant correlation between habitat size and genetic diversity could not be proven. There are no indications for founder effects or bottle-necked genetic variability, which is usually to be found in endangered populations (lowered number of alleles, reduced heterozygosity) that have suffered from longer periods of low population sizes with measurable genetic drift. It was concluded that the parameter space of the simulation mainly

mirrored the most important core islands of the metapopulation as a whole, which are located in the landscape without direct connections by smaller stepping stone habitat patches. Genetic population structure was found to be best described by an island model of gene flow. Simulations based on realistic conditions of landscape-level dynamics, population structure, and within-population demographics were used to develop null expectations of the temporal variation (100 time steps) of the population genetic parameters heterozygosity and gene diversity. The 100 time step simulation by the incidence function model found mean colonisation and extinction rates of 36% as a function of patch occupancy data (snapshots) and connectivity (inverse of isolation). The calculation of the metapopulation capacity with two subsets of habitat classes, mainly the five “best” populations, viz. those at Willebadessen, Scherfede, and several inter-connected complexes of habitats located in the Diemeltal versus all other smaller site classes with less contributions showed that the mean occupancy numbers of the majority of habitat patches decrease reasonably, when the best habitats (‘primes sites’) were excluded from the simulation, whereas the best habitats represent a baseline of steadily occupied habitats with minimal turnover. Decline of suitable habitat area, either by degradation or gradual change of the vegetation, may be the most critical threat to ephemeral burnet-moth sub-populations; however, the metapopulation system persists in the long run, as has been proved by a sensitivity analysis. To conclude, metapopulations of *Zygaena carniolica* buffer genetic variation. Demography, dispersal and the proven metapopulation structure, especially the connectivity of the habitat network of *Zygaena carniolica*, allows for stochastic extinctions and re-colonisation of small local sites (‘sinks’), but re-colonisation probably takes place whenever habitat patches become available. Therefore, small patches also contribute to the metapopulation structure and should be protected and developed.

Key words: *Zygaena carniolica*, population size estimation, genetic population structure, metapopulation, simulation using R (CRAN)

1. Einleitung

Unter den Tagfaltern und tagfliegenden Schmetterlingen gelten verschiedene Vertreter aus der Familie der Widderchen (*Zygaenidae*) als wichtige Bioindikatoren für bestimmte Lebensräume. So stehen beispielsweise das Esparsetten-Widderchen *Zygaena carniolica* (Scopoli 1763), die beiden in einem Zwillingartenkomplex eng verwandten *Zygaena purpuralis* (Brünnich 1763) (Thymian-Widderchen) und *Zygaena minos* ([Denis & Schiffermüller], 1775) (Bibernell-Widderchen), sowie das Hufeisenklee-Widderchen *Zygaena transalpina* (Esper, 1780) auf der Referenzliste der Charakterarten und biotoptypischen Begleitarten für trockenwarme Offenlandlebensräume mit einem hohen Zeigerwert für Kalkmagerrasen und Wacholderheiden (HERMANN 1992; TRAUTNER 2000).

In Mitteleuropa zeichnen sich Kalk-Halbtrockenrasenkomplexe durch ihre herausragende Bedeutung als Lebensraum für Tagfalter und Widderchen und seltene Pflanzenassoziationen aus, da sie zu den Habitaten Mitteleuropas mit hoher Biodiversität gehören (VAN SWAAY 2002; WALLISDEVRIES et al. 2002). Die Naturschutzforschung hat diesen Habitattyp (VAN SWAAY 2002) in den Mittelpunkt ihres Interesses gestellt und extensiv genutzte Wiesen- und Trockenrasen gelten gemäß der Fauna-Flora-Habitat-Richtlinie (FFH-RL; 92/43/EWG, EUROPÄISCHE KOMMISSION, 2000) zu den europaweit als prioritär zu schützende Lebensraumtypen (vgl. VAN SWAAY & WARREN 1999, 2006).

Im nordrhein-westfälischen Kreis Höxter und im nordhessischen Diemeltal liegen diese landesweit bedeutsamen Offenlandlebensräume heutzutage zum überwiegenden Teil innerhalb von FFH-Gebieten und/oder Naturschutzgebieten und bilden das letzte größere und zusammenhängende Kalkmagerrasengebiet im Nordwesten Deutschlands (BEINLICH 2002, BEINLICH et al. 2005). Die Magerrasenkomplexe im Kreis Höxter und im Diemeltal verdanken ihre Entstehung ei-

ner jahrhundertelangen Nutzung als Hude-landschaft (FARTMANN 2004a,b; GERKEN & MEYER 1994). Halbtrockenrasen werden als besonders gefährdete Ökosysteme eingestuft, deren Existenz vor allem durch Aufforstungen oder Brachfallen, Intensivierung der Grünlandnutzung, Flurbereinigung, Verbauung und Freizeitnutzung bedroht ist (vgl. VAN SWAAY 2002; WALLISDEVRIES et al. 2002). Das in NRW auf der Roten Liste in Gefährdungskategorie 2 geführte, im Weserbergland nach Kategorie 3 gefährdete Esparsetten-Widderchen (*Zygaena carniolica*) (BLAB et al. 1986; DUDLER et al. 1999) erreicht in den Hügel- und Mittelgebirgslandschaften Nordwestdeutschlands seine nordwestliche Arealgrenze (NAUMANN et al. 1984). Die ersten Nachweise von *Z. carniolica* stammen vom Weldaer Berg (Mittleres Diemeltal) aus dem Jahre 1969 (RETZLAFF 1972). Diese geographisch periphere Lage verbindet sich mit einer ökologisch marginalen Situation. MAIXNER & WIPKING (1985) charakterisieren die enge Habitatbindung von *Z. carniolica* an Kalk und Wärme liebende Trockenrasen mit den von ihnen nach pflanzensoziologischen Gesichtspunkten definierten höchsten Bindungsgrad I, der Arten kennzeichnet, die „fast vollständig oder ausschließlich in nur einem Biotop auftreten“, wobei anzunehmen ist, dass lokalspezifische Ansprüche zunehmen und Populationen an der unmittelbaren Verbreitungsgrenze zunehmend stenotop werden. Die Nahrungspflanze der Raupen, *Onobrychis viciifolia*, ist eine Charakterart des Mesobrometium Scherrer 1925, so dass das Esparsetten-Widderchen als Leitart der Trocken- und Halbtrockenrasen genannt werden kann (HOFMANN 1994). FARTMANN (2004 a, b) charakterisiert *Z. carniolica* und *Z. purpuralis* als Differentialarten für typische Kalk-Halbtrockenrasen Gentiana-Koelerietum (KNAPP 1942). Das Esparsetten-Widderchen, das vom Kuratorium „Insekt des Jahres 2008“ unter anderem als Inbegriff eines nach hohen ästhetischen Kategorien „naturschönen“ Insekts nominiert wurde, ist eines

der in der Öffentlichkeit besonders gut kommunizierbaren „Aushängeschilder“ des Arten- und Naturschutzes, dessen Lebensraumansprüche stellvertretend die Qualität und Quantität von Schutz-, Aufwertungs- und Entwicklungsmaßnahmen von Lebensräumen von herausragender Biodiversität mitbestimmen und deren Populationsstruktur und -dynamik selbst in besonderer Weise von diesen Lebensräumen abhängt (ZIEGLER 2008).

Der folgende Beitrag baut auf den populationsökologischen und populationsgenetischen Daten einer frühen Pilotstudie aus den 80er Jahren des letzten Jahrhunderts auf, die bisher nicht publiziert wurde. Darüber hinaus wird auf umfangreiches, ebenfalls unveröffentlichtes Rohdatenmaterial zu *Z. carniolica* rückgegriffen, um eine angemessene Datenbasis für die Simulationen und Neuberechnungen zu schaffen. Entsprechend dem damaligen Zeitgeist bestand die populations- und synökologische Bestandsdokumentation für Trockenrasenökotome und darauf vergesellschaftete Lepidopterenzönosen darin, die Abundanz- und Austauschdynamik bestimmter Falter- und Widderchenarten und deren Habitatpräferenzen für unterschiedlich bewirtschaftete (Halb)trockenrasen zu erforschen, um die Notwendigkeit biozönotischer Pflegemaßnahmen zu begründen und die Vernetzung der verbliebenen verschiedenen Habitat- und Strukturtypen voranzutreiben. Die damalige Landesanstalt für Ökologie, Bodenordnung und Forsten/Landesamt für Agrarordnung (LÖBF), heute das Landesamt für Natur, Umwelt und Verbraucherschutz Nordrhein-Westfalen (LANUV NRW) trug dieser Forderung u.a. dadurch Rechnung, dass sie universitäre Forschung und anwendungsorientierte Anforderungen des Naturschutzes mit gezielter Förderung unterstützte (vgl. LECHNER 1997). Das Forschungsvorhaben „Rahmenbedingungen für die Erhaltung und Entwicklung bedrohter Lepidopteren“ (kurz „LÖBF-Projekt“ NAUMANN et. al 1987) zielte erstmals darauf ab zu

klären, welchem kombinierten Einfluss verschiedene Populationen von *Z. carniolica* und *Z. purpuralis* unter dem Umweltregime einer ökologisch marginaler Lebensraumsituation bei gleichzeitiger geographischen Verinselung unterliegen, wenn man die Populationsentwicklung und die genetische Variabilität gemeinsam in Betracht zieht. In den Jahren 1985/86 wurden an acht Standorten im Weserbergland, Kreis Hörter und im Diemeltal umfangreiche Freilanduntersuchungen mit Fang-Wiederfang-Methoden zur Schätzung der Populationsgrößen und zum Dispersionsvermögen durchgeführt und mit Hilfe biochemischer Methoden (Enzymelektrophorese) anhand von Stichproben vergleichend die genetische Populationsstruktur, das Ausmaß des Genflusses sowie die räumliche Differenzierung erfasst (Abb. 1). Eine vegetationskundliche Charakterisierung der ausgewählten Standorte zur Artenvielfalt, dem Vorkommen typischer Halbtrockenrasenpflanzen, dem Deckungsgrad der Strauchschicht, der geographischen Lage, Hangneigung und andere Daten ergänzte den Bericht (s. Anhang NAUMANN et al. 1987; vgl. ALBRECHT & LETSCHERT 1985). Insgesamt wurden Empfehlungen zur Pflege der Lebensräume und zur Vernetzung der einzelnen Trockenrasen zu einem Biotopverbundsystem gegeben (NAUMANN et al. 1987).

Heutzutage erwartet eine eigenständige Natur- und Landschaftsplanung als Durchsetzungsinstrument für den Naturschutz tierökologische Fachdaten über die Minimalansprüche an Qualität und Flächengröße, die notwendige räumliche Vernetzung der Teilräume und der davon abhängigen Ausbreitungskapazitäten der Arten mit differenzierten Habitatbindung (Habitatspezialisten, AMLER et al. 1999) sowie als neue Komponente die Beschreibung der genetischen Populationsstruktur in Abhängigkeit von Landschaftsstrukturen mit dem Ziel des langfristigen Erhalts überlebensfähiger Populationen (vgl. Blab 1986; BLAB & KUDRNA 1982; SETTELE et al. 1996b). In der modernen Les-

art der synthetischen und krisenorientiert-angewandten Forschungsrichtung der „conservation biology“ wurde ein für den Landschaftsraum repräsentativer Biotoptyp – die (Halb)-Trockenrasen – (BLAB 1986; KAULE 1986) und eine für diesen charakteristische und empfindliche Tierart – *Zygaena carniolica* – ausgewählt (Ziel- oder Indikatorartenkonzept, s. HOVESTADT et al. 1991; KUDRNA 1986), deren Erhalt, Überleben und Entwicklung stellvertretend für möglichst viele Arten mit ähnlichen Flächen- und Qualitätsansprüchen in der betrachteten Landschaft gesichert werden sollte. Detaillierte Untersuchungen zu ökologischen Ansprüchen und Lebensrauminteraktionen mit dem Ziel, die Überlebenswahrscheinlichkeit zu bewerten und Maßnahmen zur Erhöhung der Überlebenswahrscheinlichkeit einzuleiten sind als sogenannte Populationsgefährdungsanalysen bekannt (PVA von Population Viability Analysis; Übersicht in BOYCE 1992).

Am Beispiel des LÖBF-Projektes soll aus heutiger Sichtweise von den Möglichkeiten und Grenzen der Computersimulation zur zeitlichen Projektion der demographischen und genetischen Entwicklung von räumlich strukturierten Widderchenpopulation mit hohem Indikatorwert für Trockenlebensräume berichtet werden. Die hier vorgestellte Möglichkeit, die Gefährdung von Populationen zu analysieren, lehnt sich an die vereinfachten Standards der Populationsprognose (SSP, AMLER et al. 1999) mit Hilfe der Simulation von Insekten in räumlich strukturierten Populationen (SISP, Übersicht in HEIDENREICH 2000). Ausschlaggebend für ihre exemplarische Vorstellung in diesem Beitrag ist vor allem, dass *Z. carniolica* eine Leitart für Magerrasen ist und auf eigene Daten hoher Qualität zurückgegriffen werden kann. Außerdem sind Widderchenpopulationen räumlich stark strukturiert sind, so dass die Prinzipien der Metapopulationsanalyse zur Anwendung kommen können. Schließlich ist die Anzahl der Parameter in der verifizierten Modellstruktur überschaubar und nachvollzieh-

bar, und die Modellierung kann vollständig mit Programmmodulen der in weiten Wissenschaftskreisen anerkannten Open-Source-Entwicklungsumgebung R 2.7.2 (R DEVELOPMENT CORE TEAM 2008) durchgeführt werden.

Die Verwendung eines Simulationsmodells zur populationsbiologischen Gefährdungsanalyse mit den Teilkomponenten „Populationsdynamik“ und „Populationsgenetik“ stellt hohe Anforderungen an die Ausgangsdaten, die Parameterschätzung und die Auswahl des Modellszenariums (HEIDENREICH 2000). Im vorliegenden Fall wird ein Populationssystem aus mehreren lokalen, teils isolierten Populationen betrachtet, per definitionem eine Metapopulation (LEVINS 1970; HANSKI & GAGGIOTTI 2004), in der lokal austerbende Teilpopulationen durch zuwandernde Individuen wiederbegründet werden können (vgl. ‚rescue effect‘, s. MENÉNDEZ et al. 2002), da charakteristische Artengruppen wie Tagfalter und Widderchen nachweislich als sogenannte Metapopulationen existieren (LÜTTMANN 1987; RAVENCROFT & YOUNG 1996; MENÉNDEZ et al. 2002; THOMAS 2000). Der Austausch von Individuen zwischen Teilpopulationen und die lokale Populationsdynamik sind von entscheidender Bedeutung für die langfristige Persistenz von Metapopulationen. EHRLICH & HANSKI (2004) konnten die Bedeutung der Scheckenfalter (Nymphalidae, Melitaeini) für das praktische und theoretische Verständnis der Prozesse der Populations- und Metapopulationsbiologie herausstellen. Die Langzeitstudien an „Ediths“ Scheckenfalter *Euphydryas editha* in Kalifornien (durch EHRLICH; vgl. EHRLICH & HANSKI 2004) u. a. zur Populationsbiologie, Populationsdynamik und Populationsregulation, zur Futterpflanzenwahl, Larvalbiologie und Parasitierung, zur relativen Bedeutung des Genflusses als Isolationsmechanismus usw. belegen, ebenso wie die Entwicklung der Theorie der Metapopulationen auf Grundlage einer experimentell ausgefeilten Freilandforschung am Beispiel des „Wege-

rich“-Scheckenfalters *Melitaea cinxia* in Finnland (durch HANSKI; vgl. HANSKI & OVASKAINEN 2000; HANSKI & GAGGIOTTI 2004), die wissenschaftliche Bedeutung von geeigneten Tiermodellsystemen.

Bei der Anwendung der Modellierung für die populationsbiologische Gefährdungsabschätzung steht in diesem Beitrag nicht die Prognose auf der Basis verschiedener Szenarien im Vordergrund (zumal eine Validierung der Prognosen anhand neuer Beobachtungsdaten aktuell nicht möglich ist), sondern der Versuch, zu einem besseren Verständnis für die funktionalen Zusammenhänge und die Prozessabläufe zu gelangen. Auch auf die sich ergebenden Maßnahmen des Habitatmanagements wird nur am Rande eingegangen, da sie naturschutzrechtlich im Natur- und Landschaftsschutz verankert sind und hier auf die aktuellen Pflegepläne der biologischen Stationen verwiesen werden kann (Biol. Station Egge-Weser, Kreis Höxter, BEINLICH 2002; BEINLICH et al. 2005). Darüber hinaus existieren ausgezeichnete Arbeiten zu den Tagfalter- und Widderchenzönosen der Halbtrockenrasenkomplexe des Diemeltals sowie zum Artenschutz- und Lebensraum-Management (FARTMANN 2004 a, b).

