

**Junker, Marius Johannes Michael**

Vom Fachbereich VI  
(Geographie/Geowissenschaften)  
der Universität Trier  
zur Verleihung des akademischen Grades  
Doktor der Naturwissenschaften (Dr. rer. nat.)  
genehmigte Dissertation

**Kritische Betrachtung des FFH-Konzeptes unter  
Berücksichtigung von Ökologie, Management-  
Einheiten und Evolutionär Signifikanten Einheiten  
am Beispiel der Schmetterlingsart  
*Euphydryas aurinia***

Betreuender: Univ.-Prof. Dr. rer. nat. Thomas Schmitt  
Berichterstattende: Univ.-Prof. Dr. rer. nat. Thomas Schmitt  
Univ.-Prof. Dr. jur. Reinhard Hendler

Datum der wissenschaftlichen Aussprache: 23.04.2010

Trier, 2010

## Erklärung

Hiermit erkläre ich, dass die vorliegende Arbeit mit dem Titel "Kritische Betrachtung des FFH-Konzeptes unter Berücksichtigung von Ökologie, Management Einheiten und Evolutionär Signifikanten Einheiten am Beispiel der Schmetterlingsart *Euphydryas aurinia*" von mir selbständig verfasst wurde und bisher weder im Ganzen noch in Teilen in diesem Fachbereich oder in einer anderen akademische Institution eingereicht worden ist. Des Weiteren versichere ich, dass nicht bereits früher ein Promotionsverfahren bei einer anderen Hochschule beantragt wurde. Alle für die Arbeit genutzten Hilfsmittel wurden genannt und die Ergebnisse etwa beteiligter sowie anderer Autoren klar gekennzeichnet. Ich versichere zudem, dass mir die Promotionsordnung in der gültigen Fassung bekannt ist.

---

(Marius Junker)

## Zusammenfassung

Die Fauna-Flora-Habitat-Richtlinie (Richtlinie 92/43/EWG) stellt derzeit das umfangreichste Instrument des internationalen Naturschutzes zur Erhaltung der europäischen Biodiversität dar. Das Grundkonzept der FFH-RL beruht hierbei sowohl auf dem Schutz gefährdeter Arten als auch auf dem Erhalt natürlicher Lebensräume. Dieser ganzheitliche Ansatz verursacht jedoch infolge der großen Anzahl zu berücksichtigender Schutzgüter einen hohen personellen wie finanziellen Aufwand bei der Umsetzung der Richtlinienvorgaben. Daher wurde in der vorliegenden Arbeit am Beispiel der Schmetterlingsart *Euphydryas aurinia* (Anhang II FFH-RL) überprüft, inwieweit die Konzepte von ESUs (Evolutionarily Significant Units) und MUs (Management Units) geeignete Möglichkeiten bieten, um die Prioritätensetzung bei der Auswahl besonders schützenswerter Vorkommen gefährdeter Arten zu erleichtern. Zu diesem Zweck wurden mit drei verschiedenen Subspezies von *E. aurinia* (*E. aurinia beckeri*, *E. aurinia debilis*, *E. aurinia aurinia*) Fang-Markierung-Wiederfangstudien durchgeführt, sowie mit Hilfe von Allozym-Elektrophoresen populationsgenetische Parametern in europäischem Kontext und auf regionaler Ebene (Westtschechien) erfasst. Die drei untersuchten Subspezies zeigten hierbei spezifische ökologische Adaptationen an die jeweiligen Habitatbedingungen (z.B. bzgl. der Populationsdichte, Demographie und Mobilität). Ferner wiesen die genetischen Analysen starke Differenzierungen bei *E. aurinia* in Europa nach, die u.a. Antworten auf phylogeographische und taxonomische Fragestellungen ermöglichen. Auch auf regionaler Ebene (Westtschechien) konnten genetische Differenzierungen festgestellt werden. Auf Basis der erhobenen populationsökologischen und -genetischen Daten wird abschließend die generelle Anwendbarkeit und der Nutzen der Konzepte von ESUs und MUs bei der Etablierung von Schutzkonzepten für *E. aurinia* und andere Arten der FFH-RL diskutiert.

Der zweite Teil der vorliegenden Arbeit beschäftigt sich exemplarisch mit dem aktuellen Schutzverfahren für deutsche *E. aurinia*-Vorkommen im Rahmen der FFH-RL und den damit verbundenen Problemen. Der Schwerpunkt lag hierbei auf der Schutzgebietsauswahl, dem Monitoring und dem Gebietsmanagement. In diesem Kontext werden u.a. Problematiken angesprochen, die sich aus der großen ökologischen Variabilität der Art ergeben bzw. die aufgrund von Koordinierungsschwierigkeiten zwischen einzelnen Bundesländern bestehen. Vor dem Hintergrund dieser Erkenntnisse werden Lösungsvorschläge unterbreitet, wie das aktuelle Schutzverfahren für *E. aurinia* in Deutschland weiter verbessert werden könnte.

## Inhaltsverzeichnis

1.	Einleitung .....	1
1.1	Biodiversitätsverlust und die schwierige Suche nach geeigneten Schutzgütern .....	1
1.2	Die Schutzkonzepte ESUs und MUs .....	2
1.2.1	Evolutionär Signifikante Einheiten (Evolutionarily Significant Units = ESUs) .....	2
1.2.2	Management-Einheiten (Management Units = MUs) .....	4
1.3	Vorgehensweise der Untersuchung.....	4
1.3.1	Ökologische Studien.....	5
1.3.2	Molekulare Studien .....	6
1.3.3	Exemplarische Erfassung des FFH-Schutzkonzeptes für <i>Euphydryas aurinia</i> in Deutschland.....	6
2.	Populationsökologie und Populationsgenetik der Schmetterlingsart <i>Euphydryas aurinia</i> in ihrem europäischen Verbreitungsgebiet .....	7
2.1	Material und Methoden .....	7
2.1.1	Die Schmetterlingsart <i>Euphydryas aurinia</i> .....	7
2.1.1.1	Systematische Stellung .....	7
2.1.1.2	Verbreitung .....	7
2.1.1.3	Ökologie .....	8
2.1.1.4	Gefährdung.....	10
2.1.2	Fang-Markierung-Wiederfangstudien .....	12
2.1.2.1	Untersuchungsgebiete.....	12
2.1.2.2	Durchführung der Fang-Markierung-Wiederfangstudien .....	13
2.1.2.3	Auswertung der Daten.....	13
2.1.3	Allozym-Elektrophoresen.....	18
2.1.3.1	Probenahme und Elektrophorese .....	18
2.1.3.2	Datenauswertung und Statistiken.....	18
2.2	Untersuchungen zur Populationsökologie .....	22
2.2.1	Demographie, Dispersionsverhalten und Bewegungsmuster des iberischen Taxons <i>Euphydryas aurinia beckeri</i> - ein alarmierendes Beispiel in einer zunehmend fragmentierten Landschaft? .....	22
2.2.1.1	Ergebnisse.....	22
2.2.1.2	Diskussion .....	30
2.2.2	Hochgradig angepasst und wenig mobil - die Ökologie des alpinen Taxons <i>Euphydryas aurinia debilis</i> .....	34
2.2.2.1	Ergebnisse.....	34
2.2.2.2	Diskussion .....	40

2.2.3	Vergleichbare Anpassungen wie in Mitteleuropa - die Ökologie von <i>Euphydryas aurinia aurinia</i> in Rumänien .....	43
2.2.3.1	Ergebnisse .....	43
2.2.3.2	Diskussion .....	48
2.3	Untersuchungen zur Populationsgenetik .....	51
2.3.1	Überleben in mediterranen, extramediterranen und perialpinen Refugien - die komplexe Phylogeographie von <i>Euphydryas aurinia</i> in Europa .....	51
2.3.1.1	Ergebnisse .....	51
2.3.1.2	Diskussion .....	61
2.3.2	Hohe genetische Diversität und moderate genetische Differenzierungen - Indizien für eine intakte Metapopulationsstruktur bei <i>Euphydryas aurinia</i> in Westtschechien .....	68
2.3.2.1	Ergebnisse .....	68
2.3.2.2	Diskussion .....	73
2.4	Zusammenfassung und Ausblick .....	77
2.4.1	<i>Euphydryas aurinia</i> in Europa - eine Art mit hochvariabler Ökologie und komplexer Phylogeographie .....	77
2.4.2	<i>Euphydryas aurinia</i> und die Konzepte von ESUs und MUs .....	78
3.	Exemplarische Erfassung des Schutzkonzeptes für deutsche <i>Euphydryas aurinia</i> -Vorkommen im Rahmen der FFH-Richtlinie .....	82
3.1	Die Fauna-Flora-Habitat-Richtlinie: Grundzüge, struktureller Aufbau und Umsetzung in nationales Recht .....	82
3.1.1	Grundzüge .....	82
3.1.2	Struktureller Aufbau .....	83
3.1.3	Umsetzung in nationales Recht .....	87
3.2	Aktueller Stand sowie Problematiken bei der Umsetzung der FFH-Richtlinie in Deutschland am Beispiel der Schmetterlingsart <i>Euphydryas aurinia</i> .....	88
3.2.1	Die Auswahl von Schutzgebieten für das Netz Natura 2000 .....	88
3.2.1.1	Allgemeine Informationen .....	88
3.2.1.2	Die Auswahl von FFH-Schutzgebieten in Deutschland am Beispiel der Schmetterlingsart <i>Euphydryas aurinia</i> .....	90
3.2.2	Monitoring in FFH-Schutzgebieten .....	96
3.2.2.1	Allgemeine Informationen .....	96
3.2.2.2	Monitoring am Beispiel von <i>Euphydryas aurinia</i> .....	100
3.2.3	Management in FFH-Schutzgebieten .....	106
3.2.3.1	Allgemeine Informationen .....	106
3.2.3.2	Gebietsmanagement am Beispiel von <i>Euphydryas aurinia</i> .....	109

3.3	Zusammenfassung und Ausblick.....	117
4.	Schlussbetrachtung.....	120
5.	Danksagung .....	122
6.	Referenzen .....	123
7.	Appendix.....	139

## Abbildungen

<b>Abbildung 1.1:</b> Mögliche Informationsquellen zur Definition von „Evolutionarily Significant Units“ .....	3
<b>Abbildung 2.1:</b> Verbreitung von <i>Euphydryas aurinia</i> in Europa.....	8
<b>Abbildung 2.2:</b> Hypothetisches Beispiel zum Vergleich der erwarteten bzw. des beobachteten Bewegungswinkels bei <i>Euphydryas aurinia beckeri</i> in der westlichen Algarve, Portugal.....	17
<b>Abbildung 2.3:</b> Karte des Untersuchungsgebiets der MRR-Studie mit <i>Euphydryas aurinia beckeri</i> in der westlichen Algarve, Portugal .....	22
<b>Abbildung 2.4:</b> Berechnungen der Tagespopulationsgrößen von <i>Euphydryas aurinia beckeri</i> in der westlichen Algarve, Portugal, unter Verwendung des besten Modells der Analysen mit POPAN 5.0.....	24
<b>Abbildung 2.5:</b> Anzahl wiedergefangener Individuen von <i>Euphydryas aurinia beckeri</i> in Abhängigkeit der zurückgelegten Wanderdistanz zwischen zwei aufeinander folgenden Fangereignissen .....	25
<b>Abbildung 2.6:</b> Anzahl wiedergefangener Individuen von <i>Euphydryas aurinia beckeri</i> in Abhängigkeit der zurückgelegten Wanderdistanz pro Stunde .....	26
<b>Abbildung 2.7:</b> Beobachtete und erwartete Abweichungswinkel von der Habitathauptachse in Abhängigkeit der zurückgelegten Gesamtdistanz .....	29
<b>Abbildung 2.8:</b> Umgebungskarte der MRR-Studie mit <i>Euphydryas aurinia debilis</i> im Nationalpark „Hohe Tauern“, Österreich .....	34
<b>Abbildung 2.9:</b> Berechnungen der Tagespopulationsgrößen von <i>Euphydryas aurinia debilis</i> im Nationalpark „Hohe Tauern“, Österreich, unter Verwendung des besten Modells der Analysen mit POPAN 5.0 .....	36
<b>Abbildung 2.10:</b> Anzahl wiedergefangener Individuen von <i>Euphydryas aurinia debilis</i> in Abhängigkeit der zurückgelegten Wanderdistanz zwischen einem Fang- und dem darauf folgenden Wiederfangpunkt .....	38
<b>Abbildung 2.11:</b> Karte des Untersuchungsgebiets der MRR-Studie mit <i>Euphydryas aurinia aurinia</i> bei Cluj-Napoca, Rumänien.....	43
<b>Abbildung 2.12:</b> Berechnungen der Tagespopulationsgrößen von <i>Euphydryas aurinia aurinia</i> im nordwestlichen Rumänien, unter Verwendung des besten Modells der Analysen mit POPAN 5.0.....	45
<b>Abbildung 2.13:</b> Anzahl wiedergefangener Individuen von <i>Euphydryas aurinia aurinia</i> in Abhängigkeit der zurückgelegten Wanderdistanz zwischen einem Fang- und dem darauf folgenden Wiederfangpunkt .....	47

<b>Abbildung 2.14:</b> Lokalitäten der 46 Probennamepunkte von <i>Euphydryas aurinia</i> sowie eines Probennamepunktes von <i>E. desfontainii</i> für Allozym-Elektrophoresen.....	51
<b>Abbildung 2.15:</b> Durchschnittliche Anzahl von Allelen innerhalb der untersuchten Populationen von <i>Euphydryas aurinia</i> .....	54
<b>Abbildung 2.16:</b> Neighbour-joining Phänogramm für 46 Populationen von <i>Euphydryas aurinia</i> und eine Population von <i>E. desfontainii</i> auf Basis genetischer Distanzen (Nei, 1972).....	57
<b>Abbildung 2.17:</b> Gruppierungen innerhalb der 46 Populationen von <i>Euphydryas aurinia</i> auf Basis genetischer Distanzen und STRUCTURE-Analysen.....	58
<b>Abbildung 2.18:</b> Mittelwerte und Differenzen zwischen aufeinander folgenden geschätzten log-Wahrscheinlichkeiten der Daten verschiedener STRUCTURE-Analysen bei <i>Euphydryas aurinia</i> .....	59
<b>Abbildung 2.19:</b> Verteilung der Allelfrequenzen für die Loci PGI und PGM, die mit Hilfe von Allozym-Elektrophoresen bei <i>Euphydryas aurinia</i> ermittelt wurden .....	60
<b>Abbildung 2.20:</b> Mögliche Differenzierungszentren von <i>Euphydryas aurinia</i> während des Würm-Glazials, sowie vermutete postglaziale Expansionsrouten.....	62
<b>Abbildung 2.21:</b> Lokalitäten der 14 tschechischen Probennamepunkte von <i>Euphydryas aurinia</i> für Allozym-Elektrophoresen .....	68
<b>Abbildung 2.22:</b> Neighbour-joining Phänogramm mit Bootstrapwerten > 40 (für jeweils 1000 Wiederholungen) für 14 tschechische Populationen von <i>Euphydryas aurinia</i> auf Basis genetischer Distanzen (Nei, 1972) .....	71
<b>Abbildung 2.23:</b> Einteilung der 14 tschechischen Populationen von <i>Euphydryas aurinia</i> in verschiedene Gruppen auf Basis geographischer Nähe bzw. genetischer Distanzen (Nei, 1972).....	72
<b>Abbildung 2.24:</b> Korrelation zwischen den geographischen Distanzen und den jeweiligen genetischen Distanzen (Nei, 1972) innerhalb der Populationsgruppe III von <i>Euphydryas aurinia</i> in Westtschechien .....	73
<b>Abbildung 3.1:</b> Verbreitung von <i>Euphydryas aurinia</i> innerhalb Deutschlands auf Basis von MTB (Messtischblatt)-Quadranten .....	91
<b>Abbildung 3.2:</b> Luftbildkarte eines Teilbereichs des FFH-Schutzgebietes 6809-302 mit Angaben zur Flächennutzung im Zuge des künftigen Bewirtschaftungsvertrages.....	114

## Tabellen

<b>Tabelle 2.1:</b> Übersicht über genutzte Lebensraumtypen und Raupenfutterpflanzen der drei wichtigsten europäischen Subspezies von <i>Euphydryas aurinia</i> .....	9
<b>Tabelle 2.2:</b> Charakteristika der Probennamepunkte von <i>Euphydryas aurinia</i> und <i>E. desfontainii</i> für Allozm-Elektrophoresen .....	19
<b>Tabelle 2.3:</b> Analysierte Enzymsysteme und jeweilige Elektrophorese-Bedingungen .....	21
<b>Tabelle 2.4:</b> Ergebnisse der MRR-Studie mit <i>Euphydryas aurinia beckeri</i> in der westlichen Algarve, Portugal, getrennt dargestellt für beide Geschlechter .....	23
<b>Tabelle 2.5:</b> Anzahl und Häufigkeit von Einfach- und Mehrfachwiederfängen, getrennt dargestellt für beide Geschlechter von <i>Euphydryas aurinia beckeri</i> in der westlichen Algarve, Portugal .....	23
<b>Tabelle 2.6:</b> Vergleich der besten Modelle der POPAN 5.0-Analysen zur Berechnung der Tagespopulationsgrößen sowie der Gesamtpopulationsgröße von <i>Euphydryas aurinia beckeri</i> in der westlichen Algarve, Portugal .....	24
<b>Tabelle 2.7:</b> Anzahl der Individuen von <i>Euphydryas aurinia beckeri</i> , die in derselben Teilfläche bzw. in anderen Teilflächen wiedergefangen wurden .....	27
<b>Tabelle 2.8:</b> Ergebnisse der MRR-Studie [ <i>Euphydryas aurinia beckeri</i> ] bezogen auf die einzelnen Teilflächen.....	27
<b>Tabelle 2.9:</b> Ergebnisse der Kurvenvergleiche der negativen Exponentialfunktion (NEF) sowie der inversen Powerfunktion (IPF) mit den erhobenen Datenreihen zum Dispersionsverhalten bei <i>Euphydryas aurinia beckeri</i> .....	28
<b>Tabelle 2.10:</b> Ergebnisse der MRR-Studie mit <i>Euphydryas aurinia debilis</i> im Nationalpark „Hohe Tauern“, Österreich, getrennt dargestellt für beide Geschlechter .....	35
<b>Tabelle 2.11:</b> Vergleich der besten Modelle der POPAN 5.0-Analysen zur Berechnung der Tagespopulationsgrößen von <i>Euphydryas aurinia debilis</i> im Nationalpark „Hohe Tauern“, Österreich .....	36
<b>Tabelle 2.12:</b> Anzahl wiedergefangener Individuen von <i>Euphydryas aurinia debilis</i> nach Tagen mit geschlossener Schneedecke .....	37
<b>Tabelle 2.13:</b> Ergebnisse der Kurvenvergleiche der negativen Exponentialfunktion (NEF) sowie der inversen Powerfunktion (IPF) mit den erhobenen Datenreihen zum Dispersionsverhalten bei <i>Euphydryas aurinia debilis</i> .....	39
<b>Tabelle 2.14:</b> Stabilitätsindizes der Kurvenvergleiche der negativen Exponentialfunktion (NEF) sowie der inversen Powerfunktion (IPF) mit den erhobenen Datenreihen zum Dispersionsverhalten bei <i>Euphydryas aurinia debilis</i> .....	39
<b>Tabelle 2.15:</b> Ergebnisse der MRR-Studie mit <i>Euphydryas aurinia aurinia</i> im nordwestlichen Rumänien, getrennt dargestellt für beide Geschlechter .....	44

<b>Table 2.16:</b> Anzahl und Häufigkeit von Einfach- und Mehrfachwiederfängen, getrennt dargestellt für beide Geschlechter von <i>Euphydryas aurinia aurinia</i> im nordwestlichen Rumänien .....	44
<b>Tabelle 2.17:</b> Vergleich der besten Modelle der POPAN 5.0-Analysen zur Berechnung der Tagespopulationsgrößen sowie der Gesamtpopulationsgröße von <i>Euphydryas aurinia aurinia</i> im nordwestlichen Rumänien .....	45
<b>Tabelle 2.18:</b> Ergebnisse der Kurvenvergleiche der negativen Exponentialfunktion (NEF) sowie der inversen Powerfunktion (IPF) mit den erhobenen Datenreihen zum Dispersionsverhalten bei <i>Euphydryas aurinia aurinia</i> .....	47
<b>Tabelle 2.19:</b> Parameter der genetischen Diversität, ermittelt für 46 europäische Populationen von <i>Euphydryas aurinia</i> sowie eine Population von <i>E. desfontainii</i> .....	52
<b>Tabelle 2.20:</b> Ergebnisse hierarchischer Varianzanalysen zwischen verschiedenen Gruppierungen von <i>Euphydryas aurinia</i> und <i>E. desfontainii</i> in Europa .....	55
<b>Tabelle 2.21:</b> Ergebnisse nicht-hierarchischer Varianzanalysen innerhalb verschiedener Gruppierungen von <i>Euphydryas aurinia</i> und <i>E. desfontainii</i> in Europa .....	56
<b>Tabelle 2.22:</b> Parameter der genetischen Diversität, ermittelt für 14 tschechische Populationen von <i>Euphydryas aurinia</i> .....	69
<b>Tabelle 2.23:</b> Ergebnisse nicht-hierarchischer Varianzanalysen innerhalb verschiedener Gruppierungen von <i>Euphydryas aurinia</i> in Westtschechien.....	70
<b>Tabelle 2.24:</b> Ergebnisse hierarchischer Varianzanalysen zwischen verschiedenen Gruppierungen von <i>Euphydryas aurinia</i> in Westtschechien.....	72
<b>Tabelle 3.1:</b> Gesamtzahl der FFH-Schutzgebiete Bayerns und des Saarlandes, sowie Anzahl und Charakteristika der Schutzgebiete mit Vorkommen von <i>Euphydryas aurinia</i> .....	93
<b>Tabelle 3.2:</b> Vergleich von Empfehlungen zur Erfassung und Bewertung der <i>Euphydryas aurinia</i> -Vorkommen im Zuge der Monitoringpflicht nach Art. 11 FFH-RL .....	101
<b>Tabelle 3.3:</b> Zusammenfassung der Ergebnisse des zweiten nationalen Berichts (2007) der Bundesrepublik an die Europäische Kommission zur Beurteilung des Erhaltungszustandes von <i>Euphydryas aurinia</i> in Deutschland .....	106
<b>Tabelle 7.1:</b> Allel-Frequenzen der 46 untersuchten Populationen von <i>Euphydryas aurinia</i> sowie einer Population von <i>E. desfontainii</i> .....	139
<b>Tabelle 7.2:</b> Allel-Frequenzen der 14 untersuchten Populationen von <i>Euphydryas aurinia</i> aus Nordwesttschechien .....	149

## Tafeln

**Tafel 1:** Subspezies von *Euphydryas aurinia* sowie genutzte Habitattypen ..... 11

## **1. Einleitung**

### **1.1 Biodiversitätsverlust und die schwierige Suche nach geeigneten Schutzgütern**

Weltweit ist ein rapider Verlust biologischer Vielfalt aufgrund anthropogener Einflüsse zu verzeichnen (vgl. Ostfeld & Logiudice, 2003; O'Connor & Crowe, 2005; Brooks et al., 2006). Exponentielles Bevölkerungswachstum, Industrialisierung und die Intensivierung von Land- und Forstwirtschaft sind nur einige Entwicklungen, die besonders innerhalb der letzten zwei Jahrhunderte zu einer weiträumigen Zerstörung natürlicher Lebensräume und zu einer gravierenden Gefährdung vieler Tier- und Pflanzenarten geführt haben (Abbitt et al., 2000; Fahrig, 2003; Henle et al., 2004). Neben den direkten negativen Auswirkungen wie Übernutzung der Böden, hohe Anfälligkeit von Monokulturen und dem Verlust natürlicher Ressourcen (z.B. in der Fischereiindustrie), wird sich die Menschheit zunehmend ihrer generellen Verantwortung gegenüber der Umwelt und dem Erhalt der Biodiversität bewusst. Der Schutz der biologischen Vielfalt und der Gedanke der nachhaltigen Nutzung finden daher immer häufiger Eingang in politische Entscheidungen und haben innerhalb der letzten Jahrzehnte zur Etablierung verschiedener internationaler Schutzabkommen geführt (z.B. Berner Konvention, Biodiversitätskonvention CBD u.a.).

Das derzeit auf europäischer Ebene wichtigste Abkommen zum Schutze der Biodiversität stellt die Richtlinie 92/43/EWG (Fauna-Flora-Habitat-Richtlinie) dar. Hier werden zum ersten Mal Aspekte des Artenschutzes mit solchen des Habitatschutzes kombiniert, um die biologische Vielfalt Europas langfristig zu sichern (vgl. Rödiger-Vorwerk, 1998; Commission of the European Communities, 2002). Die enorme Fülle zu berücksichtigender Schutzgüter führt jedoch eine Problematik deutlich vor Augen: Einerseits können nur umfangreiche Maßnahmen einen effektiven Schutz der Biodiversität als Ganzes gewährleisten, andererseits ist es vor dem Hintergrund begrenzter finanzieller Mittel gerade bei weit verbreiteten Arten und Lebensraumtypen kaum möglich, alle Vorkommen gleichermaßen in den Schutzbemühungen zu berücksichtigen. Deshalb wäre es in vielen Fällen sinnvoll, Prioritäten bei der Festlegung von Schutzprogrammen zu setzen. Die zentrale Frage lautet daher: Was können und müssen wir schützen, um den „ökologischen Gesamtwert“ einer Art tatsächlich zu erhalten?

Die Naturschutzbiologie unternimmt bereits seit geraumer Zeit Anstrengungen, diese Frage zu klären und durch die Definition so genannter „Conservation Units“ (Schutzeinheiten) innerhalb von Arten die Abwägungsentscheidungen zu erleichtern (vgl. Avise, 2004). Ziel ist es hierbei, Populationen mit ähnlichen Eigenschaften (z.B. bzgl. der Morphologie, Genetik

oder Ökologie) in gemeinsamen Einheiten zusammenzufassen und deren Bedeutung für den Erhalt des evolutionären Gesamtpotentials einer Spezies zu bestimmen (Allendorf & Luikart, 2007). Auf diese Weise sollen die wichtigsten Diversitätszentren einer Art ermittelt und mit Hilfe spezifischer Schutzprogramme dauerhaft bewahrt werden. Die Festlegung von Schutzeinheiten setzt jedoch großes Wissen bzgl. der jeweiligen Spezies voraus und erfordert nicht selten umfangreiche Untersuchungen. Warum also nicht vorhandene Einteilungen (z.B. das Konzept der Subspezies) übernehmen?

Die Bildung taxonomischer Gruppen unterhalb des Artniveaus spiegelt vielfach den jeweiligen Zeitgeist wider und folgt nicht immer vergleichbaren Regeln und Grundannahmen (Allendorf & Luikart, 2007). Ähnlich verhält es sich mit dem Artbegriff selbst, der seit Charles Darwin enorme Veränderungen und Neu-Interpretationen erfahren hat. In Folge sind bis zum heutigen Tage zahlreiche verschiedene Artkonzepte entwickelt worden (vgl. De Queiroz, 2007; Storch et al., 2007). Hinzu kommt, dass viele der frühen und noch immer gültigen taxonomischen Einteilungen auf Untersuchungen nur weniger Merkmalskomplexe, z.B. alleine der Morphologie beruhen. Aus diesem Grund wurden in jüngster Zeit neue Konzepte von Schutzeinheiten entwickelt, die möglichst klar definiert werden können und bisher eher vernachlässigte Aspekte (z.B. die Ökologie und Genetik einer Art) miteinbeziehen. Zwei dieser Konzepte sollen im Folgenden kurz vorgestellt werden.

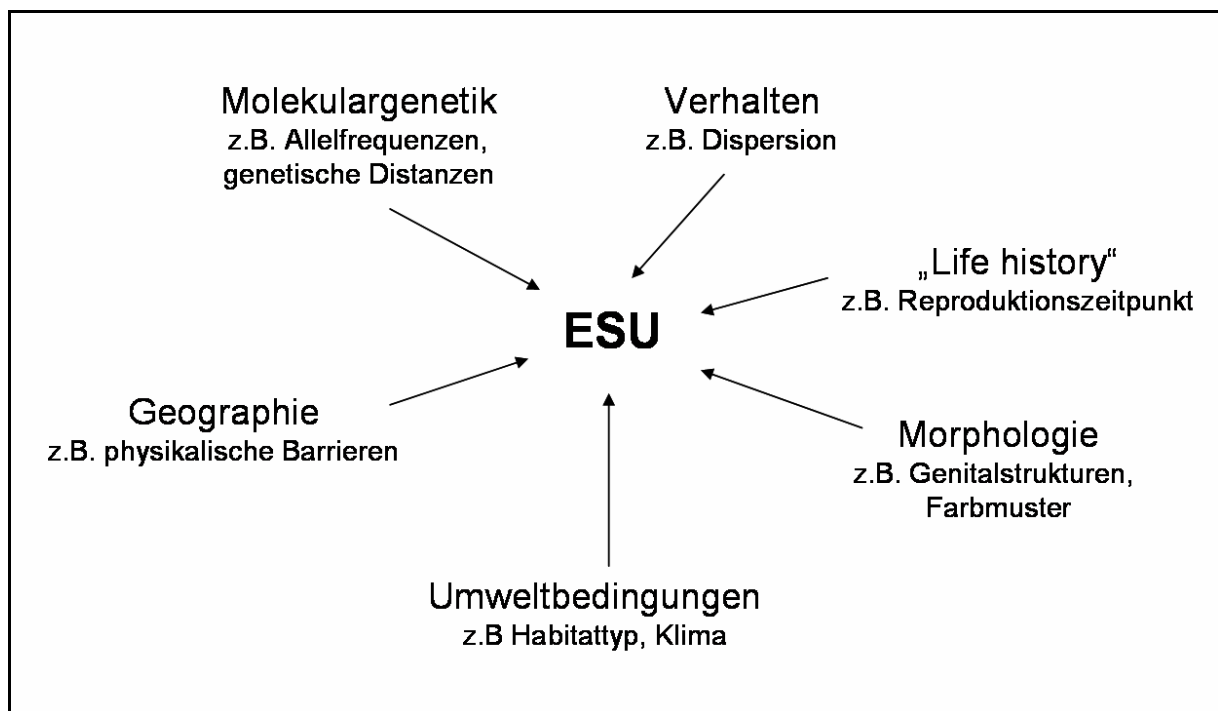
### **1.2 Die Schutzkonzepte ESUs und MUs**

#### **1.2.1 Evolutionär Signifikante Einheiten (Evolutionarily Significant Units = ESUs)**

Ein ESU kann definiert werden als eine Population oder eine Gruppe von Populationen, die auf Grund ihrer genetischen und ökologischen Einzigartigkeit einen wichtigen Beitrag zum Diversitätsspektrum einer Spezies liefert (Waples, 1991). Solche Einheiten verdienen daher besondere Berücksichtigung in Naturschutzbelangen. Der Begriff ESU fand erstmals bei Ryder (1986) Verwendung und wurde seitdem von vielen Autoren in unterschiedlicher Weise weiterentwickelt (Waples, 1991; Dizon et al., 1992; Moritz, 1994; Crandall et al., 2000; de Guia & Saitoh, 2006). Dennoch zeichnen sich aktuelle Entwicklungen ab, die eine Synthese verschiedener Modelle ermöglichen sollen. Nach Allendorf & Luikart (2007) müssen demnach zwei zentrale Kriterien für die Definition eines ESUs erfüllt sein:

- 1) langfristige reproduktive Isolation
- 2) adaptive Differenzierungen

Zur Überprüfung der beiden genannten Kriterien können verschiedene Datensätze herangezogen werden (Abb. 1.1). Erstreckt sich die reproduktive Isolation von Populationen über längere Zeiträume, so lässt sich dies z.B. mit Hilfe molekularer Analysen (Allozyme, DNA u.ä.) feststellen. Adaptive Differenzierungen werden hingegen oftmals durch die Untersuchung populationsökologischer Parameter (z.B. der Demographie oder des Dispersionsverhaltens) sichtbar. Und nicht zuletzt können auch geographische Aspekte (z.B. die Barrierewirkung von Hochgebirgen) Hinweise auf die räumliche Trennung von Populationen liefern.



**Abbildung 1.1:** Mögliche Informationsquellen zur Definition von „Evolutionarily Significant Units“ (ESUs). Abgewandelt nach Allendorf & Luikart (2007).

Es bleibt allerdings festzuhalten, dass evolutionäre Prozesse in der Regel nicht sprunghaft sondern kontinuierlich verlaufen. Zudem variiert die Evolutionsrate innerhalb verschiedener Taxa (vgl. Ridley, 2004). Daher ist es mitunter schwierig festzulegen, ab welchem Differenzierungsgrad verschiedene Populationen einer Art eindeutig unterschiedlichen ESUs zugeordnet werden können. Diese Problematik betrifft jedoch alle Ebenen der Taxonomie (z.B. auch die Definition von Gattungen, Familien etc.) und macht deutlich, dass subjektive Einschätzungen auch in naturwissenschaftlichen Entscheidungen nicht ganz umgangen werden können. Die Berücksichtigung möglichst vieler verschiedener Datensätze (s.o.) kann allerdings dazu beitragen, die Subjektivität bei der Einteilung von Schutzeinheiten auf ein Minimum zu reduzieren (Allendorf & Luikart 2007).

Das Konzept der ESUs dient in erster Linie dazu, die bedeutenden Differenzierungszentren einer Art auf überregionaler Ebene zu ermitteln. Diese Informationen liefern die entscheidende Basis zur Entwicklung von Schutzstrategien, die möglichst das gesamte evolutionäre Potential einer Spezies erhalten sollen. Bei der Etablierung von Schutzplänen auf regionaler Ebene ist hingegen oftmals eine differenziertere Sichtweise nötig (vgl. Veith & Schmitt, 2008). Dies soll durch die Einführung eines weiteren Konzeptes von Schutzeinheiten unterhalb der Ebene der ESUs gewährleistet werden.

### **1.2.2 Management-Einheiten (Management Units = MUs)**

Ein MU wird definiert als eine Gruppe von Populationen, zwischen denen aufgrund von Migration einzelner Individuen Genfluss besteht (Avice, 2004). Verschiedene MUs sind demgegenüber demographisch unabhängig, d.h. die jeweilige Populationsdynamik wird kaum durch Zuwanderung sondern nahezu ausschließlich durch die eigenen Geburten- und Sterberaten beeinflusst (Allendorf & Luikart, 2007). Auch zwischen MUs herrscht demnach weitgehend reproduktive Isolation, die sich jedoch in der Regel über eher kurze Zeitspannen erstreckt. Im Gegensatz zu ESUs weisen MUs daher nur schwache eigenständige Evolutionsprozesse auf. Gleichwohl finden sich gerade innerhalb von MUs häufig regionaltypische genetische Differenzierungen, die einen wichtigen Beitrag für die genetische Gesamtdiversität einer Art in einem bestimmten Gebiet liefern (Veith & Schmitt, 2008).

Management-Einheiten lassen sich ähnlich wie ESUs mit Hilfe molekularer Analysen ermitteln. Die Einteilung von MUs kann jedoch aufgrund des Kontinuums möglicher Differenzierungen mit ähnlichen Problemen verbunden sein wie die Unterscheidung verschiedener ESUs (s.o.). Daher werden nicht selten weitere Techniken (z.B. Fang-Markierung-Wiederfangstudien) angewandt, um den regelmäßigen Austausch von Individuen zwischen einzelnen Populationen zu überprüfen und somit aktuellen Genfluss nachzuweisen.

### **1.3 Vorgehensweise der Untersuchung**

Die Konzepte von MUs und ESUs stellen trotz der erwähnten Limitierungen augenblicklich die beste Möglichkeit dar, „Conservation Units“ unterhalb des Artniveaus festzulegen. Sie bieten das Potential, die Prioritätensetzung bei den Schutzbemühungen zu vereinfachen und eine gezielte Einteilung für Monitoring- und Managementstrategien zu ermöglichen (Avice, 2004; Allendorf & Luikart, 2007). Dennoch finden MUs und ESUs bislang keine Berücksichtigung in der FFH-RL. Dies hat zu Folge, dass derzeit auf europäischer Ebene große Ressourcen gebunden werden, um alle Vorkommen von Schutzgütern der FFH-RL

weitgehend einheitlich zu berücksichtigen (vgl. G thler, 2008). Das Ziel des ersten Teils der vorliegenden Arbeit besteht deshalb darin, die Anwendbarkeit beider Konzepte exemplarisch an einer durch die FFH-RL gesch tzten Art zu testen, um so eine m gliche Basis f r Abwgungsentscheidungen zu schaffen.

