Entomologie heute 24 (2012): 3-20

Zum Faunenwandel in Nordeuropa am Beispiel der Schmetterlinge – Lebensraumveränderungen, „Klimawandel“ oder mangelndes Wissen?

Recent Faunistic Changes in Northern Europe Shown for Lepidoptera – Shifting Habitats, “Climatic Change” or Lacking Knowledge?

Hartmut Roweck

Zusammenfassung: Eine Auswertung der Roten Listen des skandinavischen Raums belegt auch für den vergleichsweise dünn besiedelten Norden den Landnutzungswandel als Hauptverursacher für den derzeitigen Artenrückgang. Dieser hat bereits großräumig zu monotonen Forsten, als Folge von Entwässerungen zu Mineralisierungsprozessen in vielen Mooren sowie regional zu strukturarmen Agrarlandschaften geführt. Ferner begünstigen äolische N-Einträge kulturfolgende Arten zu Lasten oft konkurrenzschwacher Spezialisten in Fauna und Flora. Auffallende Ausnahmen bilden hier die Organismengemeinschaften Phosphor-limitierter Kalklandschaften und militärischer Übungsgelände in landwirtschaftlichen Ungunsträumen. Zu erwartende temperaturbedingte Effekte im Kontext klimatischer Veränderungen (insbesondere Lebenszyklus und Arealdynamik der Arten betreffend) werden an Beispielen vor allem anhand der (Mikro)Lepidopteren-Fauna diskutiert.

Schlüsselwörter: Biodiversität, Nordeuropa, Lepidoptera

Summary: An evaluation of north European Red Lists of Endangered Species indicates changing land use systems as main cause for the recent decline of species, even in the sparsely populated northern countries. These changes led to monotonous forests, drained peat bogs with ongoing mineralization processes on a large-scale as well as an increase of agrarian landscapes lacking structuring elements. Additionally, aeolian N-depositions favour wide spread synanthropic plant and animal species, on the expense of specialized species, which are often week competitors. Communities of phosphorous limited lime stone sites as well as military training areas not in contact with (or surrounded by) intensive land use are remarkable exceptions. Expected effects of climatic change related to temperature (notably concerning species’ life histories and distribution) are discussed. Microlepidoptera mentioned in the text are pictured in colour.

Keywords: biodiversity, northern Europe, Lepidoptera

1. Einleitung

Die Vorstellung, die vergleichsweise dünn besiedelten nordeuropäischen Länder mit ihrem Gewässerreichtum und hohen Waldanteilen wären von den Folgen des modernen Landnutzungswandels für Fauna und Flora noch weitgehend verschont geblieben, ist aus mitteleuropäischer Perspektive zwar verbreitet, aber längst nicht mehr zutreffend. Außerhalb von Schutzgebieten sind beispielsweise Naturwälder nur noch kleinflächig, zumeist an schwer nutzbaren Sonderstandorten zu finden, und selbst im hohen Norden Skandinaviens fällt es schwer, Moorkomplexe ohne die Reste (und Folgen) früherer Melioration zu finden. Schließlich haben sowohl die Wettbewerbsbedingungen globalisierter Agrarmärkte als auch der EU-Beitritt von Finnland und Schweden 1995 bereits regional

zu ausgesprochen strukturarmen Agrarlandschaften geführt.

Auf die hier ebenfalls zu behandelnden Folgen des klimatischen Wandels für die frei lebenden Organismen konnte, dank eines dichten Beobachternetzes in den nordeuropäischen Ländern (allen voran in Großbritannien), schon früh mit konkreten Beispielen hingewiesen werden. Als Datenquellen für diesen Beitrag dienen:

1. Die Roten Listen der betroffenen Länder (GÄRDENFORS 2010; KÅLÅS et al. 2010; RASSI et al. 2010). Diese mittlerweile in einem fünfjährigen Turnus fortgeschriebenen Verzeichnisse enthalten in ihren auswertenden Teilen oft ausführliche Angaben zu den anzunehmenden Ursachen der dokumentierten Veränderungen in den Lebensgemeinschaften und geben zugleich Hinweise auf Wissenslücken, insbesondere bei bislang nur wenig beachteten Organismengruppen.
2. Viele Fachveröffentlichungen zum Thema „Klimawandel", die in den letzten ca. 15 Jahren erschienen sind, was wenig verwundert, wenn man die derzeitigen Förderrichtlinien der Geldgeber im Bereich Umweltforschung studiert (DBU, UBA, EU-Förderprogramme).
3. Die umfangreiche faunistische Literatur unserer nordeuropäischen Nachbarn – aktuelle Faunenlisten, aber auch solche aus weiter zurückliegenden Zeiträumen, die sich als Grundlage für Vergleiche anbieten (LARSEN 1916; LIENIG 1846; NOLCKEN 1870; NORDSTRÖM et al. 1969; PALM 1982, 1986, 1989 u. a.)

Bei Letzterem fällt auf, dass Meldungen über Neufunde grundsätzlich einen größeren Raum in der faunistischen Literatur einnehmen als die viel schwieriger zu erstellenden Verlustbilanzen. Wie will man auch glaubhaft belegen, dass eine Art in einem Bezugsraum tatsächlich verschollen oder gar „ausgestorben" ist. Aber selbst wenn alte Datensätze vorliegen, bleibt die Gefahr von Fehleinschätzungen, wenn aus nur wenigen (im Extremfall zwei) Referenzzeitpunkten ein Trend abgeleitet werden soll, insbesondere bei Arten mit langjährigen Populationsschwankungen. Ließen sich Arealveränderungen auf einer sehr langen Zeitschiene betrachten, würden wir eine Art „Pulsieren", eine fast amöbenartige Veränderung ihrer Ränder erkennen – recht dynamisch bei den Generalisten und eher zurückhaltend bei vielen Spezialisten –, aber auf jeden Fall fiele auf, dass sie beständiger Veränderung unterliegen. Die Gefahr, bei der Interpretation solcher Veränderungen Opfer von Analogieschlüssen zu werden, ist groß, weil eben viele Ursachen für diese Dynamik verantwortlich sein können. Allerdings ist die Fülle der Freiland- und Laborbefunde mittlerweile so groß, dass, zumindest für einen Teil der zuwandernden südlichen und südöstlichen Arten, ein unmittelbarer Zusammenhang zwischen ihrem Auftreten und wärmeren Sommern, milderen Wintern und verlängerten Vegetationsperioden wohl nicht mehr bestritten werden kann (SPARKS et al. 2005; GONZÁLEZ-MEGÍAS et al. 2008; PERSSON 2009; FRONZEK et al. 2012).

2. Tiefgreifender Wandel der Wälder

Die Themen Lebensraumveränderungen und Klimawandel sind so eng miteinander verknüpft, dass bei vielen Arten eine getrennte Behandlung wenig sinnvoll erscheint.

Vergleicht man unsere mitteleuropäischen Kulturlandschaften mit denen im hohen Norden, so trifft man, selbst vor Ort, nicht selten auf die Sichtweise, dort würden auch heute noch großräumig weitgehend naturnahe Ökosysteme das Landschaftsbild bestimmen. Dem ist aber leider bereits seit Jahrzehnten nicht mehr so, wie sich am Beispiel der Wälder deutlich bei einem „virtuellen Rundflug" mit Hilfe von Internet-Luftbildern (z. B. Google maps) erkennen lässt. Erhebliche Teile der borealen Waldflächen unterliegen einer forstlichen Nutzung, die

mit intensivem Maschineneinsatz und Kahlschlagtechnik heute selbst vor den wenigen Resten historisch alter Waldbestände nicht Halt macht. Folglich stehen Quellbiotope für die waldgebundene Biodiversität ebenso auf den Verlustlisten wie anspruchsvolle Zeigerarten solcher Systeme. Dass gerade in den nordeuropäischen Ländern (unter Einschluss Großbritanniens) ein Großteil unseres Wissens über solche Indikatorarten erforscht und deutlich früher als im mitteleuropäischen Raum publiziert wurde (Literatur bei NITARE 2006; ROWECK 2010), hat den Rückgang solcher Quellbiotope leider kaum bis gar nicht aufhalten können.

Als nur ein markantes Beispiel seien der Eulenfalter *Victrix umovii* und seine Hauptnahrungspflanze, die Flechte *Alectoria sarmentosa*, genannt. Letztere gilt seit langem als Signalart für Wälder mit einer langen Bestockungskontinuität. Beide Arten verlassen derzeit großräumig den Norden dort, wo die alten borealen Nadelwälder monotonen Nadelholzplantagen weichen. Quellbiotope mit einer langen, ungestörten Entwicklung fehlen heute bereits über weite Strecken, und wo Monokulturen lückenlos aneinander schließen ist anzunehmen, dass sie zusätzlich Ausbreitungsbarrieren für viele weniger mobile Arten aus den unterschiedlichsten Organismengruppen darstellen.

VIIDALEPP & MIKKOLA (2007) berichten über Arealverschiebungen borealer Arten im südlichen Finnland und in den baltischen Ländern. Neben einem „Umzug nach Norden" konnte für ein ganzes Set von Arten ein deutlicher regionaler Rückgang belegt werden. Die Hauptverlierer können zwei Standortkomplexen zugeordnet werden: Zum einen sind es auch hier die historisch alten Waldstandorte und zum anderen Hoch- und Niedermoore mit weitgehend ungestörtem Wasser- und Nährstoffhaushalt.