2. Material und Methoden

2.1. Das Untersuchungsobjekt

Für das LÖBF-Projekt wurden die Schmetterlingsarten *Zygaena carniolica* und *Zygaena purpuralis* als Leitarten ausgewählt. Sie erscheinen deswegen als besonders geeignet, weil es sich um Arten mit besonders enger Habitatbindung handelt, die vergleichsweise hohe Populationsstärken erreichen. Da es sich um tagaktive Formen handelt und weil sie markant gezeichnet sind, sind die Tiere im Gelände relativ leicht wiederzufinden. Hierdurch werden Fang-Wiederfang-Markierungsversuche und andere Freilandbeobachtungen erheblich erleichtert. Für den vorliegenden Beitrag werden nur die Ergebnisse von *Z. carnio-*

lica berücksichtigt. Die Erscheinungszeit der Imagines beginnt etwa Anfang Juli und dauert unter günstigen Bedingungen bis Anfang August. Wie andere Zygaeniden zeigen die Imagines eine besondere Präferenz für Dipsacaceen-Blüten, insbesondere *Knautia arvensis* und *Scabiosa columbaria*, es werden aber auch andere verschiedene *Centaurea*-, *Carduus*- und *Hieracium*-Arten angenommen (SMOLIS 1984; SMOLIS & GERKEN 1987). Im Gegensatz zu *Z. purpuralis* ist *Z. carniolica* auch auf Wiesen- und Grünlandgesellschaften mit höherwüchsigem Gramineen-Besatz zu finden. Die Larven dieser Art entwickeln sich an *Lotus*- und *Onobrychis*-Arten und machen wie alle mitteleuropäischen Zygaeniden im dritten, vierten oder fünften Larvenstadium eine obligatorische Diapause durch, der in späteren Jahren weitere fakultative Larvaldiapausen folgen können (vgl. WIPKING 1990). Die Kokons werden im Juni oder Anfang Juli an oder unter niedriger Vegetation angesponnen.

2.2. Das Untersuchungsgebiet

Bei jeder Artenschutzmaßnahme wird zunächst das Vorkommen der betreffenden Art kartiert. Eine Vorauswahl der zu untersuchenden Habitate erfolgte nach Angaben von Mitarbeitern der Arbeitsgemeinschaft ost-westfälisch-lippischer Entomologen (Bielefeld) (vgl. RETZLAFF 1972, 1975; NUTT 1986). Bei einer am 28. Juni 1985 durchgeführten Begehung wurden insgesamt 24 Standorte mit Halbtrockenrasencharakter unter Berücksichtigung der Kriterien Standortisolation, Störbelastung, Flächengröße und Vorkommen von Zygaeniden ausgewählt. Bereits damals waren etliche potentielle Trockenrasenhabitate in einem oder in beiden Jahren nicht besetzt, was aus heutiger Sicht den Metapopulationscharakter unterstreicht (vgl. LÜTTMANN 1987; RAVENCROFT & YOUNG 1996; NAUMANN et al. 1987).

Für das Simulationsmodell sind vor allem die Vollständigkeit der Flächenerhebungen neben der Genauigkeit der Populationsgrößen-

schätzung wichtig. Schließlich konnten acht Untersuchungsflächen in die Studie eingeschlossen werden, an denen die Entnahme von Individuen für die genetischen Untersuchungen in ausreichender Stichprobengröße möglich war. Die Lage der Untersuchungsflächen der Jahre 1985/86 ist der Übersichtskarte (Abb. 1) und die GAUSS-KRÜGER-Koordinaten der Tabelle 3 zu entnehmen (zur detaillierten Beschreibung der untersuchten Habitate siehe NAUMANN et al. 1987). Die Größenbestimmung der untersuchten Standorte erfolgte anhand von Karten im Maßstab 1 : 5.000, die im Katasteramt des Kreises Höxter eingesehen wurden. Die untersuchten Flächen wurden auf Transparentpapier bekannter Dichte übertragen und nach Ausschneiden über das Gewicht bestimmt (Feinwaage „Sartorius 2004 MP“). Die Umrechnung erfolgte unter Verwendung eines geeigneten Standards bekannter Fläche (Gesamtfläche aller Teilflächen ca. 23,7 ha).

2.3. Schätzung der Populationsgrößen mit Markierungsfang-Wiederfang-Methoden

Absolute Schätzungen der Populationsgrößen (die Zensusgröße) werden mit sogenannten Markierungsfang-Wiederfangmethoden („Mark-Release-Recapture-methods = MRR oder CMR = Capture-Mark-Release; BEGON 1979; BLOWER et al. 1981; SOUTHWOOD & HENDERSON 2000) durchgeführt. Die Mehrfach-Wiederfangmethode („multiple-marking-models“; BISHOP & SHEPPARD 1973; GALL 1985) nach FISHER-FORD (DOWDESWELL et al. 1949) ist ein einfaches und robustes Modell. Es lässt sich besonders effektiv bei kontinuierlicher Freilandarbeit über den gesamten Zeitraum des saisonalen Auftretens der zu untersuchenden Populationen einsetzen, wenn in gleichen Zeitintervallen zwischen den einzelnen Fangtagen gefangen und die Markierungsversuche mit zeitstandardisierten, festgelegten Transektbegehungen zur Effizienzkontrolle kombiniert werden (THOMAS 1983). Diese freilandbiologische Vorgehens-

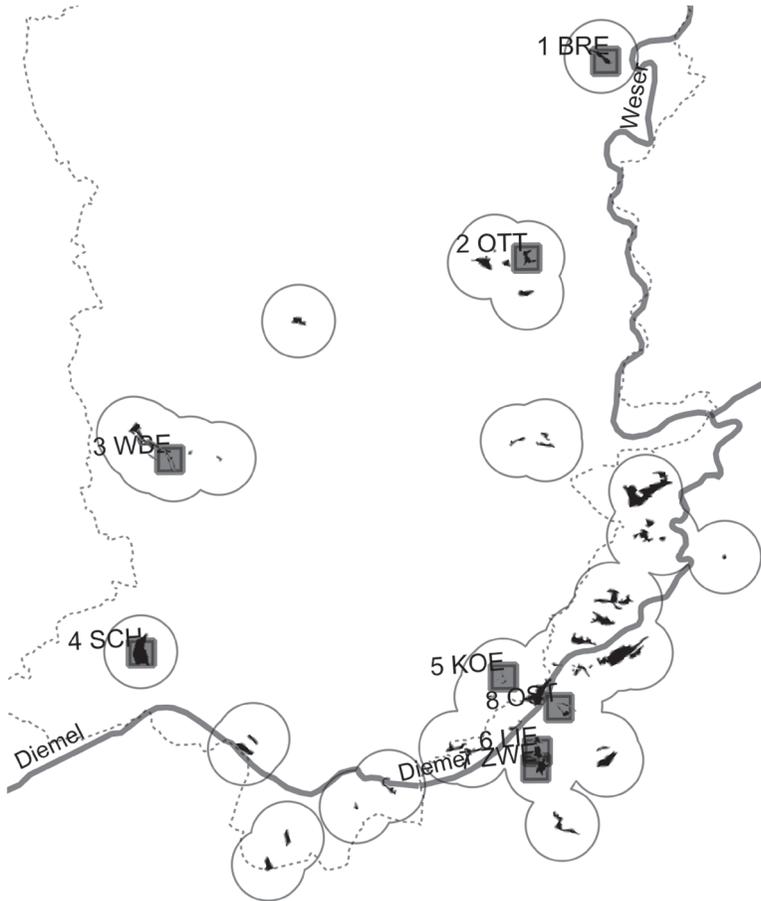


Abb. 1: Überlagerte GIS-Datenquellen des Untersuchungsgebietes im Kreis Höxter und im Diemeltal. Fundorte des “LÖBF-Projektes” von *Zygaena carniolica*:

1	Brenkhausen	BRE	Nähe Flugplatz, NSG Räuschenberg
2	Ottbergen	OTT	NSG Stockberg
3	Willebadessen (1-3)	WBE	Kalktriften, drei Teilflächen
4	Scherfede	SCH	NSG Hellberg
5	Körbecke	KOE	Streuobstwiese, Straßenrand, bei Körbecke
6	Liebenau (ZWE 1)	LIE-ZWE	NSG Warmberg
7	Zwergen (2)	ZWE	Wacholderheide, Straße Calden
8	Ostheim	OST	NSG Ostheimer Hute

Das Dispersionsvermögen der Individuen (s. Abb. 3) bestimmt den Radius der potentiellen Habitatverknüpfung. Die Umrandungen um die Zentroide der georeferenzierten Trockenrasenhabitate ($n = 62$, grau) basieren auf der maximalen „long-range“-Dispersionsweite von *Zygaena carniolica* (2000 m). Dispersionsvermögen, Habitatgröße /-qualität und die Distanz zwischen den Patches bestimmen gemeinsam die funktionelle Habitatverknüpfung.

Fig. 1: GIS layer of the study area, sampling sites and functional habitat connectivity, exemplified by buffers of long range dispersal distances (2000 m) plotted over the centroids of 62 georeferenced habitat patches (grey). Dispersal, habitat size and quality, and geographic distance among the patches, constitute the functional patch connectivity.

weise liegt den FISHER-FORD-Größenschätzungen einer Population in der vorliegenden Untersuchung zugrunde. Die wichtigsten Aspekte der praktischen Größenschätzung von Populationen werden von BÖHMER (1995) ausführlich am Beispiel von *Zygaena transalpina* diskutiert (vgl. a. KREUSEL 1999). Mit der FISHER-FORD-Methode konnten Zeitprofile der Populationsentwicklung in den Untersuchungsjahren 1985 und 1986 erstellt und die Schätzung der Gesamtpopulationsgrößen unter Berücksichtigung der Verweildauer („marks-at-risk“; BEGON 1979) und der Populationszuwächse („recruitments“, BLOWER et al. 1981) pro Habitat und Art berechnet werden (Tab. 2). Des Weiteren erhält man über die Markierungsversuche mit wechselnden Datumscodes wichtige Informationen zur Mobilität der Imagines zwischen den Teilflächen innerhalb des Untersuchungsgebiets und generell zur Ausbreitungsfähigkeit (Dispersion, „dispersal function“, vgl. BAGUETTE 2003) der Arten. Dabei wurde ein möglichst einfaches und leicht im Gelände identifizierbares orts- und tagesspezifisches Markierungsmuster aus wenigen Markierungspunkten an den Flügeln angewendet (Kombinationen von Farbe und Markierungsstelle: vier verschiedene Farben, Markierungen entweder an der Basis oder dem Apex der Vorderflügel). Die Zahl der Tagesfänge, Neumarkierungen und die tagesspezifischen Wiederfangkombinationen wurden nach Geschlechtern getrennt im Feld in Strichlisten festgehalten und zur Auswertung in Form sogenannter „trellis-Diagramme“ in eine Tabellenkalkulation übertragen.

2.4. Analyse der genetische Populationsstruktur mit Allozymen

Größere Populationsdichteschwankungen haben einen Einfluss auf die genetische Zusammensetzung in Form einer Änderung der Genotyp- und Allelfrequenzen (Gen-drift: WRIGHT 1978). Kommt eine geographisch isolierte Lage als Faktor hinzu, der

die kohäsive Kraft des Genflusses durch migrierende Individuen abschwächt oder unterbricht, kann man eine stärkere genetische Diversität der betroffenen Populationen erwarten. Die populationsgenetischen Analysen von *Zygaena carniolica* sollen den genetischen Aufbau der einzelnen Populationen und die räumliche Beziehung zwischen ihnen charakterisieren. Als Genmarker (elf Loci) wurden polymorphe Stoffwechsellenzyme (ausgewählt und mittels horizontaler Stärkegelelektrophorese aufgetrennt (MÜLLER-TAPPE 1986; vgl. HILLE & NAUMANN 1992). Dazu wurden Stichproben ($n > 30$) aus den acht auf ihre Populationsstärke geschätzten Populationen entnommen und genetische Kenndaten (Allel- und Genotypfrequenzen) jeder Population bestimmt. Um die genetische Variabilität in der Population zu beschreiben wird die durchschnittliche Heterozygotie verwendet. Da ausschließlich polymorphe Enzymloci ausgewählt wurden, wird hier in der Interpretation der Heterozygotie auf den mittleren individuellen Heterozygotiegrad H_{ind} (s. HEDRICK 1985) abgehoben, d. h. auf den durchschnittlichen Prozentsatz heterozygoter Individuen in der Population. Im Vergleich zur genomisch interpretierten Locus-Heterozygotie H_{loc} sind die Werte der H_{ind} deutlich höher (s. HEDRICK 1985). Die Differenzierung in teilsolierte Subpopulationen erfolgt mittels F-Statistik (WRIGHT 1978). F_{st} ist der Fixierungsindex und ist ein Maß für die Verschiedenheit von teilsolierten Subpopulationen im Vergleich zur Gesamtpopulation. Ist $F_{st} = 0$, befinden sich alle Subpopulationen im HARDY-WEINBERG-Gleichgewicht und weisen die gleichen Allelfrequenzen auf. Nimmt F_{st} den Wert 1 an, sind in allen Subpopulationen unterschiedliche Allele fixiert. Die genetischen Kennzahlen wurden mit den R-Packages „adegenet“ und „hierfstat“ (DEVELOPMENT CORE TEAM 2008; JOMBART 2007; GOUDET 2004) berechnet.

2.5. Genflussmuster in einem Metapopulationssystem

Das Metapopulationskonzept bildet die theoretische Grundlage der Naturschutzstrategie von Biotopverbundsystemen und Korridoren, der heute in der Naturschutzpraxis eine herausragende Bedeutung zukommt (AMLER et al. 1999). Die populationsgenetische Forschung mit Metapopulationen beschäftigt sich mit der Modellierung der raumzeitlichen Genflussdynamik zwischen den Teilpopulationen. Verschiedene Genfluss-Modelle beschreiben das Spektrum messbarer genetischer Populationsstrukturen (WRIGHT 1978; KIMURA & WEISS 1964; HEDRICK 1985; HANSKI & GAGGIOTTI 2004). Dem Festland-Insel-Modell („continent-island-model“), bei dem sich Individuen von einer großen Quellpopulation, dem ‚Festland‘, zu kleinen Habitatsinseln ausbreiten, liegt die Idee zugrunde, dass der effektive Genfluss unidirektional von der großen kontinentalen zu den kleinen isolierten Populationen verläuft. Beim Insel-Archipel- („island“) -Modell, bei dem Austausch zwischen gleichartigen Habitatsinseln in allen Richtungen stattfinden kann, tritt Genfluss zufallsabhängig zwischen dieser Gruppe von in etwa gleich großen Populationen auf, indem Individuen einer Subpopulation zufällig in das Gebiet einer anderen Subpopulation immigrieren. Das Trittstein-Modell („stepping stone“) basiert auf der Grundvorstellung, dass Populationen migrierende Individuen ausschließlich von den Nachbarpopulationen innerhalb eines Verknüpfungsnetzwerkes erhalten. Beim Isolation-durch-Entfernung- („isolation-by-distance“) -Modell schließlich tritt Genfluss im Ausmaß graduell abnehmend nur zwischen lokalen genetischen Nachbarschaften einer kontinuierlich verteilten Population auf.