Als Modellorganismus wurde die Schmetterlingsart *Euphydryas aurinia* (Anhang II, FFH-RL) ausgewhlt. Diese Spezies ist  ber weite Teile Europas verbreitet und weist in verschiedenen Lndern unterschiedliche Gefhrdungspotentiale auf (vgl. van Swaay & Warren, 1999; Asher et al., 2001; Maravalhas, 2003; Schtickzelle et al., 2005; Bos et al. 2006, Bulman et al., 2007). Aus diesem Grund erscheint hier eine differenzierende Herangehensweise bei der Entwicklung von Schutzkonzepten im Rahmen der FFH-RL besonders sinnvoll. Zudem bestehen nach wie vor Unklarheiten bzgl. der taxonomischen Stellung einzelner Unterarten innerhalb von *E. aurinia* (vgl. Kudrna, 1986; SBN, 1987; Munguira et al., 1997), weshalb die aktuelle Subspezies-Einteilung keine geeignete Basis darstellt, klare Schutzeinheiten zu definieren. Und nicht zuletzt existieren derzeit noch gro e generelle Wissensl cken bzgl. der  kologie und Populationsgenetik der europischen Vorkommen von *E. aurinia*, wodurch die Etablierung spezifischer Schutzma nahmen oftmals erschwert wird (vgl. Ulrich, 2003; Anthes & Nunner, 2006). Zustzliche Grundlagenforschung erscheint daher dringend erforderlich.

Zur Schaffung dieses Grundlagenwissen und zur  berpr fung der Konzepte von ESUs und MUs bei *E. aurinia* wurden daher zwei unterschiedliche Forschungsanstze herangezogen.

### **1.3.1  kologische Studien**

In einem ersten Schritt wurden Fang-Markierung-Wiederfangstudien in Populationen der Subspezies *Euphydryas aurinia beckeri*, *E. aurinia debilis*, und *E. aurinia aurinia* durchgef hrt. Diese dienten dazu,  kologische Basisparameter (z.B. Populationsgr o e, Demographie und Dispersionsverhalten) zu ermitteln, die gro e Bedeutung f r den langfristigen Erhalt von Metapopulationssystemen besitzen (vgl. Hanski, 1999; 2004; Baguette, 2003). Durch den Vergleich der drei Datenstze sollten au erdem m gliche  kologische Adaptationen der genannten Taxa an die jeweils spezifischen Habitatbedingungen  berpr ft werden, was f r die Existenz verschiedener ESUs sprechen k nnte.

### **1.3.2 Molekulare Studien**

In einem zweiten Schritt wurden molekulare Untersuchungen mittels Allozym-Elektrophoresen vorgenommen. Hier erfolgte einerseits eine weiträumige Analyse mit verschiedenen europäischen Populationen von *E. aurinia*, um die genetische Diversität und die genetischen Differenzierungszentren auf überregionaler Ebene zu ermitteln. Diese Daten schaffen eine Grundlage, das Vorhandensein verschiedener ESUs auf molekularer Basis zu testen. Des Weiteren wurde eine räumlich begrenzte Untersuchung mit mehreren Populationen aus Westböhmen durchgeführt, um exemplarisch das Konzept von MUs auf regionaler Ebene zu überprüfen.

### **1.3.3 Exemplarische Erfassung des FFH-Schutzkonzeptes für *Euphydryas aurinia* in Deutschland**

Neben den Untersuchungen zur Ökologie und Populationsgenetik von *E. aurinia* in Europa befasst sich der zweite Teil der vorliegenden Arbeit mit dem aktuellen Schutzverfahren für die erwähnte Schmetterlingsart im Zuge der FFH-RL innerhalb Deutschlands. Ziel war es hierbei, Informationen zur Schutzgebietsauswahl, zum Monitoring sowie zum Gebietsmanagement zusammenzutragen und vor dem Hintergrund der ökologischen Anforderungen der Art Problematiken bei der Umsetzung der genannten Punkte zu diskutieren. Diese Erfassung soll einen Beitrag liefern, die Schutzbemühungen für *E. aurinia* in Deutschland weiter zu optimieren.

## **2. Populationsökologie und Populationsgenetik der Schmetterlingsart *Euphydryas aurinia* in ihrem europäischen Verbreitungsgebiet**

### **2.1 Material und Methoden**

#### **2.1.1 Die Schmetterlingsart *Euphydryas aurinia***

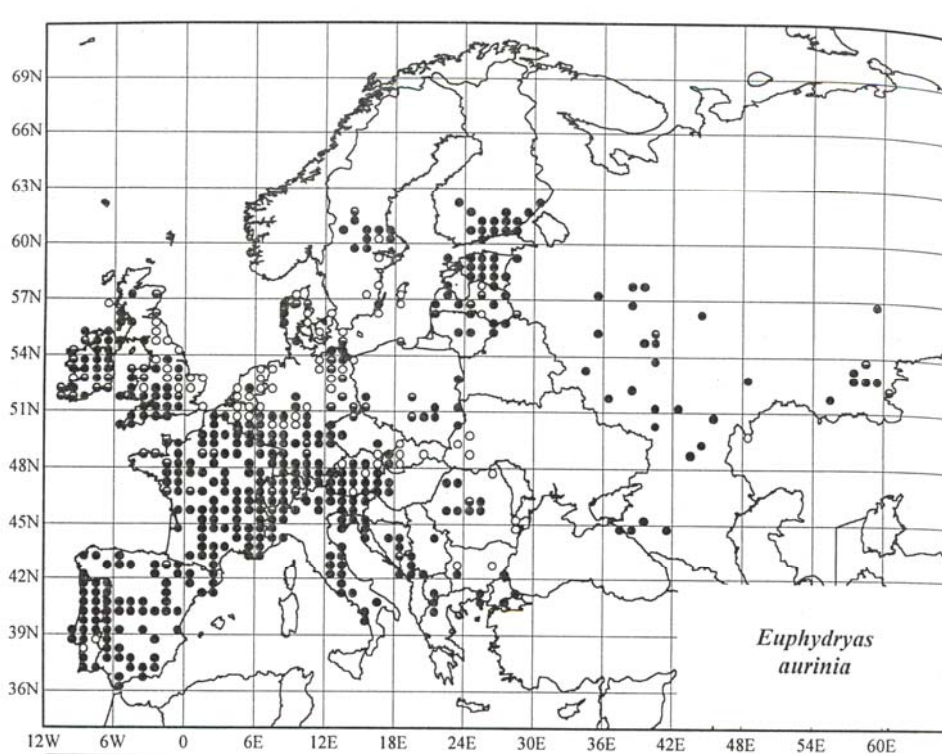
##### **2.1.1.1 Systematische Stellung**

Die Schmetterlingsart *Euphydryas aurinia* (ROTTEMBURG, 1758) gehört innerhalb der Ordnung Lepidoptera der Familie Nymphalidae an, in der sich auch einige der bekanntesten und häufigsten deutschen Tagfalter befinden (z.B. Tagpfauenauge, Kleiner Fuchs, Distelfalter etc.) (Tolman & Lewington, 1998). Autapomorphes Merkmal dieser Unterfamilie ist die Reduktion des vordersten Beinpaars zu so genannten Putztastern, die der Pflege von Fühlern und Kopf dienen, und die auf Grund des Fehlens von Krallen nicht mehr zum Festhalten genutzt werden können (SBN, 1987).

Die Gattung *Euphydryas* (sensu lato) umfasst derzeit 14 beschriebene Arten (Zimmermann et al., 2000), wobei *E. aurinia* mit 34 Subspezies einen der taxonreichsten Vertreter darstellt. In Europa finden sich 4-5 Subspezies, deren systematische Einordnung jedoch bis heute Anlass zu Diskussionen gibt (Kudrna, 1986; Munguira et al., 1997). Dies liegt u.a. darin begründet, dass die verschiedenen Subspezies zwar deutliche morphologische Unterschiede aufweisen (vgl. Tafel 1: A, C und E), jedoch in Kreuzungsexperimenten oftmals fertile Hybride gezüchtet werden konnten (Gerber, 1972; SBN, 1987).

##### **2.1.1.2 Verbreitung**

Die Gesamtverbreitung von *Euphydryas aurinia* erstreckt sich über weite Teile der Paläarktis von Iberien durch die klimatisch gemäßigte Zone Asiens bis nach Korea (Ebert & Rennwald, 1991). In der Westpaläarktis liegen die Verbreitungsschwerpunkte vor allem in Portugal, Spanien, Frankreich, Slowenien sowie in den höheren Lagen der Alpen (u.a. SBN, 1987; Munguira et al., 1997; Maravalhas, 2003). In zahlreichen Ländern Mitteleuropas ist die Art hingegen in den letzten Jahrzehnten stark zurückgegangen, so dass das ehemals nahezu geschlossene Verbreitungsgebiet vielfach auf inselartige Restvorkommen reduziert wurde (van Swaay & Warren, 1999; Asher et al., 2001; Schtickzelle et al., 2005; Bos et al., 2006) (vgl. Abb. 2.1).



**Abbildung 2.1:** Verbreitung von *Euphydryas aurinia* in Europa (aus: Kudrna, 2002). Die Kreise repräsentieren Vorkommen, die zu unterschiedlichen Zeitpunkten nachgewiesen werden konnten. Gefüllte Kreise: nach 1980; halbgefüllte Kreise: zwischen 1951 und 1980; ungefüllte Kreise: vor 1951.

### 2.1.1.3 Ökologie

*Euphydryas aurinia* ist ein Verschiedenbiotopbewohner im Sinne von Weidemann (1995) und kann innerhalb Europas in höchst unterschiedlichen Lebensräumen angetroffen werden. Besiedelt werden sowohl Feucht- als auch Trockenstandorte verschiedener Ausprägung mit hoher Dichte der Raupenfutterpflanzen (Tolman & Lewington, 1998). Eine Übersicht über die Habitate sowie die Raupenfutterpflanzen der drei wichtigsten europäischen Subspezies ist in Tabelle 2.1 dargestellt.

**Tabelle 2.1:** Übersicht über genutzte Lebensraumtypen und Raupenfutterpflanzen der drei wichtigsten europäischen Subspezies von *Euphydryas aurinia*. (Quellen: SBN, 1987; Ebert & Rennwald, 1991; Munguira et al., 1997; Tolman & Lewington, 1998)

<b>Taxon</b>	<b>Lebensraumtyp/Habitat</b>	<b>Raupenfutterpflanzen</b>
<i>E. aurinia aurinia</i>	Kalk-Trocken- und Halbtrockenrasen, kurzzeitig verbrachende Borstengrasrasen, Flachmoorwiesen, wechselfeuchte Pfeifengraswiesen mit extensiver Streuwiesennutzung, Magere Glatthafer-Wiesen, Streuobstwiesen	<i>Succisa pratensis</i> , <i>Scabiosa columbaria</i> , <i>Gentiana asclepiadea</i> , <i>Knautia arvensis</i> , u.a.
<i>E. aurinia debilis</i>	Hochmontane bis alpine Magerrasen, Steinrasen	<i>Gentiana acaulis</i> , <i>Gentiana clusii</i> , u.a.
<i>E. aurinia beckeri</i>	Extensiv bewirtschaftetes, trockenes bis wechselfeuchtes Grasland, Weiden, Brachflächen, offene Korkeichenwälder	<i>Lonicera implexa</i> , <i>Lonicera periclymenum</i> , u.a.

Die Falter bilden in der Regel so genannte Metapopulationssysteme (Anthes et al., 2003a; Hula et al., 2004; Schtickzelle et al., 2005). Dies bedeutet, dass durch räumliche Vernetzung verschiedener Teilpopulationen ein gelegentlicher Austausch von Individuen gewährleistet wird (vgl. Hanski, 1999; 2004). Extinktionsereignisse in einzelnen Habitaten, beispielsweise aufgrund schlechter Witterungsbedingungen zur Flugzeit, können so durch Wiederbesiedlungen kompensiert werden, solange die Habitatqualität in den betroffenen Gebieten erhalten bleibt (Anthes & Nunner, 2006). Diese Pufferwirkung ermöglicht es der Art, trotz jährweise unterschiedlicher Individuenzahlen langfristig in einem Gebiet persistent zu bleiben.

*Euphydryas aurinia* ist eine univoltine Schmetterlingsart, deren Flugzeit je nach geographischer Breite, Höhenlage sowie den vorherrschenden Wetterbedingungen variiert (Tolman & Lewington, 1998). Im Süden Portugals können erste Falter bereits Ende März beobachtet werden (Maravalhas, 2003), während sich die Hauptflugzeit in den Hochlagen der Alpen von Mitte Juni bis Mitte Juli erstreckt (SBN, 1987). Insgesamt ist das Vorkommen von Imagines in der Regel jedoch auf einen Zeitraum von 6-8 Wochen beschränkt.

Die Eiablage erfolgt in Gelegen von meist 100-200 Eiern an die Unterseite der jeweiligen Raupenfutterpflanzen. Die schlüpfenden Larven bilden ein Gemeinschaftsgespinst, das der Abwehr von Fressfeinden und Parasiten dienen soll, und die Thermoregulation bei sinkenden Temperaturen unterstützt (Ebert & Rennwald, 1991). Nach der Überwinterung im dritten oder vierten Larvenstadium wird das Gespinst weiter ausgebaut und erst von den erwachsenen Raupen im sechsten Larvalstadium verlassen (Wahlberg, 2000). Letztere entfernen sich einige Meter vom ursprünglichen Gespinst und verpuppen sich einzeln im Schutze der umliegenden Vegetation.

In der Regel gelingt es einem Großteil der Larven nicht, die komplette Entwicklung bis zum Imago zu durchlaufen. Dies beruht u.a. auf den jahresweise sehr hohen Dichten von Raupenparasiten (besonders *Apanteles bignelli*; Porter, 1983; Klapwijk et al., 2009) und kann sehr starke Oszillationen in den Falterabundanz zu Folge haben (SBN, 1987).

### 2.1.1.4 Gefährdung

*Euphydryas aurinia* ist in den letzten Jahrzehnten in vielen Ländern Mitteleuropas selten geworden oder sogar gänzlich verschwunden (van Swaay & Warren, 1999). Die letzten Nachweise der Art in den Niederlanden stammen aus dem Jahre 1982 (Bos et al., 2006). In Deutschland hat das ursprüngliche Verbreitungsgebiet zwischen 1950 und 2002 um beinahe 75 % abgenommen (Anthes et al., 2003a). Auch Länder wie Belgien, Dänemark, Luxemburg, Österreich und die Slowakei meldeten 2007 im Zuge der nationalen Berichtspflichten gemäß der FFH-Richtlinie negative Entwicklungstrends für *E. aurinia* (EIONET, 2007).

Die Gründe für den rapiden Rückgang in Mitteleuropa sind besonders im Verlust geeigneter Habitate zu finden. Intensivierung der Landwirtschaft, die Aufgabe kleinräumiger, parzellierter Landnutzung, der Rückgang extensiver Beweidung sowie die Trockenlegungen vieler Feuchtgebiete sind hierbei als Hauptursachen zu nennen (SBN, 1987; Ebert & Rennwald, 1991; Anthes et al., 2003a; Hula et al., 2004; Schtickzelle et al., 2005). Auf Grund der oftmals noch weitgehend traditionellen Extensivbewirtschaftung in vielen Teilen Süd- und Südwesteuropas ist die Art hingegen in Ländern wie Portugal und Spanien bisher noch in zahlreichen stabilen Populationen zu finden (Munguira et al., 1997; van Swaay & Warren, 1999; Maravalhas, 2003).



**Tafel 1:** Subspezies von *Euphydryas aurinia* sowie genutzte Habitattypen. **A-B.** *E. aurinia aurinia*. **A.** Männlicher Falter. **B.** Feuchtwiesenkomplex bei Cluj-Napoca, Siebenbürgen/Rumänien, 600 m ü.N.N. **C-D.** *E. aurinia beckeri*. **C.** Männlicher Falter. **D.** Extensive Weideflächen bei Aljezur, Algarve/Portugal, 150 m ü.N.N. **E-F.** *E. aurinia debilis*. **E.** Männlicher Falter. **F.** Alpine Matten im Nationalpark Hohe Tauern, Salzburg/Österreich, 2230 m ü.N.N.

## **2.1.2 Fang-Markierung-Wiederaufstudien (MRR-Studien)**

### **2.1.2.1 Untersuchungsgebiete**

Im Verlauf der Jahre 2007 und 2008 wurden in drei unterschiedlichen Regionen Europas Fang-Markierung-Wiederaufstudien an jeweils verschiedenen Subspezies von *Euphydryas aurinia* durchgeführt. Die Untersuchungsgebiete sollen im Folgenden kurz beschrieben werden.

#### **Portugal**

Die Untersuchungsfläche befindet sich in der westlichen Algarve (37°13'N, 8°46'W) auf einer Höhe von 100-150 m und umfasst ein Mosaik extensiv genutzter Weiden und Brachflächen, die von weitläufigem Macchien-Buschland umgeben sind (Tafel 1, D). Die erwähnten Flächen liegen überwiegend entlang kleiner Bachläufe, die oftmals von dichten Heckenstrukturen mit *Rubus fruticosus agg.* sowie einzelnen Eichen (*Quercus suber*) begleitet werden. Einen weiteren wichtigen Bestandteil dieser Hecken bildet *Lonicera periclymenum*, die Raupenfutterpflanze für *Euphydryas aurinia* in dieser Region.

Für die MRR-Studie wurde ein Bereich von ca. 3,6 ha ausgewählt, in dem im März 2007 zahlreiche Raupen der genannten Schmetterlingsart nachgewiesen werden konnten. Diese Fläche wurde an Hand auffälliger Landmarken (z.B. trennende Heckenstrukturen, unbefestigte Wege o.ä.) oder Veränderungen der Vegetationshöhe in acht verschiedene Teilflächen untergliedert (siehe Abb. 2.3, S. 22; Ergebnisteil).

#### **Österreich**

Die Untersuchungsfläche liegt im Nationalpark "Hohe Tauern" (47°07'N, 12°49'O) und beinhaltet Bereiche eines südwestexponierten Steilhangs mit alpinen Wiesenflächen auf einer Höhe von 2250-2350 m (Tafel 1, F). Die Wiesen werden extensiv mit Rindern beweidet und sind regelmäßig von offenen Felsstrukturen durchbrochen. Häufige Pflanzenarten sind *Helianthemum alpestre*, *Crepis aurea*, *Myosotis alpestre* sowie großblütige Enziane (besonders *Gentiana acaulis*), die als Raupenfutterpflanze für *Euphydryas aurinia* dienen.

Die MRR-Studie wurde in einem Bereich von 2,5 ha durchgeführt, der wie oben beschrieben mit Hilfe auffälliger Landmarken abgegrenzt wurde.

#### **Rumänien**

Die Untersuchungsfläche befindet sich ca. 20 km nordwestlich der Stadt Cluj-Napoca (46°53'N, 23°21'O) und umfasst einen lang gezogenen Feuchtwiesenkomplex mit Übergangsbereichen zu Halbtrockenrasen auf einer Höhe von 550-600 m (Tafel 1, B). Die

Fläche wird durch gelegentliche Beweidung mit Schafherden offen gehalten, und beherbergt typische Pflanzengattungen feuchter Standorte (u.a. *Iris*, *Polygonum*, *Filipendula*). Die in dieser Region von *Euphydryas aurinia* genutzte Raupenfutterpflanze konnte leider nicht bestimmt werden. Für die Durchführung der MRR-Studie wurde die Untersuchungsfläche mit Hilfe von Waldsaumstrukturen sowie eines Entwässerungsgrabens eingegrenzt (siehe Abb. 2.11, S. 43; Ergebnisteil).

### 2.1.2.2 Durchführung der Fang-Markierung-Wiederfangstudien

In den festgelegten Untersuchungsgebieten fanden über die gesamte Flugzeit der Art in regelmäßigen Abständen Begehungen statt, die jeweils schlaufenförmigen Transekten durch das Habitat folgten. Im Verlauf der Begehungen wurden alle erreichbaren Individuen von *Euphydryas aurinia* einzeln mit einem Schmetterlingsnetz gefangen. Nach jedem Fang wurde der entsprechende Falter auf der linken Hinterflügelunterseite mit Hilfe eines schwarzen Faserschreibers individuell markiert (Code bestehend aus einer fortlaufenden Nummer; Faserschreiber: Staedtler/ Lumocolor) und anschließend wieder freigelassen. Je Fangereignis wurden folgende Informationen festgehalten (vgl. Munguira et al., 1997; Zimmermann et al., 2005): Individueller Code (mit Bemerkung: Erstfang oder Wiederfang), GPS-Koordinaten des Fangpunktes, Geschlecht des Falters, Zustand des Falters (auf einer Skala von 1 [frisch] bis 4 [stark abgeflogen]), Verhalten vor dem Fang (5 Kategorien: Flug, Balz, Kopula, Nektaraufnahme [mit jeweiliger Pflanzenart] und Ruhen in Vegetation), sowie die Wettersituation zum Fangzeitpunkt (sonnig/dunstig/bedeckt). Die Begehungen wurden an jedem Tag mit akzeptablen Wetterbedingungen (< 50% Wolken, Wind nicht stärker als mäßig, Temperaturen > 15°C) zwischen 9 Uhr und 17 Uhr durchgeführt. In der portugiesischen Studie erfolgten täglich zwei Begehungen, in den beiden anderen Studien je eine.

### 2.1.2.3 Auswertung der Daten

#### **Demographie**

Zur Analyse der Tagespopulationsgrößen wurde die Einstellung POPAN 5.0 im Programm MARK v.4.3. (Cooch & White, 2007) verwendet, deren Berechnungen auf dem Jolly-Seber Modell für offene Populationen beruhen.

POPAN 5.0 ermöglicht es, verschiedene Parameter (z.B. die Überlebens- oder Fangwahrscheinlichkeit) unterschiedlich zu kombinieren, so beispielsweise unter der Grundannahme konstanter Bedingungen bzw. in Abhängigkeit des Geschlechtes oder der Zeit. Für jeden der drei erhobenen Datensätze wurden mehr als 260 verschiedene

Kombinationen der einzelnen Parameter getestet, einschließlich dreier zusätzlicher Konstanten (beschrieben in Cooch & White, 2007): der Arbeitsaufwand (SE), berechnet als die tägliche Zeitspanne, die zum Fang der Falter aufgewendet wurde; des Weiteren ein linearer Trend (T) bzw. ein kumulativer "logit link" (Clogit), die beide von der Annahme ausgehen, dass die durchschnittliche Überlebenswahrscheinlichkeit der Individuen im Verlauf der MRR-Studie aufgrund der zunehmenden Durchalterung der Population sinkt.

Im Anschluss wurde das jeweilige Akaike Informationskriterium (AIC) aller berechneten Modelle verglichen und die Parameter-Kombination mit dem geringsten AIC-Wert als das beste Modell akzeptiert.

Im Falle des portugiesischen und des rumänischen Datensatzes konnten mit Hilfe von POPAN 5.0 außerdem die jeweiligen Gesamtpopulationsgrößen berechnet werden. Auf Grund der geringen Wiederfangzahlen in der österreichischen Studie wurde hier auf diese Berechnungen verzichtet.

### **Wanderverhalten**

Die detaillierten Datensätze der GPS-Koordinaten aller Fang-/Wiederfangereignisse dienten dazu, das Bewegungsverhalten von *Euphydryas aurinia* in den jeweiligen Untersuchungsgebieten zu ermitteln. Zu Beginn wurden die Distanzen zwischen den Fang- sowie den jeweils nachfolgenden Wiederfangpunkten berechnet, um einen generellen Einblick in die Standorttreue der Falter zu gewinnen. Mit Hilfe dieser Datensätze wurden anschließend zwei mathematische Modelle überprüft, die häufig zur Vorhersage weiterer Wanderungsereignisse bei Schmetterlingen Verwendung finden (vgl. Baguette, 2003, Zimmermann et al., 2005, Fric & Konvicka, 2007): die negative Exponentialfunktion (NEF) und die inverse Powerfunktion (IPF).

Für verschiedene Distanzklassen (in 20 m-, 30 m- bzw. 40 m- Intervallen) wurde nach Geschlechtern getrennt der jeweils inverse, prozentuale Anteil an Individuen berechnet, die vorgegebene Entfernungen zurückgelegt hatten. Im Anschluss konnte mit Hilfe linearer Regressionsanalysen (SPSS 10.1) bestimmt werden, ob die gewonnenen Datenreihen eher dem Verlauf einer NEF oder IPF folgen. Bei den Berechnungen für *E. aurinia beckeri* und *E. aurinia debilis* wurden auf Grund der hohen Standorttreue der Falter Distanzklassen in 20 m- und 30 m- Intervallen verglichen, bei *E. aurinia aurinia* hingegen Distanzklassen in 30 m- und 40 m- Intervallen.

Für die negative Exponentialfunktion (NEF) gilt bei der Berechnung des prozentualen Anteils an Individuen (I), die die Distanz D zurücklegen:

$$I_{NEF} = ae^{-kD} \text{ bzw. } \ln I = \ln a - kD$$

Parameter a bildet hierbei eine Skalierungskonstante während k eine Ausbreitungskonstante darstellt, die die Form der Exponentialkurve beschreibt. Folgt man hingegen der inversen Powerfunktion (IPF), so wird der prozentuale Anteil an Individuen (I) berechnet als

$$I_{IPF} = cD^{-n} \text{ respective } \ln I = \ln c - n(\ln D),$$

wobei c wiederum eine Skalierungskonstante bildet, und n eine Variable beschreibt, die den Effekt der Distanz auf das Ausbreitungsvermögen widerspiegelt (Baguette, 2003).

Mit Hilfe von F-Statistiken (SPSS 10.1) wurde das Signifikanzniveau für die jeweiligen Kurvenanpassungen berechnet. Anschließend wurden die per Regressionsanalyse ermittelten  $R^2$ -Werte für die NEF und IPF verglichen und das beste Kurvenmodell (mit dem höchsten  $R^2$ -Wert) bestimmt. Dieses Modell wurde daraufhin zur Datenextrapolation herangezogen, um den prozentualen Anteil an Individuen abzuschätzen, die Distanzen jenseits der in der MRR-Studie erfassbaren Distanzklassen zurückgelegt hatten (z.B. Distanzen über 1, 2 oder 3 km).

### **Weitere Analysen**

Auf Grund des umfangreichen Datensatzes der portugiesischen MRR-Studie konnten hier einige weitere Analysen durchgeführt werden.

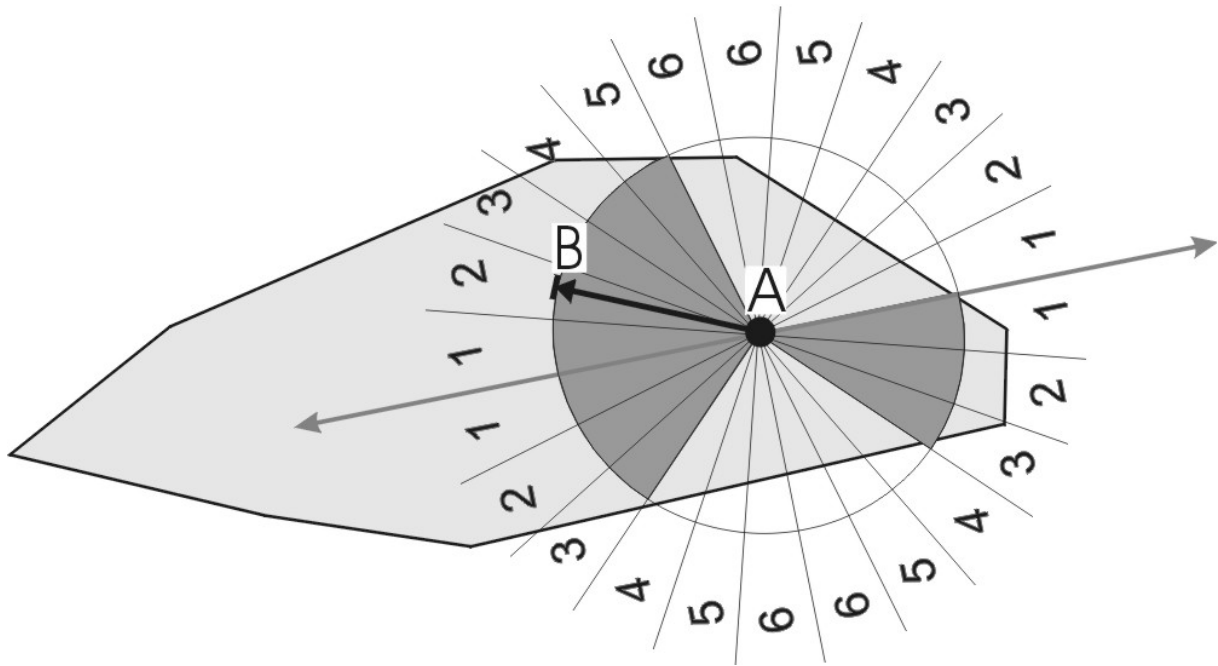
#### *Wanderungsdistanzen in Abhängigkeit der Zeit*

Im Verlauf der Studie wurden 150 Individuen in beiden Begehungen des jeweils selben Tages wiedergefangen. Die einheitliche Transekt-Route sowie die relativ hohe Standorttreue der Falter hatten zur Folge, dass bei diesen Individuen das Zeitintervall zwischen beiden Fangereignissen sehr eng lag (3-4 Stunden). Wie oben beschrieben, wurde für alle 150 Falter die zurückgelegte Distanz zwischen Fang- und Wiederfangpunkt anhand der GPS-Koordinaten ermittelt, und unter Berücksichtigung des jeweiligen Zeitintervalls die zurückgelegte Strecke pro Stunde berechnet. Die so gewonnenen Daten wurden mit den Distanzanalysen aller wiedergefangenen Tiere verglichen, um zu klären, inwieweit unterschiedliche Zeitintervalle zwischen Fang- und Wiederfangereignissen Auswirkung auf die Gesamtanalyse der Wanderungsdistanzen nehmen.

### *Orientierungsverhalten*

Der Datensatz der erwähnten 150 Individuen wurde außerdem dazu herangezogen, Analysen zur Orientierung der Falter in Abhängigkeit der zurückgelegten Wanderdistanz vorzunehmen. Hierzu wurde zuerst für jede der acht Teilflächen des Untersuchungsgebietes mit Hilfe von Regressionsanalysen der Flächengrenzpunkte (GPS) die Habitathauptachse bestimmt. Des Weiteren wurden die 150 Individuen basierend auf der zurückgelegten Wegstrecke in 3 Klassen unterteilt (<10 m, 10-20 m, >20 m) und für jedes Tier die Abweichung der Bewegungsrichtung von der Habitathauptachse der jeweiligen Teilfläche, in der der Falter gestartet war, berechnet. Die resultierenden Winkel konnten anschließend 6 Abweichungsklassen zugeordnet werden, die in 15°-Schritten auf einer Skala von 0° (keine Abweichung) bis 90° (maximale Abweichung) festgelegt wurden.

Anschließend wurde mit Hilfe eines Kreises um den Bewegungsstartpunkt (Quantum GIS 0.9.1.) mit dem Radius der jeweils zurückgelegten Strecke eines Individuums ermittelt, welche Abweichungsklassen innerhalb der jeweiligen Teilfläche feststellbar gewesen wären (vgl. hierzu Abb. 2.2). Diese Abweichungsklassen widerspiegeln die Verteilung und Häufigkeit der erwarteten Bewegungswinkel und wurden mit denen der tatsächlich beobachteten Bewegungswinkel verglichen ( $\chi^2$ -Test; vgl. Batschelet, 1981). Die Analysen zum Vergleich der erwarteten und beobachteten Bewegungswinkel wurden zusätzlich nach Geschlechtern getrennt berechnet, um eventuell vorhandene geschlechtsspezifische Verhaltensmuster zu berücksichtigen.



**Abbildung 2.2:** Hypothetisches Beispiel zum Vergleich der erwarteten bzw. des beobachteten Bewegungswinkels bei *Euphydryas aurinia beckeri* in der westlichen Algarve, Portugal.

Ein Individuum fliegt innerhalb einer Teilfläche (hellgrau) von Punkt A nach Punkt B. Diese realisierte Bewegung fällt in die Abweichungsklasse 2 mit einer Abweichung von 15-30° von der Habitathauptachse (dunkelgrauer Doppelpfeil). Die Habitathauptachse wird mittels Regressionsanalyse der Flächengrenzpunkte berechnet. Zusätzlich wird ein Kreis mit dem Zentrum A und Radius AB konstruiert und in 6 gleichgroße Klassen aufgeteilt (mit 1 = 0-15° bis 6 = 75-90° Abweichung von der Habitathauptachse). Größenklassen, deren äußere Kreislinien zu mehr als 50% innerhalb der Habitatfläche liegen, werden in die Berechnung möglicher Bewegungswinkel (dunkelgraue Fläche) miteinbezogen. Außerhalb der Habitatgrenzen liegende Klassen werden hingegen nicht berücksichtigt.

In dem aufgeführten Beispiel wäre es dem Individuum möglich gewesen, dreimal die Abweichungsklasse 0-15°, 15-30° oder 30-45° zu wählen bzw. einmal die Klasse 45-60° oder 60-75°. Abweichungen von 75-90° wären nicht möglich gewesen, ohne das Habitat zu verlassen. Auf Basis solcher Daten und unter der Annahme einer zufälligen Auswahl von Bewegungsrichtungen innerhalb des Habitates wurden für alle beobachteten Bewegungen hypothetische (= erwartete) Abweichungen von der Hauptachse berechnet.

### **2.1.3 Allozym-Elektrophoresen**

#### **2.1.3.1 Probenahme und Elektrophorese**

Es wurden insgesamt 1526 Individuen von *Euphydryas aurinia* untersucht, die 56 verschiedenen europäischen Populationen entstammen und sich über einen Großteil des westpaläarktischen Verbreitungsgebietes der Art verteilen (Tabelle 2.2). Als Außengruppe wurden zusätzlich 30 Individuen von *Euphydryas desfontainii* analysiert. Die Probengrößen variierten von 5 bis 44 Individuen pro Population (Mittelwert:  $27,6 \pm 10,0$  SA), wobei nur 11 Proben weniger als 20 Individuen umfassten. Nach dem Fang der Falter im jeweiligen Habitat mit Hilfe eines Netzes, wurden die Tiere sofort in Flüssigstickstoff bei Temperaturen um  $-196$  °C eingefroren und unter diesen Bedingungen aufbewahrt. Für die weiteren Untersuchungen wurde anschließend im Labor das Abdomen eines jeden Individuums in Pgm-Puffer (Harris & Hopkinson, 1978) mit sechs Ultraschallstößen homogenisiert und die Probe bei 17 000 g drei Minuten zentrifugiert. Die nachfolgenden Allozym-Elektrophoresen wurden nach Standardprotokoll (Richardson et al., 1986; Hebert & Beaton, 1993) sowie unter Verwendung von Zellulose-Acetat-Platten durchgeführt. Insgesamt konnten 17 verschiedene Allozym-Loci untersucht werden (siehe Tabelle 2.3).

#### **2.1.3.2 Datenauswertung und Statistiken**

Die Allele wurden entsprechend ihrer jeweiligen Laufgeschwindigkeit während der Elektrophorese durchnummeriert, wobei die langsamsten den Wert „1“ erhielten. Mit Hilfe des Programms G-STAT (Siegismund, 1993) konnten Allelfrequenzen und Parameter der genetischen Diversität ermittelt werden (z.B. durchschnittliche Allelzahl pro Locus  $A$ , erwartete Heterozygotie  $H_e$ , beobachtete Heterozygotie  $H_o$ , absolute Prozentzahl polymorpher Loci  $P_{tot}$ , sowie Prozentzahl polymorpher Loci mit einem Anteil des häufigsten Allels  $< 95\%$   $P_{95}$ ). Unter Verwendung von FSTAT (Goudet, 1995) wurde außerdem der Allelreichtum berechnet, um die Unterschiede in den Probengrößen zu berücksichtigen. Hierzu erfolgten Analysen unter Berücksichtigung aller Populationen ( $AR$ ), sowie weitere Berechnungen, bei denen Populationen mit Individuenzahlen unter 10 ( $AR_{10}$ ) bzw. Populationen mit Individuenzahlen unter 20 ( $AR_{20}$ ) ausgeschlossen wurden.