Als Beispiele für die erste Gruppe seien aus dieser Studie *Xanthorhoe annotinata*, *Entephria caesiata*, *Macaria loricaria*, *Chloroclysta miata*, *Malacodea regelaria*, *Rheumaptera subhastata* und *Eupithecia gelidata* genannt, wobei die drei Erstgenannten erst in jüngster Vergangenheit regional deutliche Bestandesverluste erfahren. *Xanthorhoe annotinata* mag als typisches Beispiel für so eine Verliererart gelten. Sie lebt in meist nur kleinen Populationen und mit einer vergleichsweise kurzen Flugzeit (Ende Mai / Anfang Juni) in feuchten Kiefernwäldern und an Moorrändern mit Beständen von Blaubeeren (*Vaccinium myrtillus*), und soweit wir wissen, reagieren die Larven empfindlich auf Änderungen im Wasserhaushalt. Ein breiteres Spektrum an Lebensräumen besiedelt *Rheumaptera subhastata*, für die große Populationsschwankungen belegt sind. Im hohen Norden noch einer der häufigen Spanner, schmelzen derzeit die Bestände weiter südlich vielerorts fast restlos zusammen.

Der Spanner *Malacodea regelaria* besiedelt dichte, sehr oft historisch alte Fichtenwälder. Sein Nachweis verlangt einiges an Geduld, zumal die Tiere den Kronenraum nur zögerlich verlassen und auf Anhieb habituell *Trichopteryx carpinata* ähneln; sie fliegen allerdings gemächlicher und jahreszeitlich meist etwas früher. Der kürzlich verstorbene Senior der nordischen Schmetterlingskunde INGVAR SVENSSON verbrachte in seinen letzten 30 Lebensjahren jedes Frühjahr einige Tage in einem Reservat in Schonen auf der erfolglosen Suche nach dieser dort früher nachgewiesenen Art. Fragt man nach den anzunehmenden Ursachen für ihren Rückgang, sehen viele Entomologen auch bei dieser Art einen Zusammenhang mit den zunehmend milden Wintern, aber niemand weiß es genau.

Immerhin fällt auf, dass mehrere Arten mit brachypteren Weibchen (wie *Malacodea regelaria*, *Macaria loricaria* oder *Lycia lapponaria*) nicht selten nach dem ersten kalten Winter wieder an Orten notiert werden, an denen sie früher regelmäßig vorkamen, zwischenzeitlich aber nicht nachweisbar waren. Als Beispiel aus der Gruppe der Wickler sei *Epinotia gimmerthaliana* genannt (s. Abb. 1.10); früher in weiten Teilen des Nordens als „nicht selten" angesehen, nahm die Art vor allem

in den baltischen Staaten seit Beginn der 1990er Jahre drastisch ab, tauchte aber nach dem Extremwinter 2009/10 dort sowie im südlichen Norwegen wieder in Anzahl auf. Verlängerte Diapausen, die ein Überliegen sehr kurzer Klimaschwankungen erlauben, sind für viele nordisch-alpine Arten eine vorteilhafte Strategie; leider mangelt es bezüglich vieler Arten an harten Daten. Auf gesicherte Beispiele für das Thema Diapause wird im Folgenden im Zusammenhang mit zu erwartenden temperaturbedingten Anpassungen noch eingegangen.

3. Tiefgreifender Wandel der Moore

Sieht man von Verlandungsniedermooren im Randbereich stehender Gewässer und kleinflächigen Hoch- und Übergangsmooren ab, so verläuft die Suche nach größeren ungestörten Moorkomplexen heute oft ebenso erfolglos wie die nach Urwäldern i. e. S.

Diese Aussage mag überraschen, erlebt der Nordlandreisende doch ein großräumiges Mosaik aus Wäldern (Forsten) und mit Sumpf- und Moorpflanzen überzogenen abflusslosen Senken. Selbst auf den zweiten Blick nicht immer auf Anhieb zu entdecken ist der Umstand, dass praktisch alle Torflagerstätten Spuren früherer Nutzungen bzw. Nutzungsversuche zeigen. Im nacheiszeitlich sehr steinigen Skandinavien konzentrierte sich der Landbau außerhalb der Küsten praktisch von Anfang an auf entwässerbare Torflagerstätten und Seeufer. Bei genauerem Hinsehen, z. B. bei Luftbildauswertungen, fallen gradlinig verlaufende Reste ehemaliger Grabensysteme oder, aus jüngerer Zeit, Gebäudereste zur damaligen Bergung von Heu und Streu auf. Diese Nutzungen sind vor allem in dünn besiedelten Gebieten fast überall längst wieder aufgegeben und die Moore befinden sich hier zumeist in einer ungelenkten Entwicklung. Allerdings bleiben die Folgen der Mineralisierungsschübe durch die stattgefundenen Entwässerungen oft noch nach Jahrhunderten sichtbar. So sind z. B. viele Trollblumenwiesen im nördlichen Skandinavien Zeugen früherer Kultivierungsversuche in Niedermooren. Der augenfällige, z. T. noch immer großflächig stattfindende Abbau von Torf in Hochmooren, insbesondere für gärtnerische Zwecke, ist also nicht allein für den Rückgang der Lebensgemeinschaften ungestörter Moorreste verantwortlich, so widersinnig gerade diese, den sich selbst verstärkenden Prozess der Klimaerwärmung enorm beschleunigende Nutzungsform uns heute auch erscheinen mag.

Die Studie von VIIDALEPP & MIKKOLA (2007) nennt beispielhaft einige Opfer dieser anthropogenen Lebensraumveränderungen in Mooren unter den Tagfaltern: So kam *Boloria freija* in den 1930er Jahren in baltischen Mooren noch in individuenreichen Populationen vor und ist heute dort vielerorts nicht mehr auffindbar. Noch deutlicher ist der Rückgang bei *Boloria frigga*, die im betrachteten Gebiet heute nur noch in wenigen ungestörten Moorkomplexen zu finden ist.

4. Düstere Zukunftsperspektiven für nordische Arten

Der Climatic Risk Atlas of European Butterflies (SETTELE et al. 2010) zeigt als „klimatische Nischen" Landschaftsräume, die aufgrund klimatischer Gegebenheiten für eine Besiedlung durch bestimmte Arten potenziell geeignet sind. Unterlegt man die Daten einer mittleren Szenarienrechnung, die von einem allmählichen Temperaturanstieg auf 3,1 °C bis 2080 ausgeht, so sind die Zukunftsperspektiven der genannten Tagfalter nicht besonders vielversprechend: Bei *Boloria frigga* gehen deutlich mehr Nischenräume verloren als potenziell neu hinzukommen. Die Falter fliegen zwar auch auf nassen Fjällheiden, hauptsächlich aber in offenen *Sphagnum*-Mooren mit ungestörtem Wasserhaushalt. Hier ist ein Fortbestand überlebensfähiger Populationen ohne

einen Biotopwechsel schwer vorstellbar. Noch drastischer könnte der Bestandes-Rückgang bei der schon sehr zeitig im Jahr fliegenden *Boloria freija* verlaufen, für die ein Ausweichen in Ersatzlebensräume als unwahrscheinlich angenommen wird.

In vielen Fällen fügen sich die bekannten Fundorte in den Rahmen der „aktuellen klimatischen Nische" und zeigen damit zugleich, wie gut das Modell solche Nischenräume wiedergeben kann. Das Verhältnis von Räumen, die im Zuge der klimatischen Änderungen wahrscheinlich verloren gehen, zu solchen, die potenziell für eine Neubesiedlung geeignet scheinen, ist allerdings selbst bei weniger anspruchsvollen Arten kaum ausgeglichen, d. h. Lebensraumverluste dominieren das anzunehmende Geschehen. Bei *Oeneis jutta* wird ein Ausweichen in höhere Lagen noch unterstellt, in Grenzen ebenfalls auch bei *Erebia embla* (Settele et al. 2010).

Hier ist allerdings festzuhalten, dass für hochmontane und alpine Arten ein „Ausweichen nach oben" nur begrenzt möglich ist und sich viele arktisch-alpine Lebensraumtypen unter veränderten Klimabedingungen quasi auflösen (Franco et al. 2006). Was die erwähnten Modellierungen ebenfalls deutlich zeigen, ist ein allmähliches Verschieben der globalen Vegetationsgürtel, z. B. ein deutlicher Wandel der boreo-nemoralen Übergangszone hin zu Klimabedingungen des Atlantikums, während submediterrane Klimaverhältnisse möglicherweise bis 2080 den Südrand der Norddeutschen Tiefebene erreichen. Dabei darf nicht vergessen werden, dass sich hier nicht einfach „ein wenig die Klimazonen verschieben", sondern dass unter dem Regime der heutigen äolischen Stickstofffrachten jede derartige Veränderung mit einem Wandel verbunden ist – ein Wandel, weg von den vielen trophischen Relikten früherer Landnutzungen, den „Hungerkünstlern" unserer Roten Listen, hin zu flexibleren, weniger anspruchsvollen Allerweltsarten.

Dieses Nachwandern braucht außerdem seine Zeit. Ob und gegebenenfalls wann nach dem Einstellen geeigneter klimatischer Rahmenbedingungen Arten des submediterranen Faunenelementes die Südseite des Harzes erreichen werden, hängt von vielen Faktoren ab. Wilson et al. (2007) berichten von einem Langzeit-Monitoring in Zentralspanien, wo das klimabedingte Bergauf-Ausweichen schon heute seine Grenzen findet und die wenigen nachrückenden Generalisten aus dem umgebenden Tiefland diese Verluste nicht mal zahlenmäßig ausgleichen können.