2.6. Inzidenzfunktionsmodell (IFM) der Metapopulation

Metapopulationsmodelle kann man nach der Art der Realisierung der Populations-

dynamik und nach der geometrischen Anordnung der Teillebensräume oder Habitatsinseln („patches“) beschreiben (HANSKI & GAGGIOTTI 2004; s. EHRLICH & HANSKI 2004). Wird die Dispersion und der Besiedlungs-/Aussterbeprozess in einem Metapopulationsmodell durch die exakte Position der Patches in einem Koordinatensystem berücksichtigt, handelt es sich um ein geographisch explizites Modell (z. B. „continent-island“, „stepping stone model“). Die Auswirkungen, welche Größe und Struktur der einzelnen Habitatflecken und deren Verknüpfungsgrad (Konnektivität, s.u.) der sich im Zeitverlauf ändern der Landschaft auf die Populationsdynamik verursachen, können dann im Modell untersucht werden (MOILANEN & NIEMINEN 2002). Unter den Bedingungen einer räumlich heterogenen Verteilung geeigneter Lebensräume muss der Aussterbe-Wiederbesiedlungsprozess von Teilpopulationen in einem Metapopulationssystem als ein Wahrscheinlichkeitsprozess betrachtet werden, der durch sogenannte Inzidenzfunktionsmodelle (OVASKAINEN & HANSKI 2004) hinreichend wirklichkeitsnah beschrieben werden kann. Kernelemente sind die Korrelation der Populationsgröße mit der Flächengröße und deren Größe mit der Aussterbewahrscheinlichkeit, wobei diese sich als Erneuerungsprozess in einem Besiedlungs-/Aussterbeprozess in Abhängigkeit von der Größe und Entfernung der Nachbarpatches in dem Lebensraummosaik darstellt. Die Turnover-Rate der Metapopulation ist der pro Zeitschritt errechnete Prozentsatz der mittleren Besiedlungshäufigkeit aller Habitatsinseln eines Lebensraummosaiks; diese Rate wird mit stochastischen Simulationen zum durchschnittlichen Besetzungsgrad der Teillebensräume in Abhängigkeit von der „besetzt/nicht-besetzt“- Datenmatrix und der geographischen Anordnung der Habitatsinseln bestimmt („SPOMSIM“ = Stochastic Patch Occupancy Model SIMulation; MOILANEN

1998; R DEVELOPMENT CORE TEAM. 2008: OKSANEN 2004). Eine anschließende Sensitivitätsanalyse mit der sogenannten „Metapopulationskapazität“ bestimmt den relativen Betrag einzelner in Größen- und Entfernungsklassen zusammengefasster Habitatklassen, den sie anteilig an der langfristigen Überlebenswahrscheinlichkeit des gesamten Metapopulationssystem in der Landschaft beitragen (HANSKI & OVASKAINEN 2000).

Die geschätzten Tagesprofile der Populationsgrößen wurden zu einer geschätzten Beobachtungssumme der Gesamtpopulation (BLOWER et al. 1981; BÖHMER 1995) pro Standort zusammengefasst (s. Tab. 2). Aus den Populationsschätzungen wurden Populationsmittel und Varianz der demographischen Fluktuationen in der Metapopulation bestimmt. Der Mittelwert aus der maximalen und minimalen Populationsgröße wird als Schätzwert der Habitat-

kapazität verwendet. Die hier angegebene Varianz der Populationsgrößenschwankungen berechnet sich aus der Varianz der verfügbaren Populationsschätzwerte, d. h. aus den zusammengefassten Stichproben der beiden Jahre an den acht Standorten. Dies impliziert, dass beim Zusammenführen der verfügbaren Daten aus verschiedenen Gebieten mit nur einem Jahresübergang angenommen wird, dass dies ein Minimal-schätzer für die intrinsische Regulation der Populationsgröße ist, welche ihrerseits art-spezifisch und unabhängig vom jeweiligen Lebensraum ist. Da diese Annahme nicht zutreffen muss, wird daher auf die Berechnung der Überlebenswahrscheinlichkeit der einzelnen Populationen an den Standorten verzichtet (vgl. HEIDENREICH 2000; SETTELE 1998). Die Zahlen der Flächenwechsler und Dispersionsweiten des Esparsetten-Widderchens werden zur Schätzung der Parameter der Dispersionsfunktion (nega-

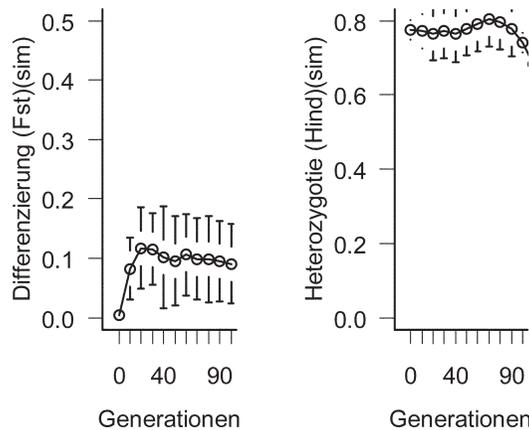


Abb. 2: Populationsgenetische Simulation (50 Randomisierungen) mit empirischen Kenndaten der Metapopulation über 100 Generationen in einem Insel-Modell des Genfluss. In dem simulierten Zeitprofil beträgt die mittlere Differenzierung $F_{st}(sim) \sim 0,101$, und die durchschnittliche individuelle Heterozygotie schwankt um einen Wert von $H_{ind}(sim) \sim 78\%$ unter Angabe der 25- und 75%-Perzentile.

Fig. 2: Trajectories of simulated mean $F_{st} \sim 0.101$ and mean individual heterozygosity $H_{ind} \sim 78\%$ over 100 generations following isolation and drift in an island model. Solid lines refer to means and lower and upper dotted lines refer to 25th and 75th percentiles, respectively. Means and percentiles were calculated over 50 iterations.

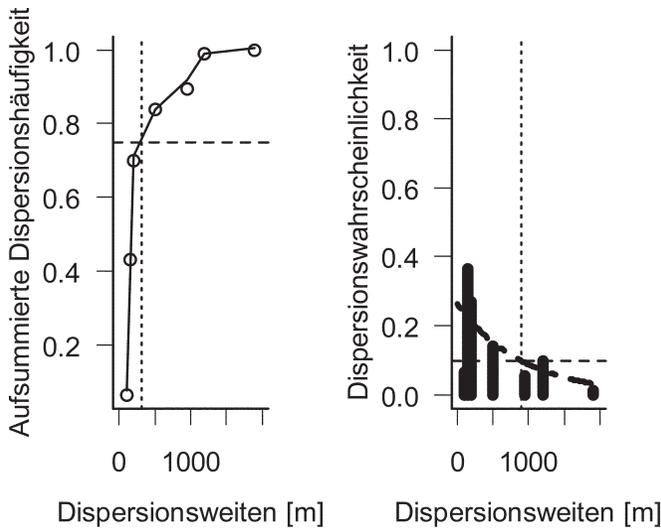


Abb. 3: Dispersionsverteilungsfunktion für *Zygaena carniolica*, angepasst an inverse kumulative Dispersionshäufigkeitsklassen in MRR-Freilandstudien, nicht nach Geschlechtern getrennt. Erwartungswerte der Dispersionsfunktion (negative Exponentialfunktion): Basis $a = 0,2626$; Dispersionskoeffizient $k = 0,0011$; „Erkundungsweiten“ 1850 m (werden im Feld unterschätzt), durchschnittliche Dispersion 904 m bei 9.7% Wahrscheinlichkeit, Dispersion > 2000 m < 2.8 Wahrscheinlichkeit, 75%-Perzentil der Dispersion 310 m. Zusätzliche Angaben: a) Flächenwechsel: Emigrationsrate $e = 0,03$ (Schwäbische Alb); $e = 0,05$ (Stockberg, Ottbergen), $e = 0,28$ (Räuschenberg), $e = 0,01-0,08$ (Willebadessen, 1985-1986); $e = 0,02-0,03$ (Liebenau-Zwergen, 1985-1986); b) größte beobachtete Wanderungsentfernung: 700 m (Liebenau-Zwergen), 730 m (Räuschenberg), 1900 m (Schwäbische Alb).

Fig. 3: Distribution of dispersal distances generated by the negative exponential function of the inverse cumulative proportion of individuals moving certain distance (classes not separated by sexes) from MRR studies in *Zygaena carniolica* metapopulations. Expectation of the dispersal probability density function: range $a = 0.2626$; parameter $k = 0.0011$. The function predicted dispersal probabilities of 9.7% at 904 m, 2.8% at > 2000 m; the explorer-distance of 1850 m generally is under-estimated by field studies; 75% percentile of dispersal probability is 310 m. Additional data: a) Among patch movement: emigration rate $e = 0.03$ (Schwäbische Alb); $e = 0.05$ (Stockberg, Ottbergen), $e = 0.28$ (Räuschenberg), $e = 0.01-0.08$ (Willebadessen, 1985-1986); $e = 0.02-0.03$ (Liebenau-Zwergen, 1985-1986); b) maximum dispersal distance: 700 m (Liebenau-Zwergen), 730 m (Räuschenberg), 1900 m (Schwäbische Alb).

tive Exponentialfunktion, vgl. BAGUETTE 2003) verwendet. Die Rohdaten wurden aus Angaben von NAUMANN et al. (1987), SMOLIS (1984), SMOLIS & GERKEN (1987), GRÜNWALD (1988), KREUSEL & BÖHMER (1998), KREUSEL (1999) und WAGNER (1999, 2002) für die Berechnung zusammengestellt. Die durchschnittlichen und maximalen Dispersionsradien dienen zur kartographischen Darstellung der Habitatverknüp-

fungen („functional patch connectivity“) mittels sogenannter potentieller „Besiedlungspuffer“ zwischen allen kartierten Teilflächen der Trockenrasenkomplexe. Diese Besiedlungspuffer werden als umhüllende Linien um die inzwischen digital vorliegenden Trockenrasenkataster mit Vorkommen des Esparsetten-Widderchens gelegt. Die Abbildung 1 stellt die aus Nordrhein-Westfalen (MINISTERIUM FÜR UMWELT UND NA-

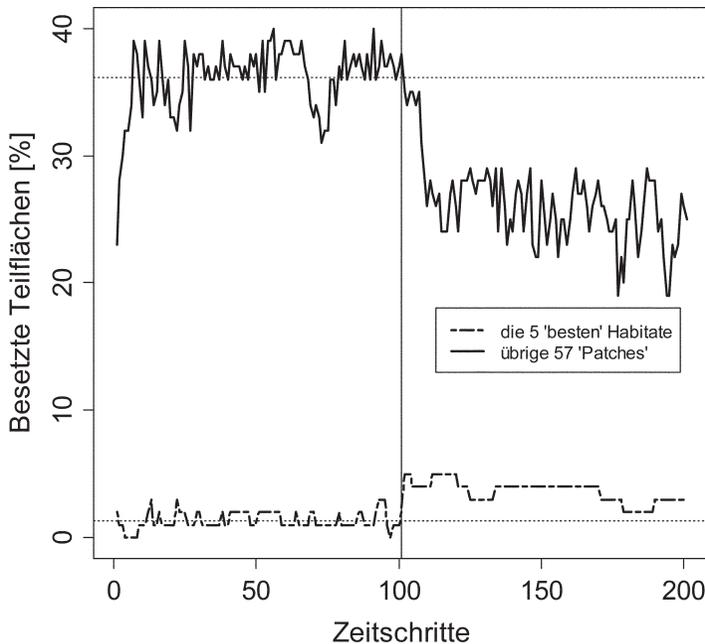


Abb. 4: „SPOMSIM“-Simulation zur Besetzungshäufigkeit mit *Zygaena carniolica* über 100 Zeitschritte unter Berücksichtigung von Direktnachweisen zum Vorkommen oder Fehlen („presence-absence snapshots“) auf den Patches und der Ausbreitungskapazität (Konnektivität). Der mittlere Besetzungsgrad beträgt ca. 36% (Abbildung linke Seite, Zeitschritte 0-100: alle Patches sind in die Berechnung einbezogen, aber getrennt nach Größenklassen dargestellt; horizontale gestrichelte Linien). Die Zeitschritte 100-200 nach der vertikalen Trennlinie in der Abbildung zeigen die gleiche Simulation, diesmal aber getrennt durchgeführt für die unterschiedlichen Größenklassen, um den Einfluss der „Herausrechnung“ der jeweils anderen Klasse zu zeigen (die 5 besten Habitate gegenüber den übrigen 57 Patches). Die relative Kapazität der Metapopulation sinkt beträchtlich, wenn die wichtigsten Habitate herausgerechnet werden, welche damit ihre Funktion als Hauptlebensräume mit geringster Turnover-Rate zeigen. Die Datenbasis beruht auf Literaturangaben der Biologischen Stationen und Datenbankabfragen zu punktuellen Nachweismeldungen („snapshots“) geschützter Arten, die bei den Naturschutzbehörden in NRW und Hessen (im Rahmen von Monitoring-Programmen und auf Grundlage der FFH-Gebietsmeldungen) in den Jahren 1985/86, 1995/96, 2002/2005 abgefragt wurden.

Fig. 4: Incidence function model finds mean colonisation and extinction rates as a function of patch occupancy data (snapshots) and connectivity. For the 100 first time steps, the simulation yields, on average, 36% occupancy (left side of figure), taking all patches together, but displaying simulation results separately for the subset of patches. After 100 time steps (vertical line), the simulation was continued separately for the two subsets to demonstrate different, relative metapopulation capacity for the habitat classes with highest sizes (5 “best”) and the other 57 sites (“patch classes with less contribution”). In contrast the mean occupancy numbers of the majority of habitat patches decrease reasonably (horizontal lines) when the best habitats were excluded from the simulation, whereas the best habitats represent a baseline of steadily occupied habitats with minimal turnover. Based on presence/absence nature conservancy surveys in 1985/86, 1995/96, 2002/2005.

TURSCHUTZ, LANDWIRTSCHAFT UND VERBRAUCHERSCHUTZ DES LANDES NÖRDRHEIN-WESTFALEN 2002: Landschaftsinformationssammlung LINFOS) und Hessen (ATKIS-Vektordaten des Regierungspräsidiums Kassel) vorliegendes GIS-basiertes Geodatenlayer dar, die mit dem Open-Source GIS-Java-Mapping-Werkzeug „OpenJUMP v.1.2.0“ erstellt wurden. Ebenso basieren die IFM-Simulationen zu den mittleren Turnover-Raten (mittlere Inzidenzen zur Besetzung der Habitatflecken) und die Darstellung der Metapopulationskapazität auf diesen Daten (Abb. 4). Die genetischen Daten (Genotyp-, Allelfrequenzen) finden Verwendung in der Simulation der zeitlichen Entwicklung der genetischen Metapopulationsstruktur (Simulation mit dem R-Paket „rmetasim“, R DEVELOPMENT CORE TEAM 2008: STRAND & NIEHAUS 2002), die im Sinne der ursprünglichen Projektzielsetzung des LÖBF-Projektes ausgeführt wurde, d.h. es wurde versucht folgende Fragen zu beantworten: Sind die Populationen genetisch differenziert? Hat der Isolationsgrad einer Population Einfluss auf deren genetische Variabilität? Welches räumliche Populationsmodell passt am besten zu der Verteilung der genetischen Variabilität? Wie groß ist das Ausmaß des Genflusses und wie verhält sich das Profil der genetischen Variabilität über die Zeit? Die genetischen Parameter Fixierungskoeffizient F_{st} und individuelle Heterozygotie H_{ind} ermöglichen die Beantwortung dieser Fragen unter Einbeziehung der empirischen Populationsdynamik, der Annahme realistischer Mutationsraten und der Definition eines Genflussmodells (Abb. 2).

Die mittleren Turnover-Raten auf den Habitatfragmenten, die Metapopulationskapazität (Abb. 4) und die in die Zukunft projizierte Entwicklung der genetischen Isolation und Differenzierung F_{st} (sim) und Veränderung der genetischen Variabilität H_{ind} (sim) formen sich zu dem Gesamtergebnis der populati-

onsbiologischen Gefährdungsanalyse (Abb. 2, Tab. 3). Die Projektionen aus den Simulationen sollen keine kausale Analyse der Ursache von Bestandsveränderungen ersetzen, aber sie können die Beurteilung der Überlebenschancen von Populationen erhellen und sind daher ein probates Mittel zur Entscheidungsfindung- und -abwägung in der Naturschutz- und Landschaftsplanung (HEIDENREICH 2000).

Die Dokumentation aller ökologischen und genetischen Rohdaten aus dem LÖBF-Projekt, die genaue Parametrisierung der vergleichenden Populationsgefährdungsanalyse der Metapopulationen von *Z. carniolica* und *Z. purpuralis* sowie die technische Umsetzung wird anderenorts beschrieben (HILLE in Vorb.).