Zur Durchführung von Locus-by-locus Analysen der molekularen Varianz (AMOVA), der hierarchischen genetischen Varianzanalysen, der Tests auf Hardy-Weinberg-Gleichgewicht und auf Kopplungsungleichgewicht (linkage disequilibrium) wurde das Programm ARLEQUIN 3.01 (Excoffier et al., 2005) verwendet. Außerdem konnten mit Hilfe von PHYLIP 3.5.c (Felsenstein, 1993) genetische Standarddistanzen nach Nei (Nei, 1972), neighbour-joining

Phänogramme (Saitou & Nei, 1987) sowie Bootstrap-Werte auf Basis von 1000 Wiederholungen berechnet werden. (Pearson) Korrelationen zwischen geographischen und genetischen Distanzen wurden mit dem Programm XLSTAT (<http://www.xlstat.com/de/home/>; Dezember, 2009) getestet.

Ergänzend zu den populationsbasierten Analysen wurden mit STRUCTURE 2.3.1 (Pritchard et al., 2000) individuenbasierte Berechnungen vorgenommen, um die wahrscheinlichste Anzahl genetischer Cluster ohne *a priori* Definition von Populationen zu ermitteln. Es wurden Kalkulationen mit verschiedenen Clustergrößen ( $k = 1$  bis  $k = 30$ ) und jeweils 10 Wiederholungsläufen pro Clustergröße durchgeführt, wobei für jeden Lauf ein „burn-in“ von 100 000 bzw. eine Simulationslänge von 300 000 gewählt wurde.

Mit Hilfe der genannten Auswertungsverfahren wurden insgesamt drei unterschiedliche Datensätze analysiert, die jeweils verschiedene der 56 Populationen berücksichtigten. Zum einen erfolgte eine Untersuchung mit 46 Populationen, um genetische Parameter in europäischem Kontext zu ermitteln (vgl. Kapitel 2.3.1). Zum anderen wurden 14 Populationen aus Westtschechien analysiert, um die genetische Diversität auf regionaler Ebene zu überprüfen (vgl. Kapitel 2.3.2). Ferner wurden zwei benachbarte alpine Populationen bzgl. ihrer genetischen Distanzen untersucht, um die Erkenntnisse aus einer Fang-Markierung-Wiederfangstudie zu ergänzen (vgl. Kapitel 2.2.2).

**Tabelle 2.2:** Charakteristika der Probennamepunkte von *Euphydryas aurinia* und *E. desfontainii* für Allozm-Elektrophoresen: Proben-Code (verwendet in den Kapiteln 2.3.1 und 2.3.2; Proben, die in den Analysen beider Kapitel verwendet wurden besitzen zwei Codes [\*]), Länderkürzel nach ISO 3166, Lokalitäten, Anzahl gesammelter Tiere, Fangdaten sowie geographische Angaben.

Code	Land (ICO)	Lokalität	N	Fangzeitpunkt	Höhe (m ü. NN)	Breiten grad	Längen grad
1.1	CZ	Lužni potok	23	VI.2007	600	50° 17' N	12° 08' O
1.2/CZ1*	CZ	Trojmezi	25	VI.2007	600	50° 18' N	12° 06' O
2/CZ2*	CZ	Soos	24	VI.2007	450	50° 08' N	12° 25' O
3.1	CZ	Ušovice	16	VI.2007	700	49° 55' N	12° 49' O
3.2/CZ4*	CZ	Horní Kramolín	25	VI.2007	700	49° 58' N	12° 48' O
3.3	CZ	Ovesné Kladruby	25	VI.2007	700	49° 57' N	12° 47' O
3.4	CZ	Bezvěrov	30	VI.2007	700	49° 56' N	12° 48' O
4.1	CZ	Krásno	30	VI.2007	800	50° 05' N	12° 44' O
4.2/CZ3*	CZ	Dominova skalka	23	VI.2007	750	50° 04' N	12° 46' O
5.1	CZ	Horní Tašovice	10	VI.2007	700	50° 10' N	13° 00' O
5.2	CZ	Kounice	18	VI.2007	750	50° 07' N	12° 56' O
5.3	CZ	Údrč	25	VI.2007	650	50° 08' N	13° 03' O

Tabelle 2.2: Fortsetzung 1.

Code	Land (ICO)	Lokalität	N	Fangzeitpunkt	Höhe (m ü. NN)	Breiten grad	Längen grad
5.4	CZ	Bochov	26	VI.2007	650	50° 10' N	13° 01' O
5.5	CZ	Znělec	36	VI.2007	800	50° 12' N	13° 05' O
RO1	RO	Sárdu	40	08.VI.2008	550	46° 53' N	23° 21' O
RO2	RO	Stána	12	10.VI.2008	600	46° 50' N	23° 07' O
SI1	SI	Nanos	44	28.V.2009	900	45° 49' N	14° 01' O
SI2	SI	Slavnik	40	29.V.2009	750	45° 33' N	13° 58' O
SI3	SI	Iljirska Bistrica 1	21	29.V.2009	800	45° 33' N	14° 18' O
SI4	SI	Iljirska Bistrica 2	23	30.V.2009	900	45° 34' N	14° 18' O
CH1	CH	Partnun	13	2006	1800	46° 59' N	09° 51' O
CH2	CH	Ofenpass	27	09.VII.2008	2400	46° 38' N	10° 19' O
CH3	CH	Berninapass	36	10.VII.2008	2300	46° 24' N	10° 01' O
CH4	CH	Julierpass	35	10.VII.2008	2300	46° 28' N	09° 43' O
CH5	CH	Simplonpass	23	11.VII.2008	2000	46° 15' N	08° 02' O
CH6	CH	Furkapass	26	11.VII.2008	2400	46° 34' N	08° 24' O
DE1	DE	Badstube	33	29.V.2008	250	49° 13' N	07° 16' O
DE2	DE	Lohe	40	29.V.2008	300	49° 10' N	07° 04' O
AT1	AT	Wartberg	23	02.VI.2008	450	47° 45' N	12° 56' O
AT2	AT	Oberes Nassfeld	43	24.VI.2007	2300	47° 07' N	12° 49' O
AT3	AT	Schöneck	21	17.VII.2007	2100	47° 03' N	12° 47' O
PT1	PT	Aljezur	42	18.V.2007	200	37° 13' N	08° 46' W
PT2	PT	Ficalho	39	08.V.2007	500	37° 58' N	07° 17' W
PT3	PT	Manteigas	40	25.V.2007	1200	40° 24' N	07° 33' W
PT4	PT	Granja Nova	40	26.V.2007	750	41° 01' N	07° 42' W
ES1	ES	Bohonal de Ibor	41	28.V.2007	350	39° 47' N	05° 28' W
ES2	ES	Rascafría	25	29.V.2007	1150	40° 53' N	03° 51' W
ES3	ES	S. Cruz de la Seros	40	30.V.2007	700	42° 33' N	00° 37' W
ES4	ES	Sallent	45	05.VI.2007	350	41° 48' N	01° 54' O
SW1	SE	Uppsala	16	23.VI.2008	100	59° 58' N	17° 09' O
EE1	EE	Salevere	29	05.VI.2008	20	58° 40' N	23° 36' O
EE2	EE	Pühaküla	15	07.VI.2008	50	59° 21' N	24° 31' O
FR1	FR	Plan d'Aups	29	13.V.1998	900	43° 42' N	06° 35' O
FR2	FR	La Louvières	30	08.V.1998	400	43° 37' N	05° 45' O
FR3	FR	Coll de Vars	6	25.VI.2006	2100	44° 32' N	06° 42' O
FR4	FR	St-Georges-de-Luzençon	15	22.V.1998	400	44° 03' N	02° 59' O
FR5	FR	Bois de l'Assise	25	30.V.1999	650	46° 03' N	03° 48' O
FR6	FR	Voudenay le Château	30	21.VI.1999	300	47° 06' N	04° 23' O
FR7	FR	Héric	15	15.V.1998	50	47° 24' N	01° 38' W

**Tabelle 2.2:** Fortsetzung 2.

Code	Land (ICO)	Lokalität	N	Fangzeitpunkt	Höhe (m ü. NN)	Breiten grad	Längen grad
FR8	FR	Rozereuilles	30	13.V.1999	250	49° 06' N	06° 04' O
FR9	FR	Osmoy-Saint-Valéry	25	24.V.1999	50	49° 47' N	01° 19' O
FR10	FR	Forêt de Trélon	30	26.V.1999	200	50° 04' N	04° 07' O
IT1	IT	Carpegna	5	05.VI.2009	800	43° 47' N	12° 20' O
IT2	IT	Montelago	31	04.VI.2009	850	43° 07' N	12° 57' O
IT3	IT	Posta	38	04.VI.2009	1000	42° 31' N	13° 03' O
IT4	IT	Campo di Giove	29	02.VI.2009	1000	42° 00' N	14° 02' O
DP1	PT	Monte Velho	30	15.V.2007	150	37° 22' N	08° 25' W

**Tabelle 2.3:** Analysierte Enzymsysteme und jeweilige Elektrophorese-Bedingungen. Puffer, Anzahl der Applikationen und Laufzeit (min). TC: Tris-citrate, pH = 8,2 (Richardson et al., 1986); TG: Tris-glycine, pH = 8,5 (Hebert & Beaton, 1993); TM: Tris-maleic acid, pH = 7,8 (Richardson et al., 1986). Die Elektrophoresen wurden bei 200 V durchgeführt.

Locus	EC-Nr.	Puffer	Anzahl Applikationen	Laufzeit
6Pgdh	1.1.1.44	TM	2	50
Idh	1.1.1.42	TM	2	50
Pep (Phe-Pro)	3.4.11/13	TG	3	40
Fum	4.2.1.2	TG	3	40
Aat	2.6.1.1	TG	3	30
Hbdh	1.1.1.30	TG	2	30
G6pdh	1.1.1.49	TC	2	45
Me	1.1.1.40	TC	3	40
Mdh	1.1.1.37	TC	3	40
Mpi	5.3.1.8	TC	3	30
Gapdh	1.2.1.12	TC	3	45
Gpdh	1.1.1.8	TM	3	40
Pgi	5.3.1.9	TG	2	40
Pgm	5.4.2.2	TG	2	40
Acon	4.2.1.3	TG	4	35

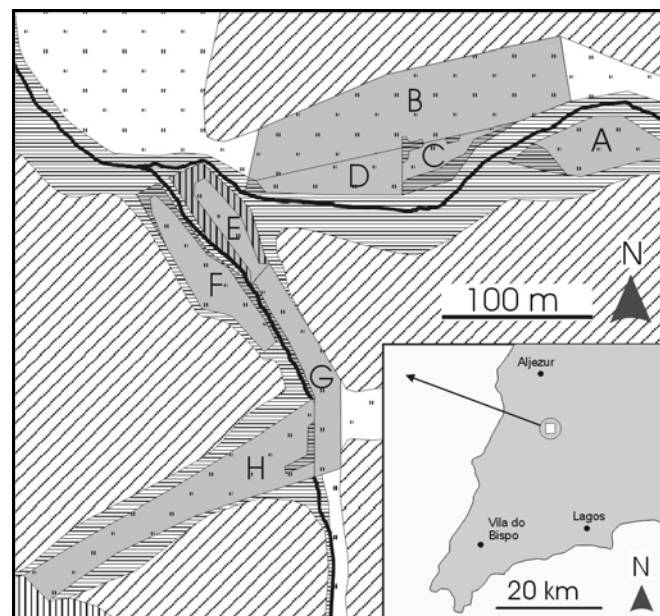
## 2.2 Untersuchungen zur Populationsökologie

### 2.2.1 Demographie, Dispersionsverhalten und Bewegungsmuster des iberischen Taxons *Euphydryas aurinia beckeri* - ein alarmierendes Beispiel in einer zunehmend fragmentierten Landschaft?

#### 2.2.1.1 Ergebnisse

##### **Fang-Markierung-Wiederfangstudie**

Im Untersuchungsgebiet in Südportugal (Abb. 2.3) wurden im Jahr 2007 insgesamt 2568 Falter von *Euphydryas aurinia beckeri* markiert. 735 Individuen konnten im Verlaufe der Studie wiedergefangen werden (Tabelle 2.4). Die Anzahl markierter Männchen lag hierbei fast doppelt so hoch wie die markierter Weibchen. Dennoch waren keine signifikanten Unterschiede in der Fangwahrscheinlichkeit beider Geschlechter zu beobachten ( $2 \times 2$  Felder  $\chi^2$ -Test:  $\chi^2 = 1,57$ ;  $df = 1$ ;  $p = 0,21$ ). Die mittlere Fangwahrscheinlichkeit lag bei 28,6%. Sowohl bei Männchen wie bei Weibchen konnten Mehrfachwiederfänge erzielt werden, mit einem Maximum von sieben Wiederfangereignissen bei zwei Individuen (Tabelle 2.5). Die Anzahl der beobachteten Mehrfachwiederfänge unterschied sich ebenfalls nicht signifikant zwischen beiden Geschlechtern (U-Test;  $p = 0,28$ ).



**Abbildung 2.3:** Karte des Untersuchungsgebiets der MRR-Studie mit *Euphydryas aurinia beckeri* in der westlichen Algarve, Portugal. Grau: Untersuchungsflächen; dicke schwarze Linie: Bachläufe; Doppelstrich-Muster: Wiesen; horizontales Streifenmuster: Hecken; diagonales Streifenmuster: Macchien-Buschland; vertikales Streifenmuster: Anpflanzungen von *Eucalyptus globulus*.

**Tabelle 2.4:** Ergebnisse der MRR-Studie mit *Euphydryas aurinia beckeri* in der westlichen Algarve, Portugal, getrennt dargestellt für beide Geschlechter: Anzahl und Verhältnis markierter und wiedergefangener Individuen, Bewegungen zwischen den Teilflächen, längste beobachtete Bewegungsdistanz sowie längste beobachtete Aufenthaltsdauer.

	Markierte Individuen	Wiedergef. Individuen	Wiederf.- Ereignisse	Wiederf.- Quote (%)	in anderen Teilflächen wiedergef. Individuen	Längste Bew.- Distanz (m)	Längste Aufenth.- Dauer (Tage)
♂♂	1776	526	840	29,6	236	349	31
♀♀	792	209	258	26,4	59	283	20

**Tabelle 2.5:** Anzahl und Häufigkeit von Einfach- und Mehrfachwiederfängen, getrennt dargestellt für beide Geschlechter von *Euphydryas aurinia beckeri* in der westlichen Algarve, Portugal.

Anzahl Wiederfänge		1	2	3	4	5	6	7	gesamt
♂♂	Individuen	340	129	32	15	6	3	1	526
	Anteil an der Gesamtzahl der Wiederfänge (%)	64,6	24,5	6,1	2,9	1,1	0,6	0,2	
♀♀	Individuen	156	41	8	2	0	1	1	209
	Anteil an der Gesamtzahl der Wiederfänge (%)	74,6	19,6	3,8	1	0	0,5	0,5	

### Demographie und Populationsgröße

Der niedrigste Wert für das Akaike Informationskriterium (AIC) unter Anwendung von POPAN 5.0 wurde mit einem Modell erzielt, das von folgenden Annahmen ausgeht:

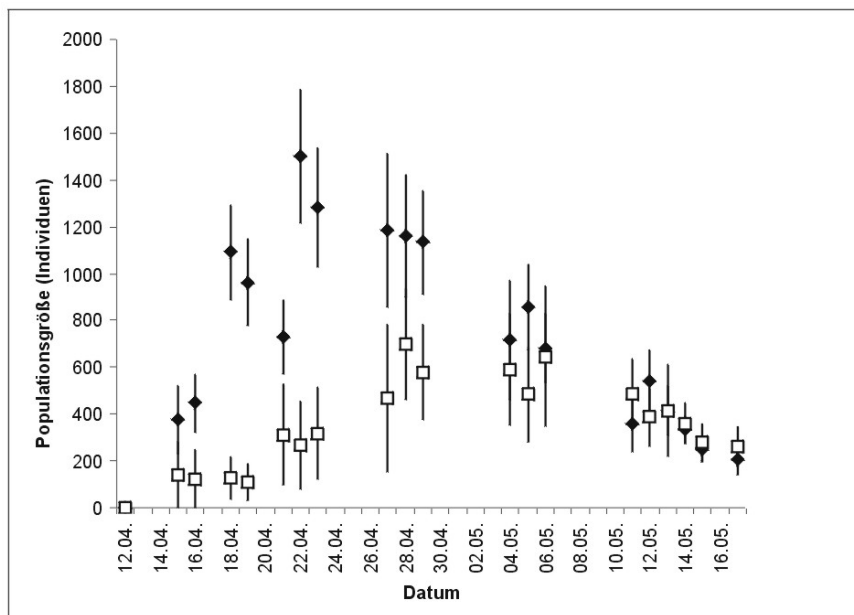
Überlebensrate abhängig vom Geschlecht und einem linear abnehmenden Trend, Fangwahrscheinlichkeit und die Eintrittswahrscheinlichkeit in die Population abhängig vom Geschlecht und der Zeit, Individuenzahl der Population abhängig vom Geschlecht (Tabelle 2.6). Die Berücksichtigung des täglichen Arbeitsaufwandes sowie des kumulativen „logit link“ lieferten ebenfalls gute Ergebnisse, allerdings wurden diese Parameter nicht im besten Modell berücksichtigt.

Die mit dem besten POPAN-Modell errechneten Tagespopulationsgrößen zeigten, dass die ersten Individuen beider Geschlechter am gleichen Tag erschienen (Abb. 2.4). Die Anzahl männlicher Falter nimmt jedoch in den Folgetagen stärker zu als die der Weibchen. Somit zeigen sich typische Tendenzen für Proterandrie, mit einem Individuenmaximum der Männchen knapp zwei Wochen vor dem der Weibchen.

Die mit Hilfe von POPAN berechnete Gesamtgröße der Population im Untersuchungsgebiet liegt sehr hoch: für die Männchen beträgt die geschätzte Gesamtzahl in einem Gebiet von ca. 3,6 ha 4950 Individuen (95%-Konfidenz-Intervall: 4775-5125), für die Weibchen 2925 (95%-Konfidenz-Intervall: 2715-3135). Die durchschnittliche Populationsdichte beläuft sich somit auf annähernd 2190 Individuen pro Hektar.

**Tabelle 2.6:** Vergleich der besten Modelle der POPAN 5.0-Analysen zur Berechnung der Tagespopulationsgrößen sowie der Gesamtpopulationsgröße von *Euphydryas aurinia beckeri* in der westlichen Algarve, Portugal: Akaiikes Informationskriterium (AIC) und Anzahl berücksichtigter Parameter. Basisvariablen:  $\phi$  = Überlebensrate,  $p$  = Fangwahrscheinlichkeit,  $pent$  = Eintrittswahrscheinlichkeit in die Population,  $N$  = Gesamtzahl der Individuen. Abhängige Variablen:  $g$  = Geschlecht,  $T$  = linear abnehmender Trend,  $t$  = Zeit,  $Clogit$  = abnehmender kumulativer „logit link“,  $SE$  = täglicher Arbeitsaufwand. Das Modell mit dem geringsten AIC-Wert wurde als das am besten unterstützte ausgewählt.

Modell	AIC	Anzahl berücksichtigter Parameter
$\{\phi(g^*T) p(g^*t) pent(g^*t) N(g)\}$	6962,0970	69
$\{\phi(g^*T(Clogit)) p(g^*SE) pent(g^*t) N(g)\}$	6989,2649	37
$\{\phi(g^*T) p(g^*SE) pent(g^*t) N(g)\}$	6992,7116	38

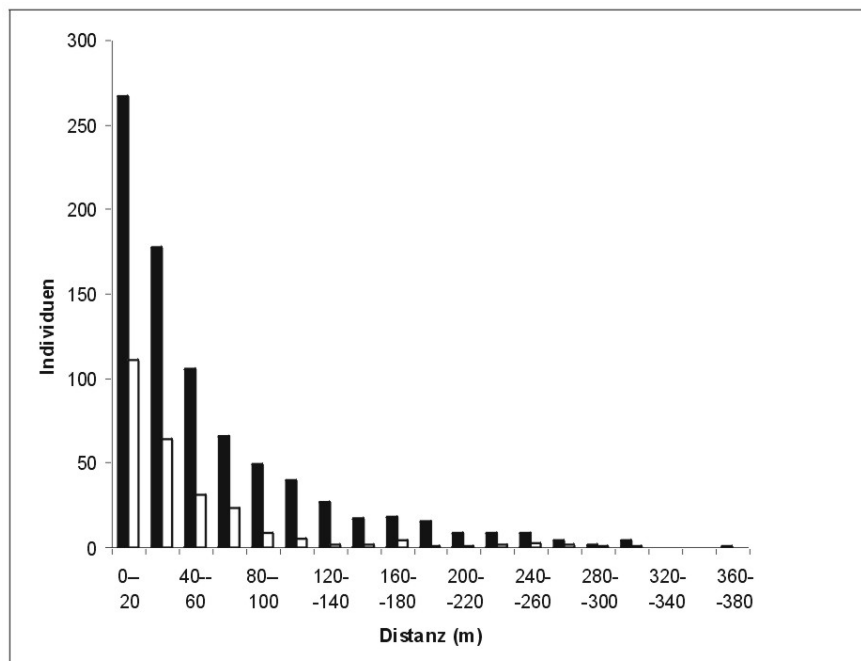


**Abbildung 2.4:** Berechnungen der Tagespopulationsgrößen von *Euphydryas aurinia beckeri* in der westlichen Algarve, Portugal, unter Verwendung des besten Modells der Analysen mit POPAN 5.0 (MARK v.4.3). Die Fehlerabweichung gibt das 95% Konfidenz-Intervall wider. Schwarze Rauten: Männchen; weiße Quadrate: Weibchen.

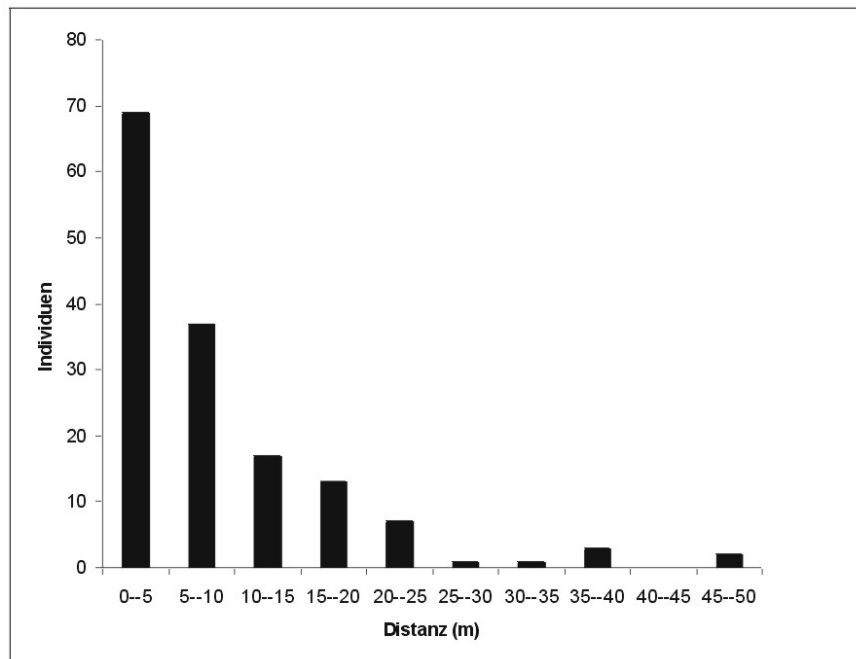
**Mobilität**

Die meisten Individuen waren sehr standorttreu. Nahezu 70% der Männchen, sowie 83% der Weibchen legten keine Strecken über 60m zwischen zwei Fangereignissen zurück (Abb. 2.5). Die Bewegungsdistanz pro Stunde (Abb. 2.6) liefert ein sehr ähnliches Bild und lässt somit auf einen sehr geringen Einfluss des unterschiedlichen Zeitintervalls zwischen zwei Fangereignissen in der Abbildung 2.5 schließen.

Die mittlere Wanderdistanz der Männchen ( $53,5 \text{ m} \pm 1,97 \text{ SF}$ ) war signifikant größer als die der Weibchen ( $39,1 \text{ m} \pm 3,01 \text{ SF}$ ) (U-Test;  $p < 0,001$ ). Folglich wurden Männchen häufiger in anderen Teilflächen wiedergefangen als Weibchen (2 x 2 Felder  $\chi^2$ -Test:  $\chi^2 = 7,78$ ;  $df = 1$ ;  $p = 0,0053$ ) (Tabelle 2.4). Berücksichtigt man Wanderereignisse zwischen einzelnen Teilflächen, so konnten keine signifikanten Unterschiede festgestellt werden, inwieweit die Teilflächen als Donor bzw. als Akzeptor für Individuen fungierten ( $\chi^2$ -Homogenitätstest:  $\chi^2 = 4,45$ ;  $df = 7$ ;  $p = 0,73$ ) (Tabelle 2.7). Die Gesamtzahl markierter Falter variiert jedoch stark zwischen den einzelnen Teilflächen und lässt sich nicht durch die jeweilige Flächengröße erklären (Tabelle 2.8).



**Abbildung 2.5:** Anzahl wiedergefangener Individuen von *Euphydryas aurinia beckeri* in Abhängigkeit der zurückgelegten Wanderdistanz zwischen zwei aufeinander folgenden Fangereignissen. Die Darstellung basiert auf GPS-Koordinaten. Schwarzer Balken: Männchen (N = 840); weißer Balken: Weibchen (N = 258).



**Abbildung 2.6:** Anzahl wiedergefangener Individuen von *Euphydryas aurinia beckeri* in Abhängigkeit der zurückgelegten Wanderdistanz pro Stunde. Für die Berechnung wurden GPS-Koordinaten von 150 Individuen verwendet, die jeweils in beiden Begehungen eines Tages gefangen wurden. Die zurückgelegte Gesamtdistanz wurde durch das jeweilige Zeitintervall zwischen beiden Fangereignissen geteilt.

Die Ergebnisse der Kurvenvergleiche der negativen Exponentialfunktion (NEF) sowie der inversen Powerfunktion (IPF) mit den erhobenen Datenreihen zum Dispersionsverhalten (ermittelt als inverser prozentualer Anteil an Individuen, die bestimmte Distanzen zurückgelegt haben) sind für 20 m- Intervalle in Tabelle 2.9 wiedergegeben. Die Kurvenanpassungen waren in allen Fällen signifikant. Berücksichtigt man die jeweiligen  $R^2$ -Werte, so liefert die NEF für beide Geschlechter eine bessere Übereinstimmung mit den ermittelten Dispersionsdaten als die IPF. Der NEF folgend ergibt sich für die Männchen ein geschätzter Anteil an Individuen, die Strecken von 500 m, 1 km und 2 km wandern von jeweils  $3,6 \times 10^{-3}$ ,  $5,9 \times 10^{-8}$  und  $1,7 \times 10^{-17}$ , während die IPF Werte von 0,14, 0,02 und  $3,6 \times 10^{-3}$  vorhersagt. Bei den Weibchen liegt der geschätzte Anteil der NEF folgend bei  $7,1 \times 10^{-3}$ ,  $3,2 \times 10^{-7}$  und  $6,6 \times 10^{-16}$ , der IPF folgend hingegen bei 0,35, 0,08 und 0,02. Die Analysen auf Basis von 30 m- Intervallen zeigten ebenfalls eine bessere Übereinstimmung der berechneten Dispersionsdaten mit der NEF im Vergleich zur IPF (Männchen: IPF:  $R^2 = 0,84$ ; NEF:  $R^2 = 0,98$ ; Weibchen: IPF:  $R^2 = 0,93$ ; NEF:  $R^2 = 0,97$ ), und unterstützen daher die oben aufgeführten Ergebnisse.

**Tabelle 2.7:** Anzahl der Individuen von *Euphydryas aurinia beckeri*, die in derselben Teilfläche (\*) bzw. in anderen Teilflächen wiedergefangen wurden. Teilflächen, in denen Falter entlassen wurden, fungieren als Donor für Individuen; Teilflächen, in denen Falter wiedergefangen wurde, fungieren als Akzeptor.

Teilfläche (Entlassung)	Teilfläche (Wiederafang)								$\Sigma$ (ohne *)
	A	B	C	D	E	F	G	H	
A	<b>126*</b>	0	16	4	0	4	3	1	28
B	1	<b>2*</b>	2	2	0	1	0	0	6
C	13	2	<b>74*</b>	11	1	4	3	0	34
D	2	4	14	<b>44*</b>	0	3	8	0	31
E	0	0	1	0	<b>9*</b>	16	3	1	21
F	4	0	3	3	8	<b>173*</b>	35	19	72
G	5	1	11	4	11	35	<b>104*</b>	17	84
H	1	0	3	2	1	12	22	<b>249*</b>	41
$\Sigma$ (ohne *)	26	7	50	26	21	75	74	38	

**Tabelle 2.8:** Ergebnisse der MRR-Studie bezogen auf die einzelnen Teilflächen: Flächengröße, Anzahl und Anteil markierter und wiedergefangener Individuen von *Euphydryas aurinia beckeri*, sowie geschätzte Populationsdichten.

Teilfläche	Größe (ha)	Markierte Individuen	Wiedergef. Individuen	Wiederafang-Quote (%)	Markierte Individuen/ha
A	0,30	325	98	30,2	1083
B	1,16	19	7	36,8	16
C	0,20	236	73	30,9	1180
D	0,26	117	42	35,9	450
E	0,28	73	20	27,4	261
F	0,44	618	159	25,7	1405
G	0,38	434	142	32,7	1142
H	0,63	746	194	26,0	1184

**Tabelle 2.9:** Ergebnisse der Kurvenvergleiche der negativen Exponentialfunktion (NEF) sowie der inversen Powerfunktion (IPF) mit den erhobenen Datenreihen zum Dispersionsverhalten bei *Euphydryas aurinia beckeri* (ermittelt als inverser prozentualer Anteil an Individuen, die bestimmte Distanzen zurückgelegt haben): Formeln, Stabilitätsindizes und F-Statistiken für beide Geschlechter. Der Anteil an Individuen (I) wird jeweils für Distanzklassen (D) in 20 m- Intervallen berechnet.

	Funktion	Formel	Stabilitätsindex ( $R^2$ )	F-Statistik der Kurvenanpassung
♂♂	IPF	$I = 698,70 (+/-533,53) D^{-2,64 (+/-0,35)}$	0,78	$F = 55,95$
		$\ln(I) = 6,55 - 2,64 \ln(D)$		$df = 16; p < 0,001$
	NEF	$I = 213,46 (+/-61,38) e^{-0,44 (+/-0,03) D}$	0,94	$F = 269,67$
		$\ln(I) = 5,36 - 0,44 (D)$		$df = 16; p < 0,001$
♀♀	IPF	$I = 317,93 (+/-172,37) D^{-2,12 (+/-0,27)}$	0,83	$F = 61,69$
		$\ln(I) = 5,76 - 2,12 \ln(D)$		$df = 13; p < 0,001$
	NEF	$I = 155,46 (+/-23,36) e^{-0,40 (+/-0,02) D}$	0,97	$F = 596,79$
		$\ln(I) = 5,05 - 0,40 (D)$		$df = 13; p < 0,001$

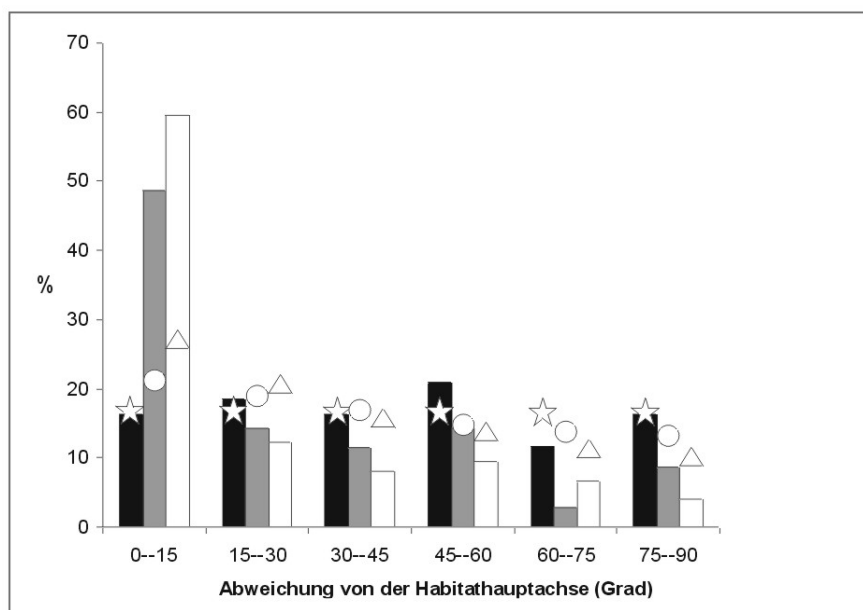
### Orientierung im Feld

Individuen, die in beiden Begehungen eines Tages gefangen wurden, zeigten eine distanzabhängige Orientierung im Habitat. Falter, die weniger als 10 m Gesamtstrecke zwischen beiden Fangereignissen zurückgelegt hatten, wichen in ihrem Orientierungsverhalten nicht von den unter den gegebenen Habitatstrukturen zu erwartenden, zufälligen Bewegungsrichtungen ab (Abb. 2.7:  $\chi^2$ -Test:  $\chi^2 = 1,22$ ;  $df = 5$ ;  $p = 0,94$ ). Demgegenüber unterschieden sich die Bewegungsmuster mit einer Gesamtdistanz > 10 m hochsignifikant von den Mustern, die für die beiden größeren Distanzklassen zu erwarten gewesen wären (Abb. 2.7:  $\chi^2$ -Tests: Bewegungen 10 - 20 m:  $\chi^2 = 16,85$ ;  $df = 5$ ;  $p < 0,005$ ; Bewegungen > 20 m:  $\chi^2 = 38,49$ ;  $df = 5$ ;  $p < 0,001$ ). Im Detail wichen ca. 50% der Bewegungen mit Gesamtdistanzen von 10 - 20 m, bzw. 60% der Bewegungen mit Gesamtdistanzen > 20 m nicht stärker als 15° von der jeweiligen Habitathauptachse ab. Für beide Distanzklassen wären hingegen Werte von 21,5% bzw. 27,3% zu erwarten gewesen. Diese Bewegungsmuster können daher nicht allein durch den zunehmenden Einfluss der überwiegend länglich geformten Teilflächen erklärt werden.

Des Weiteren verläuft der Übergang zwischen der ersten Abweichungsklasse (0-15°) und der nachfolgenden Klasse (15-30°) sehr abrupt, wenn Individuen mit Bewegungsdistanzen < 10 m und solche mit Bewegungsdistanzen > 10 m verglichen werden (deutlich wird dies durch  $\chi^2$ -Homogenitätstests, die die beobachtete Verteilung einzelner Gruppen in Beziehung setzten: < 10 m versus 10 - 20 m:  $\chi^2 = 10,375$ ,  $df = 5$ ,  $p = 0,065$ ; < 10 m versus > 20 m:

$\chi^2 = 22,172$ ,  $df = 5$ ,  $p < 0,001$ ). Dem gegenüber zeigt der Vergleich der beiden größeren Distanzklassen keinen abrupten Übergang (10 - 20 m versus > 20 m:  $\chi^2 = 2,912$ ,  $df = 5$ ,  $p = 0,713$ ). Diese Ergebnisse sprechen somit in ihrer Gesamtheit für die Existenz zweier unterschiedlicher Bewegungsmuster: Bewegungen über kurze Distanzen (< 10 m) verlaufen in zufällig ausgewählte Richtungen; Bewegungen über längere Distanzen (> 10 m) orientieren sich hingegen eher entlang bestehender linearer Habitatstrukturen.

Eine Aufteilung des Datensatzes der 150 oben erwähnten Individuen in Männchen (N = 118) und Weibchen (N = 32) erbrachte keine signifikanten geschlechtsspezifischen Unterschiede im Orientierungsverhalten ( $\chi^2 = 16,43$ ,  $df = 17$ ,  $p = 0,494$ ). Dies könnte jedoch auch auf den geringen Datensatz weiblicher Tiere zurückzuführen sein.