5. Faunenwandel im finnischen Kainuu

Über 1000 Mitglieder zählt die sehr umfangreich Daten sammelnde Lepidopterologische Gesellschaft in Finnland mit über 200 seit den 1990er Jahren regelmäßig betriebenen Lichtfallen des „Nocturnal Moth Monitoring Projects". Die Ergebnisse passen zu denen von Pöyry et al. (2009), die in Zusammenarbeit mit dem Finnischen Meteorologischen Institut die anzunehmende Verschiebung phänologischer Zonen, gemittelt aus 19 unterschiedlichen Modellrechnungen für die kommenden 30 Jahre, vergleichsweise hoch aufgelöst haben. So konnten Itämies et al. (2011) für *Cryptocala chardinyi* eine deutliche Verschiebung des Arealrandes nach Norden nachweisen, für *Dasypolia templi* (beides Eulenfalter) zusätzlich das Zurückweichen vom südlichen Arealrand.

Die Autoren haben für einen Teilbereich, die Provinz Kainuu im Osten Finnlands, die Neunachweise aus 23 Untersuchungsjahren bezogen auf Lebensraumtypen analysiert. Demnach fanden die meisten Veränderungen im Kulturland statt, gefolgt von Laubwäldern und deren Saumbiotopen; als relativ konstant erwiesen sich hingegen Heiden und Xerotherm-Standorte.

6. Große Wissenslücken bei den „Kleinschmetterlingen"

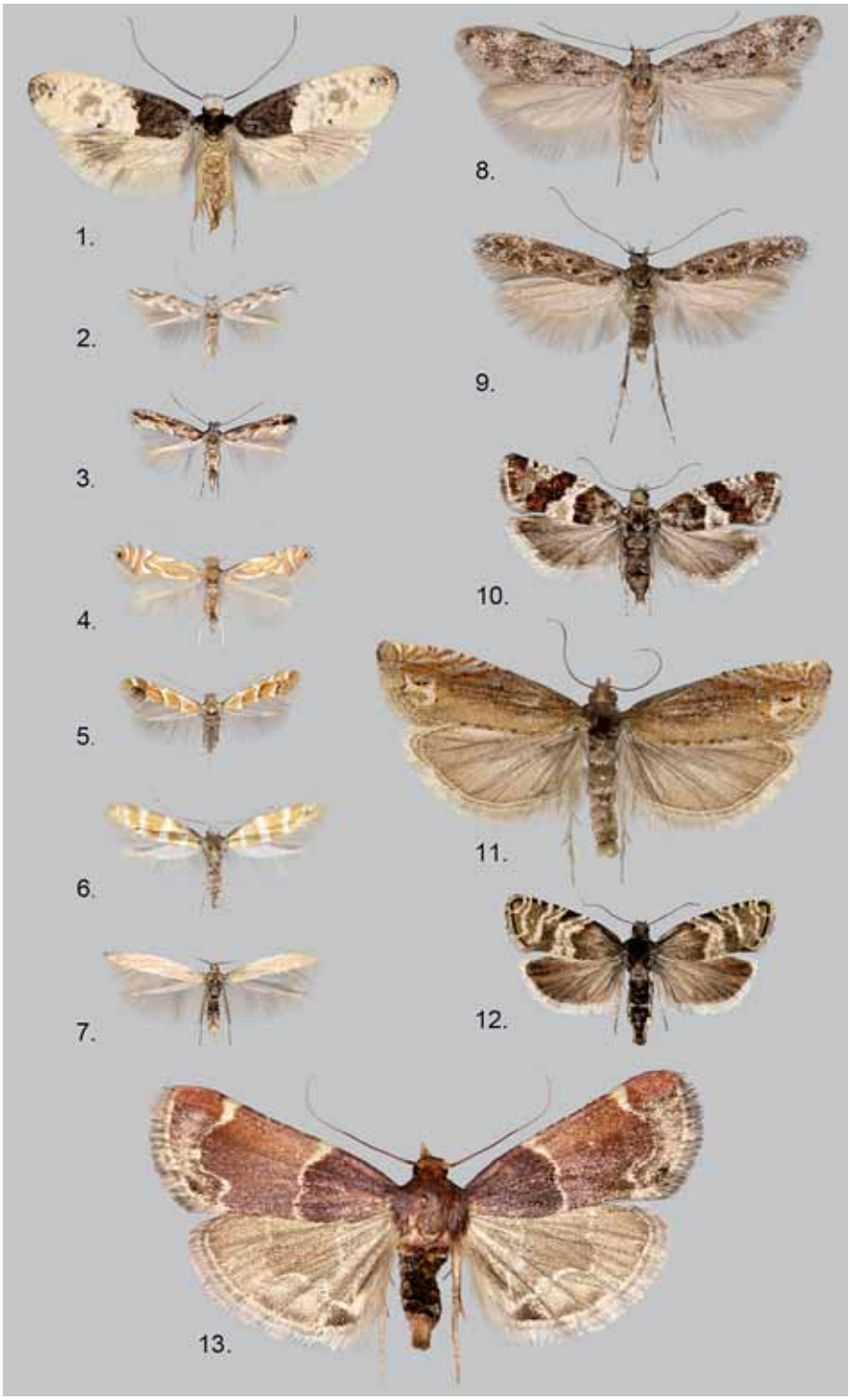
Bei den sogenannten Kleinschmetterlingen ist die Datenlage schon deshalb weniger

solide, weil sich nur vergleichsweise wenige Entomologen mit den hierzu zählenden Artengruppen befassen. Sind unsere Kenntnisse über die Verbreitung und Lebensraumansprüche der Pyraliden (Zünsler) und Tortriciden (Wickler) dank bebilderter Bestimmungsliteratur noch halbwegs befriedigend, sinken die Kenntnisse mit zunehmender Kleinheit der Arten, deren sichere Ansprache, viel häufiger als bei den Großschmetterlingen, eine Präparation der Genitalarmaturen verlangt. Fragt man Experten nach gesicherten Fällen von Kleinschmetterlingen, die sich derzeit im Norden ausbreiten bzw. einen deutlichen Bestandsrückgang zeigen, so fallen ihnen zunächst mehr Zuwanderer als seltener werdende Arten ein. Oft sind es erst die landesweiten Auswertungen der Artenbestände im Rahmen der Aktualisierungen von Faunenlisten, die bei vielen Arten Fragezeichen setzen, deren Vorkommen bislang als gesichert galt. Als Neubürger fallen, dank gezielter Nachsuche, zumeist solche Arten auf, die sich auch in anderen Landschaftsräumen auf dem Vormarsch befinden, z. Zu den Arten mit auffallend rückläufigen Bestandsentwicklungen zählen auch hier einerseits weniger mobile oder vergleichsweise eng eingenischte Arten, andererseits aber auch solche, deren Lebensraumansprüche aus unserer Sicht vielerorts erfüllt sind und wo Gründe für ihr Seltenwerden nicht unmittelbar erkennbar sind. Die Gracillariiden *Phyllonorycter issikii* an Winterlinde und *Phyllonorycter platani* an Platane (Abb. 1.3, 12.4) sind im Siedlungsraum seit einigen Jahren in rascher Ausbreitung begriffen. Das gilt auch für die sich in Pappelblättern entwickelnde *Phyllonorycter comparellus*, die erst seit 2009 über Finnland in den skandinavischen Raum einwandert oder die schon seit 1993 über Schweden zugewanderte Gespinstmotte *Argyresthia trifasciata*, die mittlerweile regional an Beständen von Scheinzypresse, Lebensbaum oder Wacholder im Siedlungsraum in individuenreichen Populationen lebt (Abb. 1.2, 1.6).

Zu einer größeren Gruppe von Arten, die etwa seit den 1960er Jahren fast überall stark zurückgehen bzw. weiträumig nicht mehr auffindbar sind, gehören z. B. der Wickler *Eucosma scorzonerana* und die Palpenmotte *Gnorimoschema streliciella* (Abb. 1.12, 1.9). Kann für den Wickler noch ein regionaler Rückgang seiner Hauptnahrungspflanze, der Schwarzwurzel (*Scorzonera humilis*), angeführt werden, bleibt der Rückgang der Palpenmotte, deren Larven sich am Katzenpfötchen (*Antennaria dioica*) entwickeln, rätselhaft. Ebenso unerklärlich erscheint der Rückgang von *Altenia perspersella* (ebenfalls eine Palpenmotte, s. Abb. 1.8), deren Larven an der Krähenbeere (*Empetrum nigrum*), einer der häufigsten Pflanzen nordischer Zwergstrauchheiden, leben. Die Art wird seit etwa 1990 weiträumig (so aus Lettland) als nicht mehr auffindbar gemeldet.