3. Ergebnisse

3.1. Steckbrief des Esparsetten-Widderchen *Zygaena carniolica* (Scopoli, 1763)

Die Methoden, die für die Populationsgefährdungsanalyse des Esparsetten-Widderchens verwendet werden, und schätzbare Populationsparameter wie Mortalität, effektive Migrationsrate, die Koeffizienten der Dispersionsfunktion, die populationsökologischen Kennzahlen Wachstum und Kapazität sowie die Kurzbeschreibung eines Habitatmodells sind in der Tabelle 1 aufgeführt. Allgemeine biologische Angaben und weitere naturschutzrelevante populationsökologische Kenndaten zu *Zygaena carniolica* wie Habitatansprüche, demographische Grunddaten, Mobilitätsverhalten und Empfehlungen für populationsstabilisierende Zielvorgaben für den Habitat- und Artenschutz sind in dem folgenden „Steckbrief“ zusammengestellt:

Steckbrief des Esparsetten-Widderchen <i>Zygaena carniolica</i> (Scopoli, 1763)	
Allgemeine Biologie	„Esparsetten-Widderchen“, polytypische Art, eurosibirisches Faunenelement, mit auffallend breiten ökologischen Valenzen im Verbreitungsgebiet, erreicht nordwestliche Verbreitungsgrenze in NRW/Nordhessen, in Deutschland Rote-Liste-Art Gef. Kl. 2/3, Lebensraum mäßig bis nicht beweidete, waldrandige Halbtrockenrasen und Wacholderheiden mit deutlich südlicher Exposition (xerothermophil), eine Generation pro Jahr, Zusammensetzung der Hochsommerngeneration sicher aus unterschiedlichen Jahrgangskohorten (fraktionierte Mehrfachüberwinterung), Eiablage hauptsächlich an <i>Onobrychis vicifolia</i> , <i>Lotus corniculatus</i> (oligophag), überwintert als L4D-Diapauseräupchen.
Habitatansprüche	Schlüsselfaktoren: geeignete Eiablagepflanzen in schütterer Vegetation (Mikroklima!) und ausreichendes Nektarangebot; Habitatpräferenzen von <i>Zygaena carniolica</i> (= Leitart!) eignen sich für die Vorhersage des Vorkommens anderer Trockenrasen-bewohnender Arten, z. B. Grashüpfer, Feldgrillen, Augenfalter und des entsprechenden Habitattyps in der Landschaft in Habitatmodellen (Verweis auf Habitat - und PVA - Modelle).
Erfassungsmethodik	Populationsgrößenschätzung mit kombinierten Transektbegehungen und Fang-Wiederfang-Methoden, zum Direktnachweis („snapshot“) genügt neben Raupen- bzw. Kokonsuche das Absuchen von violetten Blüten vom Köpfchen-Körbchentyp
Variationskoeffizient der Populationsgröße	0,155 (gemittelt: n = 16; 8 Populationen in zwei aufeinanderfolgenden Jahren, korrelierte Populationsänderung angenommen), über längere Zeitreihe sicher weit höher, Schätzwert ist statistisch unsicher (s. u.: stabile isolierte Population).
Demographische Grunddaten	Verbleibedauer der Falter im Habitat durchschnittlich 4-9 Tage, max. Eizahl eines Weibchens bis 250, davon > 150 direkt bei Schlupf, Eischlupfrate > 90 %. Häufige Parasitierung der Präimaginalstadien hauptsächlich durch Ichneumonidae, Torymyidae, Tachinidae.
Mobilität	Mobilitätsverhalten an der unteren Skala der Mobilität tagfliegenden Schmetterlinge angesiedelt, regelmäßiger Austausch zwischen Habitatflächen mit Abstand > 400 m nachgewiesen: Flächenwechsel, Emigrationsrate $e = 0,03$ (Schwäbische Alb); $e = 0,05$ (Stockberg, Ottbergen), $e = 0,28$ (Räuschenberg), (0,01-0,08 Willebadessen; 0,02-0,03 Liebenau-Zwergen, 1985-1986), max. beobachtete Wanderungsentfernung: 700 m (Liebenau-Zwergen), 730 m (Räuschenberg), 1900 m (Schwäbische Alb). Dispersionsfunktion: „Erkundungsweiten“ 1850 m, wird im Feld unterschätzt; durchschnittliche Dispersion 904 m bei 9,7% Wahrscheinlichkeit, Dispersion > 2000 m mit < 2,8% Wahrscheinlichkeit, 75 % aller Falter dispergieren nur in einem Radius von 310 m; Mobilitätsstrategie relative Standorttreue mit Arealerweiterungspotential, in Literatur meist als ortstreu eingestuft.

<p>Wie groß muss eine stabile isolierte Population sein?</p>	<p>Für <i>Zygaena carniolica</i> unbekannt, jedoch scheint ein Metapopulationssystem zwingend die langfristige Überlebensfähigkeit zu garantieren; Metapopulationskapazität steigt bei Erhalt größerer Flächen und ist stark von dem Vorhandensein vieler kleinerer Flächen abhängig; eine reale, räumlich strukturierte Metapopulation lebt in einem ca. 39000 ha großen und durchschnittlich 5-10 km breiten Ausschnitt des Diemeltals und auf isolierten, größeren Flächen im Kreis Höxter, die sich weitgehend als Subsysteme erhalten: Auf 8 untersuchten Habitaten, deren Fläche aufsummiert 23,7 ha ergibt, ergab die Studie ein geschätztes Minimum von > 1139 Individuen, die in einer Modellierung eine Existenz des Bestandes über mindestens 50 Jahre mit 78% Wahrscheinlichkeit ergab (s. o.: beachte statistisch unsicheren Variationskoeffizienten in der Berechnung).</p>
<p>Wie viel Lebensraum braucht eine stabile Population?</p>	<p>Die Teilflächen können sehr klein sein, wobei Zygaenen eher flächige als lineare Habitate bevorzugen. Die Verfügbarkeit geeigneter Habitate hängt stark von Habitatpflegemaßnahmen ab, da potenzielle Habitate ohne Pflege der Sukzession unterliegen; evident ist die Habitatkonnektivität ~ Kehrwert der Isolation der Habitatteilflächen.</p>
<p>Geeignete Maßnahmen zur Förderung</p>	<p>Pflege der „prime sites“ (typische Kalk-Trockenrasen) durch extensive, traditionelle Schafbeweidung angeraten (Hüteschäferei!); eine Mahd (Staffel- und Inselmahd) auf qualitativ geringer wertigen Flächen erst ab Ende August bis Anfang September, um wichtige spätblühende Nektarpflanzen wie <i>Scabiosa columbaria</i>, <i>Knautia arvensis</i>, <i>Origanum vulgare</i>, <i>Centaurea jacea</i> zu schonen.</p>
<p>Zielvorgaben für den Habitat- und Artenschutz</p>	<p>Kleinere Habitatausbildungen sollten in Habitatkomplexe mit Magerwiesen, extensiv genutzten Äckern, Trockengebüschen, Trockenwäldern und lichten Kiefernwäldern eingebettet sein. Eine Entfernung zwischen zwei Biotopen des gleichen Typs sollte 300-900 m (< 2000 m) möglichst nicht überschreiten. Länder- übergreifender Habitatverbund ist anzustreben (s. FFH-Gebietsmeldungen im NATURA-2000-Prozess für die Weser-Egge-Diemel-Trockenstandorte in den Bundesländern NRW und Hessen).</p>

3.3. Schätzung der Populationsgrößen mit Markierungsfang-Wiederfang-Methoden

Detaillierte Informationen wie Teilflächengröße, Anzahl markierter und wiedergefangener Individuen, die Verbleibwahrscheinlichkeiten, die Gesamtpopulationsstärken in den Jahren 1985/86 sowie die Rate der Flächenwechsler sind in Tabelle 2 zusammengestellt. Die Teilflächen hatten Größenklassen zwischen knapp einem Hektar (Körbecke) bis ca. 12 ha (Scherfede). Die Anzahl markierter Individuen lag im Jahre 1985 zwischen knapp 200 Faltern (Körbecke) und mehr als 1800 Schmetterlinge

(Scherfede). Die Zahlen für 1986 standen in keiner Relation zu denen des Jahres 1985, ihre Spanne bewegte sich zwischen knapp 100 markierten Tieren (Ottbergen) und mehr als 600 Tieren (Scherfede, Ostheim). Die Fang-Wiederfangzahlen waren hoch (> 40 %) und erlauben solide Populationsschätzungen mit einer Spanne von ca. 100 in Zwergen bis 4000 Falter in Willebadessen. Die Verbleibwahrscheinlichkeiten lagen meist über 80 %; Ausnahmen waren Willebadessen (ausgedehnter Lebensraum mit mehreren Teilflächen) und Ostheim (zwei Wacholderheiden-Teilflächen). Die Emigrationsraten, d. h. die Anteile der

Tab. 1: Übersicht über angewandte Verfahren und Güte schätzbarer Populationsparameter für die Gefährdungsanalyse bei *Zygaena carniolica*.

Tab. 1: Overview of methods and quality of estimated parameters for the population viability analysis of *Zygaena carniolica*.

PVA-Parameter	Relative Größe	Absolute Größe	Komplexe Erfassung
Populationsgröße	Verhältnis der Fangraten an den Standorten zueinander	sichere Tagesschätzung wegen hoher Wiederfangraten (>40%)	FISHER-FORD multipler Markierungsfang-Wiederfang auf Linientranskt (time-limited triple catch)
Mortalität	approximiert durch mittlere Verbleibswahrscheinlichkeit s bzw. Φ ($s = 0,61-0,97$, $s = 0,82$)		FISHER-FORD's Verweilrate s ("marks-at-risk") bzw. JOLLY-SEBER's Verbleibswahrscheinlichkeit Φ
Migration	Genetische Verfahren: $F_a = 2,4\%$ oder effektive Migrationsrate $N_m = (1/F_a - 1)/4$, verschiedene statistische Tests zur Populationsstruktur	Verteilung der Dispersionsradien, Emigrationsraten (Flächenwechsler)	Bestimmung der Koeffizienten der Dispersionsfunktion: $a = 0,2625921$, $k = 0,0011055$
Wachstumsrate (Metapopulation)	per capita Zuwachsrates $\lambda - 1$; mittlere logarithmische Wachstumsrate $\mu = -0,024$ mit 95%-KI [-0,0016; 0,0003] $\sigma^2 = 0,893$; Kapazität $K = 1139$	Beobachtungssumme aus FISHER-FORD-Tagesprofilen der Populationsanschätzungen	Anpassung an logistisches Wachstumsummodell mit gesetztem $\beta = 1$ (Dichteabhängigkeit β nicht schätzbar, da basierend auf Daten aus nur 2 Beobachtungsjahren mit zu großen statistischen Unsicherheiten behaftet).
Habitatqualität	Vegetationsaufnahmen der wichtigsten Blütenpflanzen (vegetationskundliche Begehungen, Juni 1985/September 1986)		Schlüsselfaktoren der Habitatmodelle: Vorhandensein von Skabiosen und Raupenfutterpflanzen, Anteile von kurzschürigen Trockenrasenelementen und Gehölzstrukturen, umgebendes extensiv bewirtschaftetes Grünland

Tab. 2: Kennzahlen der Populationsschätzungen in den Jahren 1985|1986 (NA = nicht verfügbar).

Tab. 2: Parameters of population estimates in 1985|1986 (NA = not available).

Teilfläche [ha]	Zahl markierter Individuen in den Jahren 1985 1986	Zahl wiedergefangener Individuen	Prozentanteil der Wiederfänge	Verweilrate $s =$ "marks-at-risk"	(grob-)geschätzte Beobachtungssumme der Gesamtpopulation nach FISHER-FORD	Emigrationsrate = [# Flächenwechsler/ # Wiederfänge]
BRE 1,640	197 299	67 140	34 32	0,84 0,86	241 325	NA
OTT 1,385	241 96	22 17	8 15	0,70 0,84	427 136	NA
WBE 2,500	1808 636	626 158	26 20	0,61 0,88	3980 1371	0,006 0,076
SCH 11,850	605 298	99 40	14 12	0,86 0,88	1375 867	NA
KOE 0,990	185 258	101 126	35 33	0,83 0,88	213 376	NA
LIE 4,000	217 202	23 50	10 20	0,82 0,86	389 575	0,009 0,005
ZWE 0,500	206 125	63 49	23 28	0,97 0,93	103 148	0,032 0,020
OST 0,800	312 667	151 344	33 34	0,82 0,84	647 768	NA

Flächenwechsler an den Wiederfängen, waren in den beiden Untersuchungsjahren 1985/1986 mit geschätzten 0,3-3% gering und sicherlich nur als erste Hinweise auf aktives Ausbreitungsverhalten zu werten. Entsprechende Raten aus anderen Gebieten (s. „Steckbrief“) können höher liegen.

3.4. Analyse der genetischen Populationsstruktur mit Allozymen

Die durchschnittlichen Allelzahlen, die Werte der durchschnittlichen erwarteten Heterozy-

gotie H_{exp} , der beobachteten individuellen Heterozygotie H_{ind} (% heterozygoter Individuen) und der F_{is} -Werte sowie die Differenzierungsmaße der untersuchten Populationen sind in Tabelle 3 aufgelistet. Ein Zusammenhang zwischen dem räumlichen Isolationsgrad der Populationen und einem damit einhergehenden Verlust an genetischer Variabilität und zunehmender genetischen Differenzierung konnte in der vorliegenden Studie nicht hergeleitet werden. Gerade die geringe Differenzierung spricht für einen hohen Ausmaß an Genfluss. Indirekte Gen-

flussschätzungen mit Hilfe des F_{st} -Wertes oder als $N_e m$ „migrierende Individuen pro Generation“ ausgedrückt ergeben eine relative Abschätzung des Ausmaßes des Genflusses zwischen Populationen, die sich per definitionem in einem genetischen Gleichgewicht befinden sollen. Das Problem, den Zahlenwert des Genflussmaßes in seine historischen und rezenten Anteile zu zerlegen und die Entscheidung über die Frage zu treffen, ob es sich um eine genetische Gleichgewichtssituation handelt, wird deutlich und lässt sich meist nur mit Hilfsinformationen zur Historie der Art im untersuchten Landschaftsraum angemessen berücksichtigen (s. Diskussion zur genetischen Variabilität). Die Variabilität der Populationen ist gering und nicht verschieden von der Variabilität, die man innerhalb dieser als Subspezies bezeichneten *Zygaena carniolica berlinensis* erwartet. Ein signifikanter Zusammenhang zwischen Habitatgröße und genetischer Diversität lässt sich statistisch nicht nachweisen. Es gibt keine Hinweise auf Gründereffekte oder eingeschränkte genetische Variabilität, wie sie typischerweise Flaschenhals-Populationen zeigen

(verringerte Allelzahl, verminderte Heterozygotie), wenn die Populationen über längere Zeit klein waren und Drifteffekte zum Zuge kommen konnten. Das räumliche Modell, das am besten das Genflussmuster beschreibt, ist ein Inselmodell.

3.5. Simulation der genetischen Populationsstruktur

Die genetische Metapopulationsstruktur wurde über 100 Zeitschritte in dem als wahrscheinlich geltenden Inselmodell von acht Teilpopulationen in 50 Simulationen untersucht. Die Startbedingungen entsprechen dem eingefrorenen Zustand der empirischen Daten und den plausibel geschätzten Populationsparameterwerten: Allelfrequenzen des Fundortes Scherfede (1985) an elf Loci, Mutationsrate $\mu = 10e-6$ (vgl. NEI 1987), Genflussrate approximiert durch die durchschnittliche Dispersionswahrscheinlichkeit entsprechend der Dispersionsfunktion, angenommene dreifache Populationskapazität (s. Tab. 1), individuelle Überlebenswahrscheinlichkeiten wie Verbleibewahrscheinlichkeit (s. Tab. 2),

Tab. 3: Die genetische Variabilität von *Zygaena carniolica*. Die genetischen Parameter sind mit ihrem Mittelwert und der Standardabweichung (in Klammern) angegeben. BK-Code = NATURA-2000-Gebietsnummer, GK2_R (GAUSS-KRÜGER-Koordinaten: Rechtswert), GK2_H (Hochwert), N = Stichprobengröße in der Elektrophorese; Allele = Allelzahl über elf Loci, Hobs = beobachtete Heterozygotie H_{obs} (Auszählen heterozygoter Zustände pro Locus), Hexp (erwartete Heterozygotie H_{exp} im HARDY-WEINBERG-Gleichgewicht; korrigiert = Stichproben-bereinigter Wert), FIS = Inzuchtkoeffizient F_{is} in der Population (Abweichung vom genotypischen Gleichgewicht).