**Abbildung 2.7:** Beobachtete und erwartete Abweichungswinkel von der Habitathauptachse in Abhängigkeit der zurückgelegten Gesamtdistanz. Für die Analysen wurden die GPS-Koordinaten der Fang- und Wiederfangpunkte von 150 Individuen von *Euphydryas aurinia beckeri* verwendet, die in beiden Begehungen eines Tages gefangen wurden. Die Abweichungswinkel sind in sechs Klassen zusammengefasst, die maximale Abweichung von der Habitathauptachse beträgt 90°. Gesamtdistanz (GD) < 10 m, N = 42: beobachtet (schwarze Balken) versus erwartet (Sterne); GD 10 - 20 m, N = 35: beobachtet (graue Balken) versus erwartet (Kreise); GD > 20 m; N = 73: beobachtet (weiße Balken) versus erwartet (Dreiecke).

### 2.2.1.2 Diskussion

#### **Populationsdichten und Habitatbedingungen**

Die in der vorliegenden Fang-Markierung-Wiederfangstudie berechneten Populationsdichten liegen weit über denen anderer Studien mit *Euphydryas aurinia* (Lewis & Hurford, 1997; Anthes et al., 2003a; Hula et al., 2004) und übertreffen sogar die Werte, die für eine Population von *E. aurinia beckeri* in den Jahren 1990 und 1991 ermittelt wurden (Munguira et al., 1997). Dieser Sachverhalt kann eventuell durch die großen jährlichen Populationschwankungen erklärt werden, die mehrfach für die untersuchte Schmetterlingsart nachgewiesen wurden (z.B. Asher et al., 2001; Konvicka et al., 2003). Allerdings fehlen trotz zahlreicher Studien mit *E. aurinia* bislang Dokumentationen solch hoher Dichten in Mitteleuropa. Ein weiterer Grund für die unterschiedlichen Individuenzahlen könnte daher in der Wahl der Raupenfutterpflanze zu finden sein. Die Gattung *Lonicera* besitzt als expansive Kletterpflanze das Potential, auf engem Raum eine große Biomasse aufzubauen. In Jahren mit optimalen klimatischen Bedingungen und niedrigen Parasitendichten könnten solche Ressourcen einen starken Populationsanstieg von *E. aurinia beckeri* begünstigen. Demgegenüber dürfte die Nutzung krautiger Pflanzenarten wie *Succisa* oder *Scabiosa* in Mitteleuropa aufgrund des weitaus geringeren Wuchspotentials die Populationsdichten von *E. aurinia aurinia* stärker begrenzen.

Trotz der hohen Individuenzahlen zeigte ein Großteil der Falter ausgesprochene Standorttreue und hielt sich überwiegend in Bereichen mit hohen Dichten der Raupenfutterpflanzen auf. Aus diesem Grund überwogen die Wiederfänge innerhalb derselben strukturreichen Teilflächen (z.B. Teilfläche F, H oder C; vgl. Tabelle 2.8). Die sehr strukturarme Teilfläche B wurde hingegen trotz ihrer Größe und zahlreicher Nektarpflanzen (besonders Vertreter der Asteraceae) nur gelegentlich von Faltern besucht.

#### **Vorhersagen für Wanderungen über weitere Distanzen: NEF versus IPF**

Die Abschätzung von Wahrscheinlichkeiten für Wanderungen über weite Distanzen ist ein zentrales Ziel der Naturschutzbiologie. Solche Dispersionsereignisse besitzen große Bedeutung für den Aufbau und den Erhalt von Metapopulationsstrukturen und ermöglichen es einer Art, langfristig in einer fragmentierten Landschaft zu überleben (Hanski, 1999; Schtickzelle & Baguette, 2003; Baguette & Mennechez, 2004). Nichtsdestotrotz ist das effektive Dispersionsverhalten von Arten schwer zu ermitteln und kann von verschiedenen Faktoren, z.B. der Habitatqualität oder der räumlichen Ausdehnung des jeweiligen Untersuchungsgebietes abhängen (Schneider, 2003). Die Verwendung definierter Modelle wie der negativen Exponentialfunktion (NEF) oder der inversen Powerfunktion (IPF) kann

daher nur näherungsweise Vorhersagen für Expansionsereignisse liefern. In diesem Zusammenhang vermuten einige Autoren, dass die IPF generell am besten geeignet sei, das Dispersionsverhalten einer Art zu beschreiben, da die NEF auf Grund ihrer mathematischen Eigenschaften die Gefahr in sich birgt, seltene Wanderungen über weite Distanzen zu unterschätzen (Baguette, 2003; Zimmermann et al., 2005). Die Ergebnisse der vorliegenden Studie ( $R^2$ -Werte der Berechnungen für 20 m- und 30 m- Intervalle in beiden Geschlechtern) lassen jedoch vermuten, dass die NEF das bessere Modell liefert, um das Bewegungsverhalten von *Euphydryas aurinia beckeri* im Untersuchungsgebiet für das Jahr 2007 darzustellen. Aus diesem Grund muss hier die generelle Überlegenheit der IPF angezweifelt werden.

### **Orientierung bei Schmetterlingen**

Die vorliegenden Daten erlauben es, zwei Arten von Bewegungsmustern zu unterscheiden. Die Bewegungsrichtung kurzer Wanderungen (< 10 m) wurde zufällig gewählt, und erwies sich somit als unabhängig von der jeweiligen Habitathauptachse (Abb. 2.7). Aus diesem Grund scheint räumlich begrenztes Verhalten (z.B. die Suche nach Nektarpflanzen) nicht von größeren Habitatstrukturen beeinflusst zu werden. Andererseits verändern sich die Bewegungsmuster sehr abrupt hin zu einer deutlichen Orientierung entlang der Habitathauptachse, wenn weitere Strecken zurückgelegt werden. Auf Grund des hohen Anteils von analysierten Männchen können solche Bewegungen (besonders im Bereich von 10-20 m Distanzen) wohl überwiegend als typisches Patrouillen-Verhalten interpretiert werden. Berücksichtigt man hingegen Bewegungen > 20 m, so lassen solche Wanderungen auf einen vorsätzlichen Ortswechsel schließen, der beispielsweise der Besiedelung neuer Habitate dienen kann. In diesem Zusammenhang erscheint die Orientierung entlang linearer Strukturen sehr sinnvoll, da auf diese Weise der Ortswechsel am effektivsten erfolgen kann. Ähnliche Beobachtungen zum Orientierungsverhalten von Schmetterlingen wurden bereits bei van Dyck & Baguette (2005) diskutiert, konnten bisher jedoch nicht statistisch für *Euphydryas aurinia* nachgewiesen werden.

### **Schutzempfehlungen**

Die aktuelle Gefährdungssituation von *Euphydryas aurinia* in Iberien ist derzeit deutlich weniger dramatisch als in weiten Teilen Mitteleuropas (Maravalhas, 2003; García-Barros et al., 2004). Die Ergebnisse der vorliegenden Studie führen jedoch vor Augen, dass das effektive Gefährdungsrisiko für *E. aurinia beckeri* deutlich höher liegt, als bisher angenommen.

Die beobachteten Dispersionsdistanzen innerhalb des Untersuchungsgebietes wie auch die geschätzten Wahrscheinlichkeiten für weite Wanderungsereignisse lagen bei dem hier

untersuchten Taxon weit unter denen, die für andere Schmetterlingsarten sowie für *E. aurinia aurinia* in Mitteleuropa nachgewiesen wurden (Schtickzelle et al., 2005; Fric & Konvicka, 2007; Konvicka, mündlich). In diesem Zusammenhang werden die vorliegenden Daten durch die Ergebnisse von Munguira et al. (1997) unterstützt, die ähnlich geringe mittlere Bewegungsdistanzen (ca. 50-75 m) für eine Population von *E. aurinia beckeri* in Zentralspanien nachgewiesen haben. Berücksichtigt man die derzeitigen Trends im Landschaftswandel der iberischen Halbinsel, so wird die Dimension von Habitatzerstörung und Fragmentierung in naher Zukunft stark ansteigen. Gründe hierfür sind besonders die Aufgabe traditioneller Landnutzungsformen (z.B. Beweidung), Intensivierung der Landwirtschaft, Aufforstung (besonders mit *Eucalyptus* und *Pinus*), das zunehmende Umpflügen von Brachflächen und Macchie sowie die wachsende Infrastruktur. Die Kombination des zu erwartenden Landnutzungswandels und der Ökologie von *E. aurinia beckeri* verdeutlicht daher, dass der Fortbestand der bestehenden Metapopulationsstrukturen in weiten Teilen Iberiens gefährdet ist, falls die Art nicht flexibel auf die kommende Veränderungen reagieren kann. Die sich aus dem Verlust der Habitatkonnektivität ergebenden Konsequenzen dürften hierbei sogar noch weit gravierender ausfallen, als dies bei dem stark gefährdeten, jedoch mobileren Taxon *E. aurinia aurinia* in Mitteleuropa beobachtet wurde.

Berücksichtigt man die Stellung als Indikatorart des Anhangs II der Fauna-Flora-Habitat-Richtlinie, so kann die potentiell kritische Gefährdungssituation von *E. aurinia beckeri* auch die Situation anderer iberischer Taxa widerspiegeln, die nur schlecht an Habitatfragmentierung angepasst sind oder ähnliche Habitatbedingungen benötigen. Die Verbesserung des Verständnisses für die regionale Habitatkonnektivität und für das Dispersionsverhalten anderer Indikatororganismen scheint daher dringend erforderlich, um die Konsequenzen der kommenden Veränderungen der Landschaftsstrukturen auf der iberischen Halbinsel richtig einzuschätzen. Dies unterstreicht die Notwendigkeit weiterer Untersuchungen besonders innerhalb jener sensiblen Habitate, die wohl am stärksten von den Veränderungen betroffen sein werden (z.B. natürliche oder halbnatürliche Grasländer).

Neben dem Verlust und der Fragmentierung von Habitaten als generelles Problem, verdient auch die zunehmende strukturelle Verarmung innerhalb der Biotope größere Beachtung.

Wie oben dargestellt, sind Hecken und Waldrandstrukturen essentiell für die Larvalentwicklung von *E. aurinia beckeri* und dienen als Orientierungs-Landmarken bei längeren Wanderbewegungen. Darüber hinaus besitzen solche Mikrohabitatstrukturen auch grundsätzliche Bedeutung für viele Schmetterlingsarten (z.B. zum Rasten, Sonnen und Balzen) (Dennis, 2004; Dennis & Sparks, 2006). Dennoch werden Hecken und Gebüsche nach wie vor regelmäßig entfernt, da sie häufig die landwirtschaftliche Nutzung erschweren.

Einige mediterrane Länder (z.B. Portugal) unterstützen sogar solche Eingriffe, da die genannten Strukturen nicht selten als potentieller Ursprung von Waldbränden angesehen werden, ohne deren große ökologische Bedeutung zu beachten. Hier wird also deutlich, dass die Kooperation von Ökologen auf der einen Seite sowie Landwirten, Grundbesitzern und Politikern auf der anderen Seite weiter verbessert werden sollte.

### **Zusammenfassung**

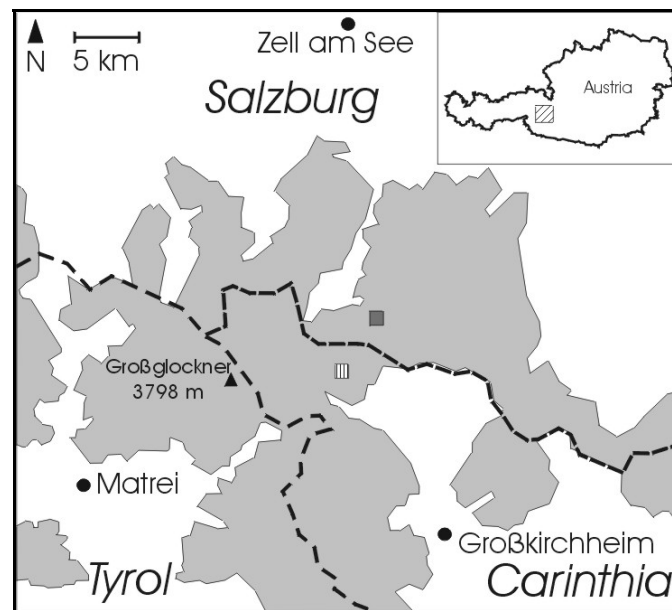
Großräumige Zerstörung, zunehmende Fragmentierung und die schwindende Heterogenität natürlicher Habitate sind typische Entwicklungen des letzten Jahrhunderts in vielen europäischen Ländern. Allerdings betreffen solche Trends erst seit kurzem auch größere Teile der iberischen Halbinsel. Die Notwendigkeit, diesen Gefahren entgegenzuwirken, wird daher nicht immer erkannt oder als eher unbedeutend eingeschätzt. Vor diesem Hintergrund sollten jedoch Überlegungen angestellt werden, wie die europäische Biodiversität am effektivsten geschützt werden kann. Neben den ausgedehnten Schutzprogrammen z.B. in Mitteleuropa sollte das Hauptaugenmerk gerade auf jene Länder gerichtet werden, die bisher nur wenig von Artensterben und Biotopverlusten betroffen sind. Beispiele hierfür bilden Portugal, Spanien sowie einige neue östliche Mitgliedstaaten (z.B. Rumänien und Bulgarien) (Schmitt & Rákósy, 2007). Diese Länder beherbergen oftmals noch optimale Lebensräume für viele, europaweit gefährdete Arten und erscheinen somit besonders geeignet, Schutzbemühungen möglichst effektiv umzusetzen. Ein frühzeitiges Eingreifen könnte daher Kosten senken und komplexe Restaurationsversuche, wie sie in vielen Ländern Mitteleuropas zu beobachten sind, überflüssig machen.

## 2.2.2 Hochgradig angepasst und wenig mobil - die Ökologie des alpinen Taxons *Euphydryas aurinia debilis*

### 2.2.2.1 Ergebnisse

#### **Fang-Markierung-Wiederfangstudie**

Auf der Untersuchungsfläche im Nationalpark „Hohe Tauern“/Österreich (Abb. 2.8) konnten im Jahr 2007 insgesamt 703 Falter von *Euphydryas aurinia debilis* markiert und davon 74 Individuen wiedergefangen werden (Tabelle 2.10). Die Anzahl markierter Weibchen lag hierbei deutlich unter der markierter Männchen (Verhältnis ♂♂:♀♀ ca. 2:1). Die Wiederfangwahrscheinlichkeit zeigte jedoch keine signifikanten Unterschiede zwischen den Geschlechtern (2 x 2 Felder  $\chi^2$ -Tests: 2007:  $\chi^2 = 0,69$ ;  $df = 1$ ;  $p = 0,41$ ; 2008:  $\chi^2 = 1,59$ ;  $df = 1$ ;  $p = 0,21$ ) und betrug im Mittel 10,5%. Bei beiden Geschlechtern wurden Mehrfachwiederfänge erzielt, wobei fünf Männchen und drei Weibchen zweimal, sowie ein Weibchen dreimal wiedergefangen wurden.



**Abbildung 2.8:** Umgebungskarte der MRR-Studie mit *Euphydryas aurinia debilis* im Nationalpark „Hohe Tauern“, Österreich. Hellgrau: Nationalpark Grenzen; dunkelgraues Quadrat: Untersuchungsfläche der MRR-Studie sowie Probennamegebiet für Allozym-Elektrophoresen; vertikal gestreiftes Quadrat: weiteres Probennamegebiet für Allozym-Elektrophoresen; gestrichelte Linie: Bundeslandgrenzen.

**Tabelle 2.10:** Ergebnisse der MRR-Studie mit *Euphydryas aurinia debilis* im Nationalpark „Hohe Tauern“, Österreich, getrennt dargestellt für beide Geschlechter: Anzahl und Verhältnis markierter und wiedergefangener Individuen, längste beobachtete Bewegungsdistanz sowie längste beobachtete Aufenthaltsdauer.

	Markierte Individuen	Wiedergef. Individuen	Wiederfang-Ereignisse	Wiederfang-Quote (%)	Längste Bew.-Distanz (m)	Längste Aufenth.-Dauer (Tage)
♂♂	498	49	55	9,8	203	18
♀♀	205	25	29	12,2	99	13

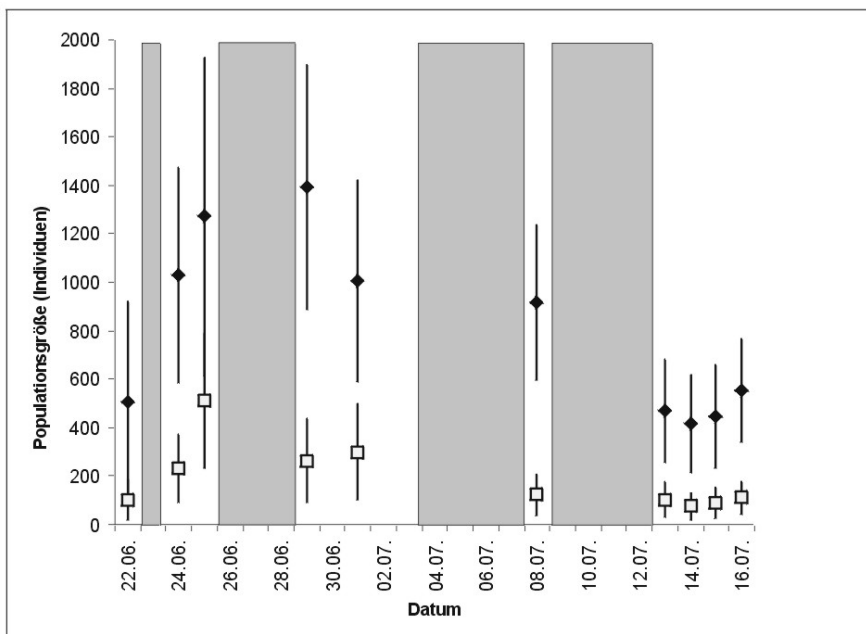
### **Demographie und Populationsgröße**

Das Modell mit folgenden Annahmen erzielte bei den Analysen mit POPAN 5.0 den niedrigsten Wert für das Akaike Informationskriterium (AIC): Überlebensrate abhängig vom Geschlecht und einem linear abnehmenden Trend, Fangwahrscheinlichkeit abhängig vom Geschlecht und dem täglichen Arbeitsaufwand, Eintrittswahrscheinlichkeit in die Population abhängig vom Geschlecht und der Zeit, Individuenzahl der Population abhängig vom Geschlecht (Tabelle 2.11). Die Berücksichtigung des Arbeitsaufwandes im besten Modell macht deutlich, dass dieser Faktor einen großen Einfluss auf die Datenverteilung hatte. Zu erklären ist dies durch die stark schwankenden Wetterbedingungen, die Markierungszeiträume von 2-7 Stunden pro Tag zur Folge hatten.

Die mit Hilfe des besten POPAN-Modells berechneten Tagespopulationsgrößen zeigen für beide Geschlechter sehr unterschiedliche Individuenzahlen, die die Abweichung im Verhältnis markierter Männchen und Weibchen widerspiegeln (Abb. 2.9). Des Weiteren wird im Kurvenverlauf eine deutliche Überlappung der Individuenmaxima beider Geschlechter offensichtlich. Aus diesem Grund sind keine klaren Tendenzen für Proterandrie zu erkennen. Berücksichtigt man die 12 Tage mit geschlossener Schneedecke, so zeigen diese keinen nennenswerten negativen Einfluss auf den Populationsverlauf (Abb. 2.9). Insgesamt konnten 47 Individuen nach Schneefällen wiedergefangen werden (Tabelle 2.12).

**Tabelle 2.11:** Vergleich der besten Modelle der POPAN 5.0-Analysen zur Berechnung der Tagespopulationsgrößen von *Euphydryas aurinia debilis* im Nationalpark „Hohe Tauern“, Österreich: Akaiikes Informationskriterium (AIC) und Anzahl berücksichtigter Parameter. Basisvariablen:  $\phi$  = Überlebensrate,  $p$  = Fangwahrscheinlichkeit,  $pent$  = Eintrittswahrscheinlichkeit in die Population,  $N$  = Gesamtzahl der Individuen. Abhängige Variablen:  $g$  = Geschlecht,  $T$  = linear abnehmender Trend,  $t$  = Zeit,  $Clogit$  = abnehmender kumulativer „logit link“,  $SE$  = täglicher Arbeitsaufwand. Das Modell mit dem geringsten AIC-Wert wurde als das am besten unterstützte ausgewählt.

Modell	AIC	Anzahl berücksichtigter Parameter
$\{\phi(g^*T) p(g^*SE) pent(g^*t) N(g)\}$	824,0673	24
$\{\phi(g^*t) p(g^*SE) pent(g^*t) N(g)\}$	828,5506	37
$\{\phi(g^*T(Clogit)) p(g^*SE) pent(g^*t) N(g)\}$	828,7532	23



**Abbildung 2.9:** Berechnungen der Tagespopulationsgrößen von *Euphydryas aurinia debilis* im Nationalpark „Hohe Tauern“, Österreich, unter Verwendung des besten Modells der Analysen mit POPAN 5.0 (MARK v.4.3). Die Fehlerabweichung gibt das 95% Konfidenz-Intervall wider. Schwarze Rauten = Männchen; weiße Quadrate = Weibchen. Graue Flächen markieren Tage mit geschossener Schneedecke.

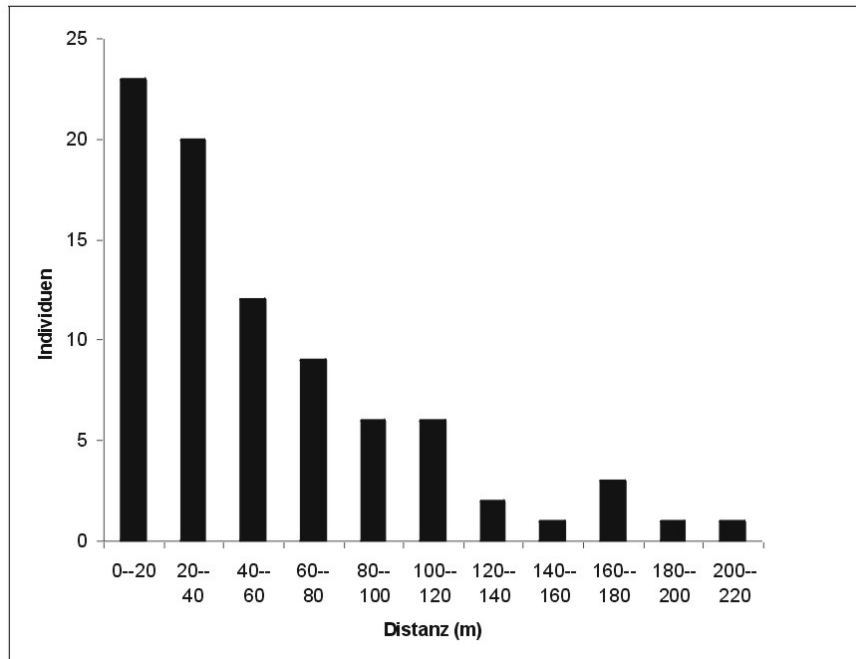
**Tabelle 2.12:** Anzahl wiedergefangener Individuen von *Euphydryas aurinia debilis* nach Tagen mit geschlossener Schneedecke.

Tage mit geschlossener Schneedecke zwischen Fang/Wiederfang									
Anzahl	1	2	3	4	5	6	7	8	$\Sigma$
♂♂	1	0	5	15	0	0	1	9	31
♀♀	4	0	4	6	0	0	1	1	16

### **Mobilität**

Die meisten Falter verhielten sich sehr standorttreu. Nahezu 65% der Individuen legten keine weiteren Strecken als 60 m zwischen zwei Fangereignissen zurück (Abb. 2.10). Männchen zeigten in diesem Zusammenhang signifikant größere Wanderdistanzen als die Weibchen (Männchen: 65,9 m  $\pm$  51,2 SA; Weibchen: 32,3 m  $\pm$  23,3 SA; U-Test:  $p = 0,0028$ ).

Die Ergebnisse der Kurvenvergleiche der negativen Exponentialfunktion (NEF) und der inversen Powerfunktion (IPF) mit den erhobenen Datenreihen zum Dispersionsverhalten (ermittelt als inverser prozentualer Anteil an Individuen, die bestimmte Distanzen zurückgelegt haben) sind für 20 m- Intervalle in Tabelle 2.13 dargestellt. Alle Kurvenanpassungen waren signifikant. Unter Beachtung der jeweiligen  $R^2$ -Werte liefert die NEF eine bessere Übereinstimmung mit den ermittelten Dispersionsdaten als die IPF. Der NEF folgend liegt der geschätzte Anteil an Individuen, die Strecken von 500 m, 1 km und 2 km wandern bei  $4,9 \times 10^{-3}$ ,  $1,3 \times 10^{-7}$  und  $1,0 \times 10^{-16}$ , während die IPF Werte von 0,86, 0,26 und 0,08 vorhersagt. Die Analysen auf Basis von 30 m- Intervallen und unter Kombination der Daten beider Geschlechter zeigten ebenfalls eine bessere Übereinstimmung der berechneten Dispersionsdaten mit der NEF im Vergleich zur IPF (Tabelle 2.14), und unterstützen daher die oben aufgeführten Ergebnisse. Ebenso verhält es sich, wenn die Daten für beide Intervalle nach Geschlechtern getrennt berechnet werden.



**Abbildung 2.10:** Anzahl wiedergefangener Individuen von *Euphydryas aurinia debilis* in Abhängigkeit der zurückgelegten Wanderdistanz zwischen einem Fang- und dem darauf folgenden Wiederfangpunkt. Die Darstellung basiert auf GPS-Koordinaten.

### **Allozym-Elektrophorese**

Zehn der 17 analysierten Loci erwiesen sich als polymorph (mit Ausnahme von 6Pgdh, Mdh1, G6Pdh, Gapdh, Gpdh, Fum, Aat1). Es wurde keine Abweichung vom Hardy-Weinberg Gleichgewicht und kein signifikantes Kopplungsungleichgewicht (linkage disequilibrium) festgestellt. Daher konnten die weiteren Analysen unter Verwendung von Standard-Methoden der Populationsgenetik vorgenommen werden. Die absolute genetische Varianz beider Populationen betrug 1,494 mit 0,030 ( $F_{ST}$ : 1,99%;  $p = 0,074$ ) genetische Varianz zwischen den Populationen und 0,012 ( $F_{IS}$ : 0,8%;  $p = 0,437$ ) genetische Varianz zwischen Individuen innerhalb der Populationen. Die genetische Distanz (Nei, 1972) zwischen beiden Populationen betrug 0,0077. Die Parameter der genetischen Diversität ( $H_o$ ,  $H_e$ ,  $P_{tot}$ ,  $P_{95}$ ,  $A$ ) lagen in einer ähnlichen Größenordnung wie bei anderen häufigen Nymphaliden (vgl. Schmitt et al., 2005a; Schmitt & Haubrich, 2008; Habel et al., 2005, 2008; Besold et al., 2008a; Schmitt & Besold, 2009); die genauen Werte sind in Kapitel 2.3.1 wiedergegeben.

**Tabelle 2.13:** Ergebnisse der Kurvenvergleiche der negativen Exponentialfunktion (NEF) sowie der inversen Powerfunktion (IPF) mit den erhobenen Datenreihen zum Dispersionsverhalten bei *Euphydryas aurinia debilis* (ermittelt als inverser prozentualer Anteil an Individuen, die bestimmte Distanzen zurückgelegt haben): Formeln, Stabilitätsindizes und F-Statistiken. Der Anteil an Individuen (I) wird jeweils für Distanzklassen (D) in 20 m-Intervallen berechnet.

Funktion	Formel	Stabilitätsindex ( $R^2$ )	F-Statistik der Kurvenanpassung
NEF	$I = 178,82 (+/-23,61) D^{-0,42 (+/-0,02)}$ $\ln(I) = 5,19 - 0,42 (D)$	0,98	$F = 464,96$ $df = 9; p < 0,001$
IPF	$I = 225,10 (+/-99,07) D^{-1,73 (+/-0,25)}$ $\ln(I) = 5,42 - 1,73 \ln(D)$	0,84	$F = 46,78$ $df = 9; p < 0,001$

**Tabelle 2.14:** Stabilitätsindizes der Kurvenvergleiche der negativen Exponentialfunktion (NEF) sowie der inversen Powerfunktion (IPF) mit den erhobenen Datenreihen zum Dispersionsverhalten bei *Euphydryas aurinia debilis* (ermittelt als inverser prozentualer Anteil an Individuen, die bestimmte Distanzen zurückgelegt haben): Ergebnisse für die Kombination der Datensätze beider Geschlechter für 30 m- Intervalle, sowie geschlechtsspezifische Ergebnisse für 20 m- und 30 m- Intervalle.

	Intervall- länge	NEF	IPF
♂♂ + ♀♀	20 m	<b>0,98</b>	0,84
	30 m	<b>0,99</b>	0,89
♂♂	20 m	<b>0,96</b>	0,79
	30 m	<b>0,98</b>	0,85
♀♀	20 m	<b>0,95</b>	0,82
	30 m	<b>0,98</b>	0,89

### 2.2.2.2 Diskussion

#### ***Vermeidung von Proterandrie - eine neue ökologische Strategie als Anpassung an einen extremen Lebensraum?***

*Euphydryas aurinia* galt bisher als eine Art, die sich durch typische Proterandrie auszeichnet. Diese Einschätzung beruht auf zahlreichen Studien, die in den letzten Jahrzehnten an Flachlandpopulationen dieser Schmetterlingsart durchgeführt wurden (vgl. Munguira et al., 1997; Hula et al., 2004; Schtickzelle et al., 2005). Im Detail konnte das Flugzeitmaximum der Männchen meist 1-2 Wochen vor dem der Weibchen beobachtet werden.

Dem entgegen stehen die Ergebnisse der vorliegenden MRR-Studie, in der für die untersuchte Population von *E. aurinia debilis* eine starke Überlappung der Flugzeitverläufe in beiden Geschlechtern zu verzeichnen war. Trotz der relativ geringen Wiederfangquote (infolge der schwankenden Witterungsbedingungen) und des begrenzten Untersuchungszeitraumes, dürfte es sich bei dieser Überlappung allerdings nicht um ein Artefakt handeln, da eine Folgestudie mit derselben Population im Jahr 2008 zu identischen Ergebnissen kommt (unveröffentlichte Daten). Die erwähnte Veränderung in der Demographie könnte daher als eine ökologische Anpassung an die extremen Klimabedingungen innerhalb hochalpiner Lebensräume interpretiert werden.

Lange Schlechtwetterperioden und abrupte Temperatureinbrüche mit Schneefall stellen auch im Hochsommer ein permanentes Risiko für alle Organismen dar, die Habitate oberhalb der Waldgrenze besiedeln. Solche Ereignisse können besonders bei kurzlebigen Insekten den Zeitraum, der für eine erfolgreiche Reproduktion zur Verfügung steht, stark einschränken (Roff, 1980; Dingle et al., 1990). Vor diesem Hintergrund bietet das zeitgleiche Erscheinen beider Geschlechter die Möglichkeit, Tage mit günstigen Wetterbedingungen effektiv für die Fortpflanzung zu nutzen. Treten die Männchen hingegen bereits deutlich vor den Weibchen auf, so kann dies eine unnötige Investition von Ressourcen darstellen, falls der Populationsverlauf auf Grund von Kälteeinbrüchen in unregelmäßigen Abständen unterbrochen wird.

#### ***Eingeschränkte Mobilität***

Die Ergebnisse der Dispersionsanalysen bei *E. aurinia debilis* machen deutlich, dass dieses Taxon eine größere Standorttreue aufweist, als dies bei zahlreichen Flachlandpopulationen von *E. aurinia* beobachtet wurde (Hula et al., 2004; Baguette & Schtickzelle, 2006; Fric & Konvicka, 2007). Lediglich für *E. aurinia beckeri* konnten noch geringere durchschnittliche Wanderdistanzen nachgewiesen werden (s.o.). Unterstützt wird diese Aussage durch die Tatsache, dass die NEF sowohl bei Berücksichtigung von 20 m- als auch bei 30 m- Intervallen eine bessere Übereinstimmung mit den ermittelten Dispersionsdaten zeigte als

die IPF. Auch die molekularen Untersuchungen weisen auf begrenztes Dispersionsverhalten hin. So erreichte die genetische Distanz (Nei, 1972) zwischen beiden analysierten Populationen von *E. aurinia debilis* einen höheren Wert als diejenigen, die für sechs nordfranzösische Populationen von *E. aurinia aurinia* berechnet wurden ( $0,0068 \pm 0,0025$  SA; durchschnittliche geographische Distanz zwischen diesen Proben  $359,7 \text{ km} \pm 130,6$  SA; Details siehe Kapitel 2.3.1). Es bleibt daher zu vermuten, dass wandernde Falter nur selten die Strecke von 7 km zwischen beiden alpinen Populationen überwinden, obwohl keine offensichtlichen Barrieren (z.B. Wälder) in diesem Gebiet zu verzeichnen sind.

Die eingeschränkte Mobilität bei *E. aurinia debilis* könnte eine weitere Anpassung an die Umweltbedingungen hochalpiner Lebensräume darstellen. So mag begrenzte Dispersion dazu beitragen, das Risiko von ungewollten Verdriftungsereignissen (z.B. aufgrund der oftmals starken Winde im Hochgebirge) zu minimieren. In diesem Zusammenhang erwiesen sich die Weibchen sogar als standorttreuer als die Männchen. Da die Weibchen aufgrund des Ei-Vorrates eine größere Bedeutung für den Reproduktionserfolg besitzen, könnte dieses Verhalten zusätzlich auf eine Anpassungsstrategie schließen lassen, die den Verlust reproduktiver Kapazitäten infolge von unbeabsichtigten Dispersionsereignissen einschränken soll. Und nicht zu letzt zeigen sich auch im individuellen Flugverhalten von *E. aurinia debilis* (schneller Flug mit hoher Flügelschlagfrequenz, selten höher als 30 cm über dem Boden) Anpassungen, die Windverdriftung und den damit verbundenen Verlust von Individuen verhindern kann. Ähnliches wurde auch bei anderen Schmetterlingsarten des Hochgebirges beobachtet (Cullenward et al., 1979).

### **Überleben unter Schnee**

Die Analysen der individuellen Wiederfangdaten konnten außerdem zeigen, dass Falter von *Euphydryas aurinia debilis* in der Lage sind, mehrere Tage unter einer geschlossenen Schneedecke zu überleben. So betrug der Anteil der nach Schneefällen wiedergefangenen Individuen 63%, wobei zehn Falter ein Maximum von 8 Schneetagen (verteilt auf zwei Frostperioden) überdauerten. Diese Ergebnisse sprechen für das Vorhandensein spezifischer physiologischer Anpassungen, die für die Frostresistenz von *E. aurinia debilis* verantwortlich sind.

Innerhalb der Insekten sind zwei Hauptstrategien bekannt, die das Überleben bei Minusgraden ermöglichen. *Frostvermeidung* (Aufrechterhaltung des flüssigen Zustandes der Körperflüssigkeiten bei Temperaturen unterhalb ihres eigentlichen Gefrierpunktes) ist die basale und am weitesten verbreitete Strategie von Kälteresistenz bei Arthropoden (Sinclair et al., 2003a). *Frosttoleranz* (Verhinderung von Gewebeschäden trotz intra- oder extrazellulärer Eiskristallbildung) wurde hingegen bei einigen Vertretern höherer Insektenordnungen nachgewiesen (z.B. Orthoptera) (Sinclair et al., 2003b). Innerhalb der Lepidoptera konnten

bereits beide Strategien festgestellt werden (Duman, 2001). Daher bleibt fraglich, welcher spezifische Mechanismus es *E. aurinia debilis* ermöglicht, Minusgrade zu überleben. In diesem Zusammenhang ist außerdem anzumerken, dass das genannte Taxon ausschließlich im Raupenstadium überwintert (SBN, 1987). Gerade der Vergleich der Frostresistenzen bei Larven und Faltern bietet daher interessante Forschungsansätze für künftige Untersuchungen.