Schließlich seien noch zwei synanthrop lebende Arten genannt, die trotz reichlich vorhandener Nahrungs- und Lebensraumressourcen auf vielen Verlustlisten des Nordens stehen. Der Zünsler *Pyralis lienigialis* (Abb. 1.13) entwickelt sich vermutlich an Heu, Getreideresten etc., jedenfalls stammen die meisten Funde aus landwirtschaftlichen Gebäuden bzw. aus deren unmittelbarem Umfeld. Seit den 1990er Jahren gilt die Art im Baltikum und Südschweden als sehr selten und ist weiträumig verschollen. Ähnlich steht

Abb. 1: Die im Text erwähnten „Kleinschmetterlinge“ in systematischer Anordnung.
Fig. 1: Microlepidoptera mentioned in the text in systematical order (see above).
1.1 *Trichophaga tapetzella*, 1.2 *Phyllonorycter comparellus*, 1.3 *Phyllonorycter issikii* 1.4 *Phyllonorycter platani*, 1.5 *Cameraria ohridella*, 1.6 *Argyresthia trifasciata*, 1.7 *Coleophora alticolella*, 1.8 *Altenia perspersella*, 1.9 *Gnorimoschema streliciella*, 1.10 *Epinotia gimmerthaliana*, 1.11 *Eucosma scorzonerana*, 1.12 *Cydia strobilella*, 1.13 *Pyralis lienigialis*


1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10.
11.
12.
13.

es um die nördlich von Dänemark in jüngerer Zeit nicht mehr nachgewiesene Tineide *Trichophaga tapetzella* (= „Tapetenmotte"), bei uns häufig in Tierbauten, Gewöllen, Nistkästen und dergleichen (Abb. 1.1), ohne dass sich Veränderungen der Lebensbedingungen konstatieren ließen. Diese wenigen Beispiele mögen illustrieren, wie groß unsere Kenntnislücken bezüglich der spezifischen Lebensraumansprüche sehr vieler Arten noch sind.

7. Landnutzungswandel als Hauptverursacher

Hinweise darauf, was neben den weitgreifenden Veränderungen in Wald- und Moorökosystemen hinter diesem auffallenden Artenwandel stehen mag, ergeben sich aus den Auswertungen der „Roten Listen" des Nordens, für die hier beispielhaft die norwegische herangezogen wird (NORSK RØDLISTE FOR ARTER 2010). Abbildung 2 zeigt den Habitatbezug der in dieser Liste als gefährdet aufgeführten Schmetterlingsarten. Jeweils etwa ¼ der Arten lassen sich den Wäldern, felsigen und alpinen Habitaten, Küsten- und Feuchtbiotopen sowie Acker- und Grünlandflächen im Kulturland zuordnen.

Bezogen auf alle in der Roten Liste Norwegens berücksichtigten Organismengruppen fällt in Abbildung 3 die starke Gewichtung des Faktors „Änderung der Landnutzung" auf. Unterstellt man, dass der Ursachenkomplex „Stoffeinträge" ebenfalls zu einem erheblichen Teil modernen Landnutzungsverfahren zuzuordnen ist, vollzieht sich der Artenwandel, soweit bekannt, selbst im dünn besiedelten Norwegen zu einem erheblichen Teil im Kulturland.

Der Klimafaktor macht sich bezogen auf Norwegen mit seiner enormen Nord-/Süd-Ausdehnung überregional noch wenig bemerkbar; hier dürften regionale Bilanzen zu deutlicheren Ergebnissen ähnlich denen

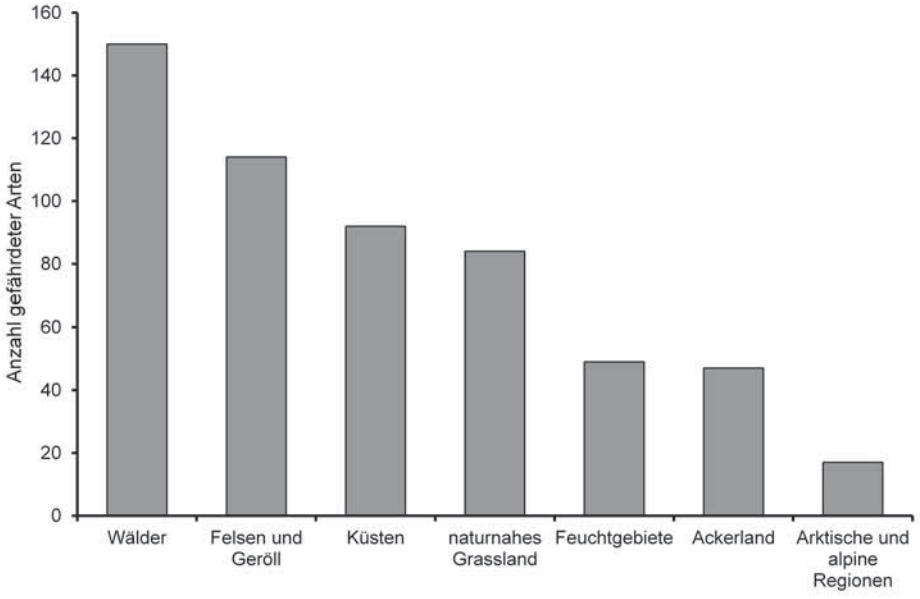


Abb. 2: Verteilung der bedrohten Arten in den Haupthabitattypen der Roten Liste Norwegens (Daten aus KÅLÅS et al. 2010).

Fig. 2: Distribution of threatened species in the main habitate types of the Norwegian Red list for Species (woodland, bedrock and scree, coast, semi-natural grassland, wetland, arable land, arctic and alpine habitats) (KÅLÅS et al. 2010).

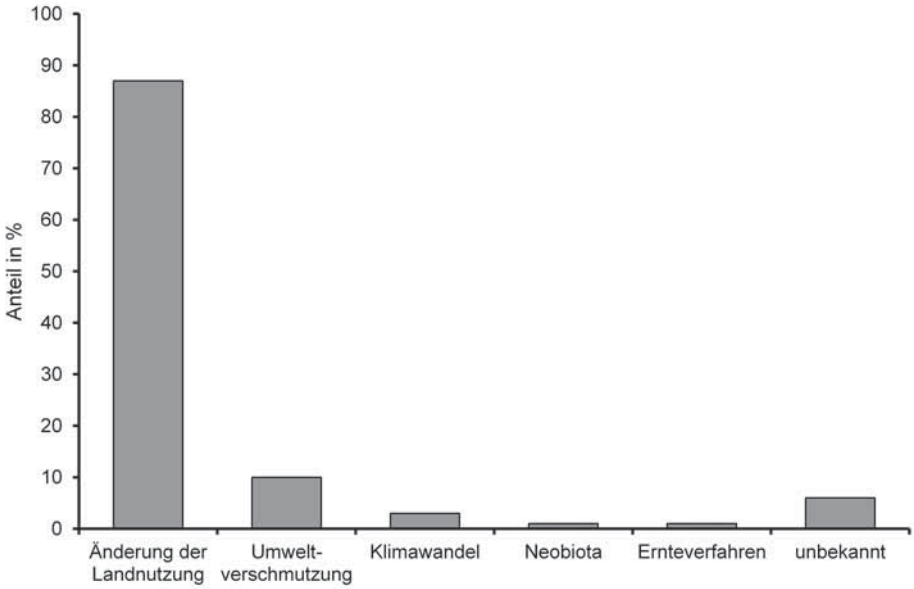


Abb. 3: Hauptfaktoren für den Rückgang der Artenvielfalt in Norwegen, bezogen auf alle in der Roten Liste berücksichtigten Organismengruppen (nach KÅLÅS et al. 2010: Norwegian Red List for Species).
Fig. 3: Major threats assumed to be responsible for the decline of species in Norway in relation to all species considered in the Norwegian Red List for Species (landuse changes, pollution, climatic change, harvesting, alien species, other and unknown reasons) (KÅLÅS et al. 2010).

in Finnland führen. Mit welchem Gewicht dagegen landwirtschaftliche Nutzungsänderungen im Einzelnen am Artenrückgang beteiligt sind, zeigt Abbildung 4. Wie praktisch überall im europäischen Kulturland steht die Aufgabe traditioneller Grünlandnutzungsformen (extensive Beweidung, einschürige Mahd etc.) an vorderster Stelle (s. hierzu auch EKSTAM & FORSHED 1992). Weder die mittlerweile praktisch den ganzen Norden prägende Silagewirtschaft im Grünland noch der Aufsitzrasenmäher im Umfeld nur noch für Freizeitzwecke genutzter ehemaliger Hofstellen können extensive Mahd oder Beweidung so ersetzen, dass die ursprüngliche Artenvielfalt erhalten bleibt. Noch vor wenigen Jahren weit verbreitete Arten magerer Grünlandstandorte wie der Eulenfalter *Hadena confusa* oder der Streifenspanner *Phibalapteryx virgata* zeigen derzeit auch im Norden rückläufige Bestandeszahlen. Nutzungsintensivierungen, äolische Düngung und immer kleiner werdende Flächen sind hier als hauptverantwortlich zu sehen.

8. Konstante Lebensgemeinschaften an P-Mangelstandorten

Allerdings stehen, auch in Nordeuropa, neben den vielen Verlustbilanzen einige wenige Berichte, die eine erstaunliche Konstanz in den Artengarnituren melden. So hat MAGNUS PERSSON 30 Jahre lang in einem Grünlandkomplex am Krankesjön in Südschweden Tagfalter und Widderchen erfasst und findet konstante Verhältnisse, eher sogar eine leichte Zunahme von 35 Arten in den 1980ern auf 38 Arten heute (PERSSON 2010). Dieser Befund scheint zunächst in einem Widerspruch zu zahlreichen anderen Untersuchungen (auch aus dem südschwedischen Umland dieser Studie) zu stehen, die deutlich negative Trends dokumentieren. Es gibt aber auch aus anderen Landschaftsräumen Meldungen über Lokalitäten mit vergleichsweise konstanten Zönosen.