Tab. 3: Genetic variability of *Zygaena carniolica*. Genetic parameters are given with mean (unbiased) and standard deviation (in brackets). BK-Code = NATURA 2000 site no., GK2_R (GAUSS-KRÜGER-coordinates: east), GK2_H (north), N = electrophoretic sample size, Allele = number of alleles averaged over eleven Loci, Hobs = observed heterozygosity H_{obs} (gene counts of heterozygotic phase per locus), Hexp (unbiased estimate of HARDY-WEINBERG expected heterozygosity H_{exp}), FIS = within-population fixation index F_{is} (deviation from HARDY-WEINBERG equilibrium).

Nr.	Population/Fundort	BK-Code	GK2_R	GK2_H	N	Allele	Hobs	Hexp	FIS
1.	Scherfede (1985)	4420-901	(2732900,	5746520)	40.9 (2.6)	2.8 (0.4)	0,279 (0,064)	0,333 (0,067)	0,162
2.	Ottbergen	4221-906	(2727900,	5736320)	31.1 (1.9)	2.4 (0.3)	0,276 (0,077)	0,340 (0,069)	0,190
3.	Willebadessen (2)	4320-009	(2710820,	5726410)	43.3 (2.5)	2.4 (0.3)	0,306 (0,062)	0,369 (0,061)	0,173
4.	Liebenau-Zw. (1) = Warmberg	4521-301	(2709390,	5716590)	26.2 (2.4)	2.5 (0.2)	0,354 (0,063)	0,385 (0,065)	0,083
5.	Brenckhausen	4122-901	(2727720,	5715250)	32.4 (2.5)	2.5 (0.3)	0,383 (0,078)	0,353 (0,063)	-0,087
6.	Körbecke	4421-029	(2733080,	5711100)	34.5 (2.3)	2.9 (0.3)	0,332 (0,056)	0,432 (0,059)	0,234
7.	Ostheim	4421-301	(2732520,	5710710)	31.5 (3.1)	2.9 (0.3)	0,368 (0,065)	0,401 (0,062)	0,084
8.	Zwergen (2) = Osterberg	4521-301	(2730520,	5713670)	22.3 (2.0)	2.6 (0.3)	0,343 (0,067)	0,371 (0,058)	0,073
	Mittelwerte				32,8	2,63	0,373	0,341(korrigiert)	0,1875

Reproduktionsleistung 200 Eier/pro Weibchen bei kumulierter 99 %-Mortalität in allen Entwicklungsstadien. Die Trajektorien (= „Spuren durch die Zeit“, Zeitprofile) der zeitlichen Entwicklung der genetischen Differenzierung F_{st} (sim) und der individuellen Heterozygotie H_{ind} (sim) sind in Abbildung 2 dargestellt. Die Ergebnisse zeigen, dass sich die in den Populationen empirisch gefundenen demographischen und genetischen Parameterwerte nutzen lassen, um die Entwicklung der genetischen Divergenz und Variabilität realistisch in die Zukunft abzubilden. Die Differenzierung F_{st} (sim) $\sim 0,101$ nimmt erwartungsgemäß unter den populationsgenetischen Bedingungen eines Inselmodells isolierter Populationen bis zu einem Grad zu, wie er empirisch zwischen geographisch differenzierten Populationsgruppen gefunden wird (F_{st} von *Zygaena carniolica berolinensis* = 0,111). Die individuelle Variabilität bleibt aufgrund der im zeitlichen Mittel hohen Populationsstärken und der damit begünstigten Panmixie hoch. Der mittlere Anteil heterozygoter Individuen H_{ind} beträgt ~ 78 %. Dies ist als weiterer starker Beleg dafür zu werten, dass mit den in der Simulation verwendeten Parameterwerten vor allem die Insellage der großen Subpopulationen des Metapopulationssystem abgebildet wird, da die Daten des LÖBF-Projektes fast alle aus den Kernpopulationen der heute als „herausragende Habitate“ („prime sites“) klassifizierten Fundorte stammen.

3.6. Simulation der Besetzungsraten (Inzidenzfunktionsmodell)

Die Metapopulationsmodelle basieren auf einem Besiedlungs-Aussterbe-Gleichgewicht von Individuen in verschiedenen lokalen Vorkommen. Die Ausgangsüberlegung besteht darin abzuschätzen, welchen Einfluss die Habitatgröße/-qualität und das Lebensraummosaik auf die Kolonisierungsmöglichkeit und die Aussterbewahrscheinlichkeit der Art(en) in der zunehmend fragmentierten

Landschaft haben. Im Besonderen wird die zeitliche Dynamik des Besetztheitsgrades (= Inzidenz = Prozentsatz der Patches, auf denen die Art vorkommt) unter dem Einfluss des Grades der Habitatkonnektivität untersucht. Nach der Definition von WIENS (2001; vgl. a. HANSKI & GAGGIOTTI 2004) wird hier die Habitatkonnektivität als Vernetzungsgrad einzelner Habitatinseln interpretiert, der zum einen von der räumlichen Landschaftsstruktur und zum anderen vom Migrationsverhalten innerhalb und zwischen den einzelnen Habitatpatches bestimmt wird, wodurch sowohl der strukturelle Einfluss des Landschaftsmusters als auch das Mobilitätsvermögen der betrachteten Art berücksichtigt wird. Im vorliegenden Beitrag wird durch Simulation eines definierten Inzidenzfunktionsmodells nach der SPOMSIM-Methode untersucht, wie sich der durchschnittliche Anteil besiedelter Flächen („patch occupancy proportion“) in einem Populationsverbundsystem im zeitlichen Mittel verhält. Die strukturellen Aspekte der Konnektivität werden durch die kartographische Projektion der kartierten Trockenrasenhabitate und funktional durch die maximale Ausbreitungsdistanz von *Zygaena carniolica*, d. h. von dem Angebot an geeignetem Lebensraum um einen Patch im Bereich einer Dispersionsdistanz von maximal 2000 m realisiert (s. Abb. 1).

Die Theorie der Dynamik von Metapopulationen beschreibt, wie sich ein Metapopulationssystem von Teilpopulationen im zeitlichen Mittel und im räumlichen Maßstab unter deterministischen Schwellenwertbedingungen wie Anzahl, Größe und Konnektivität der Patches erhält. Die Kapazität der Metapopulation setzt sich aus der Summe der Einzelbeiträge aller Patches zum Erhalt des Systems zusammen. Die kritische Kapazität wird mit Simulationen bestimmt, die den proportionalen Beitrag der einzelnen Patches an der gesamten Kapazität direkt zeigen, indem man die messbaren Effekte bestimmt, die entstehen, wenn man Patches per Zufallsfolge aus dem System entfernt und die Ka-

pazität wiederholt berechnet. Die Kapazität der Metapopulation in einem Netzwerk der fünf besten Patches im Vergleich zu allen anderen Patches zeigt Abbildung 4. In der Abbildung sind die Stufenprofile der fünf besten Patches getrennt von dem Kapazitätsanteil der übrigen 57 Patches dargestellt, wobei die Kapazitäten getrennt für beide Datensätze berechnet werden. Die rechnerische Herausnahme wichtiger (großer und verbundener) Habitatflächen (Kernhabitate wie z. B. die zusammenhängenden Trockenrasenkomplexe bei Liebenau-Zwergen an der Diemel, Scherfedede oder Willebadessen) lässt die Kapazität unmittelbar abnehmen, während die Herausnahme anderer Patches die Kapazität kaum verändern. Die Anteile, berechnet als Summe der erklärten Varianz der Gesamtkapazität, verteilen sich ungleich. Die wichtigsten Patches tragen ca. 25-55 % zu der gesamten Kapazität bei. Nach ihrer rechnerischen Herausnahme fallen die durchschnittlichen Besetzungszahlen auf deutlich unter 30 %, während der Schwellenwert des vollständigen Metapopulationssystems bei durchschnittlich 36 % liegt. Die Analyse zur Kapazität der Metapopulation zeigt, dass weder viele kleine noch wenige große Habitatflächen das langfristige Bestehen der *Z. carniolica*-Metapopulation allein gewährleisten können (Abb. 4).

4. Diskussion

4.1. Populationsentwicklung

Die Populationsstärken beider Zygaenenarten können jährweise deutlichen Schwankungen unterworfen sein (z. B. Willebadessen 1985: 3980 Individuen, 1986: 1371 Individuen; Scherfedede: 1985: 1375 Individuen, 1986: 867 Individuen). Bei längerem Erfassungszeitraumen sind weit höhere Fluktuationen zu erwarten (eigene Beobachtungen; vgl. HOFMANN 1994; ZUB 1996). So hatte beispielsweise *Zygaena purpuralis* an einigen Standorten so geringe Individuenzahlen, dass eine zuverlässige

Bestimmung der Populationsgröße mit MRR-Methoden nicht möglich war. Weiterhin stehen die Populationsstärken in keinem direkten Verhältnis zu der Größe der Habitate. Die Population Körbecke lebte auf einer der kleinsten Flächen suboptimaler Habitatqualität (0,9 ha), erreichte aber in beiden Jahren überproportional hohe Populationsstärken (1985: 213 Individuen, 1986: 376 Individuen). Dagegen lag die Population Liebenau (heutiges NSG Warmberg) in ihren Stärken (389 | 575 Individuen) deutlich unter denen vergleichbarer anderer qualitativ hochwertiger Habitate (z. B. Willebadessen, Scherfedede). Vermutlich spielen die Larvalparasiten bei der Populationsregulation eine große Rolle (WIPKING, persönliche Mitteilung). Die häufige Parasitierung der Präimaginalstadien von Zygaeniden hauptsächlich durch Ichneumonidae, Torymyidae, Tachinidae ist in der Literatur vielfältig belegt (vgl. NAUMANN et al. 1999). Ihr Einfluss konnte in der vorliegenden Studie jedoch nicht untersucht werden.

Die mit dieser Studie vorgelegten Daten zur Populationsentwicklung eines ausgewählten Halbtrockenrasenbewohners genügen entgegen der ursprünglichen Zielsetzung des Projektes einer zeitgemäßen Gefährdungsanalyse auf der Basis der Populationsfluktuationen einzelner Standorte nicht, da die Populations-schätzungen über eine kurze Momentaufnahme von zwei aufeinander folgenden Jahren nicht hinausgehen. Denn die Anpassung an ein logistisches Wachstumstumsmodell (DEVELOPMENT CORE TEAM 2008: R-Package „popbio“ STUBBEN & MILLIGAN 2007) mit gesetztem Dichteparameter $\beta = 1$, d. h. keine dichteabhängige Regulation, da β mit den vorliegenden Daten nicht schätzbar ist, ergibt sehr große Konfidenzintervalle für die mittlere logarithmische Wachstumsrate $\mu = -0,024$; 95%-KI [-0,0016; 0,0003]. Entsprechend ist die Berechnung der Varianz der Populationsstärken [$\sigma^2 = 0,893$] zur quantitativen Gefährdungsabschätzung des lokalen Aussterberisikos einzelner Populationen und des regionalen Langzeittrends in einer Meta-

population mit diesem limitierten Datenmaterial kaum sinnvoll (vgl. BURGMAN et al. 1994; MORRIS et al. 1999). Langzeit-Monitoring zur Erfassung der Populationsstärken mit mittelfristigen Zeitreihen von mindestens zehn Jahren sind wegen des großen Aufwandes auch heute noch bei vergleichbaren Projekten die Ausnahme (vgl. EHRLICH & HANSKI 2004). Mit der vorliegenden Untersuchung konnte insgesamt gezeigt werden, dass *Zygaena carniolica*, die Leitart für typische Kalk-Trockenrasen, geradezu exemplarisch in Metapopulationen strukturiert ist. Die einfachste und effektivste Methode des Monitorings bestünde daher nicht in der aufwendigen Populations-schätzung (diese kann bei besonders gefährdeten Populationen punktuell zum Einsatz kommen), sondern in einer kontinuierlich über die Jahre geführten Augenblickerfassung („snapshots“) ihres Vorkommens oder ihres Fehlens durch die Biologischen Stationen in deren Betreuungsgebieten des Kreises, gegebenenfalls durch den Vertragsnaturschutz und in gezielten floristisch-faunistischen Erfassungsprogrammen in diesen als „prime sites of butterfly conservation“ bezeichneten Lebensräumen (VAN SWAAY 2002; VAN SWAAY & WARREN 2006).

4.2. Ausbreitungsfähigkeit

Für das Esparsetten-Widderchen liegt nach WAGNER (2002) der ökologische Optimalbereich für starke Populationen in steinig-lückigen, trockenen, gehölzarmen und südexpontierten Gebieten, die beweidet werden und mager sind. Die mit Fang-Markierungs-Wiederfang-Methode ermittelte häufigste zurückgelegte Distanz liegt für Widderchen generell bei 150 bis ca. 900 m, womit die Vertreter dieser Artengruppe als standorttreu und flugträge gelten können (HOFMANN 1994). Nach der Untersuchung von KREUSEL & BÖHMER (1998) und KREUSEL (1999) ist das Esparsetten-Widderchen „die flugfreudigste Art“, von der rund ein Viertel aller Individuen Distanzen zwischen 800 m bis 1200 m zurückleg-

ten. In der vorliegenden Studie wurden alle verfügbaren, auch bisher nicht publizierte Daten zusammengetragen. Wegen zu geringer Zahlen wurden die Dispersionsweiten von Männchen und Weibchen zusammengefasst. Die realistisch angepasste Verteilungsfunktion der Dispersionsweiten ergab, dass 75 % aller Falter nur in einem Radius von 310 m dispergieren, was ihre relative Standorttreue unterstreicht. Die durchschnittliche Dispersionsweite mit 904 m, die entsprechend der Dispersionsfunktion von 9,7 % der Individuen zurückgelegt wird nimmt auf unter 2,8 % ab, wenn Entfernungen > 2000 m in Betracht gezogen werden. Diese Distanz liegt unter der maximal gemessenen Dispersion von 1850 m im Feld. Kürzlich veröffentlichte „echte Migrationsexperimente“ mit *Zygaena* belegen weit höhere Dispersionsweiten von mehr als 5 km (ÖCKINGER 2008).

4.3. Genetische Variabilität

Die untersuchten Populationen von *Zygaena carniolica* sind in ihrer genetischen Variabilität keineswegs eingeschränkt. Die mittlere Allelzahl beträgt 2,63 Allele und die Anzahl der Allele pro Locus bewegt sich im Bereich von 2 bis 7 pro Locus. Die erwartete individuelle Heterozygotie beträgt $H_{ind} = 0,434$, 95%-KI [0,330; 0,524], die erwartete Heterozygotie im HARDY-WEINBERG-Gleichgewicht beträgt $H_{exp} = 0,341$ [0,246; 0,446]. Die folgenden Parameterwerte sind zum Vergleich für subspezifisch differenzierte Populationen von *Zygaena carniolica berolinensis* berechnet worden (s. MÜLLER-TAPPE 1986): Die erwartete Heterozygotie H_{exp} bewegt sich subspezifisch von minimal 0,307 in Wiesenfeld am Main über Werte von 0,422 in Scherfede im Jahr 1982 und 0,425 in Brenkhausen im Jahr 1982 bis zum höchsten Wert von 0,469 in Col-Vipava im Ternovener Wald (Slowenien).

Neben der aktuellen Landschaftsstruktur muss man auch die historische Entwicklung der Landschaft betrachten, um die heutige populationsgenetische Situation deuten zu

können. Die Entstehung der mitteleuropäischen Kalkmagerrasen durch Rodungsaktivität der jungsteinzeitlichen „Bandkeramiker“ (PROJEKTGRUPPE HALBTROCKENRASEN DER UNIVERSITÄT-GESAMTHOCHSCHULE PADERBORN, ABTEILUNG HÖXTER 1991) macht auch die zeitgleiche Besiedlung mit den assoziierten Insektengilden wahrscheinlich. Die unauffälligen genetischen Kenndaten (hohe Heterozygotie, geringe Differenzierung) legen daher die Vermutung nahe, dass es sich bei den Erstmeldungen von *Z. carniolica* im Kreis Höxter (s. RETZLAFF 1972) lediglich um eine Wiederentdeckung von *Z. carniolica* in diesem Gebiet und an den gemeldeten Standorten handelt. Jedoch lassen sich geringfügige Unterschiede zwischen den nordöstlichen und den südwestlichen Populationen mit Hilfe einer räumlichen Hauptkomponentenanalyse zeigen, die auf unterschiedliche Besiedlungsrichtungen oder auf eine in dieser Richtung verlaufende wirksame Landschaftsbarriere hinweist. Genetische Isolation durch die geographische Distanz wird im Einklang mit der nachgewiesenen Metapopulationsstruktur offenbar erst auf einer größeren Skalenebene (z. B. subspezifische Differenzierung) nachweisbar (HILLE in Vorbereitung).