### **Zusammenfassung**

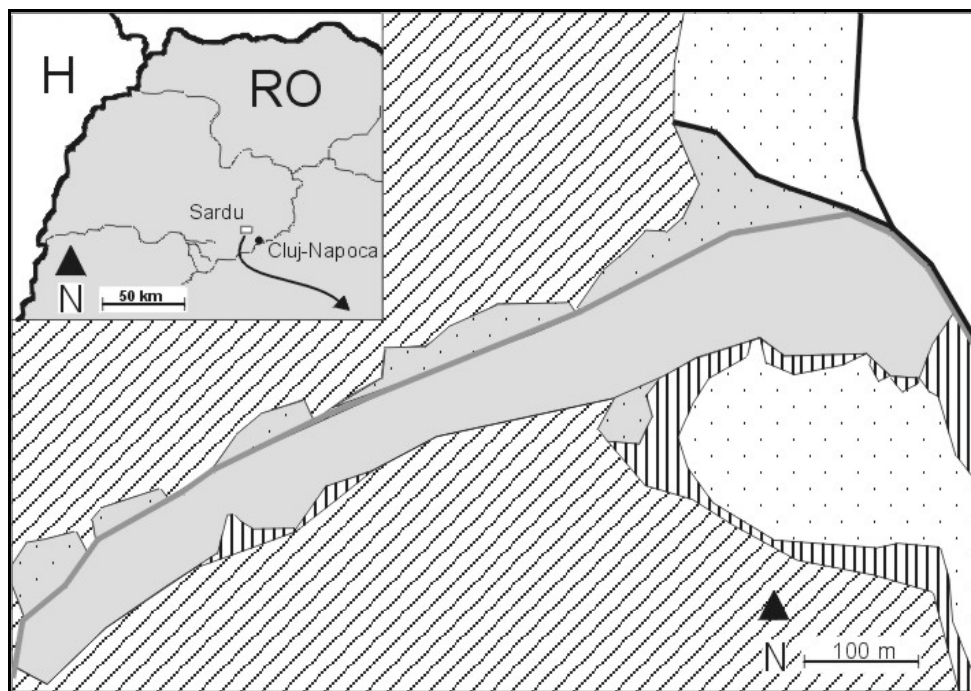
*Euphydryas aurinia debilis* stellt ein Taxon dar, das stark an die extremen Umweltbedingungen hochalpiner Lebensräume angepasst ist. Diese Anpassungen betreffen sowohl das Verhalten (keine Proterandrie, eingeschränkte Dispersion, bodennaher Flug) als auch die Physiologie (Frostvermeidung/Frosttoleranz), und werden auch in morphologischen Aspekten offensichtlich (z.B. verdunkelte Flügelzeichnung). Adaptive Veränderungen aufgrund unterschiedlicher Umweltbedingungen sind zwar gerade bei weit verbreiteten Insektenarten keine Seltenheit (vgl. Blanckenhorn, 1997; Berner et al., 2004), dennoch sind die Auswirkungen dieses Effektes bei *E. aurinia debilis* bemerkenswert deutlich. Das erwähnte Taxon führt daher einmal mehr vor Augen, wie wichtig Freilanduntersuchungen in unterschiedlichen Lebensräumen für das Verständnis der Gesamtökologie einer Art sein können. Berücksichtigt man zudem den Schutzstatus von *E. aurinia*, so wird auch die Notwendigkeit spezifischer Anpassungen innerhalb der zu treffenden Schutzmaßnahmen offensichtlich, die die ökologischen Bedürfnisse der jeweiligen Populationen berücksichtigen müssen. Und nicht zuletzt können die klaren Unterschiede in der Ökologie alpiner und im Flachland verbreiteter Populationen dazu Anlass geben, eine neue Diskussion bzgl. der Taxonomie innerhalb der Art *Euphydryas aurinia* zu eröffnen (vgl. Kudrna, 1986; SBN, 1987).

### 2.2.3 Vergleichbare Anpassungen wie in Mitteleuropa - die Ökologie von *Euphydryas aurinia aurinia* in Rumänien

#### 2.2.3.1 Ergebnisse

##### **Fang-Markierung-Wiederauffangstudie**

Im Jahr 2007 wurden insgesamt 1292 Falter von *Euphydryas aurinia aurinia* auf der Untersuchungsfläche im nordwestlichen Rumänien (Abb. 2.11) markiert, wobei der Anteil markierter Männchen um ca. 65% über dem markierter Weibchen lag (Tabelle 2.15). 396 Individuen konnten im Verlaufe der Studie wiedergefangen werden. Die Wiederfangquote lag bei den Männchen signifikant höher als bei den Weibchen (2 x 2 Felder  $\chi^2$ -Test:  $\chi^2 = 5,61$ ;  $df = 1$ ;  $p = 0,02$ ) und betrug im Mittel 30,7%. Bei beiden Geschlechtern konnten Individuen mehrfach wiedergefangen werden, wobei keine signifikanten Unterschiede zwischen Männchen und Weibchen auftraten (U-Test;  $p = 0,67$ ). Die höchste Anzahl von Wiederfängen ( $N = 6$ ) wurde bei einem Männchen beobachtet (Tabelle 2.16).



**Abbildung 2.11:** Karte des Untersuchungsgebiets der MRR-Studie mit *Euphydryas aurinia aurinia* bei Cluj-Napoca, Rumänien. Grau: Untersuchungsflächen; dicke schwarze Linien: Feldwege; Doppelstrich-Muster: halbtrockene Wiesen (meist in Hanglage); Flächen ohne Muster: Feuchtwiesen; diagonales Streifenmuster: Mischwald; vertikales Streifenmuster: Heckenstrukturen.

**Tabelle 2.15:** Ergebnisse der MRR-Studie mit *Euphydryas aurinia aurinia* im nordwestlichen Rumänien, getrennt dargestellt für beide Geschlechter: Anzahl und Verhältnis markierter und wiedergefangener Individuen, längste beobachtete Bewegungsdistanz sowie längste beobachtete Aufenthaltsdauer.

	Markierte Individuen	Wiedergef. Individuen	Wiederfang-Ereignisse	Wiederfang-Quote (%)	Längste Bew.-Distanz (m)	Längste Aufenth.-Dauer (Tage)
♂♂	920	306	491	33,3	484	17
♀♀	372	90	116	24,2	346	16

**Table 2.16:** Anzahl und Häufigkeit von Einfach- und Mehrfachwiederfängen, getrennt dargestellt für beide Geschlechter von *Euphydryas aurinia aurinia* im nordwestlichen Rumänien.

Anzahl Wiederfänge		1	2	3	4	5	6	gesamt
♂♂	Individuen	194	66	30	12	3	1	306
	Anteil an der Gesamtzahl der Wiederfänge (%)	63,4	21,6	9,8	3,9	1	0,3	
♀♀	Individuen	66	16	7	1	0	0	90
	Anteil an der Gesamtzahl der Wiederfänge (%)	73,3	17,8	7,8	1,1	0	0	

### Demographie und Populationsgröße

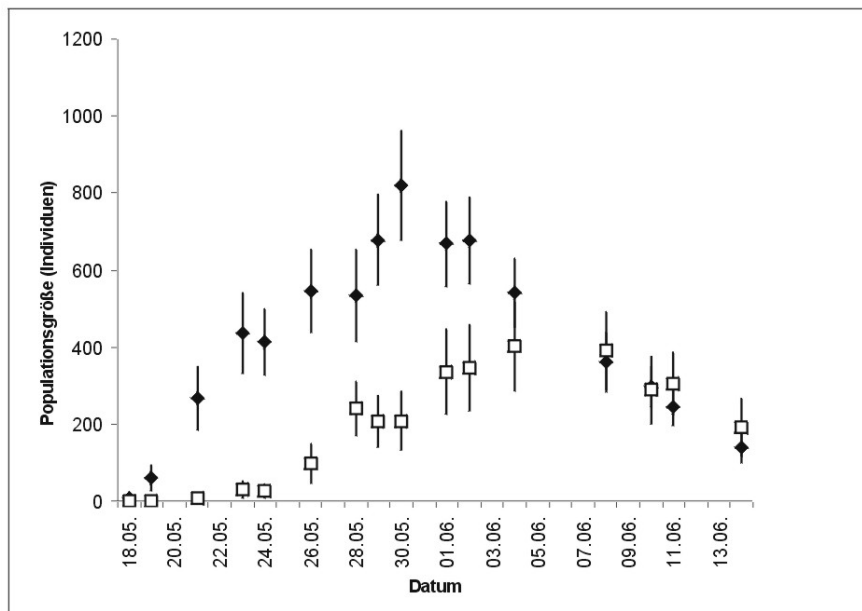
Die Berechnungen mit POPAN 5.0 ergaben für das Modell mit folgenden Grundannahmen den geringsten Wert des Akaike Informationskriteriums (AIC): Überlebensrate abhängig vom Geschlecht und einem linear abnehmenden Trend, Fangwahrscheinlichkeit abhängig vom Geschlecht und dem täglichen Arbeitsaufwand, Eintrittswahrscheinlichkeit in die Population abhängig vom Geschlecht und der Zeit, Individuenzahl der Population abhängig vom Geschlecht (Tabelle 2.17). Wie bereits bei der Untersuchung mit *Euphydryas aurinia debilis* angesprochen (s.o.), ist der Einfluss des täglichen Arbeitsaufwandes im besten Modell auch hier auf die variablen Wetterbedingungen zurückzuführen, die Markierungszeiträume von 2-6 Stunden pro Tag zur Folge hatten.

Die unter Verwendung des besten POPAN-Modells errechneten Tagespopulationsgrößen zeigen deutliche Proterandrie (Abb. 2.12). Die ersten Männchen erschienen vier Tage vor den ersten Weibchen. Zudem wiesen die Männchen einen schnelleren Individuenzuwachs auf, wodurch das Faltermaximum dieses Geschlechtes knapp 1,5 Wochen vor dem der Weibchen zu beobachten war.

Die errechnete Gesamtanzahl der Männchen innerhalb der Population betrug 2045 Individuen (95%-Konfidenz-Intervall: 1878-2212), die der Weibchen 1079 (95%-Konfidenz-Intervall: 902-1256). Berücksichtigt man die Größe der Untersuchungsfläche (ca. 5,5 ha), so ergibt sich eine durchschnittliche Dichte von ca. 570 Faltern pro Hektar.

**Tabelle 2.17:** Vergleich der besten Modelle der POPAN 5.0-Analysen zur Berechnung der Tagespopulationsgrößen sowie der Gesamtpopulationsgröße von *Euphydryas aurinia* im nordwestlichen Rumänien: Akaiikes Informationskriterium (AIC) und Anzahl berücksichtigter Parameter. Basisvariablen:  $\phi$  = Überlebensrate,  $p$  = Fangwahrscheinlichkeit,  $pent$  = Eintrittswahrscheinlichkeit in die Population,  $N$  = Gesamtzahl der Individuen. Abhängige Variablen:  $g$  = Geschlecht,  $T$  = linear abnehmender Trend,  $t$  = Zeit,  $Clogit$  = abnehmender kumulativer „logit link“,  $SE$  = täglicher Arbeitsaufwand. Das Modell mit dem geringsten AIC-Wert wurde als das am besten unterstützte ausgewählt.

Model	AIC	Anzahl berücksichtigter Parameter
$\{\phi (g^*T) p(g^*SE) pent(g^*t) N(g)\}$	4140,7277	32
$\{\phi (g^*T(Clogit)) p(g^*SE) pent(g^*t) N(g)\}$	4154,8299	28
$\{\phi (g^*t) p(g^*SE) pent(g^*t) N(g)\}$	4161,5007	51

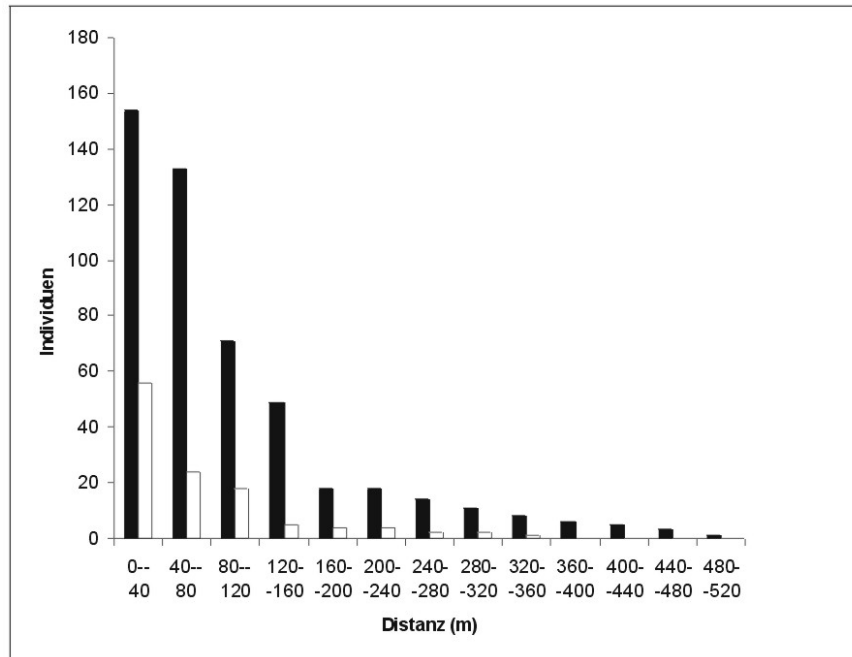


**Abbildung 2.12:** Berechnungen der Tagespopulationsgrößen von *Euphydryas aurinia* im nordwestlichen Rumänien, unter Verwendung des besten Modells der Analysen mit POPAN 5.0 (MARK v.4.3). Die Fehlerabweichung gibt das 95% Konfidenz-Intervall wider. Schwarze Rauten = Männchen; weiße Quadrate = Weibchen.

### **Mobilität**

Die Standorttreue der Individuen war mäßig ausgeprägt. Knapp 65% der Männchen sowie 80% der Weibchen legten keine Strecken über 100m zwischen zwei Fangereignissen zurück (Abb. 2.13). Die mittlere Wanderdistanz lag bei den Männchen signifikant über der der Weibchen (Männchen:  $99,4 \text{ m} \pm 100,1 \text{ SA}$ ; Weibchen:  $67,3 \text{ m} \pm 73,7 \text{ SA}$ ; U-Test:  $p < 0,001$ ). Die Ergebnisse der Kurvenvergleiche der negativen Exponentialfunktion (NEF) und der inversen Powerfunktion (IPF) mit den ermittelten Datenreihen zum Dispersionsverhalten (berechnet als inverser prozentualer Anteil an Individuen, die bestimmte Distanzen zurückgelegt haben) sind für 40 m- Intervalle in Tabelle 2.18 zusammengefasst. Alle Kurvenanpassungen erwiesen sich als signifikant. Bei Berücksichtigung des jeweiligen Bestimmtheitsmaßes ( $R^2$ ) ergeben sich in beiden Geschlechtern für die NEF höhere Werte als für die IPF. Die vorliegenden Dispersionsdaten entsprechen demnach in ihrer Verteilung eher dem Verlauf der NEF. Folgt man der letztgenannten Funktion, so liegt der geschätzte Anteil an Männchen, die 1 km, 2 km und 3 km wandern, bei  $2,4 \times 10^{-3}$ ,  $3,1 \times 10^{-8}$  und  $4,1 \times 10^{-13}$ . Demgegenüber ermittelt die IPF Werte von 0,36, 0,08 und 0,04. Für die Berechnung der Weibchen ergeben sich folgende Zahlen: NEF:  $2,2 \times 10^{-4}$ ,  $3,1 \times 10^{-10}$  und  $4,2 \times 10^{-16}$ ; IPF: 0,32, 0,08 und 0,04.

Die oben angesprochenen Ergebnisse der Analysen auf Basis von 40 m- Intervallen werden durch jene auf Basis von 30 m- Intervallen unterstützt. Auch hier zeigt die NEF für beide Geschlechter eine bessere Übereinstimmung mit den ermittelten Dispersionsdaten als die IPF (Männchen: IPF:  $R^2 = 0,80$ ; NEF:  $R^2 = 0,96$ ; Weibchen: IPF:  $R^2 = 0,89$ ; NEF:  $R^2 = 0,97$ ).



**Abbildung 2.13:** Anzahl wiedergefangener Individuen von *Euphydryas aurinia aurinia* in Abhängigkeit der zurückgelegten Wanderdistanz zwischen einem Fang- und dem darauf folgenden Wiederfangpunkt. Die Darstellung basiert auf GPS-Koordinaten. Schwarzer Balken: Männchen (N = 491); weißer Balken: Weibchen (N = 116).

**Tabelle 2.18:** Ergebnisse der Kurvenvergleiche der negativen Exponentialfunktion (NEF) sowie der inversen Powerfunktion (IPF) mit den erhobenen Datenreihen zum Dispersionsverhalten bei *Euphydryas aurinia aurinia* (ermittelt als inverser prozentualer Anteil an Individuen, die bestimmte Distanzen zurückgelegt haben): Formeln, Stabilitätsindizes und F-Statistiken. Der Anteil an Individuen (I) wird jeweils für Distanzklassen (D) in 40 m- Intervallen berechnet.

	Funktion	Formel	Stabilitätsindex ( $R^2$ )	F-Statistik der Kurvenanpassung
♂♂	IPF	$I = 300,88 (+/-177,25) D^{-2,09 (+/-0,31)}$ $\ln(I) = 5,71 - 2,09 \ln(D)$	0,80	$F = 44,90$ $df = 11; p < 0,001$
	NEF	$I = 185,00 (+/-41,64) e^{-0,45 (+/-0,03)}$ $\ln(I) = 5,22 - 0,45 (D)$	0,96	$F = 251,52$ $df = 11; p < 0,001$
♀♀	IPF	$I = 177,62 (+/-71,28) D^{-1,96 (+/-0,25)}$ $\ln(I) = 5,18 - 1,96 \ln(D)$	0,89	$F = 59,33$ $df = 7; p < 0,001$
	NEF	$I = 162,95 (+/-22,62) e^{-0,54 (+/-0,02)}$ $\ln(I) = 5,09 - 0,54 (D)$	0,99	$F = 480,71$ $df = 7; p < 0,001$

### 2.2.3.2 Diskussion

#### **Habitatbedingungen und Raupenfutterpflanzen**

*Euphydryas aurinia* besiedelt in Rumänien überwiegend extensiv genutzte, wechselfeuchte bis sumpfige Wiesen (Mihut & Dinca, 2006). Dies konnte auch für die in der vorliegenden Studie untersuchte Population bestätigt werden (s.o.). Ähnliche Standorte nutzt die Art in Teilen Mitteleuropas, so beispielsweise oligo- bis mesotrophe Feuchtgrünländer im süddeutschen Alpenvorland (Anthes et al., 2003a; 2003b) bzw. halbnatürliche Feuchtwiesen in Westböhmen (Konvicka et al., 2003; Hula et al., 2004). Die Vorkommen von *E. aurinia* in Rumänien scheinen daher vergleichbare ökologische Anforderungen an die Habitatbedingungen zu stellen wie zahlreiche mitteleuropäische Feuchtstamm-Populationen.

Unterschiede bestehen hingegen in der Wahl der Raupenfutterpflanzen. So fressen die Larven des Taxons *E. aurinia aurinia* in Mitteleuropa überwiegend an *Succisa pratensis*, *Scabiosa columbaria* bzw. *Gentiana*-Arten (Ebert & Rennwald, 1991; Tolman & Lewington, 1998), während die derselben Unterart angehörende Population in Rumänien eine andere Raupenfutterpflanze nutzte (eine genaue Determination steht noch aus). Hier bieten sich also Ansatzpunkte für weitere gezielte Untersuchungen, die neue Erkenntnisse bzgl. der Larvalökologie von *E. aurinia* in Osteuropa erbringen könnten.

#### **Populationsdichte und Demographie**

Die in der vorliegenden Fang-Markierung-Wiederfangstudie berechnete Populationsdichte liegt höher als diejenigen, die in anderen Studien mit *E. aurinia aurinia* berechnet wurden (z.B. Anthes et al., 2003a; Hula et al., 2004; Schtickzelle et al., 2005). Berücksichtigt man allerdings das ähnliche Wuchspotential (Biomasseproduktion) der krautigen Raupenfutterpflanzen in Rumänien und Mitteleuropa (s.o.), so bleibt anzunehmen, dass die von *E. aurinia aurinia* genutzten Habitate im Prinzip Kapazitäten für vergleichbare Falterdichten bieten. Die hohe Zahl an Faltern pro Flächeneinheit in der vorliegenden Studie dürfte daher wohl auf besonders günstige Witterungsbedingungen während der Larvalentwicklung bzw. auf niedrige Parasitendichten zurückzuführen sein und keine generelle ökologische Anpassung von *E. aurinia* in Rumänien darstellen.

Weitere Parallelen zwischen der untersuchten Population und mitteleuropäischen Vorkommen werden in der Demographie offensichtlich. So erschienen die ersten Männchen von *E. aurinia* in Rumänien mehrere Tage vor den Weibchen. Ähnliches konnte auch für Vorkommen in anderen Ländern nachgewiesen werden (z.B. Anthes et al., 2003a; Hula et al., 2004; Schtickzelle et al., 2005). Das Auftreten von Proterandrie im Populationsverlauf scheint daher zumindest in Flachlandpopulationen von *E. aurinia* einen evolutionären Vorteil zu bieten (vgl. hierzu das abweichende Verhalten von *E. aurinia debilis*; Kapitel 2.2.2).

### **Mobilität**

*Euphydryas aurinia* erwies sich in der untersuchten rumänischen Population als relativ mobil und übertraf in den mittleren Wanderdistanzen klar jene Werte, die für *E. aurinia beckeri* (vgl. Kapitel 2.2.1) und *E. aurinia debilis* (vgl. Kapitel 2.2.2) berechnet wurden. Auch die Mobilität entspricht daher eher mitteleuropäischen Populationen desselben Taxons (*E. aurinia aurinia*) (z.B. in Westböhmen; Fric & Konvicka, 2007). Aufgrund des begrenzten Untersuchungsgebietes konnten in der vorliegenden Studie allerdings nur maximale Wanderdistanzen bis ca. 500 m festgestellt werden, wohingegen in anderen Studien Einzelbewegungen über mehrere Kilometer beobachtet wurden (z.B. Hula et al., 2004). Daher empfiehlt es sich, weitere großräumig ausgerichtete Untersuchungen zum Dispersionsverhalten der Art in Rumänien durchzuführen, um fundiertere Aussagen beispielsweise bzgl. der Konvektivität einzelner Habitate treffen zu können. In diesem Kontext lässt die bessere Übereinstimmung der ermittelten Dispersionsdaten mit der NEF gegenüber der IPF allerdings vermuten, dass trotz der vergleichsweise hohen mittleren Wanderdistanzen auch bei *E. aurinia* in Rumänien von einer eher geringen Wahrscheinlichkeit für weite Dispersionsereignisse auszugehen ist. Eine Zunahme der Habitatfragmentierung in Osteuropa (z.B. infolge des zu erwartenden Landnutzungswandels) dürfte daher vergleichbare Konsequenzen mit sich bringen wie in Mitteleuropa und einen schnellen Zusammenbruch von Metapopulationsstrukturen begünstigen (vgl. Hanski, 1999; 2004). Daher scheinen auch in Rumänien Maßnahmen angebracht (z.B. die Schaffung zusätzlicher „Trittstein-Habitate“), die eine dauerhafte Vernetzung bestehender Habitate von *E. aurinia* sichern und somit langfristig das Überleben der Art gewährleisten können.

### **Zusammenfassung und Schutzempfehlungen**

Die untersuchte Population von *Euphydryas aurinia* in Rumänien unterscheidet sich in vielen ökologischen Parametern (z.B. Habitatwahl, Populationsdichte, Mobilität) nur wenig von Vorkommen der Schmetterlingsart in Mitteleuropa. Daher dürften sich wichtige Erkenntnisse, die in den letzten Jahren beispielsweise durch MRR-Studien in Deutschland und Tschechien bzgl. geeigneter Monitoring- und Managementstrategien gewonnen werden konnten, zumindest teilweise auch auf rumänische Populationen übertragen lassen (vgl. Anthes et al. 2003a; 2003b; Hula et al., 2004). Diese Tatsache ist gerade deshalb von großer Bedeutung, da sich Rumänien erst durch seinen EU-Beitritt am 01.01.2007 den Verpflichtungen der Fauna-Flora-Habitat-Richtlinie unterstellt hat und daher aktuell erhöhter Forschungsbedarf besteht, um eine zeitnahe Umsetzung der Richtlinienvorgaben zu gewährleisten. In diesem Zusammenhang könnten die in anderen Ländern gewonnenen Daten also eine wichtige Ausgangsbasis bieten, um spezifische Schutzkonzepte für *E. aurinia* und andere Schutzgüter der FFH-RL in Rumänien zu entwickeln.

Ungeachtet dessen sollte jedoch auch in Rumänien die Grundlagenforschung an *E. aurinia* weiter vorangetrieben werden. So konnte beispielsweise noch nicht eindeutig geklärt werden, weshalb die Art auch hier starke Bestandseinbußen innerhalb der letzten Jahrzehnte hinnehmen musste und nur mehr aus dreien der ehemals sieben besiedelten historischen Großregionen aktuelle Vorkommensnachweise vorliegen (Rákosy et al., 2003). Während der drastische Populationsrückgang der Art in Mitteleuropa vor allem auf die großräumige Intensivierung der Land- und Forstwirtschaft zurückgeführt werden kann (vgl. Asher et al., 2001; Schtickzelle et al., 2005; Bos et al., 2006; Bulman et al., 2007; Thomas et al., 2008), blieb ein derartig ausgeprägter Landnutzungswandel in Rumänien bislang weitgehend aus (Schmitt & Rákosy, 2007). Daher scheinen weitere Faktoren den Rückgang der rumänischen *E. aurinia*-Populationen begünstigt zu haben, die erst im Detail ermittelt werden müssen. Ferner bleibt zu erwähnen, dass die genannte Art derzeit nur einen Teil der zahlreichen als potentiell geeignet eingestuften Habitate tatsächlich nutzt (vgl. Mihut & Dinca, 2006). Aus diesem Grund scheinen weitere lokale Studien zur Populationsökologie von *E. aurinia* sinnvoll, um das Gefährdungspotential und die Gefährdungsursachen für die genannte Art in Rumänien richtig bewerten zu können.

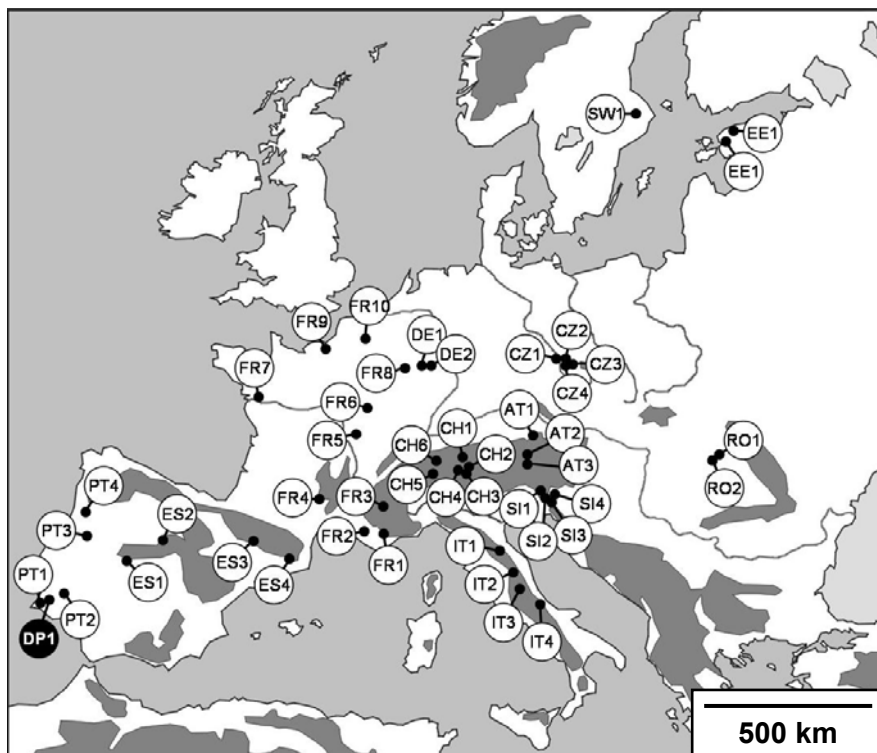
### 2.3 Untersuchungen zur Populationsgenetik

#### 2.3.1 Überleben in mediterranen, extramediterranen und perialpinen Refugien - die komplexe Phylogeographie von *Euphydryas aurinia* in Europa

##### 2.3.1.1 Ergebnisse

Mit Hilfe von Allozym-Elektrophoresen wurden 1287 Individuen von *Euphydryas aurinia* untersucht, die 46 verschiedenen europäischen Populationen entstammen (Abb. 2.14). Als Außengruppe wurden 30 Individuen einer Population von *E. desfontainii* herangezogen.

Alle 17 analysierten Loci erwiesen sich als polymorph und zeigten Bandenmuster, die auf bekannte Quartär-Strukturen zurückzuführen sind (Richardson et al., 1986). Die Anzahl unterscheidbarer Allele variierte von zwei (Mdh1) bis zehn (Pgi, Pgm, Pep<sub>Phe-Pro</sub>) und betrug im Mittel 5,4 ( $\pm 2,7$  SA). Die Allelfrequenzen aller polymorpher Loci sind in Tabelle 7.1 (Appendix) wiedergegeben.



**Abbildung 2.14:** Lokalitäten der 46 Probennamepunkte von *Euphydryas aurinia* sowie eines Probennamepunktes von *E. desfontainii* für Allozym-Elektrophoresen. Die Populationsabkürzungen sind Tabelle 2.2 (S. 19 ff.) zu entnehmen.

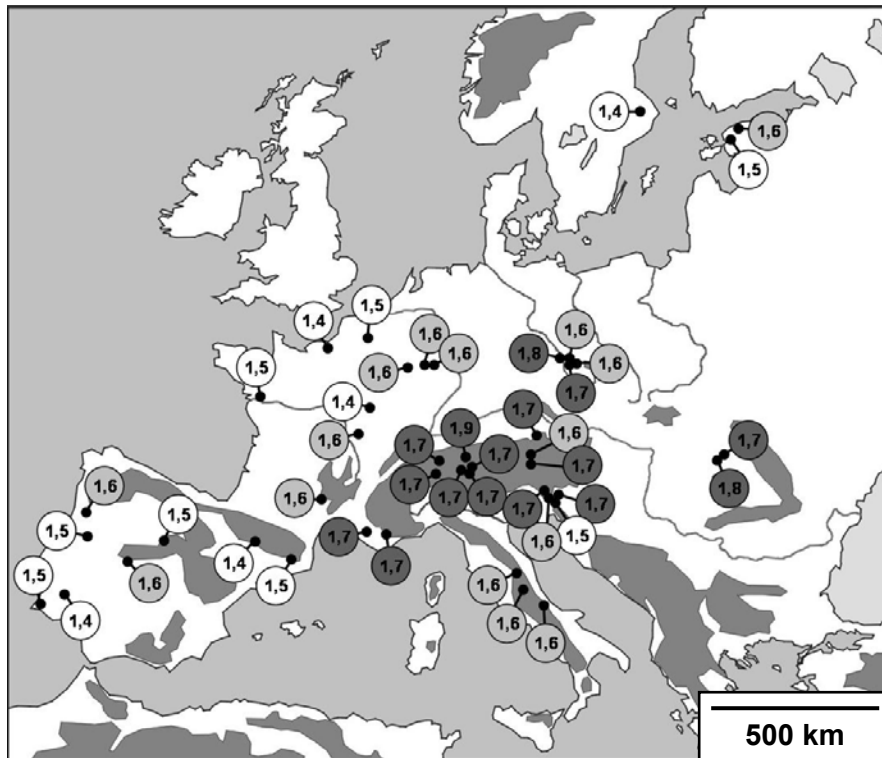
Folgende populationsgenetische Parameter wurden auf Basis der Allelfrequenzen für *E. aurinia* ermittelt (Tabelle 2.19): Die durchschnittliche Anzahl der Allele pro Locus ( $A$ ) lag zwischen 1,41 und 2,41, mit einem Mittelwert von 2,00 ( $\pm 0,26$  SA), wohingegen der Allelreichtum unter Berücksichtigung aller Populationen ( $AR$ ) in einem Bereich von 1,39 bis 1,76 variierte und im Mittel 1,51 ( $\pm 0,10$  SA) betrug. Der Ausschluss von Populationen mit Individuenzahlen unter 10 bzw. 20 erbrachte bei der Berechnung des Allelreichtums Ergebnisse, die zwischen den Werten für  $A$  und  $AR$  lagen ( $AR_{10}$  Mittelwert: 1,60  $\pm 0,11$  SA;  $AR_{20}$  Mittelwert: 1,90  $\pm 0,17$  SA). Der höchste Allelreichtum wurde bei Populationen aus der Provence, den Alpen und dem östlichen Mitteleuropa errechnet (Abb. 2.15). Der absolute Prozentsatz polymorpher Loci ( $P_{tot}$ ) lag zwischen 35,3% und 82,4% (Mittelwert: 57,0%  $\pm 10,8$  SA), der Prozentsatz polymorpher Loci, bei dem das häufigste Allel 95% nicht übersteigt ( $P_{95}$ ), erreichte Werte zwischen 23,5% und 52,9% und betrug im Mittel 42,0% ( $\pm 8,4$  SA). Der mittlere erwartete Heterozygotiegrad ( $H_e$ ) lag bei 14,8% ( $\pm 2,7$  SA) und variierte zwischen 9,1% und 22,9%, der durchschnittliche beobachtete Heterozygotiegrad ( $H_o$ ) betrug 14,6% ( $\pm 2,6$  SA), wobei Werte zwischen 9,5% und 22,4% errechnet wurden.

**Tabelle 2.19:** Parameter der genetischen Diversität, ermittelt für 46 europäische Populationen von *Euphydryas aurinia* sowie eine Population von *E. desfontainii* (DP1): Erwartete Heterozygotie ( $H_e$ ), beobachtete Heterozygotie ( $H_o$ ), absolute Prozentzahl polymorpher Loci ( $P_{tot}$ ), Prozentzahl polymorpher Loci mit einem Anteil des häufigsten Allels  $< 95\%$  ( $P_{95}$ ), durchschnittliche Allelzahl pro Locus ( $A$ ), Allelreichtum unter Berücksichtigung aller Populationen mit Individuenzahlen größer 19 ( $AR_{20}$ ), Allelreichtum unter Berücksichtigung aller Populationen mit Individuenzahlen größer 9 ( $AR_{10}$ ), Allelreichtum unter Berücksichtigung aller Populationen ( $AR$ ) und durchschnittliche Anzahl analysierter Individuen pro Locus ( $N$ ). Für die Berechnung der Mittelwerte einzelner Parameter wurden Populationen mit folgenden Individuenzahlen ausgeschlossen:  $<10$  für  $P_{tot}$  und  $P_{95}$ ,  $<20$  für  $A$ . Werte, die nicht für die Mittelwertberechnung genutzt wurden, sind in Klammern gesetzt.

Code	$H_e$ (%)	$H_o$ (%)	$P_{tot}$ (%)	$P_{95}$ (%)	$A$	$AR_{20}$	$AR_{10}$	$AR$	$N$
CZ1	17,2	16,5	70,6	52,9	2,18	2,12	1,76	1,63	25,0
CZ2	13,6	14,7	70,6	52,9	1,94	1,88	1,61	1,51	24,0
CZ3	15,6	16,1	64,7	52,9	1,82	1,80	1,60	1,52	23,0
CZ4	16,5	16,7	64,7	52,9	2,18	2,07	1,73	1,62	25,0
RO1	19,6	17,7	76,5	47,1	2,35	2,04	1,72	1,63	39,8
RO2	19,0	18,6	52,9	41,2	(2,00)	-	1,77	1,65	11,9
SI1	15,0	13,6	64,7	47,1	2,41	2,08	1,69	1,57	44,0
SI2	14,1	15,1	64,7	47,1	2,18	1,93	1,61	1,51	38,3
SI3	13,7	12,4	64,7	41,2	2,18	2,13	1,67	1,55	20,8
SI4	9,1	9,5	35,3	23,5	1,77	1,72	1,46	1,38	22,9

Tabelle 2.19: Fortsetzung.