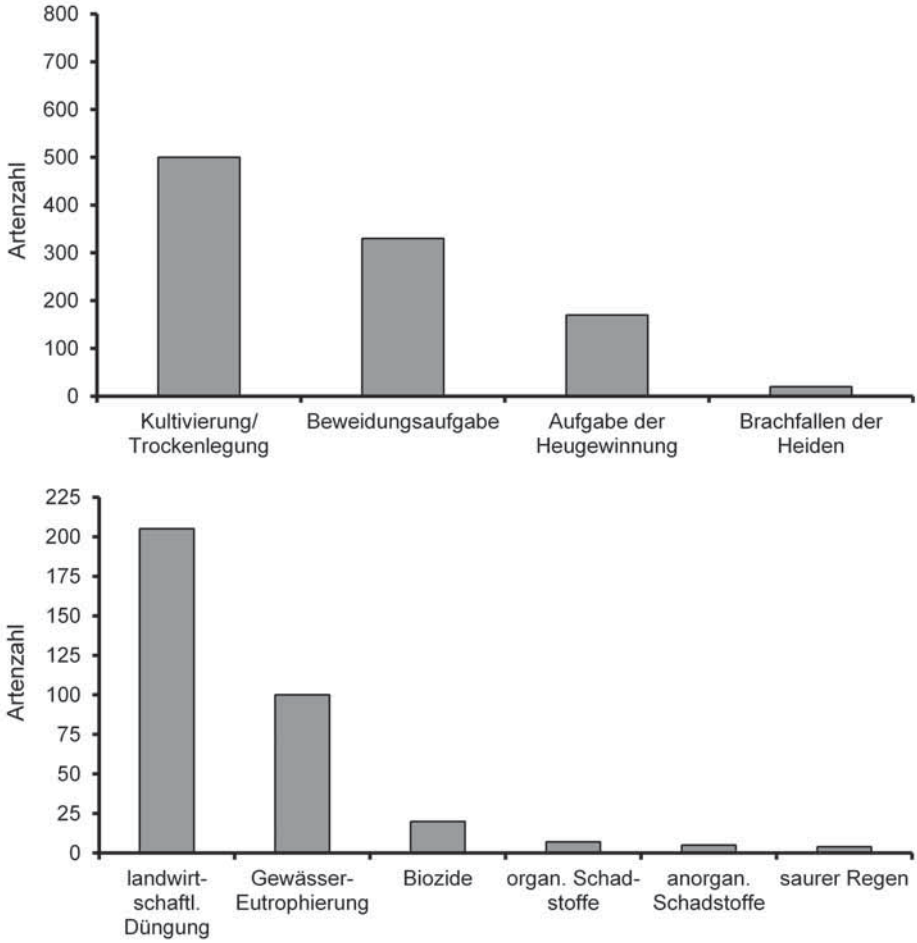


Abb. 4: Einfluss von landwirtschaftlichen Nutzungsänderungen (**oben**) und Schadstoffen (**unten**) auf den Rückgang aller in der Roten Liste Norwegens berücksichtigten Organismengruppen (aus KÅLÅS et al. 2010).

Fig. 4: Changing agriculture (**above:** cultivation / land drainage, discontinued grazing, discontinued haymaking, discontinued burning of heather) and various kinds of pollution (**below:** terrestrial fertilisation, aquatic fertilisation, biocides, organic pollutants, inorganic pollutants, acid precipitation) as responsible factors for the decline of species in Norway (from KÅLÅS et al. 2010).

Einerseits handelt es sich hier (wie am Krankesjön) oft um militärische Übungsgelände mit ausgedehnten Offenlandkomplexen auf sandigen Böden, die eingetragene Nährstoffe zumindest teilweise wieder durch Auswaschung verlieren und die sehr oft seit der Aufgabe landwirtschaftlicher Nutzungen keine P-Düngung mehr erfahren haben. Andererseits gibt es P-Mangelstandorte, auch ohne Militär, in den wenigen Kalksteingebirgen Nordeuropas sowie auf einigen baltischen Inseln. Auch von dort werden, wo immer traditionelle Nutzungen fortbestehen, nur wenig geänderte Lebensgemeinschaften gemeldet, mit einer sehr auffallenden Häufung sonst seltener Tier- und Pflanzenarten.

Pflanzenverfügbaren Stickstoff gibt es heute kostenlos aus der Luft, wenn auch im skandinavischen Raum mit abnehmender

Menge nach Norden, so dass Phosphor in vielen Ökosystemen zum Schlüsselfaktor für die Steuerung des Konkurrenzgeschehens in der Vegetation wird (Wassen et al. 2005). Wird der Phosphor auf kalkreichen Böden als Calciumphosphat gebunden, ist seine Verfügbarkeit stark eingeschränkt und es entsteht Lebensraum für viele konkurrenzschwache Arten, die an überdüngten Kulturbiotopen kaum eine Chance haben, sich gegen schnellwüchsige Allerweltsarten durchzusetzen. Sieht man von solchen, oft nur kleinflächigen Landschaftsräumen mit „trophischen Reliktarten" ab, gilt mittlerweile auch für weite Teile Nordeuropas, dass die modernen Landnutzungssysteme extrem ungünstig für den Fortbestand der Arten- und Lebensraumdiversität sind.

9. Habitatverluste als Folge von Auflagen für Agrarsubventionen

In den alten Mitgliedsstaaten der EU haben wir uns daran gewöhnt, dass sich Agrarsubventionen auf die Nettonutzflächen beziehen. In Schweden (EU-Beitritt 1995) führte allein diese Regelung regional zu einem enormen Strukturverlust im ländlichen Raum. Plötzlich waren maximale Zahlen tolerierbarer Bäume, Hecken und anderer ungenutzter Strukturen im Grünland pro Flächeneinheit vorgeschrieben (ArtDatabanken Sverige http://www.slu.se/). Wer von Fördergeldern abhängt (und wer in der Landwirtschaft tut das nicht?), wurde quasi zu einer „Flurbereinigung" gezwungen, zu einem Landschaftsumbau, dem in manchen Gebieten ein Großteil der alten Bäume weichen musste. Dass die so abgewerteten Strukturen außerhalb des Grünlandes auch in Schweden zum Teil unter Pauschalschutz stehen (Baumreihen, Feldgehölze …), bekräftigt nicht gerade den Eindruck klarer Zielvorstellungen im hoheitlichen Naturschutz: Mal werden die traditionellen Laubwiesen als „Hotspots nordischer Biodiversität" herausgestellt und mit einem strengen Schutzstatus versehen, mal gelten sie als ungepflegtes, im gegenwärtigen Zustand nicht subventionswürdiges Grünland. Ungezählte Kilometer reich strukturierter „Wald-Offenland-Übergangsbereiche" sind so regional durch quasi verordnete Maßnahmen verlorengegangen, weshalb viele an solche Übergänge gebundene Arten gegenüber den Roten Listen von 2005 neu als „potenziell gefährdet" aufgenommen wurden. Zu den Opfern solcher Maßnahmen gehören beispielsweise Kreuzdorn-nutzende Spanner wie *Triphosa dubitata*, oder die *Philereme*-Arten. Nicht, dass kein Kreuzdorn mehr zu finden wäre, aber das den nordischen Kulturraum bislang so prägende, kleinräumige und gradientenreiche Landschaftsmosaik mit den besonderen mikroklimatischen Bedingungen halboffener Waldweiden wird vielerorts zusehends seltener.

10. Der Temperatur-Faktor: Was ist von höheren Wärmesummen zu erwarten?

Bale et al. (2002) und Musolin (2007) zeigen auf, für welche wärmeabhängigen physiologischen Prozesse der Insekten Änderungen im Rahmen des klimatischen Wandels zu erwarten sind. Für die schon jetzt beobachtbaren und einige der noch zu erwartenden Effekte im Folgenden einige Beispiele.

10.1. Dauer des Lebenszyklus und Anzahl Generationen pro Jahr

Im Beobachtungszeitraum des „Nocturnal Moth Monitorings" (s. o.) fiel auf, dass die Zahl der Arten mit einer zweiten Generation pro Jahr beständig zunahm. Der Rotgebänderte Blütenspanner *Gymnoscelis rufifasciata* fliegt beispielsweise auch in Finnland mittlerweile fast regelmäßig mit drei Generationen pro Jahr. Spekuliert wird in der Literatur auch darüber, ob, besonders im kühlen Norden, ein wärmeres Mikroklima zu einem spürbar rascheren und effektiveren

Zellulose-Aufschluss führt und sich auch deshalb Entwicklungszyklen verkürzen (ROTH & LINDROTH1995).

10.2. Arealdynamik und Metapopulationsverbund

Die derzeitigen Arealverschiebungen sind im Grundsatz vermutlich denen nicht unähnlich, die das nacheiszeitliche Wiederbesiedlungsgeschehen bestimmt haben und die für besonders immobile Taxa noch immer nicht abgeschlossen sind. Damals wie heute führt der so genannte Gründereffekt zu genetisch verarmten Außenposten im Verbund der Populationen – nur dass heute die Ausbreitungsvorgänge in fragmentierteren Landschaften mit einem höchst wahrscheinlich deutlich eingeschränkteren Genfluss ablaufen (HILL et al. 2011). Der Mangel an Individuenüberschuss produzierenden größerflächigen „Quellbiotopen", die neue, noch instabile Pionierpopulationen bei rückläufigen Bestandsentwicklungen quasi mit „Nachschub" versorgen können (= Metapopulationsverbund), dürfte erheblichen Einfluss auf den Ausbreitungserfolg haben. Heute wie damals eilen viele Tiere und Pflanzen gewissermaßen den Folgen sich beständig ändernder Umweltbedingungen hinterher. Wird es wärmer, folgen nicht nur Ausbreitungsschritte nach Norden und in höhere Lagen, sondern jetzt können z. B. bislang mikroklimatisch ungeeignete Biotope im alten Verbreitungsgebiet besiedelt werden. Solche Prozesse konnten in den vergangenen Jahren mehrfach in Nordwesteuropa belegt werden.