4.4. Genotypische Differenzierung innerhalb der Populationen

Die Populationen von *Zygaena carniolica* erwiesen sich in ihrer Genotypenverteilung („genotypic differentiation“) als nicht-signifikant verschieden (0,0979; Alternativhypothese ist größer; exakter G-Test: 1000 Randomisierungen der Genotypen), was sich als alternativer Null-Test zu dem auf Frequenzunterschieden basierenden F_{st} (s. u.) darstellt. Jedoch wichen die Populationen signifikant vom HARDY-WEINBERG-Gleichgewicht ab (PEARSON'S χ^2 -Test mit YATES' Korrektur = 0,0394, $df = 1$, $p = 0,8427$). Die Abweichungen ergeben sich hauptsächlich durch einen signifikanten Überschuss an Homozygoten ($F_{is} = 0,1875$; 95%-KI [0,0472; 0,3447]), ge-

legentlich auch bedingt durch irrtümliche Interpretation eng zusammenliegender, elektrophoretisch schlecht aufgelöster heterozygoter Bandenmuster als Homozygote oder fehlender elektrophoretischer Detektion („Not available“ = „NA“) und dadurch verringertem Stichprobenumfang. Prinzipielle Interpretationsfehler bei den Enzym-Bandenmustern sollten dagegen ausgeschlossen sein, da ein für Zygaenen optimiertes Elektrophoresesystem zum Einsatz kam (vgl. MÜLLER-TAPPE 1986; HILLE & NAUMANN 1992). Als mögliche Erklärungen, die aber in der vorliegenden Arbeit nicht weiter geprüft werden können, lassen sich zeitlich strukturierte, verborgene genetische Substrukturierungen innerhalb der Populationen nicht ausschließen, die unter dem Einfluss der fraktionierten Diapause zu gemischten Generationskohorten pro Flugperiode mit verschiedenem genetischen Hintergrund (vgl. WIPKING & KURZ 2000) führen können. Außerdem ist für Zygaenen eine besondere kleinräumige Philopatry (geringe Neigung zum Ortswechsel) mit der Konsequenz geringer Radien der genetischen Nachbarschaften bekannt (vgl. BÖHMER 1995), die sich beim Zusammenführen der einzelnen Stichproben der besamelten Teilflächen pro Fundort bei größeren Habitaten wie ein WAHLUND-Effekt (s. HEDRICK 1985) bemerkbar machen können.

4.5. F-Statistik

Der Fixierungskoeffizient gilt als Maß für die genetische Differenzierung und beträgt für die beprobten acht Populationen über alle elf Marker gemittelt $F_{st} = 0,024$ mit einem 95 %-KI von [0,015; 0,032]. Es entfallen nur etwa 2,4 % der gesamten genetischen Variabilität auf die Diversität zwischen den Teilpopulationen und mehr als 97 % sind auf die genetischen Ähnlichkeiten der Allelfrequenzen der Teilpopulationen zurückzuführen. Im Vergleich mit der genetischen Differenzierung von 0,111, die auf dem europäischen Maßstab auch durch die morphologisch begrün-

dete subspezifische Gliederung zum Ausdruck kommt (s. o.), ist die mit dem F_{st} gemessene Varianz der Allelfrequenzen der Teilpopulationen erwartet gering. Die geringe genetische Divergenz bzw. umgekehrt die relativ hohe Genflussrate zwischen den Teilpopulationen der Metapopulation kann nur über potentiell wirksame Landschaftsstrukturen erklärt werden, die als Verbindungskorridor fungieren (vgl. BIERMANN 1995; BADGE & BIERMANN 2001) und den Genfluss fördern oder der historische genetische Status ist in den Populationen noch nachweisbar (vgl. SCHMELLER et al. 1996). Zwischen beiden Alternativen ist bei der vorliegenden Datenlage nicht zu unterscheiden.

4.6. Genetische Populationsstruktur

In der Verschiebung der Allelfrequenzen in den einzelnen Subpopulationen wird die genetische Populationsstruktur und damit die Differenzierung der Subpopulationen sichtbar. Beim „Trittsteinmodell“ („stepping-stone“) tritt Genfluss bevorzugt zwischen benachbarten Populationen auf. Das „Isolation-durch-Entfernung-Modell“ („isolation by distance“) beschreibt in einer kontinuierlich verbreiteten Population einen mit der Entfernung abnehmenden Genfluss. Beim klassischen „Inselmodell“ tritt Genfluss zwischen allen Populationen mit gleicher Wahrscheinlichkeit auf. F_{st} als Maß für genetische Divergenz wird in diesem Modell hauptsächlich durch genetische Drift beeinflusst (WRIGHT 1978; WEIR 1996). Welchem hypothetischen Populationsmodell sie wahrscheinlich unterliegt, wird sukzessive geprüft. Die Matrizen der genetischen Distanzen nach NEI (1987) und der geographischen Entfernungen zeigen im MANTEL-Test keine signifikante Beziehung. Der MANTEL-Korrelationskoeffizient ergab eine schwach negative Beziehung mit einem Wert von $r = -0,089$ (simuliertes $p = 0,617$, 999 Randomisierungen). Somit ist eine „Isolation-durch-Entfernung“ als Erklärung für die genetische Differenzie-

rung unwahrscheinlich. Im nächsten Schritt wurde die Form der räumlichen genetischen Differenzierung mit lokalen und globalen Autokorrelationskoeffizienten überprüft, wobei die Verknüpfung der Fundorte mit einem sogenannten GABRIEL-Netzwerk die Form der räumlichen Beziehungen i. S. eines Trittstein-Modells wiedergibt. Der Test überprüft, ob die genetische Konstitution einer Subpopulation die einer benachbarten Subpopulation in dem entsprechenden räumlichen Abstand beeinflusst, woraus folgt, dass die Subpopulationen im genetischen Austausch miteinander stehen. Der globale wie auch der lokale Monte-Carlo-Test mit jeweils 499 Randomisierungen ergab jedoch nicht-signifikante Abhängigkeiten (globales $r = 0,255$; $p = 0,282$; lokales $r = 0,202$; $p = 0,592$). Schließlich kann man wegen der teilsolierten und gemessen an der Ausbreitungskapazität des Esparsetten-Widderchens großen Entfernungen zwischen den Fundorten bei Bewertung der genetischen Differenzierung auf ein einfaches Inselmodell testen (NEI 1987). Man überprüft die Nullhypothese, ob die genetische Differenzierung auf Zufallsschwankungen in teilsolierten Populationen zurückzuführen ist. Die Produkt-Moment-Korrelationen r_{ij} zwischen den Frequenzen des Hauptallels und allen Allelen $> 5\%$ Häufigkeit je Locus für alle Populationen ($r_{ij} = 0,743$, $p = 0,01$; $n = 15$) ergibt für die *Zygaena carniolica*-Populationen ein weitgehend durch Gen-drift erzeugtes Differenzierungsmuster in einem Insel-Modell (HILLE et al. 1990). Dieser Stichprobentest scheint de facto auf die relative räumlich-isolierte Lage der untersuchten acht Populationen im Landschaftsraum anzusprechen, welche die Kernpopulationen des gesamten Metapopulationssystem ausmachen (s. Abbildungen 1, 4).

Weitere Ursachen der genetischen Differenzierung wie lokale Adaption unterschiedlicher Genotypen in verschiedenen Populationen (Selektionsdifferenziale zwischen Allozym-Genotypen) sind in dieser Populationsanalyse nicht nachzuweisen (vgl. HILLE et al. 1990).

Weiterhin sind Gründereffekte, d. h. zufällige Unterschiede in der genotypischen Ausstattung der Individuen, die eine neue Population gründen sowie der phänomenologisch ähnliche Flaschenhalseffekt, der die zufälligen Unterschiede in der genotypischen Ausstattung der Individuen, die einen Populationsengpass mit nur wenigen Individuen durchlaufen haben beschreibt (s. HEDRICK 1985), aufgrund der hohen genetischen Variabilität und der homogenen Genotypenverteilungen auszuschließen.

4.7. Populationsbiologische Gefährdungsanalyse

Zahlreiche, darunter auch die hier besprochene Untersuchung bestätigen das Metapopulationskonzept, in dem enge Korrelationen zwischen der Besiedlungswahrscheinlichkeit in Abhängigkeit von der Entfernung (und Größe) der nächstgelegenen Populationen festgestellt werden (vgl. EHRLICH & HANSKI 2004). Die Metapopulationstheorie bildet die theoretische Grundlage von Biotopverbundsystemen und Korridoren als Naturschutzstrategie, wenn diese als Maßnahme zur Verringerung des Aussterberisikos in der Naturschutzpraxis angewendet werden (SETTELE 1998; SETTELE 1996a, b). Kausal begründbare Gefährdungsanalysen von Metapopulationen sind jedoch notorisch schwierig zu führen. Die Ansätze reichen von Faustregeln für planungsbezogenen Schnellprognosen über Inzidenz-Funktionsmodelle und Habitatkonnektivität, die Informationen zur Wiederbesiedlungswahrscheinlichkeit von Populationen und deren Verknüpfungsgrad verrechnen, bis hin zu individuenbasierten Simulationsmodellen mit Berücksichtigung ökologischer und genetischer Faktoren wie Populationsdynamik, Ausbreitungsverhalten und Genfluss, genetischer Variabilität und Populationstruktur etc. (diese Studie; AMLER et al. 1999).

Eine Quantifizierung der Habitatkonnektivität ist durch die Berechnung von Pufferzo-

nen möglich, die als Hüllkurven um die mit der untersuchten Art besetzten Trockenrasen-Teilflächen gezeichnet werden. Unter der Annahme, dass Imagines von *Zygaena carniolica* entsprechend einer empirisch ableitbaren Dispersionsfunktion innerhalb eines Entfernungsradius dispergieren, wurde jeder Einzelhabitatflecken mit einem Radius von 2000 m (maximale wahrscheinliche Dispersion, s. „Steckbrief“ und Abbildung 3) um seinen Schwerpunkt (das Zentroid in der GIS-Geometrie) gepuffert. Aus der Zusammenführung aller Pufferzonen und dem Vergleich mit den „snapshot“-Nachweisdaten ließ sich eine Übersicht ableiten, die die existierenden Trockenrasen-Teilflächen in die Darstellung einer potentiellen Vernetzungsstruktur überträgt (s. Abb. 1). Die flächenhafte Ausdehnung dieses Habitatverbundes an Trockenstandorten deckt sich weitestgehend mit den FFH-Gebietsmeldungen im NATURA-2000-Prozess.

Grundlegende Annahmen zu Auswirkungen von Veränderungen der Landschaftsstruktur auf die Überlebensfähigkeit von Populationen im Rahmen modellhafter Konnektivitätsanalysen beziehen sich auf positive Effekte, die durch die Zunahme von Habitaten sowie deren zunehmende Aggregation bei insgesamt gleicher Habitatfläche entstehen. Bei sehr gut verbundenen Habitaten ist kein Einfluss der Isolation oder Flächengröße auf das Vorkommen des Esparsetten-Widderchen feststellbar (BINZENHÖFER et al. 2005). Obwohl das Extinktionsrisiko mit kleinerer Habitatfläche zunimmt und eine erfolgreiche Kolonisierung direkt entfernungsabhängig ist, d. h. sich neben der Größe der einzelnen Habitate auch die Distanzen dazwischen erhöhen, wird von einer insgesamt positiven Wirkung ausgegangen. (KISSLING 2007). Eine stärkere Varianz der Habitatgrößen bei insgesamt gleicher Habitatfläche wird in einem Metapopulationssystem positiv bewertet, indem großflächigen Patches die Rolle als versorgende Quellpopulationen (Kontinente) für die Besiedlung kleinerer Patches (Inseln)

zugeschrieben wird („mainland-island-model“, vgl. SETTELE 1998). Diese Interpretation ist auch für die Kapazität der Metapopulation von *Zygaena carniolica* möglich. Sowohl die fünf besten „prime sites“ für sich genommen gegenüber den restlichen 57 Teilflächen könnten, wenn man sie in der Kapazitätsberechnung als getrennte Systeme betrachtet, allein die Persistenz der Populationen über einen längeren Zeitraum aufrechterhalten. Die fünf besten Habitatflächen (1. Stahlberg und Hölleberg bei Deisel, 2. Dingel und Eberschützer Klippen, 3. NSG Hellberg-Scheffelberg bei Scherfede, 4. NSG Schwiemelkopf, Hangbereich westlich der Diemel bei Lamerden, 5. mehrere gut verbundene Kalkmagerasen entlang der Diemel nördlich Eberschütz und westlich von Liebenau-Zwergen und Hueda) haben einen 25,4 %igen bis insgesamt 55,6 %igen Anteil an der gesamten Metapopulationskapazität, gemessen als Summe der Eigenwerte (s. EHRlich & HANSKI 2004). Jedoch ist die gute mittlere Besetzungswahrscheinlichkeit von 36 %, die eine deutliche Pufferung des Aussterberisikos darstellt, nur in dem kompletten Verbund aller Patches der Metapopulation erreichbar, der sich bei Hinzufügen weiterer Patches, vor allem als Trittsteine zwischen den weit auseinander liegenden größeren Trockenrasenkomplexen noch erhöhen dürfte. Die Metapopulation lebt hauptsächlich von wenigen starken Lebensräumen („sources“), gewissermaßen Meta-(sub-)populationen, die eine Vielzahl kleinerer Habitatinseln („sinks“) im Radius des Dispersionspotenzials mit Neukolonisierungen versorgen können.

Lokale Populationsschwankungen und die lokale und regionale Autokorrelation dieser Schwankungen bleiben bei der Gefährdungsanalyse mit Inzidenzfunktionen unberücksichtigt, lediglich der Besiedlungsstatus der Habitatflächen ist maßgeblich („patch occupancy“) und die Populationsgröße wird als direkt proportional zu der Habitatgröße angenommen. In der vorliegenden Untersuchung ist die Annahme der Korrelation der

Aussterbewahrscheinlichkeit mit der Flächengröße nicht gültig. Hinzu kommt, dass auch der Präsenz-Absenz-Datenbestand teilweise nicht vollständig und zeitlich lückenhaft ist. Um dennoch die IFM-Prognose durchführen zu können, wurden alle fehlenden Nachweise, d. h. solche, wo keine Monitoringdaten zu den insgesamt 62 Habitatflächen verfügbar waren, zu je einem Drittel als „nicht verfügbar (NA)“, „vorkommend (1)“ und „nicht besetzt (0)“ gewertet, wobei die Werte 1 und 0 aus einer Binomialverteilung mit gleicher Erfolgswahrscheinlichkeit gezogen wurden. Es bleibt also ein zusätzliches, nicht genau zu kalkulierendes Risiko bei der Metapopulationsprognose, welches die Bedeutung einer regelmäßigen und möglichst vollständigen Bestandserfassung unterstreicht.