Code	$H_e$ (%)	$H_o$ (%)	$P_{tot}$ (%)	$P_{95}$ (%)	$A$	$AR_{20}$	$AR_{10}$	$AR$	$N$
CH1	22,9	22,4	58,8	52,9	(2,06)	-	1,87	1,76	12,7
CH2	18,0	18,6	64,7	52,9	2,18	2,05	1,74	1,63	26,9
CH3	18,8	16,8	64,7	52,9	2,24	2,03	1,73	1,63	36,0
CH4	18,7	20,5	70,6	52,9	2,41	2,13	1,74	1,63	34,7
CH5	16,2	17,2	64,7	41,2	2,06	2,00	1,68	1,57	22,8
CH6	15,3	15,3	58,8	41,2	2,24	2,06	1,66	1,56	27,0
DE1	16,0	14,6	70,6	47,1	2,00	1,83	1,57	1,49	32,5
DE2	14,3	14,8	82,4	52,9	2,53	2,06	1,61	1,50	39,1
AT1	17,5	16,2	64,7	41,2	2,00	1,95	1,70	1,61	22,9
AT2	16,4	16,9	52,9	47,1	2,00	1,84	1,63	1,55	37,0
AT3	18,4	17,4	58,8	47,1	2,00	1,92	1,68	1,60	25,0
PT1	14,4	16,0	47,1	29,4	1,82	1,67	1,50	1,45	37,7
PT2	9,4	9,9	47,1	35,3	1,65	1,53	1,36	1,30	38,9
PT3	12,7	13,1	64,7	35,3	2,12	1,85	1,53	1,45	39,9
PT4	13,8	13,5	64,7	41,2	2,35	1,94	1,56	1,47	39,8
ES1	13,5	12,2	58,8	35,3	2,12	1,86	1,56	1,47	38,0
ES2	12,2	10,8	58,8	47,1	1,82	1,79	1,54	1,45	24,8
ES3	14,4	15,0	52,9	41,2	1,71	1,57	1,43	1,39	39,1
ES4	14,7	13,9	47,1	41,2	1,94	1,71	1,48	1,42	39,8
SW1	12,9	14,0	35,3	29,4	(1,53)	-	1,44	1,39	16,0
EE1	15,0	14,6	58,8	35,3	1,77	1,72	1,56	1,49	28,3
EE2	14,4	14,1	47,1	41,2	(1,65)	-	1,52	1,44	11,4
FR1	16,5	15,1	52,9	41,2	2,24	2,09	1,73	1,62	27,5
FR2	16,7	15,3	58,8	47,1	2,24	2,06	1,68	1,58	28,6
FR3	13,5	11,8	(41,2)	(41,2)	(1,53)	-	-	1,48	5,9
FR4	13,4	12,8	47,1	41,2	(1,94)	-	1,63	1,52	13,9
FR5	13,2	13,1	58,8	47,1	2,00	1,91	1,55	1,45	24,2
FR6	10,5	10,5	47,1	23,5	1,59	1,57	1,38	1,33	21,5
FR7	13,8	13,5	41,2	35,3	(1,71)	-	1,53	1,46	14,6
FR8	13,8	12,7	58,8	41,2	2,18	2,03	1,64	1,53	29,8
FR9	9,7	11,1	58,8	23,5	1,88	1,75	1,40	1,33	24,8
FR10	14,1	14,4	47,1	47,1	1,77	1,69	1,51	1,44	29,9
IT1	13,1	15,3	(35,3)	(35,3)	(1,41)	-	-	1,41	5,0
IT2	13,2	12,4	52,9	41,2	2,12	1,96	1,62	1,52	30,9
IT3	14,2	13,4	52,9	29,4	2,24	1,94	1,62	1,53	36,6
IT4	12,4	12,5	47,1	35,3	1,94	1,87	1,59	1,50	28,3
Mittelw.	14,8	14,6	57,9	42,1	2,06	1,90	1,60	1,51	27,5
± SA	2,7	2,6	10,2	8,5	0,23	0,17	0,11	0,10	9,8
DP1	8,5	9,2	41,2	41,2	1,53	1,49	1,42	1,35	30,0



**Abbildung 2.15:** Durchschnittliche Anzahl von Allelen innerhalb der untersuchten Populationen von *Euphydryas aurinia* (Werte < 1,6: weiß; Werte = 1,6: hellgrau; Werte > 1,6 = dunkelgrau). Es wurden nur Populationen berücksichtigt, bei denen mehr als 6 Individuen analysiert wurden.

Der überwiegende Teil der untersuchten Loci wich nicht vom Hardy-Weinberg Gleichgewicht ab. Lediglich in zwei Fällen wurde eine signifikante Abweichung nach Bonferroni Korrektur festgestellt: 6Pgdh in der Population SI4 und Hbdh in der Population FR2. Der Locus 6Pgdh ist im Gegensatz zu den meisten anderen Loci bei Lepidopteren normalerweise auf dem Z-Chromosom lokalisiert, so dass hemizygoten Weibchen nur eine Kopie besitzen (vgl. Schmitt et al., 2006). Die hohe Anzahl analysierter Weibchen (43%) in Population SI4 könnte daher die Abweichung vom Hardy-Weinberg Gleichgewicht bei diesem Locus erklären. Des Weiteren wurde kein signifikantes Kopplungsungleichgewicht („linkage disequilibrium“) festgestellt. Daher konnten die folgenden Berechnungen unter Verwendung populationsgenetischer Standardmethoden vorgenommen werden.

Hierarchische Varianzanalysen zeigten eine deutliche Trennung der Populationen von *E. aurinia* und *E. desfontainii* (Varianz zwischen den Gruppen: 2,019;  $F_{CT}$ : 56,21%;  $p < 0,001$ ; Varianz innerhalb der Gruppen: 0,326;  $F_{SC}$ : 20,74%;  $p < 0,001$ ; Tabelle 2.20). Für die Population von *E. desfontainii* konnten drei taxonspezifische Allele festgestellt werden (Idh1: Allel 7; Fum: Allele 1 und 3; siehe Tabelle 7.1 (Appendix)). Die mittlere genetische Distanz (Nei, 1972) zwischen beiden Taxa betrug 0,397 ( $\pm 0,080$  SA).

**Tabelle 2.20:** Ergebnisse hierarchischer Varianzanalysen zwischen verschiedenen Gruppierungen von *Euphydryas aurinia* und *E. desfontainii* in Europa.

Gruppierung	$F_{CT}$ (%)	$F_{SC}$ (%)	$F_{IS}$ (%)	Varianz innerhalb der Individuen
<i>E. aurinia</i> / <i>E. desfontainii</i>	56,21** (2,019)	20,74** (0,326)	1,44* (0,018)	(1,229)
10 Gruppen <i>E. aurinia</i>	17,88** (0,290)	5,38** (0,072)	1,56* (0,020)	(1,239)
Mitteleuropa (Gruppe II + VII + IX) / Baltikum (Gruppe X)	22,51** (0,404)	10,61** (0,147)	1,78 (0,022)	(1,221)
W Mitteleuropa (Gruppe II) / O Mitteleuropa (Gruppe IX) / Slowenien (Gruppe VII)	9,85** (0,142)	4,26** (0,055)	1,74 (0,021)	(1,220)
Westalpen (Gruppe IV + V) / Ostalpen (Gruppe VI)	15,30** (0,285)	4,75** (0,075)	-0,01 (-0,001)	(1,501)
SW-Alpen (Gruppe IV) / W Zentralalpen (Gruppe V)	6,63** (0,109)	1,69** (0,026)	0 (-0,005)	(1,521)
Provence (Gruppe III) / Italien (Gruppe VIII)	16,74* (0,258)	3,98* (0,051)	5,69* (0,070)	(1,163)

Oberer Wert in den Tabellen =  $F$ -Wert; Unterer Wert (in Klammern) = entsprechende Varianzkomponente. \*  $p \leq 0,05$ ; \*\*  $p \leq 0,001$ ; restliche Werte nicht signifikant.

Innerhalb der 46 Populationen von *E. aurinia* betrug die absolute genetische Varianz 1,585 mit 0,326 genetische Varianz zwischen den Populationen ( $F_{ST}$ : 20,56%;  $p < 0,001$ ) und 0,020 genetische Varianz zwischen den Individuen innerhalb der Populationen ( $F_{IS}$ : 1,58%;  $p < 0,05$ ) (Tabelle 2.21). Die genetische Distanz (Nei, 1972) zwischen den 46 Proben variierte von 0,0021 bis 0,1648 und lag im Mittel bei 0,0502 ( $\pm 0,0300$  SA).

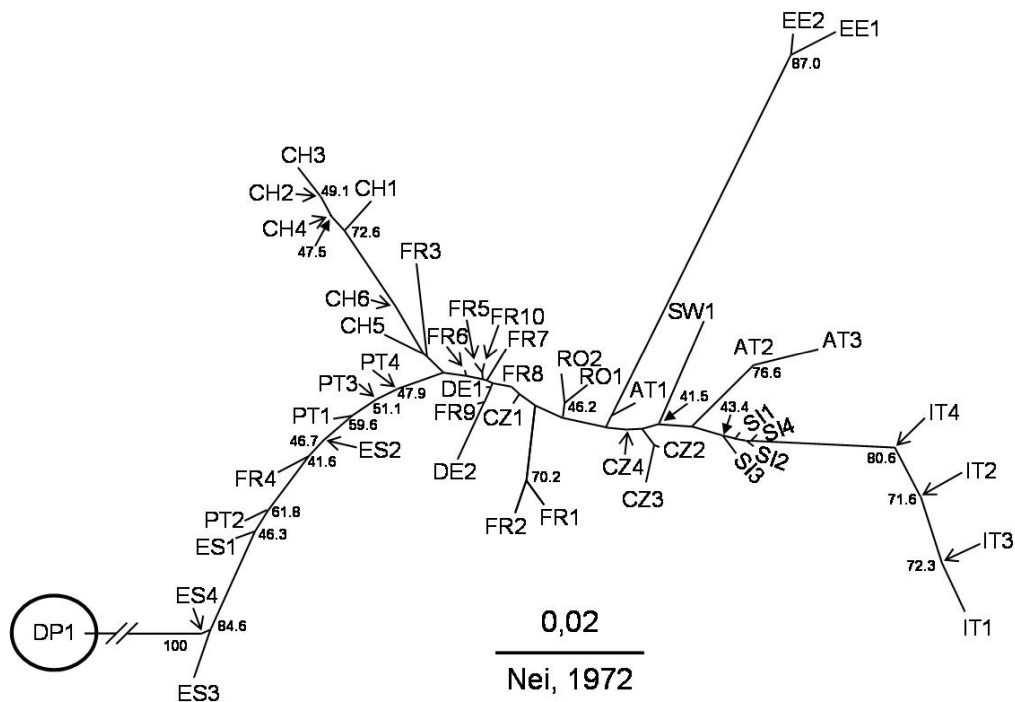
Basierend auf diesen genetischen Distanzen konnte ein Neighbour-joining Phänogramm erstellt werden (Abb. 2.16 A/B), das die Unterscheidung von 10 verschiedenen genetischen Linien bei *E. aurinia* erlaubt (Abb. 2.16 C). Der überwiegende Teil dieser Linien wird durch Bootstrapwerte ( $> 40$ ) unterstützt. Im Detail ergeben sich folgende Gruppierungen (Abb. 2.17): I) „Iberien“ (einschließlich südwestliches Frankreich), II) westliches Mitteleuropa (einschließlich westlichstes Böhmen), III) Provence, IV) Südwestalpen, V) westliche Zentralalpen, VI) Ostalpen, VII) Slowenien, VIII) Italien, IX) östliches Mitteleuropa (einschließlich Schweden), X) Estland.

**Tabelle 2.21:** Ergebnisse nicht-hierarchischer Varianzanalysen innerhalb verschiedener Gruppierungen von *Euphydryas aurinia* und *E. desfontainii* in Europa.

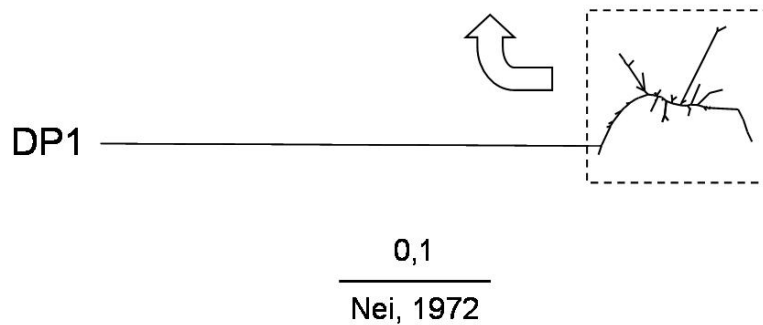
Gruppierung	$F_{ST}$ (%)	$F_{IS}$ (%)	Varianz innerhalb der Individuen
<i>E. aurinia</i> gesamt + <i>E. desfontainii</i>	25,18** (0,420)	1,44* (0,018)	(1,229)
<i>E. aurinia</i> gesamt	20,56** (0,326)	1,58* (0,020)	(1,239)
Iberien (Gruppe I)	10,43** (0,131)	0 (0,005)	(1,123)
Mitteleuropa gesamt (Gruppe II + IX)	8,97** (0,126)	1,15 (0,015)	(1,265)
W Mitteleuropa (Gruppe II)	3,42** (0,041)	1,26 (0,015)	(1,158)
O Mitteleuropa (Gruppe IX)	5,09** (0,078)	2,85 (0,078)	(1,411)
Provence (Gruppe III)	2,46* (0,036)	8,76* (0,124)	(1,291)
Alpen gesamt (Gruppe IV + V + VI)	11,99** (0,205)	-0,01 (0)	(1,501)
Westalpen gesamt (Gruppe IV + V)	5,28** (0,084)	0 (-0,005)	(1,521)
SW-Alpen (Gruppe IV)	3,95** (0,054)	-1,09 (-0,014)	(1,329)
W Zentralalpen (Gruppe V)	0,94 (0,015)	0 (0)	(1,617)
Ostalpen (Gruppe VI)	1,99 (0,030)	0,01 (0,012)	(1,452)
Slowenien (Gruppe VII)	1,75* (0,020)	2,33 (0,027)	(1,118)
Italien (Gruppe VIII)	4,88** (0,058)	3,55 (0,040)	(1,094)
Baltikum (Gruppe X)	2,46 (0,032)	2,28 (0,029)	(1,233)

Oberer Wert in den Tabellen =  $F$ -Wert; Unterer Wert (in Klammern) = entsprechende Varianzkomponente. \*  $p \leq 0,05$ ; \*\*  $p \leq 0,001$ ; restliche Werte nicht signifikant.

A.

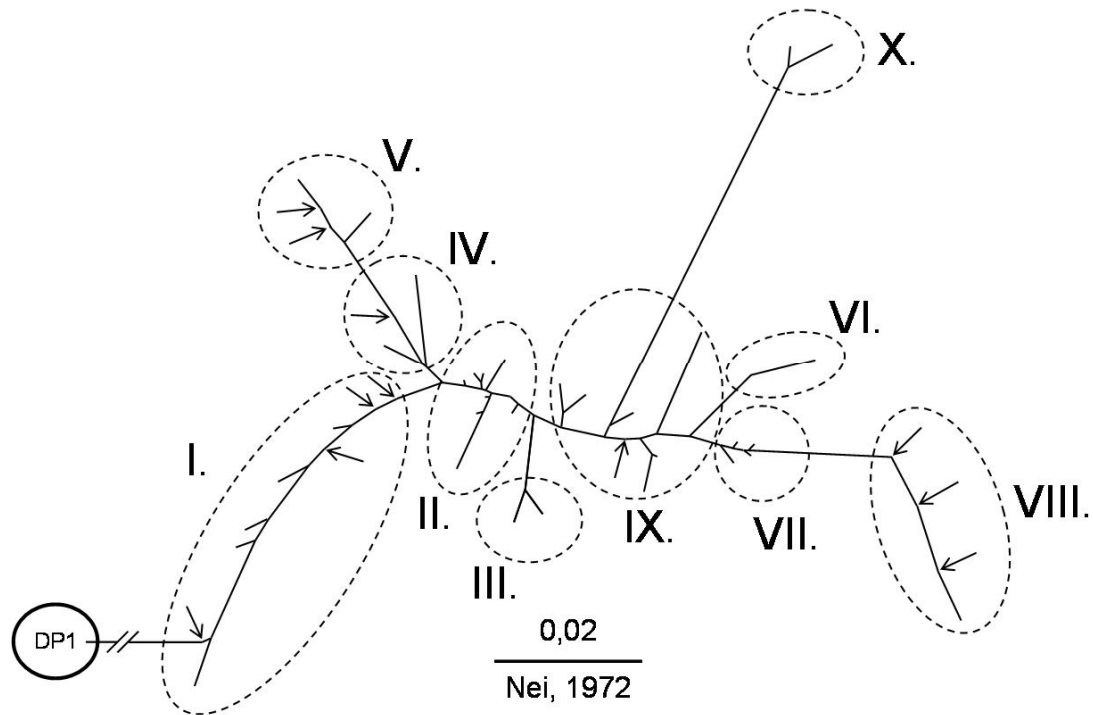


B.

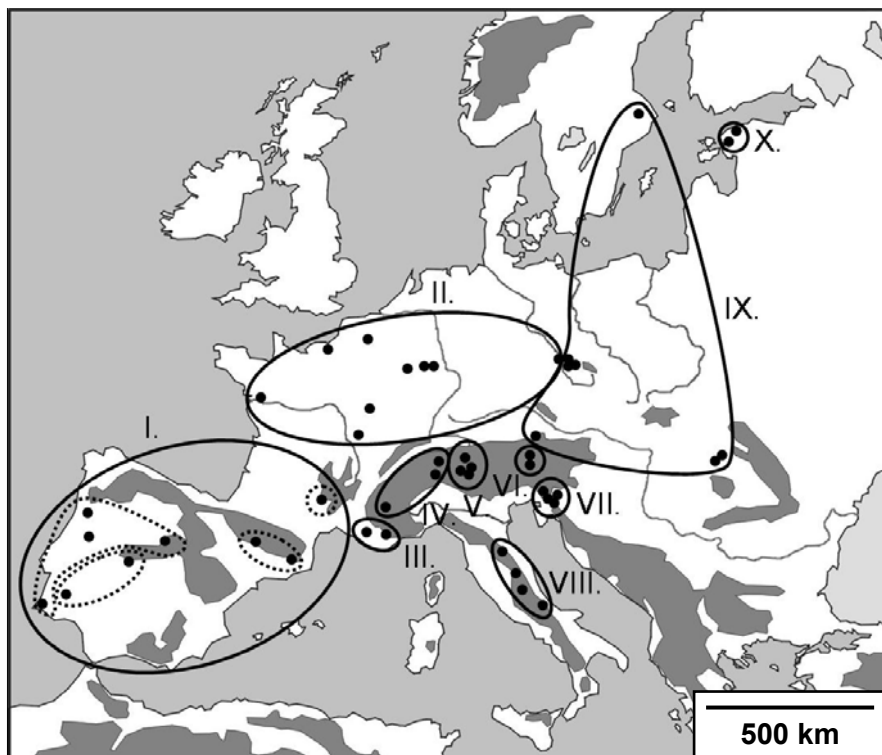


**Abbildung 2.16:** Neighbour-joining Phänogramm für 46 Populationen von *Euphydryas aurinia* und eine Population von *E. desfontainii* auf Basis genetischer Distanzen (Nei, 1972). **A.** Phenogramm mit Bootstrapwerten > 40 (für jeweils 1000 Wiederholungen). Die Populationsabkürzungen sind Tabelle 2.2 zu entnehmen. **B.** Darstellung der genetischen Distanz zwischen den untersuchten Populationen von *E. aurinia* und *E. desfontainii* (DP1; Außengruppe).

C.

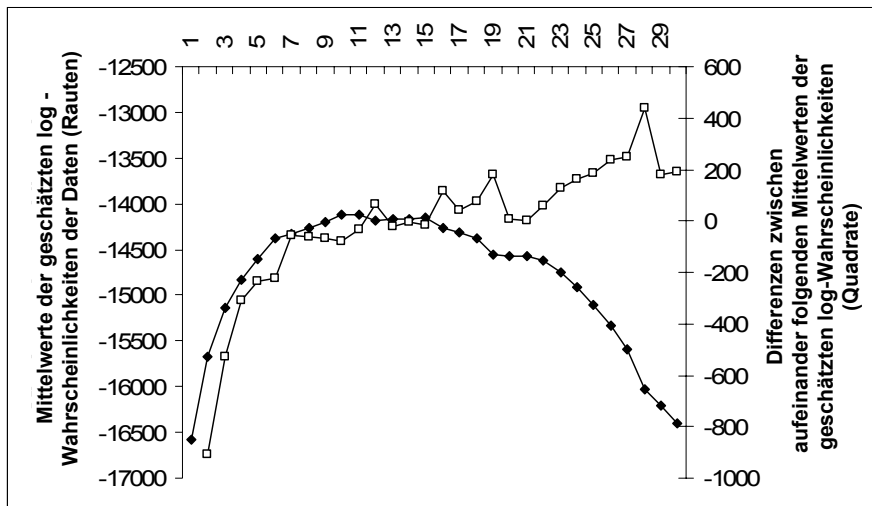


**Abbildung 2.16:** Fortsetzung. C. Unterscheidung von 10 verschiedenen Gruppen innerhalb des Cluster von *E. aurinia* (unterstützt durch Bootstrapwerte und STRUCTURE-Analysen).



**Abbildung 2.17:** Gruppierungen innerhalb der 46 Populationen von *Euphydryas aurinia* auf Basis genetischer Distanzen und STRUCTURE-Analysen. Dicke Linien: Hauptgruppen; gestrichelte Linien: vermutete Subgruppen.

Die Unterscheidung von 10 verschiedenen Gruppen bei *E. aurinia* wird durch die Analysen mit STRUCTURE untermauert, da bei dieser Gruppenzahl die höchsten Wahrscheinlichkeitswerte erzielt wurden (Abb. 2.18). Auch die vorgenommenen hierarchischen Varianzanalysen unterstützen diese 10 genetischen Linien (Varianz zwischen den Gruppen: 0,290;  $F_{CT}$ : 17,88%,  $p < 0,001$ ; Varianz innerhalb der Gruppen: 0,072;  $F_{SC}$ : 5,38%,  $p < 0,001$ ; Tabelle 2.20).

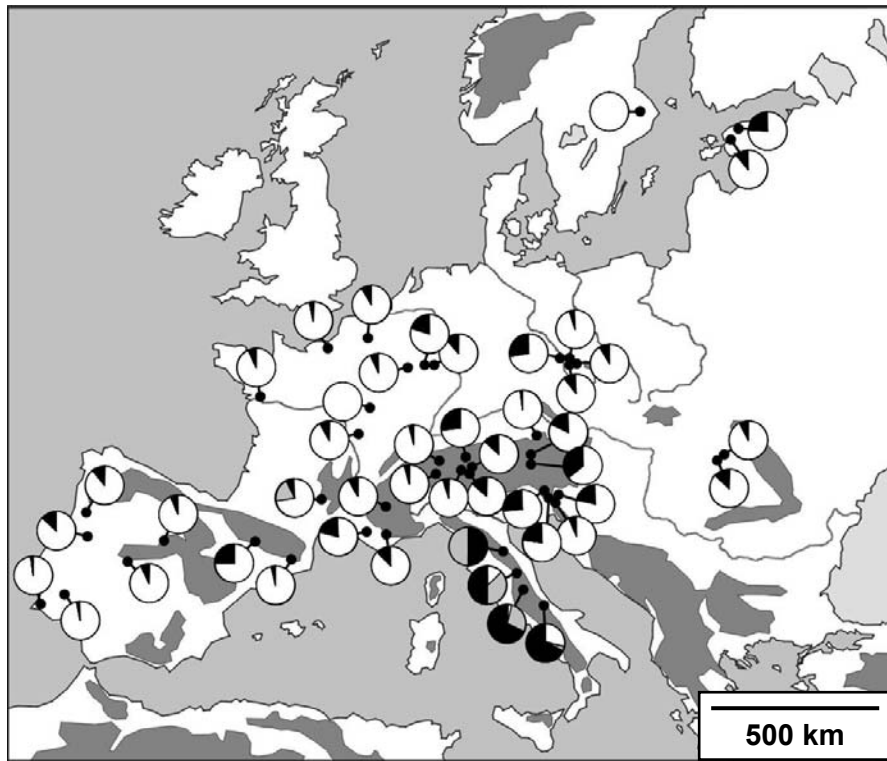


**Abbildung 2.18:** Mittelwerte (Rauten) und Differenzen (Quadrate) zwischen aufeinander folgenden geschätzten log-Wahrscheinlichkeiten der Daten verschiedener STRUCTURE-Analysen bei *Euphydryas aurinia*. Für die Analysen wurden jeweils 10 unabhängige Durchläufe mit Gruppierungen von  $K = 1-30$  vorgenommen.

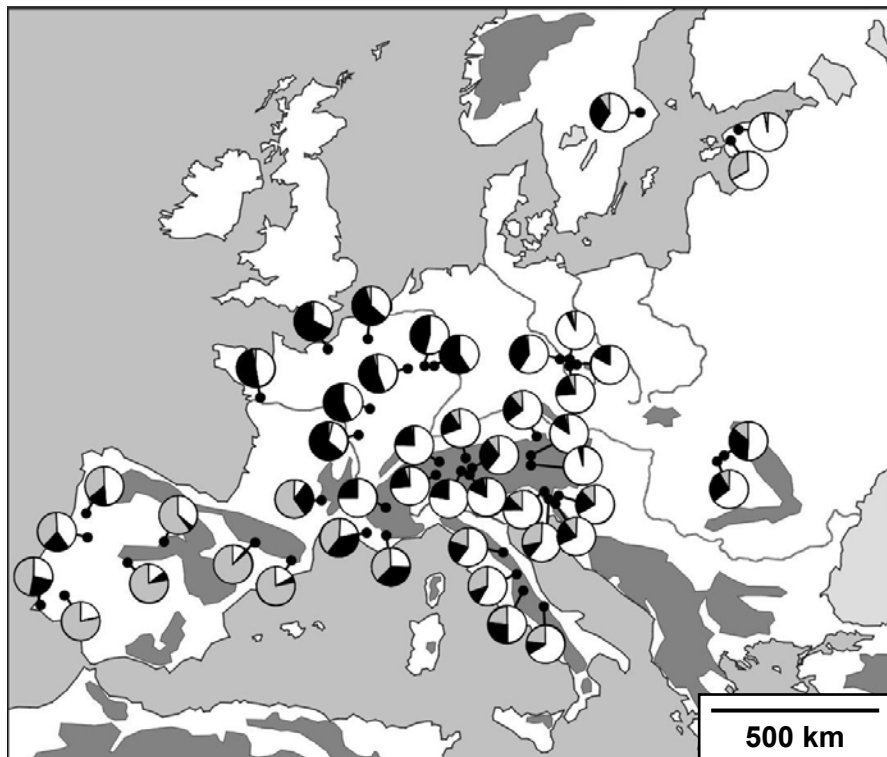
Diese Gruppierungen werden ebenfalls durch die räumliche Verteilung von Allelen einzelner Loci bestätigt (Abb. 2.19). So tritt bei Locus PGI das Allel B überwiegend in Mittelitalien auf (U-Test;  $p < 0,001$ ), wohingegen das Hauptallel der übrigen Populationen (Allel A) in dieser Gruppe nur relativ selten (<30%) bzw. überhaupt nicht erscheint (U-Test;  $p < 0,001$ ). Bei Locus PGM ermöglicht wiederum das Allel B aufgrund seiner deutlich erhöhten Frequenz innerhalb der meisten iberischen und der südwestfranzösischen Population eine Differenzierung dieser Gruppe gegenüber den übrigen Vorkommen (U-Test;  $p < 0,001$ ).

14 Allele beschränken sich ausschließlich auf Populationen einer Gruppe. Allerdings traten diese niemals in allen Populationen der jeweiligen Gruppierung zugleich auf (Tabelle 7.1; Appendix). Des Weiteren besaßen diese Allele auch innerhalb der jeweiligen Populationen nur recht geringe Frequenzanteile (Mittelwert:  $4,7\% \pm 5,9\%$  SA).

A.



B.



**Abbildung 2.19:** Verteilung der Allelfrequenzen für die Loci PGI (A. weiß: Allel A; grau: Allel B; schwarz: alle übrigen Allele) und PGM (B. weiß: Allel A; grau: Allel B; schwarz: alle übrigen Allele), die mit Hilfe von Allozym-Elektrophoresen bei *Euphydryas aurinia* ermittelt wurden.

Innerhalb der 10 Gruppen zeigte das iberische Cluster die stärkste Differenzierung zwischen den Populationen (Varianz zwischen den Populationen: 0,131;  $F_{ST}$ : 10,43%,  $p < 0,001$ ; Varianz zwischen den Individuen innerhalb der Populationen: 0,005;  $F_{IS}$ : 0%, n.s.). Alle anderen Cluster wiesen geringere Differenzierungen zwischen den jeweiligen Populationen auf (Tabelle 2.21).

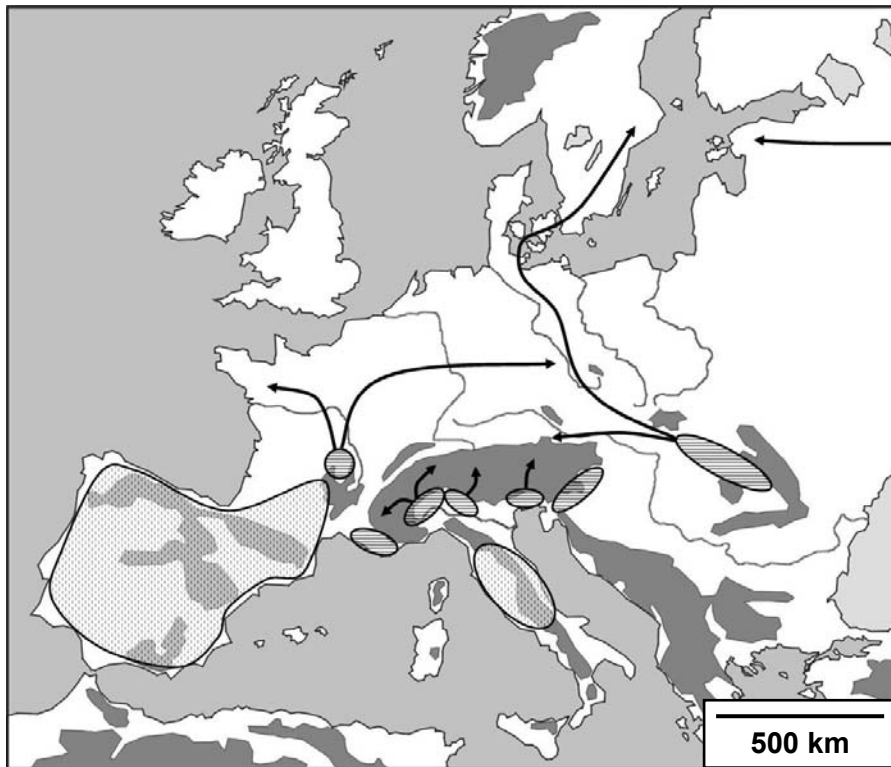
### 2.3.1.2 Diskussion

#### **Genetische Diversität**

Die durchschnittliche genetische Diversität der untersuchten Populationen von *Euphydryas aurinia* liegt in einem ähnlichen Bereich wie bei vielen anderen Vertretern der Nymphalidae, inklusive der Satyrinae (vgl. Pelz, 1995; Schmitt & Seitz, 2001a; Habel et al., 2005; Schmitt et al., 2006; Haubrich & Schmitt, 2007; Schmitt & Haubrich, 2008; Besold et al., 2008b). Verglichen mit einigen kleinarealen Arten und Reliktarten der Lepidoptera zeigt *E. aurinia* eine deutlich höhere genetische Diversität (vgl. Brittnacher et al., 1978; Britten et al., 1994; 1995; Debinski, 1994; Pelz, 1995; Gadeberg & Boomsma, 1997; Haubrich & Schmitt, 2007; Habel et al., 2009c). Allerdings werden keine so hohen Werte erreicht, wie sie für sehr häufige Satyrinae (Schmitt et al., 2005a; Habel et al., 2009a; Besold et al., 2008a) oder Lycaenidae (Schmitt & Seitz, 2001b; Schmitt et al., 2003; 2005b) typisch sind. Die genetische Diversität bei *E. aurinia* entspricht also weitgehend jenen Schmetterlingsarten, die mäßig häufig und relativ weit verbreitet sind. Dies lässt vermuten, dass die starken Bestandseinbußen dieser Art, die innerhalb der letzten Jahrzehnte in Mitteleuropa zu verzeichnen waren, dennoch im gesamteuropäischen Kontext zu keinem bemerkenswerten Verlust an genetischer Diversität geführt haben.

#### **Genetische Differenzierungen und Biogeographie**

Der genetische Differenzierungsgrad zwischen den 10 unterschiedenen Gruppen von *Euphydryas aurinia* (ersichtlich anhand von genetischen Distanzen (Nei, 1972) und  $F_{CT}$ -Werten) liegt in einem Bereich, der für Schmetterlingsarten mit ausgeprägten intraspezifischen genetischen Strukturen typisch ist (vgl. Schmitt & Seitz, 2001a, 2001b; Schmitt et al., 2006; Schmitt & Haubrich, 2008). Die deutlichen Differenzierungen innerhalb Europas lassen darauf schließen, dass *E. aurinia* zumindest die letzte Eiszeit in einer Vielzahl unterschiedlicher Refugialräume überdauerte (Abb. 2.20). Ähnliches vermutete bereits Varga (1977), der in *E. aurinia* eine polyzentrische Art mit holopaläarktischer Verbreitung sieht. Allerdings macht dieser Autor keine Angaben zur Lage und Anzahl der europäischen Refugien.



**Abbildung 2.20:** Mögliche Differenzierungszentren von *Euphydryas aurinia* während des Würm-Glazials, sowie vermutete postglaziale Expansionsrouten. Horizontal gestreifte Muster: vermutlich kontinuierliche Refugien; Gestrichelte Muster: strukturierte Refugien; Pfeile: Expansionsrouten.

Die drei mediterranen Halbinseln (Iberien, Italien und der Balkan) repräsentierten während des letzten Glazials bedeutende Rückzugsgebiete für eine Vielzahl unterschiedlicher Tier- und Pflanzenarten (Hewitt, 1996; 1999; 2000; Taberlet et al., 1998). Auch für *E. aurinia* scheinen sich in diesen Regionen wichtige glaziale Differenzierungszentren befunden zu haben. So konnten in den vorliegenden Analysen eigenständige genetische Linien in Südwesteuropa (Gruppe I; Abb. 2.17) und in Italien (Gruppe VIII) nachgewiesen werden, was die Existenz eines atlantomediterranen und eines adriatomediterranen Glazialrefugiums für diese Art sehr wahrscheinlich macht. Aufgrund der relativ starken genetischen Substrukturierung innerhalb dieser Linien ist allerdings davon auszugehen, dass mehrere Unterzentren im Bereich der iberischen Halbinsel sowie in Mittelitalien bestanden (Abb. 2.20). So bleibt zu vermuten, dass *E. aurinia* im westlichen Iberien mindestens zwei Subrefugien besaß (ein nördliches und ein südliches), sowie jeweils ein weiteres südlich und nördlich der Pyrenäen. Dies führte zur Bildung von mindestens vier genetischen Subgruppen innerhalb des iberischen Clusters (Abb. 2.17). Postglaziale Expansionsereignisse aus diesen Unterzentren könnten daher erklären, weshalb heute nahe beieinander liegende Populationen (z.B. PT1 und PT2; Abb. 2.14) stärkere genetische Differenzierungen aufweisen als weiter entfernt liegende Vorkommen (z.B. PT1 und PT3) (vgl. Abb. 2.16 A).

Ähnliches dürfte auch auf die untersuchten Populationen in Mittelitalien zutreffen, obschon hier aufgrund des geringeren Probenumfangs vorerst keine fundierten Aussagen bzgl. der Lage unterschiedlicher Subrefugien möglich sind.

Die Existenz eines pontomediterranen Refugiums bei *E. aurinia* konnte auf Grund fehlenden Probenmaterials bisher nicht bewiesen werden. Allerdings weist die Beschreibung einer eigenständigen Balkan-Subspezies (*E. aurinia bulgarica*; FRUHSTORFER, 1916) auf ein unabhängiges Differenzierungszentrum in dieser Region hin. Des Weiteren sprechen die deutlichen genetischen Differenzierungen der beiden südfranzösischen Populationen gegenüber den benachbarten Vorkommen für ein zusätzliches mediterranes Glazialrefugium im Bereich der Provence (Abb. 2.20). Ähnliche Refugien werden z.B. auch für *Quercus suber* (Magri et al., 2007) und *Fagus sylvatica* (Magri, 2008) angenommen.