Der Zweibrütige Würfel-Dickkopffalter (*Pyrgus armoricanus*) besiedelt in Südschweden steppenartige Halbtrockenrasen. Seine Raupen leben dort am Echten Mädesüß (*Filipendula vulgaris*) und Sonnenröschen (*Helianthemum nummularium*), die beide wesentlich weiter nordwärts vorkommen als der Falter, weshalb angenommen wird, dass mikroklimatische Faktoren bei der Larvalentwicklung von *P. armoricanus* eine wichtige Rolle spielen. In der südschwedischen Provinz Schonen wurde beobachtet, dass bereits wenige Jahre mit anhaltend trockenwarmen Vegetationsperioden zu zahlreichen Neubesiedlungen führen können (ÖCKINGER 2007). Noch unbesiedelte, aufgrund ihrer Struktur und Vegetationszusammensetzung als potenzielle Lebensräume eingestufte Flächen hatten mehrheitlich ein kühleres Standortklima als die besiedelten. Beide Nahrungspflanzen, und in der Folge auch *P. armoricanus*, verschwinden außerdem rasch nach Aufdüngung bzw. bei nachlassender Beweidung; so gesehen sind diese Arten in vielen Fällen auch Opfer von kulturbedingten Lebensraumveränderungen.

DAVIES et al. (2006) berichten, dass *Hesperia comma* in Südengland noch vor ca. 20 Jahren ausschließlich Südhänge und kurzrasige Biotope besiedelte, während man Tiere dieser Art neuerdings dort auch an Nordhängen sowie in höherwüchsigem Grasland findet, wo es bisher wegen der zusätzlichen Temperaturabsenkung durch die nächtliche Verdunstungskälte für die ersten Stadien dieser Art einfach zu kalt war.

Die fantastische Datengrundlage der Briten (die ihre Feldbiologen eher unterstützen als behindern und deshalb über eine sehr reiche Ausbeute an soliden Vergleichsdatensätzen verfügen) erlaubte einem Autorenkollektiv um RACHAEL HICKLING (HICKLING et al. 2006) zu überprüfen, ob auch in anderen systematischen Gruppen vergleichbare klimabedingte Reaktionen erkennbar sind. Bei 16 systematischen Gruppen, von den Diplopoden und Weberknechten bis zu den Wirbeltieren, lässt sich praktisch überall ein gleichgerichteter Trend registrieren: Alle ziehen, unterschiedlich schnell, versteht sich, nach Norden und zu höheren Lagen hin um, und quer durchs Tier- und Pflanzenreich zeigte sich auch hier, dass den Generalisten dieser Umzug deutlich besser gelingt als dem großen Heer der weniger anpassungsfreudigen Spezialisten.

10.3. Kolonisation und Extinktion

Das anfänglich oft individuenreiche Auftreten einer Art in einem neu besiedelten Landschaftsraum ist noch kein Garant für ihre erfolgreiche Etablierung, denn der Ansiedlungserfolg lässt sich oft erst nach Jahrzehnten beurteilen, wenn ein Neubürger in die Nahrungsnetze und das Konkurrenzgefüge vor Ort integriert ist. Das wohl prominenteste Beispiel der vergangenen Jahre für eine anfänglich sehr individuenreiche Ansiedlung dürfte die Kastanienminiermotte (*Cameraria ohridella*) sein (Abb. 1.5). Während ihr Siegeszug im Norden derzeit noch ungebremst zu verlaufen scheint, gibt es aus dem mitteleuropäischen Raum bereits Meldungen über Bestandsabnahmen und regional zunehmende Parasitierungsraten durch weit verbreitete polyphage Vertreter der Ichneumonoidea und Chalcidoidea (Schlupf- und Erzwespen) (Grabenweger & Lethmayer 1999), die offenbar den Umgang mit der neuen Nahrungsressource zunächst lernen müssen.

Zu den Verlierern fast einer jeden Veränderung gehören die in aller Regel wenig flexiblen „konservativen Relikte" früherer Gunstphasen, die ihre Spezialbiotope nur selten verlassen (Turlure et al. 2010). „Progressive Relikte" tun dies, sobald sich z. B. die unmittelbare Umgebung zu ihren Gunsten ändert; die konservativen warten gewissermaßen auf die nächste Warm- oder Eiszeit und stehen deshalb auch auf den Verlustlisten des Klimawandels. Hierzu zählen z. B. Arten, die nacheiszeitlich nur an kühlfeuchten Standorten, so in Mooren, Schluchten oder an schattigen Nordhängen, überdauern konnten, hier in immer kleiner werdenden Populationen gefangen sind und kaum noch auf Genfluss hoffen dürfen. Der an die Moosbeere (*Vaccinium oxycoccus*) gebundene Hochmoor-Perlmutterfalter (*Boloria aquilonaris*) ist so eine ausbreitungsschwache Reliktart. Die Larvalentwicklung verläuft im Norden am erfolgreichsten in Mooren mit offenen Wasserflächen oder großen *Sphagnum*- oder *Polytrichum strictum*-Bulten. Zerfallen diese nach Änderungen im Wasserhaushalt oder in späten Sukzessionsstadien, nimmt die Populationsdichte der Falter meistens rasch ab.

Selbst bei manchen prominenten Vertretern unserer Tagfalter, deren ökologische Ansprüche bislang als gut bekannt galten, stehen wir bisweilen vor einem Rätsel: Die Bestände des Schwarzen Apollo (*Parnassius mnemosyne*) gehen im westskandinavischen Raum seit vielen Jahren deutlich zurück, wohingegen einige Populationen in den baltischen Ländern derzeit deutliche Bestandszunahmen erfahren. An larvalen Nahrungspflanzen mangelt es beiderseits der Ostsee nicht, und auch die Palette der genutzten Biotope gibt keine erklärenden Hinweise auf Rückgang hier und Zunahme dort. In Südschweden wurde in jüngerer Zeit mit überschaubarem Erfolg in einem Artenhilfsprogramm versucht, lokalen Populationsresten neue Saumstrukturen mit den wichtigsten Nahrungspflanzen der Imagines anzubieten (im Gebiet die Pechnelke, *Lychnis viscaria*); die Populationen in den baltischen Ländern entwickeln sich prächtig auch ohne derartige Hilfen (Brattström et al. 2007).

10.4. Bedeutung verlängerter Diapausen

Nun kann ein warmer Sommer zwar einen Schritt nach Norden bzw. in höhere Lagen auslösen, bleibt aber in vielen Fällen ohne dauerhaften Erfolg, weil sich entweder in „normalen" Jahren die klimatischen Standortfaktoren wieder ändern oder weil keine überlebensfähigen Populationsgrößen erreicht werden konnten. Gelingt es allerdings einem Teil der Ankömmlinge, neue, kürzere Ungunstphasen in einer Diapause zu überstehen, können selbst klimatische Anomalien den Ausbreitungsprozess stark beflügeln.

Hierzu ein Beispiel aus dem Süden: Der Pinienprozessionsspinner (*Thaumetopoea*

pityocampa) entnadelt am Mittelmeer und in Vorderasien die Bestände diverser Kiefernarten, seltener auch Lärchen. Die Larven sind zwar winteraktiv, die Art gilt jedoch als ausbreitungsbegrenzt durch episodische Temperaturstürze. Nun hat *T. pityocampa* in den Südalpen in den vergangenen 30 Jahren etwa 200 Höhenmeter dazu erobert, davon im Jahre 2003, dem vermutlich heißesten Sommer der letzten 500 Jahre, allein ⅓ dieser Strecke. ANDREA BATTISTI hat diese Ausbreitung verfolgt (BATTISTI et al. 2006) und konnte im Experiment u. a. zeigen, dass die Flugbereitschaft der Weibchen stark temperaturabhängig ist, d. h. warme Nächte begünstigen deren Ausbreitung. Die auf diesem Weg neu eroberten Höhenhabitate können bei dieser Art nun deshalb auch längerfristig gehalten werden, weil ein Teil der Puppen in einer 5-7-jährigen Diapause verbringt und somit die Gründerpopulation, zumindest während einiger Jahre, immer wieder Nachschub erhält.

Ein mehrjähriges Raupenwachstum zählt auch zu den typischen Anpassungen an die kurzen Vegetationsperioden des Nordens, mithin auch ein Überwintern im Raupenstadium. Als Rekordhalter unter den nordischen Schmetterlingsarten wird in der Literatur oft die Lymantriide *Gynaephora groenlandica* genannt, mit einem unterstellten 14-jährigen Entwicklungszyklus; eine neuere Untersuchung relativiert diesen Rekord allerdings (MOREWOOD 1998) und macht aus 14 nur noch ca. sieben Jahre mit fünf jeweils einjährigen Larvalstadien, eine immer noch beeindruckende Entwicklungszeit.

Auch kürzere Diapausen können große Vorteile bringen. Gut untersucht ist z. B. die Rolle der Diapause der Sackträgermotte *Coleophora alticolella* (Abb. 1.7), deren Raupen mit einer winterlichen Diapause an Binsen leben (BUTTERFIELD et al. 1999). Das Ende dieser Ruhephase hängt von der Tageslänge und dem Temperaturgeschehen ab; verändert man diese Parameter im Experiment, lassen sich jeweils unterschiedliche Anteile aus der Diapause locken, aber nie alle zugleich. Ein Teil der Population verharrt sozusagen „sicherheitshalber" in Warteposition. Einige Tiere überliegen sogar bis zum übernächsten Jahr und können so Ungunstphasen, beispielsweise einem hohen Druck durch Parasiten, entgehen (RANDALL 1982, 1986). Ein ähnliches Verhalten zeigt der Wickler *Cydia strobilella* (Abb. 1.12), dessen Larven sich in Fichtenzapfen entwickeln. Jeder Sammler, der eingetragene Zapfen länger aufgehoben hat, weiß: Etwa eine Hälfte der Tiere schlüpft nach einer Überwinterung, die andere erst im Jahr darauf.