4.8. Faktenlage und Empfehlungen

Infolge ihrer abgestuften Stenökie, der engen Bindung von Larven und Imagines an bestimmte Nahrungspflanzen sowie wegen ihrer relativ geringen Mobilität sind die Vertreter der Schmetterlingsgattung *Zygaena* besonders geeignete Modellorganismen für die Beurteilung von Populationsentwicklungen an Halbtrockenrasenstandorten. Wegen der vergleichsweise hohen Populationsdichten, insbesondere von *Zygaena carniolica* ergibt sich auch die Möglichkeit, jährweise Fluktuationen gesichert zu dokumentieren und die populationsgenetischen Folgen derartiger Schwankungen ebenso wie die Auswirkung laufender Populationsreduktionen durch Habitatstörungen zu untersuchen. *Z. carniolica* ist ein Habitatspezialist, der nur Lebensraumflächen („patches“) besiedelt, welche seine Anforderungen an die Struktur und Zusammensetzung an Halb-Trockenrasen erfüllen. Folglich ist die Art unregelmäßig verbreitet, und eine Regionalpopulation setzt sich aus räumlich getrennten Lokalpopulationen zusammen. Die Anzahl, Größe und Lage der Lebensraum-Patches sind Schlüsselfaktoren für die Überlebensfähigkeit dieser in einem

Metapopulations-(sub-)system strukturierter Art. Alle untersuchten größeren, flächig zusammenhängenden Trockenrasenflächen im Kreis Höxter und die großen Trockenrasen an der Diemel (Landkreis Kassel) können als bedeutende Kerngebiete („sources“) von *Z. carniolica* im Untersuchungsgebiet gelten. Die Sensitivitätsanalyse zur Metapopulationskapazität erbrachte zudem eindeutige Hinweise darauf, dass auch die vielen kleinen Habitatflecken („sinks“) im Untersuchungsgebiet für die mittel- oder langfristige Erhaltung der Populationen von Bedeutung sind. Die Teilflächen können sehr klein sein (Zygaenen bevorzugen eher flächige als lineare Habitate; vgl. CLAUSEN et al. 2001), jedoch hängt das Vorkommen von Zygaenen stark von Habitatpflegemaßnahmen ab, da Habitate ohne Pflege rasch der Sukzession unterliegen (vgl. NAUMANN et al. 1987). Neben der Habitatqualität ist die Habitatkonnektivität, die proportional dem Kehrwert der Isolation der Habitatteilflächen ist, der wichtigste Faktor im Patch-Besetzungsmodell. Deshalb sind alle bekannten Flächen zu erhalten und mittel- bis langfristig müssen weitere geeignete Standorte in der Nähe besiedelter Habitate entwickelt werden.

Zum Zeitpunkt der Untersuchung war die Mehrzahl der acht untersuchten *Zygaena*-Standorte durch geringe flächenmäßige Ausdehnung bei zum Teil bereits weit fortgeschrittener Sukzession und Verbuschung gekennzeichnet. Dies führte zu einer ständig zunehmenden Reduktion der Halbtrockenrasen-Flächen. Diese Beobachtung galt prinzipiell in gleicher Weise für unter Naturschutz stehende wie für nicht geschützte Flächen. Die historische Landnutzungsstruktur ist im Raum Höxter/Warburg/Hofgeismar in erheblichen Bereichen noch erhalten, sie wird heute wieder durch Pflegemaßnahmen und vertragliche Wanderschäferei ortsansässiger Schäfer aufrecht erhalten, da die historische Schafhaltung nicht mehr ausreichend profitabel ist.

Die Analyse der Populationsentwicklung unter der Berücksichtigung ganz verschiede-

ner Faktoren und die Bestimmung des Gefährdungsgrades von Metapopulationen erfordern wegen der Komplexität der Austauschprozesse umfangreiche demographische, ökologische und genetische Daten aus Langzeitbeobachtungen. Obwohl solche Daten immer noch die Ausnahme sind (vgl. HEIDENREICH 2000), können Simulationsmodelle, wie am Beispiel von *Z. carniolica* gezeigt, zur quantitativen Abschätzung der Überlebensfähigkeit und zur Abwägung konkurrierender Entwicklungs- und Unterstützungsmaßnahmen angewendet werden, sobald entsprechende Daten vorhanden sind.

Deshalb sollten im Rahmen turnusmäßiger Monitoringprogramme bzw. lokaler landschaftlicher Begutachtungsmaßnahmen auch Präsenz-/Absenzkontrollen in potentiellen Habitaten durchgeführt werden um zu klären, wie die Art im Landschaftsmaßstab verbreitet ist. Ob Migration und damit Genfluss zwischen den einzelnen Habitatpatches möglich ist, hängt von der Qualität der isolierenden Landschaftselemente (bzw. den Barrieren) ab. Die Überlebenswahrscheinlichkeit von Metapopulationen steigt generell bei abnehmender Barrierewirkung der Habitat-Zwischenräume und mit dem Angebot von Trittstein-Patches. Deshalb ist es wichtig, auch Landschaftselemente und Strukturen zu erhalten und zu entwickeln, von denen man annimmt, dass sie als Trittsteinflächen geeignet sind („weiße Flecken“ im Nachweiskataster der Art).

Die abschließende Bewertung der Überlebensfähigkeit von *Z. carniolica*-Populationen, stellvertretend für die assoziierten Trockenrasenlebensräume, lässt sich mit Hilfe einiger relevanter Faustregeln (vgl. AMLER et al. 1999) und in Anlehnung an das Ampelschema der EU zur FFH-Berichtspflicht wie folgt zusammenfassen:

- Aufrechterhaltung genetischer Variabilität – günstig.
- Habitatverbundmaßnahmen an Zielarten orientiert – günstig.

- Aktuell nicht besetzte, qualitativ geeignete Gebiete als wichtig für das Überleben der Metapopulationen erkannt – günstig.
- Die räumliche Anordnung der Teilpopulationen bestimmt die Überlebenschance der gesamten Metapopulationen – im gesamten Gebiet ungünstig bis unbekannt, da einige Untergruppierungen der gesamten Metapopulation existieren.
- Komplettnetzwerk bei gleichwertigen Teilpopulationen – nicht möglich; – Konzentration der Vernetzung auf stärkere Teilpopulationen bei ungleichen Teilpopulationen – günstig.
- Rasche Etablierung neuer Teilpopulationen und schrittweise Einfügung neuer Teilpopulationen – unbekannt.

Aufgrund der Bewertung aller Ergebnisse zu den Teilkriterien „Population“ und „Lebensraum“ kann bei der Beurteilung der mittelfristigen Zukunftsaussichten – das kann zumindest für *Z. carniolica* behauptet werden – positiv in die Zukunft geblickt werden. Dank der hervorragenden Arbeit der betreuenden Biologischen Stationen (s. LANDSCHAFTSSTATION DIEMEL-WESER-EGGE e.V. 1999), des großen Engagements des ehrenamtlichen Naturschutzes (s. BIERMANN 1995; BADTKE & BIERMANN 2001; RETZLAFF 1987), der Region Kassel-Land e. V. und aller weiteren Beteiligten sowie der positiven Unterstützung durch das Bundesamt für Naturschutz ist ein Naturschutzgroßprojekt zur Vernetzung der vorhandenen FFH- und Naturschutzgebieten als gefährdete Kulturbiotop mit europaweit bedeutender Schmetterlingsfauna (vgl. VOITH VON VOITHENBERG 2006) auf den Weg gebracht worden.

Danksagung

Mit diesem Beitrag sei an Herrn Prof. Dr. CLAS M. NAUMANN † erinnert, der dieses Projekt damals wie selbstverständlich an uns Nicht-Graduierte zur freien Planung und Durchführung übertrug und immer mit fachlichem Rat und praktischer Unterstützung zur Seite stand.

Für die effiziente und vollauf gelungene Zusammenarbeit im Gelände und das gemeinsame Verfassen des Abschlussberichtes danke ich besonders SABINE MÜLLER-TAPPE. Herrn ULRICH WASNER (LÖBF) möchten wir dafür danken, dass er sich für unsere damalige Arbeitsgruppe stark gemacht hat und mit uns konzeptionell neue Wege beschritten hat. Mit wertvollen Tipps zu lokalen Vorkommen und vegetationskundlichen Hinweisen unterstützten uns: HANS RETZLAFF, HEINRICH BIERMANN, ALOIS EDELMANN, BERND GERKEN, ULRIKE LETSCHERT und JÜRGEN ALBRECHT.

Für die unbürokratische Hilfe und vor allem für die kostenlose Überlassung der GIS-Basisdaten aus Hessen danke ich FRAU CHRISTINE LANDGRÄFE und HERRN AXEL KRÜGENER (Regierungspräsidium Kassel, Obere Naturschutzbehörde).

Für die Überlassung von Fotos und Literatur und kenntnisreiche Fachdiskussionen über *Zygaena carniolica* möchte ich mich bei THOMAS KEIL (Dresden) und AXEL HOFMANN (Breisach-Hochstetten) bedanken.

Für kritische Kommentare zum Manuskript sei besonders WOLFGANG WIPKING (Köln), HARTMUT GREVEN (Düsseldorf) und einem anonymen Gutachter gedankt.

Mein herzlicher Dank für die Durchsicht der englischsprachigen Abbildungslegenden und der Zusammenfassung gebührt W. GERALD TREMEWAN, Truro.

Nicht zuletzt möchte ich SILKE STOLL und HARTMUT GREVEN (Düsseldorf) für die freundliche Korrespondenz und ihren Langmut bei der Fertigstellung des Beitrages danken.

Artenschutz- und vertragsrechtliche Erklärung

Die Arbeiten zu der vorliegenden Studie wurden im September 1987 abgeschlossen. Die aktuelle Analyse spiegelt den Stand des Wissen zum Zeitpunkt der Veröffentlichung wider. Für sämtliche Freilandarbeiten lagen

artenschutzrechtliche Ausnahmegenehmigungen der Unteren Landschaftsbehörden des Kreises Höxter (NRW) und der Oberen Naturschutzbehörden beim RP Kassel (Diemeltal) vor. Diese Studie wurde aus Landesmitteln des Landes Nordrhein-Westfalen unter dem Haushaltstitel [Epl. 10, Kap. 10 030, Tit. 537.11] des Ministeriums für Umwelt und Naturschutz, Landwirtschaft und Verbraucherschutz NRW (MUNLV NRW), vormals Ministerium für Umwelt, Raumordnung und Landwirtschaft gefördert.

Literatur

- ALBRECHT, J., & LETSCHERT, U. (1985): Kalktriften Willebadessen – ein schutzwürdiger Halbtrockenrasen im Oberen Weserbergland. Bericht des Naturwissenschaftlichen Verein Bielefeld 27: 27-42.
- AMLER, K., BAHL, A., HENLE, K., KAULE, G., POSCHLOD, P., & SETTELE, J. (Hrsg., 1999): Populationsbiologie in der Naturschutzpraxis. Isolation, Flächenbedarf und Biotopansprüche von Pflanzen und Tieren. Ulmer Verlag; Stuttgart.
- BADTKE, G., & BIERMANN, H. (2001): Veränderungen im Bestand der Tagfalter und Zygaenen (Blutströpfchen, Widderchen) der Kalkmagerasen bei Willebadessen. Egge-Weser 14: 3-8.
- BAGUETTE, M. (2003): Long distance dispersal and landscape occupancy in a metapopulation of the cranberry fritillary butterfly. *Eco-geography* 26: 153-160.
- BEGON, M. (1979): Investigating animal abundance: capture-recapture for biologists. *Zoology-Ecology Statistical Methods*. Edward Arnold Ltd.; London.
- BEINLICH, B. (2002): Kalktrockenrasen, Kalkhalbtrockenrasen und nah verwandte Grünlandgesellschaften. *Egge-Weser* 15: 27-38.
- BEINLICH, B., GRAWE, F., MINDERMANNS, S., WYCISK, U., & KÖBLE, W. (2005): Landschaftstation im Kreis Höxter: Jahresbericht 2004. Beiträge zur Naturkunde zwischen Egge und Weser 17: 3-74.
- BIERMANN, H. (1995): Kartierung der Tagfalter und Zygaenen (Blutströpfchen) des Kreises Höxter und des angrenzenden Diemeltals. *Egge-Weser* 7: 5-37.
- BINZENHÖFER, B., SCHRÖDER, B., STRAUSS, B., & SETTELE, J. (2005): Habitat models and habitat connectivity analysis for butterflies and burnet moths – the example of *Zygaena carniolica* and *Coenonympha arcania*. *Biological Conservation* 126: 247-259.
- BISHOP, J.A. & SHEPPARD, P.M. (1973): An evaluation of two capture-recapture models using the technique of computer simulation. The mathematical theory of the dynamics of biological populations. Pp. 235-252 in: BARTLETT, M.S. & HORN, R.W. (eds.): *The mathematical theory of the dynamics of biological populations*. Academic Press; London, New York.
- BLAB, J. (1986): Grundlagen des Biotopschutzes für Tiere. Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz 24. Kilda Verlag; Greven.
- BLAB, J. & KUDRNA, O. (1982): Hilfsprogramm für Schmetterlinge. Ökologie und Schutz von Tagfaltern und Widderchen. *Naturschutz aktuell* 6. Kilda Verlag; Greven.
- BLAB, J., NOWAK, E., TRAUTMANN, W., & SUKOPP, H. (Hrsg., 1984): Rote Liste der gefährdeten Tiere und Pflanzen in der Bundesrepublik Deutschland. *Naturschutz aktuell* 1. Kilda Verlag; Greven.
- BLOWER, J.G., COOK, L.M., & BISHOP, J.A. (1981): Estimating the size of animal populations. Allen & Unwin Press; London.
- BÖHMNER, T. (1995): Untersuchungen zur Abundanz, Dispersion und genetischen Nachbarschaftsgröße ausgewählter Populationen des *Zygaena-transalpina*-Superspezies-Komplexes (Insecta, Lepidoptera, Zygaenidae). Diplomarbeit, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Koenig; Universität Bonn. Unveröffentlicht.
- BOYCE, M.S. (1992): Population viability analysis. *Annual Review of Ecology and Systematics* 23: 481-506.
- BURGMAN, M.A., FERSON, S., & AKÇAKAYA, H.R. (1994): Risk assessment in conservation biology. Chapman and Hall; London.
- CLAUSEN, H.D., HOLBECK, H.B., & REDDERSEN, J. (2001): Factors influencing abundance of butterflies and burnet moths in the uncultivated habitats of an organic farm in Denmark. *Biological Conservation* 98: 167-178.
- DOWDESWELL W.H., FISHER, R.A., & FORD, E.B. (1949): The quantitative study of populations in the Lepidoptera. *Heredity* 3: 67-84.