Neben den bedeutenden mediterranen Differenzierungszentren konnten in den letzten Jahren auch extramediterrane Glazialrefugien bei zahlreichen temperaten europäischen Arten nachgewiesen werden (vgl. Rafinki & Babik, 2000; Schmitt & Seitz, 2001a; Steward & Lister, 2001; Ursenbacher et al., 2006). Derartige Refugien scheinen auch die wahrscheinlichste Ursache für die Existenz einer westlichen und einer östlichen mitteleuropäischen genetischen Linie bei *E. aurinia* zu sein (Gruppe II und IX; Abb. 2.17).

Die westliche Linie dürfte hierbei ihren Ursprung in einem extramediterranen Refugium in Zentralfrankreich haben (Abb. 2.20). In diesem Gebiet finden sich auch heute noch relativ hohe genetische Diversitäten (vgl. Abb. 2.15). In Richtung der Nord- und Westküste Frankreichs nehmen die genetischen Diversitäten hingegen ab, was wohl auf Gendrift bzw. Gründereffekte im Zuge von Wiederbesiedlungsereignissen zurückgeführt werden kann. Als wahrscheinlichste Lage des extramediterranen Refugiums kommt daher ein Gebiet nördlich des französischen Zentralmassivs in Frage, von dem aus postglaziale Expansionen in den Westen und Norden Frankreichs sowie östlich bis nach Westböhmen erfolgten (Abb. 2.20). Allerdings können bei derzeitigem Wissensstand noch keine detaillierten Aussagen über die räumliche Ausdehnung des vermuteten extramediterranen Glazialrefugiums getroffen werden. Zudem sollten weitere Populationen (z.B. aus Ostdeutschland) herangezogen werden, um den genauen Verlauf der Trennungslinie zwischen der westlichen und der östlichen Gruppe von *E. aurinia* in Mitteleuropa zu bestimmen und eventuelle Hybridpopulationen zu ermitteln.

Der Ursprung der östlichen genetischen Linie dürfte im Karpatenbecken zu suchen sein, in dem auch für verschiedene andere Arten extramediterrane Glazialrefugien nachgewiesen werden konnten (Schmitt & Seitz, 2001a; Babik et al., 2004; Ursenbacher et al., 2006; Schmitt, 2007; Schmitt et al., 2007; Magri, 2008). Die von diesem Differenzierungszentrum ausgehenden postglazialen Expansionsrouten verliefen wohl überwiegend in nördlicher und

in begrenztem Umfang in westlicher Richtung (Abb. 2.20). So erreicht die genannte genetische Linie im Norden Teile Schwedens, während keine Vorkommen dieser Gruppe westlich von Salzburg bzw. Böhmen bekannt sind. Expansionen aus dem Karpatenbecken bis ins Baltikum erscheinen hingegen aufgrund der starken genetischen Differenzierungen der estländischen Populationen eher unwahrscheinlich. Vielmehr bleibt anzunehmen, dass die baltischen Vorkommen von *E. aurinia* ihren Ursprung im Osten (eventuell dem Süd-Ural) besitzen.

Auch innerhalb der Alpen konnten starke genetische Differenzierungen zwischen den Vorkommen von *E. aurinia* nachgewiesen werden ( $F_{ST}$ : 11,99%;  $p < 0,001$ ). So bilden die untersuchten alpinen Populationen drei deutliche genetische Cluster (Gruppe IV, V und VI, Abb. 2.16 C), was die Existenz mehrerer perialpiner Glazialrefugien wahrscheinlich macht.

Die beiden genetischen Linien im Bereich der Westalpen weisen in diesem Kontext eher moderate Differenzierungen zueinander auf ( $F_{CT}$ : 6,63%,  $p < 0,001$ ;  $F_{SC}$ : 1,69%,  $p < 0,001$ ). Daher bleibt anzunehmen, dass beide Gruppen durch allopatrische Differenzierungen während nur eines (des letzten) Glazials entstanden sind. Die zugehörigen Refugien könnten sich in den Hügellagen südlich der oberitalienischen Seen bzw. am Fuße der cottischen Alpen befunden haben (Abb. 2.20). Evidenzen für ähnliche Refugialräume finden sich bei zahlreichen alpinen Pflanzenarten (Schönswetter et al., 2002; 2005).

Stark differenziert von den west- und zentralalpinen Populationen sind hingegen die Vorkommen von *E. aurinia* im Gebiet der Hohen Tauern ( $F_{CT}$ : 15,30%,  $p < 0,001$ ;  $F_{SC}$ : 4,75%,  $p < 0,001$ ). Dies spricht für eine lang anhaltende, eventuell sogar mehrere Glaziale andauernde Isolation der Populationen dieser Region und lässt ein weiteres eigenständiges Refugium im Bereich der Südostalpen vermuten (Abb. 2.20). Gerade das Gebiet südlich der karnischen bzw. julischen Alpen scheint für zahlreiche Arten relativ günstige Überlebensbedingungen während des letzten Glazials geboten zu haben, was oftmals zu höheren genetischen Diversitäten innerhalb ostalpiner genetischer Linien führte (vgl. Schmitt, 2009). Daher bleibt zu vermuten, dass diese Region auch von *E. aurinia* als Refugialraum genutzt wurde. Postglaziale Expansionen aus diesem Rückzugsgebiet dürften weitgehend nach Norden in den Alpenbogen hinein erfolgt sein, da in östlicher Richtung (Slowenien) eine eigene genetische Linie zu finden ist (Gruppe VII, Abb. 2.17). Aufgrund fehlenden Probenmaterials aus den italienischen Alpen bleibt jedoch unklar, ob auch Expansionen nach Nordwesten stattfanden, oder ob ein weiteres Differenzierungszentrum südlich der Dolomiten und somit zwischen den beiden westalpinen und dem ostalpinen Glazialrefugium existierte. Letzteres wird beispielsweise für verschiedene alpine Pflanzentaxa angenommen (Schönswetter et al., 2005).

Die bereits erwähnte eigenständige genetische Linie in Slowenien lässt abschließend ein weiteres Glazialrefugium vermuten, das am Fuße der östlichen Kalkalpen gelegen haben könnte und wohl perialpine und extramediterrane Elemente in sich vereinte (Abb. 2.20). Allerdings sollte auch hier weiteres Probenmaterial (z.B. aus Teilen des ehemaligen Jugoslawiens) einbezogen werden, um fundiertere Aussagen über die geographische Lage des genannten Differenzierungszentrums treffen zu können.

### **Taxonomie**

Die mittlere genetische Distanz (Nei, 1972) zwischen *Euphydryas aurinia* und *E. desfontainii* liegt in der Größenordnung „guter“ (d.h. taxonomisch gesicherter) Spezies und übertrifft jene Werte, die für Schwesterarten innerhalb verschiedener Spezieskomplexe bei Lepidopteren ermittelt wurden (vgl. *Melanargia galathea*/ *M. lachesis*, Habel et al., 2005; *Polyommatus hispana*/ *P. coridon*, Schmitt et al., 2005b; *Erebia melampus*/ *E. sudetica*, Haubrich & Schmitt, 2007). Aus diesem Grund unterstützen die vorliegenden Analysen eindeutig den Artstatus der beiden genannten Taxa.

Die genetischen Strukturierungen innerhalb der untersuchten Populationen von *E. aurinia* liegen demgegenüber deutlich unter dem Differenzierungsgrad von Schwesterarten. Daher erscheint es aus molekularbiologischer Sicht augenblicklich nicht gerechtfertigt, bestimmten europäischen Vorkommen einen eigenen Artstatus zuzuweisen (vgl. Kudrna, 1986). Vielmehr sprechen die starken intraspezifischen genetischen Strukturen bei *E. aurinia* für die Existenz ausgeprägter Subspezies.

Berücksichtigt man die aktuelle Taxonomie (z.B. Tolman & Lewington, 1998), so wären die in der vorliegenden Arbeit untersuchten Populationen vier verschiedenen Unterarten zuzuordnen (*E. aurinia beckeri*, *E. aurinia debilis*, *E. aurinia aurinia*, *E. aurinia provincialis*). Die Ergebnisse der molekularen Analysen lassen allerdings Verwandtschaftsverhältnisse vermuten, die teilweise deutlich von der genannten taxonomischen Einteilung abweichen.

Das Taxon *E. aurinia beckeri* ist in weiten Teilen Nordafrikas und auf der iberischen Halbinsel verbreitet (Munguira et al., 1997). Alle analysierten Populationen dieser Unterart kamen in einem genetischen Cluster zu liegen (Gruppe I; Abb. 2.16), was die Monophylie dieses Taxons unterstützt. Demselben Cluster zugeordnet wurde allerdings auch Population FR4 (Abb. 2.14), die nach Ansicht einiger Autoren der Nominatunterart *E. aurinia aurinia* zuzurechnen wäre (vgl. Tolman & Lewington, 1998). Die Bildung einer gemeinsamen genetischen Gruppe macht daher deutlich, dass die genetische Linie „*E. aurinia beckeri*“ nicht wie bisher angenommen an den Pyrenäen ihre nordöstliche Verbreitungsgrenze findet, sondern sich bis in den Südwesten Frankreichs erstreckt.

Vorkommen des Hochgebirgstaxons *E. aurinia debilis* finden sich in Bereichen oberhalb von 1300-1800 m innerhalb der Pyrenäen sowie der Alpen (SBN, 1987; Tolman & Lewington, 1998). Die Ergebnisse der vorliegenden Analysen lassen allerdings vermuten, dass *E. aurinia debilis* kein monophyletisches Taxon darstellt.

Bereits innerhalb der Alpen wurden drei verschiedene genetische Cluster von *E. aurinia debilis* ermittelt, wobei besonders starke genetische Differenzierungen zwischen den beiden westalpinen und der ostalpinen Linie festzustellen waren (s.o.). Vorkommen aus den Pyrenäen wurden in diesem Zusammenhang nicht in der vorliegenden Arbeit analysiert. Aufgrund der Existenz weiterer Subspezies in Mittel- und Südfrankreich (*E. aurinia beckeri*, *E. aurinia aurinia* und *E. aurinia provincialis*) bleibt jedoch anzunehmen, dass auch die Hochgebirgspopulationen der Pyrenäen deutliche genetische Differenzierungen gegenüber den alpinen Vorkommen aufweisen. Daher ist zu vermuten, dass *E. aurinia debilis* ein Polyphylum repräsentiert und sich die für diese Unterart charakteristische Morphologie (kleine gedrungene Falter; dunkle Flügelfärbung) infolge ähnlicher Selektionsdrücke in hochalpinen Lebensräumen mehrmals unabhängig voneinander in den Pyrenäen, sowie den West- und Ostalpen entwickelte. Aus diesem Grund bleibt zu diskutieren, inwieweit das Taxon *E. aurinia debilis* in drei verschiedene Subspezies aufgespaltet werden sollte: I) *E. aurinia debilis* in den Pyrenäen (OBERTHÜR, 1909; Typenfundort: Ost-Pyrenäen), II) *E. aurinia debilisglaciegenita* in den Westalpen (VERITY, 1928; Typenfundort: Simplonpass), III) *E. aurinia glaciegenita* in den Ostalpen (VERITY, 1928; Typenfundort: unklar).

Die Nominatform *E. aurinia aurinia* stellt die am weitesten verbreitete Unterart Europas dar. Populationen dieses Taxons finden sich von Westfrankreich bis zur Schwarzmeerküste, und erreichen im Norden Teile Skandinaviens (Tolman & Lewington, 1998). Die 22 analysierten Populationen dieser Unterart konnten vier verschiedenen genetischen Clustern zugeordnet werden (Gruppe II, VII, IX und X; Abb. 2.16 C). Zwischen den drei mitteleuropäischen Clustern (Gruppe II, VII, IX) waren trotz der großen geographischen Ausdehnung eher moderate genetische Differenzierungen festzustellen ( $F_{CT}$ : 9,85%,  $p < 0,001$ ;  $F_{SC}$ : 4,26%,  $p < 0,001$ ), was Hinweise auf einen gemeinsamen Ursprung der genannten Linien gibt. Die starken Differenzierungen der drei Gruppen gegenüber den estländischen Populationen (Gruppe X) ( $F_{CT}$ : 22,51%,  $p < 0,001$ ;  $F_{SC}$ : 10,61%,  $p < 0,001$ ) sowie deren vermuteter Ursprung im Südsudal (s.o.) sprechen hingegen dafür, dass diese Vorkommen nicht der Subspezies *E. aurinia aurinia* zugerechnet werden sollten. Vielmehr bleibt anzunehmen, dass die baltischen Populationen von *E. aurinia* ein eigenes Taxon bilden (*E. aurinia estonia*; PETERSEN, 1902).

Die Verbreitung der Unterart *E. aurinia provincialis* wird von verschiedenen Autoren unterschiedlich dargestellt. Während Tolman & Lewington (1998) lediglich Populationen in Südostfrankreich und Norditalien (Ligurien) dieser Subspezies zuordnen, zählen einige Wissenschaftler auch die mittellitalienischen Vorkommen zu diesem Taxon (A. Zilli, mündlich). In den vorliegenden molekularen Analysen konnte allerdings klar gezeigt werden, dass starke genetische Differenzierungen zwischen Populationen der Provence (Gruppe III, Abb. 2.17) und solchen aus Mittelitalien (Gruppe VIII) bestehen ( $F_{CT}$ : 16,74%,  $p < 0,001$ ;  $F_{SC}$ : 3,98%,  $p < 0,001$ ). *E. aurinia provincialis* wäre daher nach aktueller Auffassung ein polyphyletisches Taxon. Aus diesem Grund erscheint es sinnvoll, die Vorkommen von *E. aurinia* in Mittelitalien künftig unter einer eigenen taxonomischen Einheit zusammenzufassen und die Bezeichnung „*E. aurinia provincialis*“ auf die Populationen in Südostfrankreich und (wahrscheinlich) Norditalien zu beschränken.

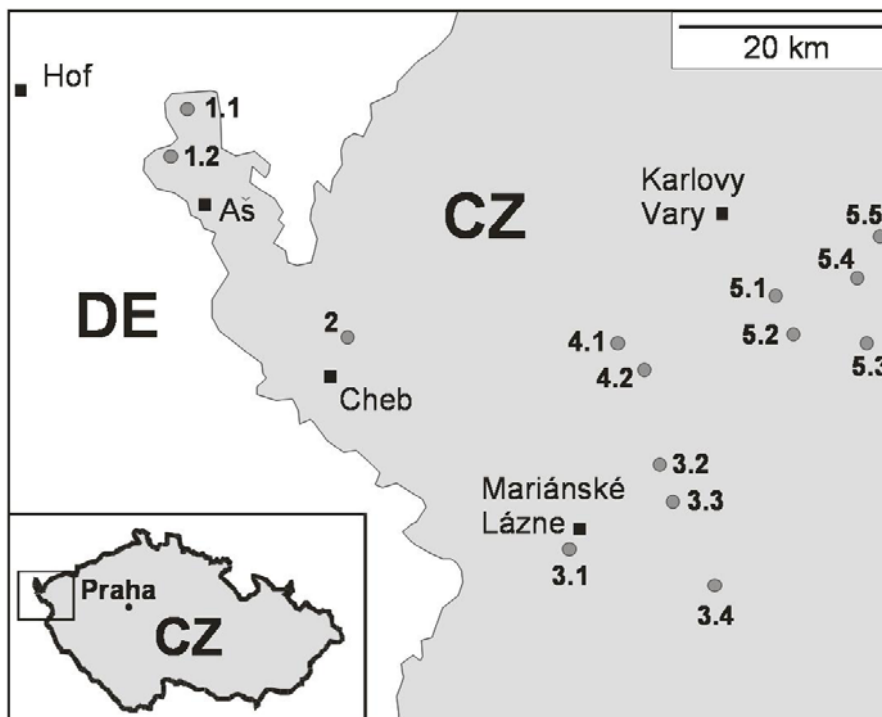
### **Zusammenfassung**

Die Schmetterlingsart *Euphydryas aurinia* zeichnet sich in ihrem europäischen Verbreitungsgebiet durch eine große Vielfalt morphologischer und ökologischer Adaptationen aus, was zu fortwährenden taxonomischen Diskussionen führte. Die vorliegenden molekularen Analysen konnten jedoch zeigen, dass diese Anpassungen das Resultat ausgeprägter intraspezifischer genetischer Differenzierungen sind und nicht auf der Existenz eines Superspezies-Komplexes beruhen. Dies macht *E. aurinia* zu einem einzigartigen Modellorganismus, der sowohl Aspekte mediterraner, wie auch kontinentaler und alpiner Faunenelemente in sich vereinigt. Aufgrund seiner komplexen Phylo- und Biogeographie ist die genannte Schmetterlingsart daher besonders geeignet, das Verständnis für die Entstehungs- und Verbreitungsgeschichte vieler westpaläarktischer Arten zu fördern.

### 2.3.2 Hohe genetische Diversität und moderate genetische Differenzierungen - Indizien für eine intakte Metapopulationsstruktur bei *Euphydryas aurinia* in Westtschechien

#### 2.3.2.1 Ergebnisse

Mit Hilfe von Allozym-Elektrophoresen wurden 336 Individuen von *Euphydryas aurinia* untersucht, die 14 verschiedenen Populationen aus Westtschechien entstammen (Abb. 2.21). Dreizehn der 17 analysierten Loci erwiesen sich als polymorph und zeigten Bandenmuster, die auf bekannte Quartär-Strukturen zurückzuführen sind (Richardson et al., 1986). Monomorph waren folgende Loci: Mdh1, Mdh2, Gpdh und Fum. Die Anzahl unterscheidbarer Allele bei polymorphen Loci variierte von zwei (Me, Gapdh, Acon1) bis sechs ( $Pe_{Phe-Pro}$ ) und betrug im Mittel  $3,62 (\pm 1,33 SA)$ . Die Allelfrequenzen aller polymorpher Loci sind in Tabelle 7.2 (Appendix) wiedergegeben.



**Abbildung 2.21:** Lokalitäten der 14 tschechischen Probennamepunkte von *Euphydryas aurinia* für Allozym-Elektrophoresen. Die Populationsabkürzungen sind Tabelle 2.2 (S. 19 ff.) zu entnehmen.

Auf Basis der Allelfrequenzen wurden folgende populationsgenetische Parameter für *E. aurinia* bestimmt (Tabelle 2.22): Die durchschnittliche Anzahl der Allele pro Locus ( $A$ ) lag zwischen 1,59 und 2,18, mit einem Mittelwert von  $1,93 (\pm 0,20 SA)$ , wohingegen der Allelreichtum unter Berücksichtigung aller Populationen ( $AR$ ) in einem Bereich von 1,51 bis 1,90 variierte und im Mittel  $1,70 (\pm 0,11 SA)$  betrug. Der Ausschluss von Populationen mit

Individuenzahlen unter 20 erbrachte bei der Berechnung des Allelreichtums Ergebnisse, die etwas über den Werten für den Parameter  $A$  lagen ( $A_{R20}$  : Mittelwert =  $1,96 \pm 0,14$  SA). Der absolute Prozentsatz polymorpher Loci ( $P_{tot}$ ) lag zwischen 47,1% und 70,6% (Mittelwert =  $60,5\% \pm 7,1$  SA), der Prozentsatz polymorpher Loci, bei denen das häufigste Allel 95% nicht übersteigt ( $P_{95}$ ), erreichte Werte zwischen 35,3% und 58,8% und betrug im Mittel  $48,7\% (\pm 6,7$  SA). Der mittlere erwartete Heterozygotiegrad ( $H_e$ ) lag bei  $13,9\% (\pm 2,4$  SA) und variierte zwischen 9,3% und 17,2%, der durchschnittliche beobachtete Heterozygotiegrad ( $H_o$ ) betrug hingegen  $13,8\% (\pm 2,2$  SA), wobei einzelne Werte zwischen 9,8% und 17,3% errechnet wurden.

**Tabelle 2.22:** Parameter der genetischen Diversität, ermittelt für 14 tschechische Populationen von *Euphydryas aurinia*: Erwartete Heterozygotie ( $H_e$ ), beobachtete Heterozygotie ( $H_o$ ), absolute Prozentzahl polymorpher Loci ( $P_{tot}$ ), Prozentzahl polymorpher Loci mit einem Anteil des häufigsten Allels < 95% ( $P_{95}$ ), durchschnittliche Allelzahl pro Locus ( $A$ ), Allelreichtum unter Berücksichtigung aller Populationen mit Individuenzahlen größer 20 ( $A_{R>20}$ ), Allelreichtum unter Berücksichtigung aller Populationen ( $A_R$ ) und durchschnittliche Anzahl analysierter Individuen pro Locus ( $N$ ). Für die Berechnung des Mittelwertes von Parameter  $A$  wurden Populationen mit Individuenzahlen <20 ausgeschlossen (Werte in Klammern).

Code	$H_e$ (%)	$H_o$ (%)	$P_{tot}$ (%)	$P_{95}$ (%)	$A$	$A_{R>20}$	$A_R$	$N$
1.1	15,7	13,6	58,8	41,2	2,00	2,00	1,76	23,0
1.2	17,2	16,5	70,6	52,9	2,18	2,16	1,90	25,0
2	13,6	14,7	70,6	52,9	1,94	1,93	1,71	24,0
3.1	16,8	17,3	52,9	41,2	(1,77)	-	1,67	16,0
3.2	16,5	16,7	64,7	52,9	2,18	2,14	1,85	25,0
3.3	12,0	12,8	58,8	47,1	2,00	1,99	1,75	24,9
3.4	12,8	12,4	64,7	52,9	2,12	2,02	1,70	30,0
4.1	12,1	11,6	64,7	52,9	2,12	2,04	1,73	30,0
4.2	15,6	16,1	64,7	52,9	1,82	1,82	1,68	23,0
5.1	12,3	12,4	52,9	52,9	(1,59)	-	1,59	10,0
5.2	9,3	9,8	47,1	35,3	(1,65)	-	1,51	18,0
5.3	12,2	12,0	58,8	41,2	1,82	1,81	1,63	25,0
5.4	12,3	12,9	52,9	47,1	1,71	1,69	1,56	26,0
5.5	15,6	14,9	64,7	58,8	2,12	2,00	1,78	35,9
Mittelw.	13,9	13,8	60,5	48,7	2,00	1,96	1,70	24,0
$\pm$ SA	2,4	2,2	7,1	6,7	0,16	0,14	0,11	6,3

Der Großteil der untersuchten Loci wich nicht vom Hardy-Weinberg Gleichgewicht ab. Lediglich in einem Fall wurde eine signifikante Abweichung nach Bonferroni Korrektur festgestellt:  $Pep_{Phe-Pro}$  in der Population 4.1.

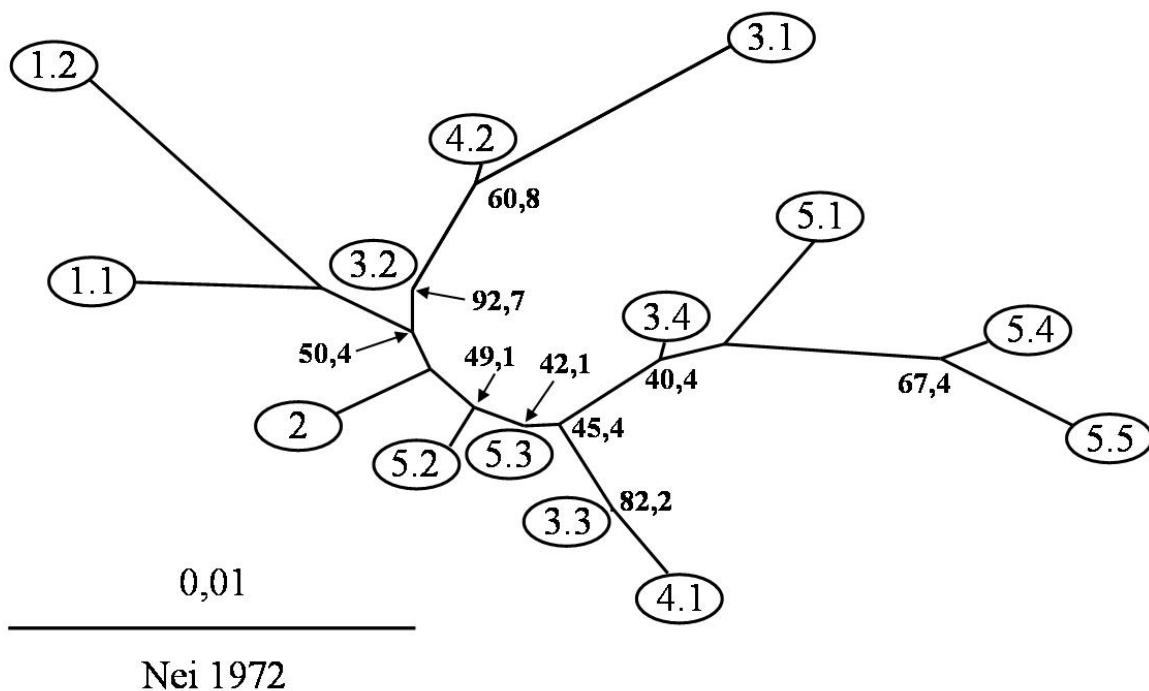
Des Weiteren wurde kein signifikantes Kopplungsungleichgewicht („linkage disequilibrium“) ermittelt. Die folgenden Berechnungen konnten daher unter Verwendung populationsgenetischer Standardmethoden vorgenommen werden.

Innerhalb der 14 Populationen betrug die absolute genetische Varianz 1,255 mit 0,070 genetische Varianz zwischen den Populationen ( $F_{ST}$ : 5,60%;  $p < 0,001$ ) und 0,009 genetische Varianz zwischen den Individuen innerhalb der Populationen ( $F_{IS}$ : 0,76%; n.s.) (Tabelle 2.23). Die genetische Distanz (Nei, 1972) zwischen den Proben variierte in einem Bereich von 0,0022 und 0,0309 und lag im Mittel bei 0,0130 ( $\pm 0,0068$  SA). Basierend auf den genetischen Distanzen konnte ein Neighbour-joining Phänogramm erstellt werden (Abb. 2.22).

**Tabelle 2.23:** Ergebnisse nicht-hierarchischer Varianzanalysen innerhalb verschiedener Gruppierungen von *Euphydryas aurinia* in Westtschechien. Die Abkürzungen der Gruppierungen sind Abbildung 2.23 zu entnehmen.

Gruppierung	$F_{ST}$ (%)	$F_{IS}$ (%)	Varianz innerhalb der Individuen
gesamt	5,60** (0,070)	0,76 (0,009)	(1,176)
Gruppe I	3,81** (0,056)	8,62* (0,121)	(1,281)
Gruppe III	5,23** (0,063)	-0,16 (-0,002)	(1,151)
Subgruppe a + c	7,05** (0,093)	0,11 (0,001)	(1,228)
Subgruppe b	2,38** (0,027)	-0,30 (-0,003)	(1,112)
Subgruppe c	2,28 (0,028)	0,94 (0,011)	(1,213)

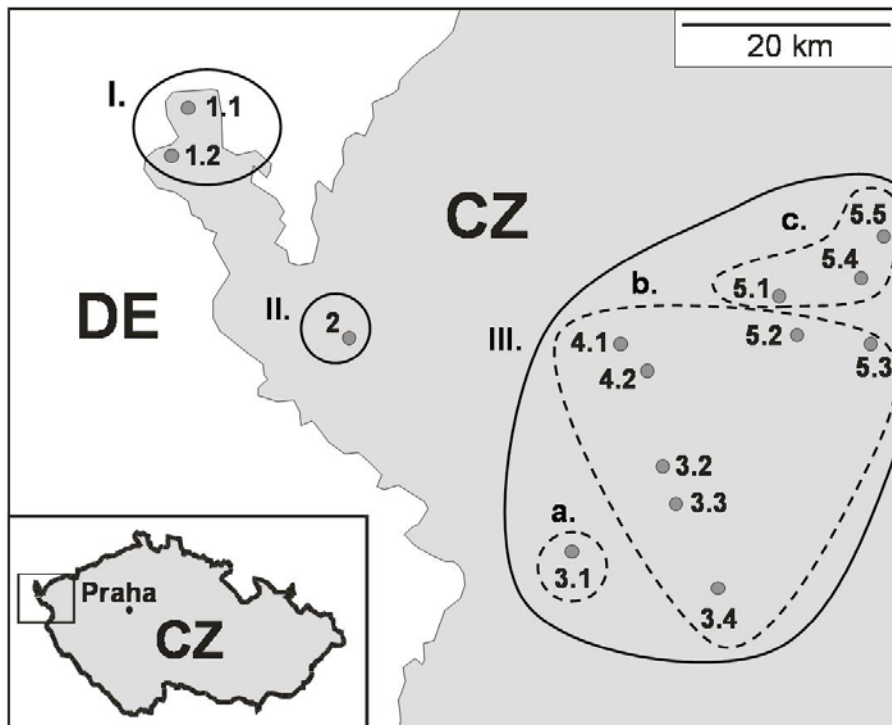
Oberer Wert in den Tabellen =  $F$ -Wert; Unterer Wert (in Klammern) = entsprechende Varianzkomponente. \*  $p \leq 0,05$ ; \*\*  $p \leq 0,001$ ; restliche Werte nicht signifikant.



**Abbildung 2.22:** Neighbour-joining Phänogramm mit Bootstrapwerten  $> 40$  (für jeweils 1000 Wiederholungen) für 14 tschechische Populationen von *Euphydryas aurinia* auf Basis genetischer Distanzen (Nei, 1972).

Nicht-hierarchische Varianzanalysen innerhalb verschiedener Populationsgruppen (eingeteilt nach geographischer Nähe bzw. genetischen Distanzen; Abb. 2.23) zeigten die höchsten genetischen Differenzierungen in den randlichen Populationen (a + c) der Gruppe III ( $F_{ST}$ : 7,05%;  $p < 0,001$ ; Tabelle 2.23). Alle übrigen Gruppierungen wiesen schwächere genetische Differenzierungen auf, wobei der niedrigste Wert für die Subgruppe b berechnet wurde ( $F_{ST}$ : 2,38%;  $p < 0,001$ ).

Hierarchische Varianzanalysen zwischen den drei geographischen Populationsgruppen ließen keine ausgeprägten genetischen Differenzierungen erkennen (Tabelle 2.24). So repräsentiert die Varianz zwischen den genannten Gruppen ( $F_{CT}$ : 1,61%;  $p < 0,001$ ) lediglich 24,4% der gesamten Varianz zwischen den untersuchten Populationen. Ähnliche Ergebnisse werden erzielt, wenn die Population II der Gruppe I oder III zugeordnet wird (Tabelle 2.24). Auch individuenbasierte Analysen mit STRUCTURE erbrachten keine erkennbare Gruppenbildung (Resultate nicht dargestellt).



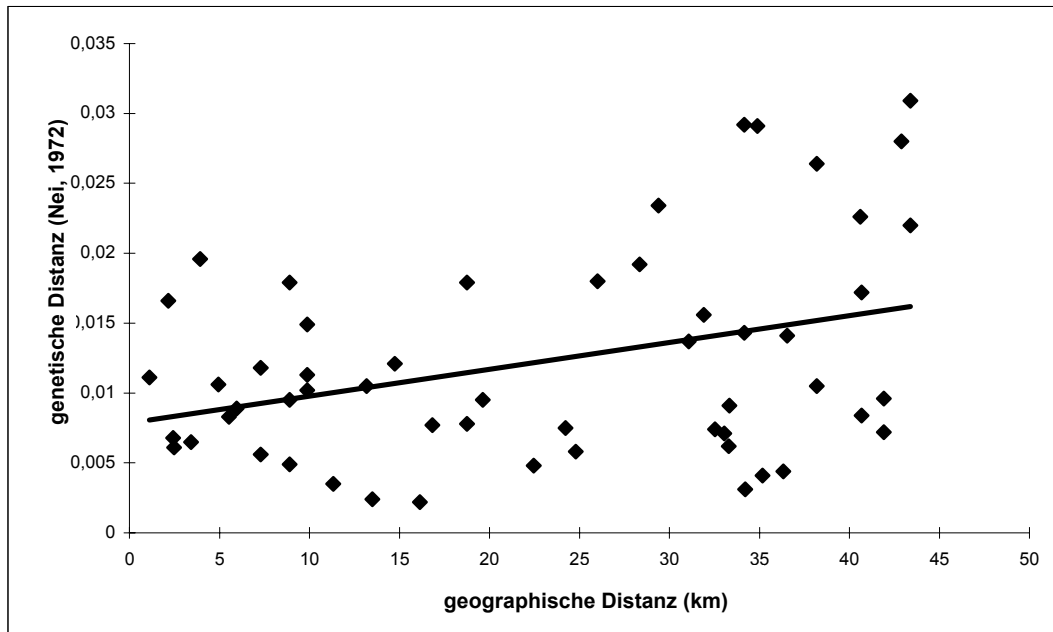
**Abbildung 2.23:** Einteilung der 14 tschechischen Populationen von *Euphydryas aurinia* in verschiedene Gruppen auf Basis geographischer Nähe bzw. genetischer Distanzen (Nei, 1972). Dicke Linien: geographische Populationsgruppen (Distanz zwischen den Gruppen > 20 km) ; gestrichelte Linien: genetische Subgruppen innerhalb der geographische Gruppe III.

**Tabelle 2.24:** Ergebnisse hierarchischer Varianzanalysen zwischen verschiedenen Gruppierungen von *Euphydryas aurinia* in Westtschechien. Die Abkürzungen der Gruppierungen sind Abb. 2.23 zu entnehmen.

Gruppierung	$F_{CT}$ (%)	$F_{SC}$ (%)	$F_{IS}$ (%)	Varianz innerhalb der Individuen
Gruppe I / Gruppe II + III	2,20** (0,028)	5,03** (0,062)	0,76 (0,009)	(1,176)
Gruppe I + II / Gruppe III	1,55* (0,020)	5,05** (0,051)	0,76 (0,009)	(1,176)
Gruppe I / Gruppe II / Gruppe III	1,61** (0,020)	4,99** (0,062)	0,76 (0,009)	(1,176)

Oberer Wert in den Tabellen =  $F$ -Wert; Unterer Wert (in Klammern) = entsprechende Varianzkomponente. \*  $p \leq 0,05$ ; \*\*  $p \leq 0,001$ ; restliche Werte nicht signifikant.

„Isolation-by-distance“-Berechnungen zeigten eine signifikante Korrelation zwischen geographischen und genetischen Distanzen für alle untersuchten Populationen (Mantel-Test:  $r^2 = 0,118$ ;  $p = 0,002$ ) sowie für die Populationsgruppe III (Mantel-Test:  $r^2 = 0,129$ ;  $p = 0,006$ ; Abb. 2.24). Eine weitere Analyse unter Berücksichtigung der Subgruppe b konnte hingegen keine signifikante Korrelation nachweisen (Mantel-Test:  $r^2 = 0,0027$ ;  $p = 0,832$ ).



**Abbildung 2.24:** Korrelation zwischen den geographischen Distanzen und den jeweiligen genetischen Distanzen (Nei, 1972) innerhalb der Populationsgruppe III (vgl. Abb. 2.23) von *Euphydryas aurinia* in Westtschechien (Mantel-Test:  $r^2 = 0,129$ ;  $p = 0,006$ ).

### 2.3.2.2 Diskussion

#### **Genetische Diversität**

*Euphydryas aurinia* zeigt im westlichen Tschechien eine relativ hohe genetische Diversität auf regionaler Ebene (Tabelle 2.22). Diese übertrifft den Durchschnittswert, der unter Berücksichtigung verschiedener europäischer Populationen von *E. aurinia* berechnet wurde (vgl. Kapitel 2.3.1) und liegt in der Größenordnung weit verbreiteter und häufiger Schmetterlingsarten (vgl. Vandewoestijne et al., 1999; Schmitt & Seitz, 2002; Wood & Pullin 2002; Schmitt et al. 2003, 2005a; Habel et al., 2009b). Daher ist anzunehmen, dass es trotz des starken Rückgangs von *E. aurinia* in Mitteleuropa bisher kaum zu einem Verlust genetischer Diversität in Westtschechien gekommen ist. Diese Vermutung deckt sich auch mit der aktuell noch relativ großen Zahl an bekannten Populationen in der genannten Region (vgl. Konvicka et al., 2003; Hula et al., 2004).