10.5. Verfügbarkeit von Wirtspflanzen und Synchronisation der Entwicklungsabläufe

Bei der Verfügbarkeit geht es nicht nur um das Vorkommen oder Fehlen larvaler Nahrungspflanzen, sondern auch um Änderungen ihrer Vitalität, ihres phytophagen Abwehrverhaltens und dergleichen. Viele Pflanzen können dank ihres Beharrungsvermögens bei sich ändernden Standortverhältnissen zwar noch am Wuchsort vorhanden sein, sind hier aber eben doch nicht mehr, oder nur sehr eingeschränkt, für phytophage Organismen nutzbar.

Wie zu erwarten belegen experimentelle Befunde, dass diejenigen Arten am wenigsten von phänologischen Änderungen betroffen sind, die keine sehr enge Synchronisation mit ihren Wirtspflanzen zeigen. Folglich wird eine Synchronisation der Entwicklungsabläufe umso bedeutsamer, je enger die Bindungen sind. Wie sehr der reproduktive Erfolg von einem jahreszeitlichen „Intaktbleiben" mit den larvalen Nahrungspflanzen abhängen kann, fällt besonders bei solchen Arten auf, die zu Massenvermehrung neigen und nicht nur in unseren Monokulturen, sondern auch in den relativ artenarmen Systemen extremer Klimate entsprechende Spuren hinterlassen.

Im nördlichen Skandinavien haben sich, besonders stark im letzten Jahrzehnt, drei

Spannerarten ausgebreitet, die in ganzen Landstrichen die Moorbirken der subalpinen Höhenstufe entblättern und bei anhaltendem Befall auch zum Absterben bringen können. Bislang waren dies vor allem die beiden zirkumpolar verbreiteten Spanner *Operophtera brumata* und *Epirrita autumnata*, die etwa einmal pro Dekade eine mehrjährige Massenentwicklung zeigen. 1997 trat im subarktischen Norwegen (Jepsen et al. 2011) erstmalig die eurasiatisch verbreitete *Agriopis aurantiaria* auf. Wie bei den zuvor genannten Spannern sind auch hier die Weibchen flugunfähig. Obwohl sich die Ausbreitung also auf das Ballooning der jungen Larven beschränkt, hat *A. aurantiaria* bereits 2004-2008 an einem Kahlfraß der Birken auf ca. 10.000 km² erheblich mitgewirkt.

Alle drei genannten Arten überwintern im Eistadium und ihre Raupen, die es auf das junge Birkenlaub abgesehen haben, entwickeln sich umso erfolgreicher, je besser sie mit dem Knospenaustrieb der Moorbirken abgestimmt sind. Folglich können bereits geringe phänologische Verschiebungen zu großen Veränderungen im Artengefüge führen. Untersuchungen aus Norwegen (Jepsen et al. 2011) zeigen, dass *A. aurantiaria* vom neuerdings früheren Knospenaustrieb der Birken im hohen Norden profitiert und dadurch einen klaren Entwicklungsvorsprung gegenüber den konkurrierenden Arten erhält. Auch *O. brumata* profitiert im Norden vom früheren Knospenaustrieb der Birken (wenn auch weniger deutlich als *A. aurantiaria*), während von mitteleuropäischen Beständen regional ein gegenläufiger Trend und damit ein Zurückgehen der Bestände berichtet wird. Hier wurde als Ursache die Vermutung geäußert, dass ein früherer Schlupftermin die bislang synchrone Entwicklung von Pflanze und Insekt aus dem Takt bringt (Visser & Holleman 2000). Aber zum einen konnten Buse & Good (1996) experimentell zeigen, dass frühere Schlupftermine durch verlängerte herbstliche Diapausen ausgeglichen werden können, und zum anderen ist anzunehmen, dass vor dem Hintergrund permanenter klimatischer Änderungen solche Neujustierungen grundsätzlich innerhalb weniger Generationen möglich sein sollten.

10.6. Anpassung der Entwicklungsabläufe von Parasiten

Temperaturänderungen führen natürlich zu vielen Veränderungen in den Nahrungsnetzen und nicht alle Organismen können sich gleich schnell auf die neue Situation einstellen. Kerslake et al. (2009) fanden in Schottland bei *Operophtera brumata* entlang eines Höhengradienten einen Parasitierungsgrad durch *Phobocampe neglecta* (Ichneumonidae) von 27 % in Meereshöhe, der bis auf 0 % in höheren Lagen zurückging. Sind die Parasiten langsamer als ihre Wirte, sind Massenentwicklungen auf Zeit eine ganz natürliche Folge.

Derzeit noch schwer absehbar sind die zu erwartenden Folgen des CO_2-Anstiegs. CO_2 ist nicht nur in einem sich selbst aufschaukelnden Prozess der Erwärmung und Freisetzung von Kohlenstoffquellen klimawirksam, sondern es beeinflusst in vielen Ökosystemen nachweislich die Produktivität der Primärproduzenten. Daneben spielt es in der Insektenwelt bei vielen Feinabstimmungen die Rolle des Taktgebers, so im Zusammenspiel der Parasiten und Hyperparasiten. Auch Schmetterlinge können selbst geringste Konzentrationsschwankungen an Blattoberflächen erkennen und nutzen dies z. B. bei der Eiablage oder zum Aufspüren geeigneter Nahrungspflanzen (Abrell et al. 2005).

Die hier beispielhaft genannten Effekte werden nicht bei allen Arten zeitgleich sichtbar. Deutlicher ausgeprägt sind sie z. B. bei sich oberirdisch entwickelnden Arten als etwa bei einigen Zünslerarten, deren erste Stadien geschützt im Bodenraum an Graswurzeln leben. Bei solchen Arten beschränken sich die Einflüsse zunächst auf die Imagines und

auf das Vegetationsmuster. Aber spätestens, wenn sich auch hier das Konkurrenzgefüge zugunsten von Generalisten ändert, schützt auch eine zeitweise unterirdische Lebensweise nicht länger.

So groß unsere Kenntnislücken bezüglich vieler Organismengruppen im Detail auch sind, wo immer ein zeitlicher Vergleich von Artengarnituren „früher-heute" möglich ist, werden die für die mitteleuropäischen Kulturlandschaften belegten Trends auch im skandinavischen Raum immer deutlicher sichtbar:

- Rückläufige Bestände hochspezialiserter bzw. nur an Nährstoffmangelstandorten konkurrenzkräftiger Arten zugunsten breit angepasster „Allerweltsarten".
- Gravierende Verluste von Saumbiotopen und gliedernden Strukturen in der Agrarlandschaft.
- Drastischer Rückgang von „Quellbiotopen" als Artenreservoire für die Besiedlung neu geschaffener bzw. regenerierender Lebensräume in Wald und Offenland
- Verschiebung von Arealrändern vieler Arten nach Norden und Veränderungen in ihrer Höhenverbreitung (je mobiler und anpassungsfähiger die Arten sind, desto rascher).

Literatur

ABRELL, L., GUERENSTEIN, P.G., MECHABER, W.L., STANGE, G., CHRISTENSEN, T.A., NAKANISHI, K., & HILDEBRAND, J.G. (2005): Effect of elevated atmospheric CO_2 on oviposition behavior in *Manduca sexta* moths. Global Change Biology 11: 1272-1282.

BALE, J. S., MASTERS, G.J., HODKINSON, I.D., AWMACK, C., BEZEMER, T.M., BROWN, V.K., BUTTERFIELD, J., BUSE, A., COULSON, J.C., FARRAR, J., GOOD, J.E.G., HARRINGTON, R., HARTLEY, S., JONES, T.H., LINDROTH, R.L., PRESS, M.C., SYMRNIOUDIS, I., WATT, A.D., & WHITTAKER, J.B. (2002): Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores. Global Change Biology 8: 1-16.

BATTISTI, A. STASTNY, M., BUFFO, E., & LARSSON, S. (2006): A rapid altitudinal range expansion in the pine processionary moth produced by the 2003 climatic anomaly. Global Change Biology 12: 662-671.

BFN (2007): Die Lage der biologischen Vielfalt. 2. Globaler Ausblick. Naturschutz und Biologische Vielfalt 44, 1-96.

BRATTSTRÖM, A., BETZHOLTZ, P.-E., BJERDING, F., & FRANZÉN, M. (2007): Har mnemosynefjärilen *Parnassius mnemosyne* (Lepidoptera: Papilionidae) en framtid i Blekinge? Entomologisk Tidskrift 128: 81-88.

BRUSEWITZ, G., & EMMELIN, L. (1986): Det förändrliga landskapet: utveckling och framtidsbilder. Uppsala, Esselte Herzog.

BUSE, A., & GOOD, J.E.G. (1996): Synchronization of larval emergence in winter moth (*Operophtera brumata* L.) and budburst in pedunculate oak (*Quercus robur* L.) under simulated climate change. Ecological Entomology 21: 335-343.