- DUDLER, H., KINKLER, H., LECHNER, R., RETZLAFF, H., SCHMITZ, W., & SCHUMACHER, H. (1999): Rote Liste der gefährdeten Schmetterlinge (Lepidoptera) in Nordrhein-Westfalen. 3. Fassung mit Artenverzeichnis. LÖBF-Schriftenreihe 17: 575-626.
- EHRlich, P.R., & HANSKI, I. (2004): On the wings of Checkerspots. A model system for population biology. Oxford University Press; New York.
- EUROPÄISCHE KOMMISSION (Hrsg., 2000): NATURA-2000-Gebietsmanagement: Die Vorgaben des Artikels 6 der Habitat-Richtlinie 92/43/EWG.; Luxemburg.
- FARTMANN, T. (2004a): Die Tagschmetterlings- und Widderchenfauna des Diemeltales im Wandel der letzten 150 Jahre. Egge-Weser 16: 3-24.
- FARTMANN, T. (2004b): Die Schmetterlingsgemeinschaften der Halbtrockenrasen-Komplexe des Diemeltales. Biozönologie von Tagfaltern und Widderchen in einer alten Hudelandschaft. Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde 66 (1): 1-256.
- GALL, L.F. (1985): Measuring the size of lepidopteran populations. Journal of the Research in the Lepidoptera 24: 97-116.
- GERKEN, B., & MEYER, C. (1994): Kalkmagerrasen in Ostwestfalen. Über Pflege und Entwicklung der Kalkmagerrasen in Ostwestfalen (Kreise Höxter, Lippe und Paderborn). LÖBF-Mitteilungen 3: 32-40.
- GRÜNwALD, V. (1988): Auswertung faunistisch-ökologischer Bestandsaufnahmen auf Kalkhalbtrockenrasen bei Ottbergen (Kreis Höxter) unter besonderer Berücksichtigung tagaktiver Schmetterlingsarten als Beitrag zur Pflege- und Entwicklungsplanung. Diplomarbeit, Universität-Gesamthochschule Paderborn-Höxter. Unveröffentlicht.
- HANSKI, I., & GAGGIOTTI, O. (2004): Ecology, genetics, and evolution of metapopulations. Elsevier Academic Press; London, UK.
- HANSKI, I., & OVASKAINEN, O. (2000): The metapopulation capacity of a fragmented landscape. Nature 404: 755-758.
- HEDRICK W. (1985): Genetics of populations. Jones and Bartlett Publishers Inc.; Boston.
- HEIDENREICH, A. (2000): Modellierung räumlich strukturierter Insektenpopulationen. Ein vereinfachter Ansatz im Rahmen der standardisierten Populationsprognose. Dissertation, Universität Mainz. Libri Books on Demand.
- HERMANN, G. (1992): Tagfalter und Widderchen – Methodisches Vorgehen bei Bestandsaufnahmen zu Naturschutz- und Eingriffsplanung. S. 219-238, in: TRAUTNER, J. (Hrsg.): Arten- und Biotopschutz in der Planung: Methodische Standards zur Erfassung von Tierartengruppen. Reihe Ökologie in Forschung und Anwendung 5. Margraf Verlag; Weikersheim.
- HILLE, A. & NAUMANN, C.M. (1992): Allozyme differentiation in *Zygaena transalpina* (Esper, 1780) (Lepidoptera, Zygaenidae). Pp. 59-87 in: DUTREIX, C., NAUMANN, C.M., & TREMEWAN, G. (eds): Proceedings of the 4th Symposium on Zygaenidae Nantes 11-13 September 1987. Recent Advances in Burnet Moth Research (Lepidoptera: Zygaenidae). Koeltz Scientific Books; Koenigstein.
- HILLE, A., MÜLLER-TAPPE, S., & NAUMANN, C.M. (1990): Parameter genetischer Variabilität bei isolierten *Zygaena*-Populationen am nordwestlichen Arealrand (Insecta, Lepidoptera). Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft 83: 609-610.
- HOFMANN, A. (1994): Zygaeninae. S. 153–195 in: EBERT, G., ESCHÉ, T., HERRMANN, R., HOFMANN, A., LUSSI, H.G., NIKUSCH, I., SPEIDEL, W., STEINER, A., & THIELE, J. (Hrsg.): Die Schmetterlinge Baden-Württembergs. Band 3: Nachtfalter I. Ulmer; Stuttgart.
- HOVESTADT, T., RÖSER, J., & MÜHLENBERG, M. (1991): Flächenbedarf von Tierpopulationen als Kriterium für Maßnahmen des Biotopschutzes und als Datenbasis zur Beurteilung von Eingriffen in Natur und Landschaft. Berichte aus der ökologischen Forschung 1, Forschungszentrum Jülich.
- KAULE, G. (1986): Arten- und Biotopschutz. Ulmer Verlag; Stuttgart.
- KIMURA, M., & WEISS, G. H. (1964): The stepping stone model of population structure and the decrease of genetic correlation with distance. Genetics 49: 561-576.
- KISSLING, S. (2007): Trockenrasenverbund in der Region Hegau-Randen-Klettgau. Treffpunkt Biologische Vielfalt 7. S. 171-176 in: BUNDESAMT FÜR NATURSCHUTZ (Hrsg.): Interdisziplinärer Forschungsaustausch im Rahmen des Übereinkommens über die biologische Vielfalt. BfN-Skripten 207; Bonn, Bad-Godesberg.

- KREUSEL, B. (1999): Dispersionsdynamik von Widderchen zwischen verinselten Kalkmagerrasen in Süddeutschland unter besonderer Berücksichtigung von Naturschutzaspekten. *Natur und Landschaft* 74: 255-265.
- KREUSEL, B., & BÖHMER, J. (1998): Populations-ökologische Untersuchungen an Widderchenpopulationen der Schwäbischen Alb bei Blaubauern (Lepidoptera: Zygaenidae). *Nachrichten des Entomologischen Vereins Apollo*, N. F. 18: 341-372.
- KUDRNA, O. (1986). Aspects of the conservation of butterfly in Europe. Pp. 287-309 in: KUDRNA, O. (ed.): *The Butterflies of Europe*, vol. 8. Aula Verlag; Wiesbaden.
- LANDSCHAFTSSTATION DIEMEL-WESER-EGGE e.V. (1999): Beweidungskonzept "Kalktriften bei Willebadessen". Unveröffentlichtes Gutachten.
- LECHNER, R. (1997): Kalk-Halbtrockenrasen. S. 84-95 in: LÖBF (Hrsg.): *Praxishandbuch Schmetterlingsschutz*. LÖBF Reihe Artenschutz 1. Landwirtschaftsverlag; Münster.
- LEVINS, R. (1970): Extinction. Pp. 75-107 in: GERSTENHABER, M. (ed.): *Some mathematical questions in biology*. American Mathematical Society. Providence; Rhode Island.
- LÜTTMANN, J. (1987): Verteilung von Widderchen-Populationen (*Procis sticticus* L., *Zygaena filipendulae* L., *Zygaena meliloti* Esper) in einem Lebensraummosaik. *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie* 15: 359-364.
- MAIXNER, B., & WIPKING, W. (1985): 3. Fortsetzung Zygaenidae FABRICIUS (1775). S. 104-210 in: KINKLER, H., LÖSER, H.S. & SWOBODA, G. (Hrsg.): *Die geographische Verbreitung der Großschmetterlinge (Insecta, Lepidoptera) in Nordrhein-Westfalen, Westhesen und im nördlichen Teil von Rheinland-Pfalz – Fundortlisten und Verbreitungskarten*. Mitteilungen der Arbeitsgemeinschaft rheinisch-westfälischer Lepidopterologen 4: 103-210.
- MENÉNDEZ, R., GUTIÉRREZ, D., & THOMAS, C. (2002): Migration and allee effects in the six-spot burnet moth *Zygaena filipendulae*. *Ecological Entomology* 27, 317-325.
- MINISTERIUM FÜR UMWELT UND NATURSCHUTZ, LANDWIRTSCHAFT UND VERBRAUCHERSCHUTZ DES LANDES NORDRHEIN-WESTFALEN (2002): www.natura2000.munlv.nrw.de/gebiete/
- MOILANEN, A. (1998): Patch occupancy models of metapopulation dynamics: efficient parameter estimation using statistically implicit inference. *Ecology* 80: 1031-1143.
- MOILANEN, A., & NIEMINEN, M. (2002): Simple connectivity measures in spatial ecology. *Ecology* 83: 1131-1145.
- MORRIS, W., DOAK, D., GROOM, M., KAREIVA, P., FIEBERG, J., GERBER, L., MURPHY, P., & THOMSON, D. (1999): *A practical handbook for population viability analysis*. The Nature Conservancy; Washington DC.
- MÜLLER-TAPPE, S. (1986): Untersuchungen zur geographischen Differenzierung des genetischen Polymorphismus bei *Zygaena carniolica* (Scopoli, 1763). Staatsexamensarbeit, Universität Bielefeld. Unveröffentlicht.
- NAUMANN, C. M., FEIST, R., RICHTER, G., & WEBER, U. (1984): Verbreitungsatlas der Gattung *Zygaena* FABRICIUS, 1775 (Lepidoptera, Zygaenidae). *Theses Zoologicae* 5. Cramer; Braunschweig.
- NAUMANN, C.M., HILLE, A., & MÜLLER-TAPPE, S. (1987): Rahmenbedingungen für die Erhaltung und Entwicklung von Populationen bedrohter Lepidopteren. *Forschungsbericht* (2. korrigierte Fassung), Universität Bielefeld. Unveröffentlicht.
- NAUMANN, C.M., TARMANN, G.M., & TREMEWAN, W.G. (1999): *The Western Palearctic Zygaenidae* (Lepidoptera). Apollo Books; Stenstrup.
- NEI, M. (1987): *Molecular evolutionary genetics*. Columbia University Press; New York.
- NUTT, J. (1986): Ausbreitung der Widderchen (Lep., Zygaenidae) an der Umgehungsstraße bei Bonenburg (Kreis Höxter). *Mitteilungen der Arbeitsgemeinschaft ostwestfälisch-lippischer Entomologen* 3: 105-108.
- ÖCKINGER, F. (2008): Distribution of burnet moths (*Zygaena* spp.) in relation to larval and adult resources on two spatial scales. *Insect Conservation and Diversity* 1, 48-54.
- OVASKAINEN, O., & HANSKI, I. (2004): Metapopulation dynamics in highly fragmented landscapes. Pp. 73-104 in: HANSKI, I. & GAGGIOTTI, O. (eds): *Ecology, genetics, and evolution in metapopulations*, Elsevier Academic Press; Amsterdam.
- PROJEKTGRUPPE HALBTROCKENRASEN DER UNIVERSITÄT-GESAMTHOCHSCHULE PADERBORN, ABTEILUNG HÖXTER (1991): Kalkmagerrasen – mehr als ein kulturhistorisches Erbe. *Artenschutzreport* 1: 27-29.

- RAVENCROFT, N.O.M., & YOUNG, M.R. (1996): Habitat specificity, restricted range and metapopulation persistence of the slender scotch burnet moth *Zygaena loti* in western Scotland. *Journal of Applied Ecology* 33: 993-1000.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. (2008): A language and environment for statistical computing. *Libraries adegenet* (JOMBART 2007), hierfstat (GOUDET 2004), metapop (OKSANEN 2004), popbio (STUBBEN & MILLIGAN 2007), rmeta-sim (STRAND & NIEHAUS 2004). R Foundation for Statistical Computing, Munich, Germany. <http://www.R-project.org/index.htm>
- RETZLAFF, H. (1972): Zur Einwanderung und Ausbreitung von *Agrumenia carniolica modesta* Burgeff (Lep. Zygygaenidae) im südöstlichen Weserbergland. *Mitteilungen der Arbeitsgemeinschaft ostwestfälisch-lippischer Entomologen* 2: 1-7.
- RETZLAFF, H. (1975): Die Schmetterlinge von Ostwestfalen-Lippe und einigen angrenzenden Gebieten Hessens und Niedersachsens (Weserbergland, südöstliches westfälisches Tiefland und östliche Westfälische Bucht). *Bericht des Naturwissenschaftlichen Vereins Bielefeld* 22: 199-344.
- RETZLAFF, H. (1987): Heide- und Moorpflege-maßnahmen unter besonderer Berücksichtigung der Schmetterlingsfauna und ausgewählter anderer Insekten. *Mitteilungen der Arbeitsgemeinschaft ostwestfälisch-lippischer Entomologen* 4 (38): 1-16.
- SCHMELLER, D., VEITH, M., & SEITZ, A. (1996): Genflussschätzungen und deren Aussagekraft, dargestellt am Beispiel der Westlichen Beißschrecke *Platycleis albopunctata* (Goeze, 1778). *Articula* 11: 1-10.
- SEITZLE, J. (1998): Metapopulationsanalyse auf Rasterdatenbasis: Möglichkeiten des Modelleinsatzes und der Ergebnisumsetzung im Landschaftsmaßstab am Beispiel von Tagfaltern. Teubner Verlag; Stuttgart, Leipzig.
- SEITZLE, J., HENLE, K., & BENDER, C. (1996a): Metapopulationen und Biotopverbund: Theorie und Praxis am Beispiel von Schmetterlingen und Reptilien. *Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz* 5: 187-206.
- SEITZLE, J., MARGULES, P., POSCHLOD, P. & HENLE, K. (1996b): Species survival in fragmented landscapes. Kluwer; Dordrecht.
- SMOLIS, M. (1984): Faunistisch-ökologische Untersuchungen an tagfliegenden Schmetterlingen unter besonderer Berücksichtigung der Widderchen (Lepidoptera, Zygaenidae) im geplanten Naturschutzgebiet Räuschenberg bei Brenkhausen (Kreis Höxter). Diplomarbeit Universität/Gesamthochschule Paderborn, Abteilung Höxter. Unveröffentlicht.
- SMOLIS, M., & GERKEN, H. (1987): Zur Frage der Populationsgröße und der intra-popularen Mobilität von tagfliegenden Schmetterlingen, untersucht am Beispiel der Zygaenidenarten (Lepidoptera: Zygaenidae) eines Halbtrockenrasens. *Decheniana* (Bonn) 140: 102-117.
- SOUTHWOOD, T.R.E., & HENDERSON, P.E. (2000): *Ecological methods*. 3rd edition. Blackwell Sciences Ltd; Oxford.
- THOMAS, J.A. (1983): A quick method for estimating butterfly numbers during surveys. *Biological Conservation* 27: 195-211.
- THOMAS, C.D. (2000): Dispersal and extinction in fragmented landscapes. *Proceedings of the Royal Society of London B* 267: 139-145.
- TRAUTNER, J. (2000): Naturschutzfachliche Bewertung mit wirbellosen Tierarten. S. 33-55 in: KURZ, H., & HAACK, A. (Hrsg.): Aktuelle Bewertungssysteme in der naturschutzfachlichen Planung. VSÖ-Publikationen 4; Hamburg.
- VAN SWAAY, C.A.M. (2002): The importance of calcareous grasslands for butterflies in Europe. *Biological Conservation* 104: 315-318.
- VAN SWAAY, C.A.M. & WARREN, M.S. (1999): *Red Data Book of European butterflies*. Nature and Environment No. 99. Council of Europe Publishing; Strasbourg Cedex, France.
- VAN SWAAY, C.A.M., & WARREN, M.S. (2006): Prime Butterfly Areas of Europe: an initial selection of priority sites for conservation. *Journal of Insect Conservation* 10: 5-11.
- VOITH VON VOITHENBERG, E. (2006): Sachstand zu Großschutzprojekten in Ostwestfalen-Lippe. *Heimatpflege in Westfalen*. Westfälischer Heimatbund Münster 19: 1-8.
- WAGNER, W. (1999): *Biozöologische Untersuchungen an sieben Halbtrockenrasenkomplexen im Raum Heidenheim (Baden-Württemberg: Ostalbkreis)*. Universität Ulm, Diplomarbeit. Unveröffentlicht.
- WAGNER, W. (2002): *Einnischungsmechanismen bei Rotwidderchen (Lepidoptera: Zygaenidae) auf Kalkmagerrasen der Schwäbischen Alb (Baden-Württemberg)*. Dissertation; Universität Ulm.

- WALLISDEVRIES, M.F., POSCHLOD, P., & WILLEMS, J. H. (2002): Challenges for the conservation of calcareous grasslands in northwestern Europe: integrating the requirements of flora and fauna. *Biological Conservation* 104: 265-273.
- WEIR, B.S. (1996): Genetic data analysis II. Second edition. Sinauer Press; San Francisco.
- WIENS, J. A. (2001): The landscape context of dispersal. Pp. 96-109 in: CLOBERT, E. D. J., DHONDT, A. A., & NICHOLS, J. D. (eds.): Dispersal. Oxford University Press; New York.
- WIPKING, W. (1990): Facultative and obligatory diapause responses in three species of burnet moths: a characterization of life-cycle phenologies by field observations and laboratory experiments. Pp. 229-241 in: GILBERT, F. (ed.): Insect life cycles: Genetics, evolution and coordination. Springer Verlag; Berlin, Heidelberg.
- WIPKING, W., & KURTZ, J. (2000): Genetic variability in the diapause response of the burnet moth *Zygaena trifolii* (Lepidoptera: Zygaenidae). *Journal of Insect Physiology* 46: 127-134.
- WRIGHT, S. (1978): Evolution and the genetics of populations. Vol. 4. Variability within and among natural populations. The University of Chicago Press; Chicago.
- ZIEGLER, J. (2008): Das Krainer Widderchen *Zygaena carniolica*. Insekt des Jahres 2008, Deutschland und Österreich. Flyer - Insekt des Jahres. Deutsches Entomologisches Institut ZALF e.V.; Müncheberg.
- ZUB, P. (1996): Die Widderchen Hessens. Ökologie, Faunistik und Bestandsentwicklung. (Insecta, Lepidoptera: Zygaenidae). *Mitteilungen des Internationalen Entomologischen Vereins, Frankfurt a. M., Supplement 4: 1-120.*

Axel Hille

M. A. R. C. O. Institut für Klinische
Forschung und Statistik
Moskauer Straße 25
D-40227 Düsseldorf
axel.hille@gmx.net

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Entomologie heute](#)

Jahr/Year: 2009

Band/Volume: [21](#)

Autor(en)/Author(s): Hille Axel

Artikel/Article: [Populationsbiologische Gefährdungsanalyse des Esparsetten-Widderchens \(*Zygaena carniolica*\) – Überleben in einem Landschaftsmosaik im Weserbergland \(Nordrhein-Westfalen\) und Diemeltal \(Hessen\). Population Viability Analysis of *Zygaena carniolica* \(Blood Droplet Burnet-moth\) – Surviving in a Landscape Mosaic of Semi-natural Dry Grassland in the Weserbergland \(Nordrhein-W 151-182](#)