BUTTERFIELD, J., TELFER, G., FIELDING, C.A., & COULSON, J.C. (1999): The diapauses syndrome of the seed-eating caterpillar of *Coleophora alticolella*. Entomologia Experimentalis et Applicata 92: 321-330.

DAVIES, Z.G., WILSON, R.J., COLES, S., & THOMAS, C.D. (2006): Changing habitat associations of a thermally constrained species, the silver-spotted skipper butterfly, in response to climate warming. Journal of Animal Ecology 75: 247-256.

EKSTAM, U., & N. FORSHED (1992): Om hävden upphör. Sveriges Naturvårdsverket; Stockholm

FRANCO, A.M.A., HILL, J.K., KITSCHKE, C., COLLINGHAM, Y.C., ROY, D.B., FOX, R., HUNTLEY, B., & THOMAS, C.D. (2006): Impacts of climate warming and habitat loss on extinctions at species' low-latitude range boundaries. Global Change Biology 12: 1545-4553.

FRONZEK, S., CARTER, T.R., & JYLHÄ, K. (2012): Representing two centuries of past and future climate for assessing risks to biodiversity in Europe. Global Ecology and Biogeography 21, 19-35.

GÄRDENFORS, U. (eds.) (2010): Rödlistade arter i Sverige 2010. ArtDatabanken, SLU.

GONZÁLEZ-MEGÍAS, A., MENÉNDEZ, R., ROY, D., BRERETON, T., & THOMAS, C.D. (2008): Changes in the composition of British butterfly assemblages over two decades. Global Change Biology 14: 1464-1474.

Grabenweger, G., & C. Lethmayer (1999): Occurrence and phenology of parasitic Chalcidoidea on the horse chestnut leafminer, *Cameraria ohridella* Deschka & Dimic (Lep., Gracillariidae). Journal of Applied Entomology 123, 257-260.

Hickling, R., Roy, D.B., Hill, J.K., Fox, R., & Thomas, C.D. (2006): The distributions of a wide range of taxonomic groups are expanding polewards. Global Change Biology 12: 450-455.

Hill, J.K., Griffiths, H.M., & Thomas, C.D. (2011): Climate change and evolutionary adaptations at species' range margins. Annual Review of Entomology 56: 143-59.

Itämies, J.H., Leinonen, R., & Meyer-Rochow, V.B. (2011): Climate change and shifts in the distribution of moth species in Finland, with a focus on the province of Kainuu. S. 273-296 in: Blanco, J. & Kheradmand, H. (eds): Climate change – Geophysical foundations and ecological effects. Open Access Book.

Jepsen, J.U., Kapari, L., Hagen, S.B., Schott, T., Vindstad, O.P.L., Nilssen, A.C., & Ims, R.A. (2011): Rapid northwards expansion of a forest insect pest attributed to spring phenology matching with sub-Arctic birch. Global Change Biology 17: 2071-2083.

Kerslake, J.E., Kruuk, L.E.B., Hartley, S.E., & Woodin, S.J. (1996): Winter moth (*Operophtera brumata* (Lepidoptera: Geometridae)) outbreaks on Scottish heather moorlands: effects of host plant and parasitoids on larval survival and development. Bulletin of Entomological Research 86: 155-164.

Kålås, J.A., Viken, Å., Henriksen, S., & Skjelseth, S. (Hrsg.) (2010): The 2010 Norwegian Red List for Species. Norwegian Biodiversity Information Centre, Artsdatabanken, Trondheim.

Larsen, C. S. (1916): Fortegnelse over Danmarks Microlepidoptera. Entomol. Med. 11-2: 28-319.

Lienig, F. (1846): Lepidopterologische Fauna von Livland und Kurland, mit Anmerkungen von P. Zeller. Isis 3: 175-302.

MacLean (1983): Life cycles and the distribution of psyllids (Homoptera) in arctic and subarctic Alaska. Oikos 40: 445-451.

Morewood, W.D., & Ring, R.A. (1998): Revision of the life history of the High Arctic moth *Gynaephora groenlandica* (Wocke) (Lepidoptera: Lymantriidae). Canadian Journal of Zoology 76: 1371-1381.

Musolin, D.L. (2007): Insects in a warmer world: ecological, physiological and life-history responses of true bugs (Heteroptera) to climate change. Global Change Biology 13: 1565-1585.

Nitare, J. (2006): Signalarter. Indikatorer på skyddsvärd skog. Skogsstyrelsen; Jonköping.

Nolcken, J.H.W. (1870): Lepidopterologische Fauna von Estland, Livland und Kurland. Arbeiten des Naturforschervereins zu Riga III: 297-850.

Nordström, F., Kaaber, S., Opheim, M., & Sotavalta, O. (1969): De fennoskandiska och danska nattflynas utbredning (Noctuidae). Lund; Gleerup.

Öckinger, E. (2007): Backvisslaren *Pyrgus amoricanus* (Lepidoptera: Hesperiidae) – en förbisedd klimatvinnare? Entomologisk Tidskrift 128: 9-17.

Palm, E. (1982): Atlas over viklernes udbredelse i Danmark (Tortricidae & Cochylidae). Dansk Faunistisk Bibliotek 2: 1-110.

Palm, E. (1986): Nordeuropas Pyralider. Danmarks Dyreliv 3:1-287.

Palm, E. (1989): Nordeuropas Prydvinger. Danmarks Dyreliv 4: 1-247.

Persson, M. (2009): Har ovanliga immigranter blivit vanligare? En sammanställning av interessanta storfjärilsfynd (Macrolepidoptera) 1973-2008. Entomologisk Tidskrift 130: 129-136.

Persson, M. (2010): Förändringar i dagfjärilsfaunan vid nordvästra Krankesjön mellan 1984 och 2009. Entomologisk Tidskrift 131: 185-194.

Petersen, W. (1924): Die Lepidopteren-Fauna von Estland (Eesti). Zwei Bände. Bildungsministerium des freistaates Eesti; Reval.

Pöyry, J., Luoto, M., Heikkinen, R.K., Kuussaari, M., & Saarinen, K. (2009): Species traits explain recent range shifts of Finish butterflies. Global Change Biology 15: 732-743.

Randall, M.G.M. (1982): The dynamics of an insect population throughout its altitudinal distribution: *Coleophora alticolella* (Lepidoptera) in northern England. Journal of animal Ecology 51: 993-1016.

Randall, M.G.M. (1986): The predation of predispersed *Juncus squarrosus* seeds by *Coleophora alticolella* (Lepidoptera) larvae over a range

of altitudes in northern England. Oecologia 69: 460-465.

RASSI, P., HYVÄRINEN, E., JUSLÉN, A., & MANNERKOSKI, I. (Hrsg.) (2010): The 2010 Red List of Finnish Species. Ministry of the Environment and Finnish Environment Institute, Helsinki.

ROTH, S.K., & LINDROTH, R.L. (1995): Elevated atmospheric CO_2: effects on phytochemistry, insect performance and insect-parasitoid interactions. Global Change Biology 1: 173-182.

ROWECK, H. (2010): Värdet av gamla lövskogeområden för ekologisk grundforskning – med Rolands Hav som exempel. Pp. 387-408 in: BJÖRK, S. (Hrsg.): Överkörd Natur. Vekerum förlag; Olofström.

SETTELE, J., FANSLOW, G., FRONZEK, S., KLOTZ, S., KÜHN, I., MUSCHE, M., OTT, J., SAMWAYS, M.J., SCHWEIGER, O., SPANGENBERG, J.H., WALTHER, G.-R., & HAMMEN, V. (2010): Climate change impacts on biodiversity: a short introduction with special emphasis on the ALARM approach for the assessment of multiple risks. BioRisk 5: 3-29.

SPARKS, T.H., ROY, D.B., & DENNIS, R.L.H. (2005): The influence of temperature on migration of Lepidoptera into Britain. Global Change Biology 11: 507-514.

TURLURE, C., CHOUTT, J., BAGUETTE, M., & VAN DYCK, H. (2010): Microclimatic buttering and resource-based habitat in a glacial relict butterfly: significance for conservation under climate change. Global Change Biology 16: 1883-1893.

VIIDALEPP, J., & MIKKOLA, K. (2007): The distress of northern Lepidoptera: retreat in Estonia – a consequence of climate change? Baptria 3: 90-99.

VISSER M. E., & L. J. M. HOLLEMAN (2000): Warmer springs disrupt the synchrony of oak and winter moth phenology. Proceedings of the Royal Society London B. 268: 289-294.

WASSEN, M.J., VENTERINK, H.O., LAPSHINA, E.D., & TANNENBERGER, F. (2005): Endangered plants persist under phosphorus limitation. Nature 437: 547-550.

WILSON, R.J., GUTIÉRREZ, D., GUTIÉRREZ, J., & MONSERRAT, V.J. (2007): An elevation shift in butterfly species richness and composition accompanying recent climate change. Global Change Biology 13: 1873-1887.

Prof. Dr. Hartmut Roweck
Institut für Natur- und Ressourcenschutz
Universität Kiel
Olshausenstraße 75
24118 Kiel
E-Mail: roweck@ecology.uni-kiel.de

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Entomologie heute

Jahr/Year: 2012

Band/Volume: 24

Autor(en)/Author(s): Roweck Hartmut

Artikel/Article: Zum Faunenwandel in Nordeuropa am Beispiel der Schmetterlinge – Lebensraumveränderungen, „Klimawandel“ oder mangelndes Wissen? Recent Faunistic Changes in Northern Europe Shown for Lepidoptera – Shifting Habitats, “Climatic Change” or Lacking Knowledge? 3-20