### **Genetische Differenzierungen und „Isolation-by-distance“**

Die genetischen Differenzierungen zwischen allen untersuchten tschechischen Populationen von *Euphydryas aurinia* erwiesen sich als moderat ( $F_{ST}$ : 5,60 %;  $p < 0,001$ ). So liegt der ermittelte Differenzierungsgrad zwischen jenen Werten, die für stark dispergierende Arten (z.B. *Melanargia galathea*;  $F_{ST}$ : 3,30 %; Habel et al., 2009b) und Arten mit eher isolierten Vorkommen (z.B. *Zygaena loti*;  $F_{ST}$ : 13,6 %; Habel, 2006) in Untersuchungsgebieten ähnlicher Größe errechnet wurden. Des Weiteren konnte unter Einbeziehung aller untersuchten Populationen eine „Isolation-by-distance“-Korrelation ermittelt werden, die vermuten lässt, dass zwischen benachbarten Vorkommen von *E. aurinia* gelegentlicher Genfluss besteht. Die genannte Korrelation erklärt allerdings nur 11,8% der genetischen Differenzierungen auf Basis geographischer Distanzen und ist daher im Vergleich zu Untersuchungen mit anderen Schmetterlingsarten eher schwach ausgeprägt (vgl. Louy et al., 2007; Habel et al., 2009b). Zudem konnte in Fang-Markierung-Wiederauffangstudien mit *E. aurinia* in Westtschechien nicht nachgewiesen werden, dass Falter die relativ weiten Strecken (> 20 km) zwischen den Populationsgruppen I, II und III tatsächlich überwinden (M. Konvicka, mündlich). Die beobachtete distanzabhängige Zunahme genetischer Differenzierungen kann daher wohl nicht dadurch erklärt werden, dass alle untersuchten Populationen eine weiträumige Metapopulation bilden innerhalb derer benachbarte Vorkommen einen stärkeren Individuenaustausch aufweisen als weiter entfernt liegende (s.u.). Vielmehr dürfte das Auftreten von „Isolation-by-distance“ unter Einschluss aller 14 Populationen ein Artefakt darstellen. So stehen mehreren eng zusammenliegenden und mäßig differenzierten Populationen (Gruppe III) wenige weit entfernt liegende und stärker differenzierte Populationen (Gruppen I und II) gegenüber. Aus diesem Grund ergibt sich zwangsläufig ein „Isolation-by-distance“-System, ohne dass dieses auf einer tatsächlichen Korrelation beruhen muss.

Gegen eine zusammenhängende Metapopulation spricht außerdem, dass zumindest ein Vorkommen der Populationsgruppe I (Population 1.2; Abb. 2.23) in einer gesamt-europäischen Studie einer anderen genetischen Großlinie zugeordnet wurde (vgl. Kapitel 2.3.1). In der vorliegenden Untersuchung wurden allerdings nur schwache genetische Differenzierungen der Gruppe I gegenüber den übrigen Populationen festgestellt werden ( $F_{CT}$ : 2,20 %,  $p < 0,001$ ;  $F_{SC}$ : 5,03 %,  $p < 0,001$ ). Daher bedarf es noch weiterer Untersuchungen, um die genetische Zugehörigkeit der beiden westlichsten Vorkommen endgültig zu klären (s.u.).

Das isolierte Vorkommen von *E. aurinia* nahe der Stadt Cheb (Population 2; Abb. 2.21) liegt etwa gleichweit von den nächsten östlichen wie westlichen Populationen entfernt. Die durchschnittlichen genetischen Distanzen (Nei, 1972) lassen jedoch vermuten, dass dieses

Vorkommen den Populationen im Osten des Untersuchungsgebietes näher steht als jenen im Westen (gen. Dist. zu östlichen Populationen:  $0,007 \pm 0,002$  SA; zu westlichen Populationen:  $0,013 \pm 0,007$  SA). Daher bleibt anzunehmen, dass Population 2 derselben genetischen Großlinie angehört wie die östlichen Vorkommen.

Berücksichtigt man nur die Populationen der Gruppe III (Abb. 2.23), so liegen die genetischen Differenzierungen auch hier in einem moderaten Bereich ( $F_{ST}$ : 5,60 %;  $p < 0,001$ ). Die stärksten Differenzierungen waren dabei in den randlichen Vorkommen zu beobachten (Subgruppen a und c; Abb. 2.23;  $F_{ST}$ : 7,05 %;  $p < 0,001$ ), wohingegen Subgruppe b einen eher geringen  $F_{ST}$ -Wert von nur 2,38 % ( $p < 0,001$ ) aufwies. Dies spricht dafür, dass innerhalb der Kernvorkommen der Gruppe III (Subgruppe b) nach wie vor starker Genfluss herrscht. Auch das Fehlen einer „Isolation-by-distance“-Korrelation innerhalb der Subgruppe b sowie Erkenntnisse aus Fang-Markierung-Wiederauffangstudien (M. Konvicka, mündlich) liefern Indizien dafür, dass in diesem Bereich weitgehend Panmixie vorliegt. In den peripheren Populationen besteht hingegen aufgrund ihrer Lage eine geringere Wahrscheinlichkeit für einen regelmäßigen Austausch mit Individuen der Kernpopulationen, so dass sich dort genetische Differenzierungen stärker manifestieren konnten. Aufgrund der relativ kurzen Distanzen bleibt aber dennoch zu vermuten, dass zumindest gelegentlich Individuen zwischen den randlichen und zentralen Populationen wandern, so dass die Populationsgruppe III wohl insgesamt betrachtet eine zusammenhängende Metapopulation bildet. Daher dürfte das hier ermittelte „Isolation-by-distance“-System auf einer tatsächlichen Korrelation beruhen (vgl. oben).

### **Zusammenfassung und Schutzempfehlungen**

Die vorliegenden Ergebnisse sprechen dafür, dass die Populationen von *Euphydryas aurinia* in Westtschechien einen Großteil ihrer ursprünglichen genetischen Diversität in diesem Gebiet erhalten konnten und in weiten Bereichen nach wie vor ein intaktes Metapopulationssystem bilden. Die Existenz von Metapopulationsstrukturen konnte zudem durch die oben erwähnten Fang-Markierung-Wiederauffangstudien bestätigt werden (M. Konvicka, mündlich; Hula et al., 2004). Hinzu kommt, dass innerhalb des Untersuchungsgebietes mehr Populationen der genannten Schmetterlingsart bekannt sind, als in der vorliegenden Analyse berücksichtigt werden konnten (insgesamt ca. 30; Konvicka et al., 2003; Hula et al., 2004). Die aktuelle Gefährdungssituation von *E. aurinia* in Westtschechien stellt sich somit weitaus besser dar, als in vielen anderen mitteleuropäischen Regionen (vgl. van Swaay & Warren, 1999; Schtickzelle et al., 2005; Bos et al., 2006; Bulman et al., 2007).

Dennoch bleibt festzuhalten, dass neuere Studien ca. zwei Drittel der west-böhmischen

Populationen als potentiell bedroht einstufen (Hula et al., 2004). Die Gründe hierfür liegen vor allem in einer für *E. aurinia* ungünstigen Bewirtschaftung der betroffenen Flächen. So sind einige Habitate aufgrund zu geringer Nutzung stark von Verbuschung betroffen, während zu starke Beweidung in anderen Habitaten regelmäßig zur Zerstörung vieler Raupennester führt (Hula et al., 2004). Hinzu kommt, dass viele der Vorkommen nur relativ geringe Individuenzahlen umfassen und daher ein erhöhtes Extinktionsrisiko in Jahren mit ungünstiger Witterung oder hohen Parasitendichten aufweisen. Dies betrifft in besonderem Maße jene peripheren Populationen der Gruppe III, die nur durch gelegentliche Migrationsereignisse mit den Kernpopulationen in Verbindung stehen, aufgrund ihrer genetischen Differenzierungen jedoch einen wichtigen Beitrag zur genetischen Gesamtdiversität in der Region liefern. In den künftigen Schutzbemühungen sollten daher zwei Punkte besonders beachtet werden: 1) Stärkere Berücksichtigung der Habitatansprüche von *E. aurinia* bei der Entwicklung von Managementplänen. 2) Stabilisierung der peripheren Vorkommen (beispielsweise durch Habitatvergrößerung). Auf diese Weise könnte generell die Überlebensfähigkeit der bestehenden Populationen verbessert, und langfristig die hohe genetische Diversität von *E. aurinia* in Westtschechien erhalten werden.

Des Weiteren sollte in Betracht gezogen werden, die Population von *E. aurinia* nahe der Stadt Cheb (Population 2, Abb. 2.21) wieder in die Metapopulationsstruktur der östlichen Vorkommen einzubinden, da das Extinktionsrisiko in isolierten Einzelvorkommen besonders hoch ist (vgl. Hanski, 1999). Die Schaffung von „Trittstein-Habitaten“ zwischen beiden Gebieten scheint somit eine geeignete Maßnahme, einen regelmäßigen Austausch von Individuen zu gewährleisten und die Gefahr eines lokalen Populationszusammenbruchs in ungünstigen Jahren zu reduzieren.

Ein anderes Vorgehen empfiehlt sich hingegen bei den beiden isolierten Vorkommen nahe der deutsch-tschechischen Grenze (Gruppe I; Abb. 2.23). Wie oben bereits angesprochen bestehen aktuell noch Unklarheiten, ob diese Populationen einer westeuropäischen genetischen Linie von *E. aurinia* angehören oder doch derselben genetischen Gruppe zugeordnet werden sollten wie die übrigen untersuchten Vorkommen in Westtschechien. Daher erscheint es ratsam, die beiden erwähnten Populationen vorerst in einer eigenen Management-Einheit zu berücksichtigen, bis die Zugehörigkeit dieser Vorkommen eindeutig geklärt worden ist. Entscheidende Erkenntnisse könnten in diesem Zusammenhang beispielsweise zusätzliche genetische Untersuchungen erbringen, die auch nahe gelegene sächsische Populationen von *E. aurinia* berücksichtigen.

## **2.4 Zusammenfassung und Ausblick**

### **2.4.1 *Euphydryas aurinia* in Europa – eine Art mit hochvariabler Ökologie und komplexer Phylogeographie**

Mit Hilfe von Fang-Markierung-Wiederfangstudien konnte gezeigt werden, dass *Euphydryas aurinia* in ihrem europäischen Verbreitungsgebiet eine sehr vielfältige Ökologie besitzt. So besiedeln die untersuchten Populationen von *E. aurinia beckeri*, *E. aurinia debilis* und *E. aurinia aurinia* unterschiedliche Habitattypen und nutzen verschiedenartige Raupenfutterpflanzen. Zudem konnten deutliche Unterschiede in den jeweiligen Populationsdichten, der Demographie und dem Dispersionsverhalten der genannten Taxa nachgewiesen werden. In diesem Zusammenhang entsprachen die erwähnten ökologischen Parameter bei *E. aurinia aurinia* in Rumänien weitgehend jenen anderer mitteleuropäischer Populationen, während *E. aurinia beckeri* in Portugal niedrigere mittlere Wanderdistanzen sowie eine wesentlich höhere Populationsdichte zeigte. Letzteres könnte auf die Nutzung von Raupenfutterpflanzen mit größerer Biomasse zurückzuführen sein, die es dem iberischen Taxon ermöglichen, unter günstigen Bedingungen höhere Falterdichten zu bilden. Beiden Flachlandpopulationen gemeinsam war das Auftreten von Proterandrie im Populationsverlauf.

Demgegenüber wiesen die Falter von *E. aurinia debilis* in den österreichischen Hochalpen intermediäre Populationsdichten und Wanderdistanzen auf. Zudem erschienen beide Geschlechter dieses Taxons nahezu zeitgleich, was als demographische Anpassung an die extremen klimatischen Bedingungen im Hochgebirge interpretiert werden kann. Ferner konnte gezeigt werden, dass die Falter von *E. aurinia debilis* die Fähigkeit besitzen, mehrere Tage unter einer geschlossenen Schneedecke zu überleben. Dies spricht wiederum für die Existenz physiologischer Adaptationen, die eine solche Kälteresistenz ermöglichen.

Die drei untersuchten Populationen der Taxa *E. aurinia beckeri*, *E. aurinia debilis* und *E. aurinia aurinia* weisen somit jeweils spezifische Anpassungen an die Umweltbedingungen ihrer Habitate auf.

Des Weiteren zeigten die Analysen zur Populationsgenetik von *E. aurinia*, dass die Art in europäischem Kontext eine relativ hohe genetische Diversität sowie ausgeprägte genetische Strukturen besitzt. So wurden zehn unterschiedliche genetische Linien nachgewiesen, die auch innerhalb bestehender Unterarten von *E. aurinia* deutliche Differenzierungen aufdeckten (z.B. zwischen westalpinen und ostalpinen Vorkommen von *E. aurinia debilis*). Aus diesem Grund scheint aus molekularbiologischer Sicht eine Überarbeitung der aktuellen Taxonomie von *E. aurinia* angebracht.

Die Ergebnisse der Allozym-Elektrophoresen lassen außerdem darauf schließen, dass die erwähnten zehn Linien aufgrund unterschiedlicher Evolutionsprozesse in verschiedenen Glazialrefugien entstanden. In diesem Zusammenhang besitzt *E. aurinia* besonderen phylogeographischen Modellcharakter, da für diese Art sowohl mediterrane, wie auch extramediterrane und perialpine Refugialräume zu vermuten sind. Die aktuellen genetischen Großstrukturen von *E. aurinia* in Europa dürften somit das Resultat langfristiger reproduktiver Isolationseffekte während der letzten Eiszeit(en) darstellen und sind nicht alleine auf postglaziale Differenzierungsprozesse zurückzuführen.

Ferner konnten die molekularen Analysen mit Populationen von *E. aurinia* aus Tschechien zeigen, dass auch auf regionaler Ebene erkennbare genetische Strukturen bestehen. Im Osten des dortigen Untersuchungsgebietes wurde in diesem Kontext eine weitgehend intakte Metapopulation mit eher schwachen genetischen Substrukturen nachgewiesen. Die genetischen Differenzierungen der beiden westlichsten Vorkommen lassen hingegen vermuten, dass hier kein nennenswerter Individuenaustausch mit der Metapopulation erfolgt. Allerdings bedarf es noch weiterer Untersuchungen, um die jeweiligen Zugehörigkeiten der westlichen und östlichen Vorkommen in Westtschechien zu den genetischen Großlinien in Europa abschließend zu klären.

Zusammenfassend lässt sich also festhalten, dass in der vorliegenden Arbeit sowohl spezifische ökologische Adaptationen wie auch deutliche genetische Strukturierungen bei *E. aurinia* in Europa nachgewiesen werden konnten. Diese Ergebnisse liefern vor dem Hintergrund der Ausführungen von Allendorf & Luikart (2007) eine geeignete Basis für die Anwendung der Konzepte von ESUs und MUs.

### **2.4.2 *Euphydryas aurinia* und die Konzepte von ESUs und MUs**

Nach Ansicht von Allendorf & Luikart (2007) bilden „adaptive Differenzierungen“ und „langfristige reproduktive Isolation“ die beiden wesentlichen Kriterien zur Unterscheidung verschiedener ESUs (s.o.). Berücksichtigt man nun die Erkenntnisse aus den Fang-Markierung-Wiederfangstudien, so kann das erste Kriterium aufgrund der deutlichen ökologischen Anpassungen für jede der drei untersuchten Populationen von *Euphydryas aurinia beckeri*, *E. aurinia debilis* und *E. aurinia aurinia* bestätigt werden. Des Weiteren deuten die starken genetischen Differenzierungen der genannten Vorkommen an, dass auch das zweite Kriterium in diesen Fällen zutrifft. Daher ergeben sich deutliche Evidenzen, dass die drei Populationen von *E. aurinia beckeri*, *E. aurinia debilis* und *E. aurinia aurinia* unterschiedlichen ESUs angehören.

Anders als diese Ergebnisse vermuten lassen, stellt die derzeitige Subspezies-einteilung bei *E. aurinia* für sich genommen jedoch keine ausreichende Grundlage für die Unterscheidung von ESUs dar. Dies zeigen die weiteren Resultate der molekularen Analysen. So sprechen die zehn vermuteten europäischen Glazialrefugien bei *E. aurinia* dafür, dass zahlreiche Populationsgruppen der genannten Schmetterlingsart über längere Zeiträume reproduktiv isoliert waren bzw. es bis heute sind. Das zweite Kriterium nach Allendorf & Luikart (2007) ist demnach weitaus häufiger erfüllt, als die aktuelle Zahl von Unterarten vermuten lassen würde. Aus molekularbiologischer Sicht bleibt daher anzunehmen, dass *E. aurinia* in Europa diverse ESUs besitzt, die durch die bestehenden Subspezies nur unzureichend repräsentiert werden, sich allerdings deutlich in den unterschiedlichen genetischen Linien widerspiegeln. Daher sollten weitere Analysen unter Berücksichtigung zusätzlicher Datensätze folgen, um die Ergebnisse der Allozym-Elektrophoresen zu überprüfen und die Existenz der vermuteten ESUs zu verifizieren (s.u.).

Vor dem Hintergrund dieser Informationen zeigt sich also der große Nutzen des ESU-Konzeptes. So wurden erst durch die geforderten genetischen Untersuchungen wichtige und bislang unbekannte Diversitätszentren von *E. aurinia* erkannt. Dies mag wiederum Konsequenzen für kommende Schutzmaßnahmen haben, die künftig besser darauf abgestimmt werden können, das evolutionäre Potential von *E. aurinia* in Europa in seiner Gesamtheit zu erhalten.

Im Gegensatz zum Konzept der ESUs wurde das der Management-Einheiten entwickelt, um lokale Populationsgruppen zu erhalten, die aufgrund ihrer demographischen Unabhängigkeit gegenüber benachbarten Vorkommen eigenständige genetische Strukturen aufweisen (vgl. Avise, 2004; Allendorf & Luikart, 2007). Am Beispiel der untersuchten tschechischen Populationen von *E. aurinia* konnte in diesem Zusammenhang gezeigt werden, dass die westlichen und östlichen Vorkommen erkennbare genetische Differenzierungen aufweisen, die wohl auf fehlenden Genfluss zurückzuführen sind. Daher wäre es empfehlenswert, beide Populationsgruppen in unterschiedlichen Management-Einheiten zusammenzufassen und gesondert bei der Etablierung von Schutzmaßnahmen zu berücksichtigen. Dies macht deutlich, dass das Konzept der MUs einen wichtigen Beitrag dazu liefern kann, vor dem Hintergrund regionaler genetischer Strukturen geeignete Schutzstrategien für *E. aurinia* in Tschechien zu entwickeln.

Die vorliegende Arbeit zeigt, dass die Konzepte von ESUs und MUs bei *Euphydryas aurinia* prinzipiell anwendbar und gerade im Hinblick auf bisher wenig beachtete Aspekte (z.B. genetische Strukturen) zu empfehlen sind. In diesem Zusammenhang schaffen die ermittelten Daten wichtiges Basiswissen, das künftig für detaillierte Einteilungen der

europäischen Vorkommen von *E. aurinia* in verschiedene Schutzeinheiten genutzt werden kann. Allerdings bleiben noch einige Punkte offen, die weitere Untersuchungen sinnvoll erscheinen lassen.

### *1. Überprüfung der genetischen Linien auf adaptive Differenzierungen*

Wie bereits angesprochen, liefern die ermittelten genetischen Linien von *Euphydryas aurinia* in Europa erste Anhaltspunkte, in welchen Gebieten unterschiedliche ESUs der genannten Art zu vermuten sind. Das Ziel künftiger Untersuchungen sollte daher sein, auch das Kriterium der „adaptiven Differenzierungen“ in den jeweiligen Populationsgruppen zu überprüfen, und so die Existenz verschiedener ESUs im Sinne von Allendorf & Luikart (2007) weiter zu untermauern. In diesem Zusammenhang würde sich beispielsweise anbieten, auf den bereits gewonnenen Erkenntnissen der Fang-Markierung-Wiederfangstudien aufzubauen und ähnliche Untersuchungen mit Populationen bislang nicht berücksichtigter genetischer Linien von *E. aurinia* durchzuführen. Auf diese Weise könnten vergleichbare Datensätze geschaffen werden, die Aufschluss über ökologische Anpassungen der jeweiligen genetischen Linien geben.

### *2. Nutzung weiterer molekularer Techniken*

Die Naturschutzgenetik bedient sich zahlreicher methodischer Ansätze, um unterschiedliche genetische Diversitätsparameter zu ermitteln (vgl. Veith & Schmitt, 2008). In der vorliegenden Arbeit wurde in diesem Zusammenhang die Technik der Allozym-Elektrophorese gewählt, da sich diese besonders gut zur Klärung innerartlicher Verwandtschaftsverhältnisse eignet (vgl. Schmitt & Hewitt, 2004). Allerdings besitzt jede Methode auch ihre Grenzen. Daher erscheint es sinnvoll zu testen, inwieweit die ermittelten genetischen Strukturen bei *Euphydryas aurinia* durch den Einsatz weiterer molekularer Techniken bestätigt werden können. In diesem Kontext laufen deshalb bereits Planungen, das zusammengetragene Probenmaterial auch für Mikrosatelliten-Analysen und DNA-Sequenzierungen zu nutzen, um so eine fundierte Basis molekularer Daten zu *E. aurinia* in Europa zu schaffen.

### *3. Ergänzende Untersuchungen*

Die vorliegenden Daten reichen in ihrem Umfang sicherlich noch nicht aus, Grenzlinien zwischen den vermuteten ESUs zu bestimmen. Gerade diese Informationen wären jedoch von großem Nutzen, um die generelle räumliche Ausdehnung der zusammengehörigen Populationsgruppen festzustellen und so das Gefährdungspotential in den jeweiligen Gebieten abschätzen zu können. Daher bleibt zu empfehlen, weitere Populationen in künftige Untersuchungen einzubeziehen und damit zusätzliche Erkenntnisse über den

Grenzverlauf der einzelnen ESUs bzw. eventuell bestehende Hybridisierungszonen zu gewinnen. Vor diesem Hintergrund wäre es schließlich auch möglich, gezielte Abwägungsentscheidungen zu treffen und den Maßnahmen innerhalb besonders gefährdeter, kleinräumiger Schutzeinheiten höchste Priorität zuzuweisen.

Abschließend lässt sich also festhalten, dass noch zahlreiche Untersuchungen nötig sein werden, um die europäischen Vorkommen von *Euphydryas aurinia* in ESUs und MUs zu untergliedern. Kritiker könnten daher anmerken, dass auch diese Analysen einen nicht unerheblichen Zeit- und Kostenaufwand verursachen werden. Auf lange Sicht betrachtet bieten die beiden genannten Konzepte jedoch eine geeignete Möglichkeit, die aktuellen Schutzbemühungen zu vereinfachen und den Focus künftig auf wirklich essentielle Vorkommen zu richten. Dadurch könnten hohe Folgekosten (z.B. für regelmäßig durchzuführende Monitoring- und Managementmaßnahmen) reduziert und die Effizienz der im Zuge der FFH-RL getroffenen Schutzstrategien insgesamt optimiert werden.

### **3. Exemplarische Erfassung des Schutzkonzeptes für deutsche *Euphydryas aurinia*-Vorkommen im Rahmen der FFH-Richtlinie**

Vor dem Hintergrund der im ersten Teil dieser Arbeit erfolgten naturwissenschaftlichen Analysen zur Ökologie und Populationsgenetik von *Euphydryas aurinia* im europäischen Kontext (vgl. Kapitel 2) soll nun im zweiten Teil das Schutzverfahren für diese Art im Zuge der FFH-RL auf der Ebene Deutschlands exemplarisch erfasst werden. Hierzu folgt zuerst ein kurzer Überblick über die generellen Ziele und Inhalte der Richtlinie. Im Anschluss werden einige Richtlinien-Aspekte genauer erläutert und deren Umsetzung sowie die damit verbundenen Problematiken am Beispiel von *E. aurinia* diskutiert.

#### **3.1 Die Fauna-Flora-Habitat-Richtlinie:**

#### **Grundzüge, struktureller Aufbau und Umsetzung in nationales Recht**

##### **3.1.1 Grundzüge**

Die Verabschiedung der Richtlinie 92/43/EWG<sup>1</sup> (im Folgenden Fauna-Flora-Habitat-Richtlinie bzw. FFH-RL) wird allgemein als Meilenstein in der europäischen Naturschutzpolitik angesehen (vgl. z.B. Bauch et al., 2008). Vor dem Ziel, dem stetigen Verlust der biologischen Vielfalt Einhalt zu gebieten, ermöglichen die hier aufgeführten Regelungen in Kombination mit denen der Richtlinie 79/409/EWG<sup>2</sup>, einen Großteil der europaweit gefährdeten Tier- und Pflanzenarten sowie deren natürliche Lebensräume zu bewahren. Das Grundkonzept der FFH-RL ruht somit auf zwei Säulen, die einerseits den konkreten Artenschutz (Individuenschutz) umfassen, und andererseits den Schutz der Lebensräume als Grundvoraussetzung für das langfristige Überleben gefährdeter Arten mit einbeziehen. Dieser zweigeteilte Ansatz stellt hierbei eine völlig neue Ausrichtung in der europäischen Naturschutzpolitik dar (vgl. Rödiger-Vorwerk, 1998, S. 5 f.) und ist zugleich Chance wie Herausforderung für die europäische Gemeinschaft.

Zur Verwirklichung der genannten Ziele wird ein grenzüberschreitendes, kohärentes Netzwerk von Schutzgebieten geschaffen, das die Bezeichnung Natura 2000 trägt.

---

<sup>1</sup> Richtlinie 92/43/EWG des Rates v. 21.05.1992 zur Erhaltung der natürlichen Lebensräume sowie der wildlebenden Tiere und Pflanzen (ABl. Nr. L 206 v. 22.07.1992, S. 7 ff.); zuletzt geändert durch Richtlinie 2006/105/EG des Rates v. 20.11.2006 (ABl. Nr. L 363 v. 20.12.2006, S. 368).

<sup>2</sup> Richtlinie 79/409/EWG des Rates v. 02.04.1979 über die Erhaltung der wildlebenden Vogelarten (ABl. Nr. L 103 v. 25.04.1979, S. 1 ff.); zuletzt geändert durch Richtlinie 2008/102/EG des Rates v. 19.11.2008 (ABl. Nr. L 323 v. 03.12.2008, S. 31).

### **3.1.2 Struktureller Aufbau**

#### ***Begriffsbestimmungen***

Zum grundsätzlichen Verständnis des Richtlinien textes ist die Definition bestimmter Begriffe essentiell (vgl. *Gebiete von gemeinschaftlichem Interesse, prioritäre Arten* etc.). Diese Termini werden in Art. 1 FFH-RL bestimmt und näher erläutert.

#### ***Zielgedanke***

Art. 2 FFH-RL formuliert die generellen Ziele der Richtlinie. Es soll ein Beitrag zur Sicherung der Artenvielfalt durch die Erhaltung der natürlichen Lebensräume sowie der wildlebenden Tiere und Pflanzen im europäischen Gebiet der Mitgliedstaaten geliefert werden (Art. 2 Abs. 1 FFH-RL). Im Mittelpunkt steht hierbei, durch geeignete Maßnahmen einen günstigen Erhaltungszustand der natürlichen Lebensräume und wildlebenden Tier- und Pflanzenarten zu bewahren oder wiederherzustellen (Art. 2 Abs. 2 FFH-RL). Bei diesen Maßnahmen sind auch Anforderungen aus Wirtschaft, Gesellschaft und Kultur sowie regionale und örtliche Besonderheiten zu berücksichtigen (Art. 2 Abs. 3 FFH-RL).

#### ***Erhaltung der natürlichen Lebensräume und der Habitats der Arten***

Die Art. 3 bis 11 FFH-RL befassen sich inhaltlich mit der ersten Säule der Richtlinie, der Regelung und Konkretisierung von Maßnahmen und Pflichten, die den Mitgliedstaaten zur Umsetzung des Lebensraum- und Habitatschutzes auferlegt sind.

Zur Verwirklichung der in Art. 2 FFH-RL erwähnten Ziele soll, wie bereits erwähnt, unter der Bezeichnung Natura 2000 ein kohärentes europäisches ökologisches Netz besonderer Schutzgebiete etabliert werden (Art. 3 FFH-RL). Neben den natürlichen Lebensräumen des Anhangs I FFH-RL sowie den Habitats der Arten des Anhangs II FFH-RL umfasst dieses Netzwerk auch die Gebiete, die von den Mitgliedstaaten nach der Richtlinie 79/409/EWG als Vogelschutzgebiete ausgewiesen wurden.

Das Auswahl- und Meldeverfahren von Gebieten, die in das Netzwerk Natura 2000 aufgenommen werden sollen, erfolgt unter Berücksichtigung der in Anhang III FFH-RL aufgeführten Kriterien und unterliegt den Regelungen der Art. 4 und 5 FFH-RL. Weitere Erläuterungen zu den beiden Phasen des Auswahlverfahrens sowie der Schutzgebietsausweisung folgen in Kapitel 3.2.1 (s.u.).

Nach der Ausweisung als besondere Schutzgebiete obliegt es den jeweiligen Mitgliedstaaten, die nötigen Erhaltungsmaßnahmen festzulegen, die den ökologischen Erfordernissen der

Schutzgüter (Lebensraumtypen des Anhangs I und Arten des Anhangs II FFH-RL) entsprechen (Art. 6 Abs.1 FFH-RL) bzw. Störungen derselben vermeiden (Verschlechterungsverbot nach Art. 6 Abs. 2 FFH-RL). Die Vorgehensweise kann hierbei variabel gestaltet werden und u.a. Maßnahmen rechtlicher, administrativer oder vertraglicher Art umfassen (vgl. Kapitel 3.2.3). Sind Pläne und Projekte angedacht, die erhebliche negative Auswirkungen auf die Schutzgebiete haben könnten, so müssen diese nach Art. 6 Abs. 3 FFH-RL einer Verträglichkeitsprüfung unterzogen werden. Erhebliche negative Effekte auf die Schutzgüter sind hierbei nur unter bestimmten Voraussetzungen hinnehmbar (beispielsweise aus zwingenden Gründen des überwiegenden öffentlichen Interesses, Art. 6 Abs. 4 Satz 1 FFH-RL). Verschärfte Kriterien für solche Ausnahmeregelungen gelten, falls prioritäre natürliche Lebensraumtypen bzw. prioritären Arten betroffen sind (Art. 6 Abs. 4 Satz 2 FFH-RL).

Die Verpflichtungen, die sich aus Art. 6 Abs. 2, 3 und 4 FFH-RL ergeben, gelten ebenso für die Schutzgebiete der Richtlinie 79/409/EWG und ersetzen mittelfristig die Pflichten, die sich aus Art. 4 Abs. 4 Satz 1 RL 79/409/EWG ergeben (Art. 7 FFH-RL). Der Zeitpunkt des Inkrafttretens wird hierbei ebenfalls durch Art. 7 FFH-RL bestimmt.

Die Etablierung und Durchführung der in Art. 6 Abs. 1 FFH-RL geforderten Erhaltungsmaßnahmen verursacht mitunter enorme Kosten (vgl. GÜthler, 2008). Aus diesem Grund können die Länder für Gebiete mit prioritären Schutzgütern Anträge zur finanziellen Unterstützung an die Kommission stellen. Die entsprechenden Regelungen hierzu finden sich in Art. 8 FFH-RL.

Der Beitrag von Natura 2000 zur Verwirklichung der in Art. 2 und 3 FFH-RL genannten Ziele wird im Rahmen des Verfahrens nach Art. 21 FFH-RL regelmäßig von der Kommission beurteilt (Art. 9 FFH-RL). Als Folge dieser Beurteilung kann für einzelne Gebiete die Klassifizierung als besonderes Schutzgebiet aufgehoben werden, falls die natürliche Entwicklung dies rechtfertigt.

Art. 10 FFH-RL unterstreicht die Bedeutung bestimmter Landschaftselemente, die auf Grund ihrer Vernetzungsfunktion oder ihrer fortlaufenden Strukturen essentiell für wildlebende Tiere und Pflanzen sein können und somit einen wichtigen Beitrag für die Kohärenz von Natura 2000 liefern. Solche Elemente sind daher von den Mitgliedstaaten besonders zu fördern.

Der Abschnitt über die Erhaltung der natürlichen Lebensräume und der Habitate der Arten schließt mit der Verpflichtung der Mitgliedstaaten zur Überwachung des Erhaltungs-

zustandes der in Art. 2 FFH-RL erwähnten Arten und Lebensräume (Art. 11 FFH-RL). Auf dieses Monitoring wird in Kapitel 3.2.2 näher eingegangen (s.u.).

#### **Artenschutz**

In den folgenden 5 Artikeln (Art. 12-16 FFH-RL) werden Regelungsstrukturen aufgeführt, die sich mit der zweiten Säule der Richtlinie, dem spezifischen Arten- bzw. Individuenschutz, befassen.

Die Art. 12 und 13 FFH-RL regeln hierbei den Erhalt der Tier- und Pflanzenarten, die nach Anhang IV FFH-RL als streng zu schützende Arten von gemeinschaftlichem Interesse gelten. Erwähnt werden sowohl verbotene Handlungen innerhalb der natürlichen Lebensräume der Arten, wie beispielsweise das absichtliche Töten oder Störungen der Schutzgüter (Art. 12 Abs. 1, Art. 13 Abs. 1 Buchst. a FFH-RL), als auch Verbote im sonstigen Umgang mit den geschützten Arten, die besonders den Transport und den Handel betreffen (Art. 12 Abs. 2, Art. 13 Abs. 1 Buchst. b FFH-RL). Diese Regelungen beziehen sich gemäß Art. 12 Abs. 3 und Art. 13 Abs. 2 FFH-RL auf alle Stadien der Schutzgüter. Zusätzlich werden weitere Maßnahmen gefordert, die unabsichtlich verursachte, negative Einflüsse auf die Tierarten des Anhangs IV überwachen und vermeiden sollen (Art. 12 Abs. 4 FFH-RL).

Die Regelungen des Art. 14 FFH-RL betreffen jene Tier- und Pflanzenarten von gemeinschaftlichem Interesse, deren Entnahme aus der Natur und deren Nutzung Gegenstand von Verwaltungsmaßnahmen sein kann (Anhang V FFH-RL). Eine Entnahme von Exemplaren dieser Arten ist demnach nur zulässig, wenn trotz des Eingriffs ein günstiger Erhaltungszustand der Schutzgüter gewahrt bleibt (Art. 14 Abs. 1 FFH-RL). Um dies zu gewährleisten, stehen den Mitgliedstaaten mit Verweis auf Art. 11 FFH-RL verschiedene Maßnahmen zur Verfügung, die in Art. 14 Abs. 2 FFH-RL aufgeführt sind.

Bei der Entnahme oder dem Töten von Tieren des Anhangs V FFH-RL verpflichten sich die Mitgliedstaaten außerdem, den Gebrauch von nichtselektiven Methoden und Geräten nach Anhang VI FFH-RL zu verbieten (Art. 15 FFH-RL). Dies gilt auch für Arten des Anhangs IV FFH-RL, deren Entnahme, Fang oder Tötung nach Art. 16 FFH-RL als Ausnahme gestattet wurde.

Der Abschnitt zum Thema „Artenschutz“ schließt mit Art. 16 FFH-RL, der wie oben erwähnt den Mitgliedstaaten unter bestimmten Voraussetzungen erlaubt, von den Bestimmungen der Art. 12, 13, und 14 sowie Art. 15 Buchst. a und b FFH-RL abzuweichen (Art. 16 Abs. 1 FFH-RL). Berechtigte Gründe hierfür sind beispielsweise das Interesse der Volksgesundheit, die öffentliche Sicherheit oder Forschungszwecke (vgl. hierzu Art. 16 Abs. 1 Buchst. a bis e

FFH-RL). In diesem Zusammenhang verpflichten sich die jeweiligen Staaten jedoch, der Kommission regelmäßig detaillierte Berichte über die erfolgten Ausnahmeregelungen vorzulegen (Art. 16 Abs. 2 und 3 FFH-RL).

#### **Information**

Von zentraler Bedeutung sowohl für die Öffentlichkeitsarbeit als auch für die Überprüfung der Fortschritte bzgl. der Verwirklichung der Richtlinienziele nach Art. 2 FFH-RL sind die Regelungen des Art. 17 FFH-RL. Danach besteht für die Mitgliedstaaten eine generelle Verpflichtung, der Kommission im Abstand von jeweils 6 Jahren über die durchgeführten Maßnahmen, die sich besonders aus Art. 6 Abs. 1 FFH-RL ergeben, Bericht zu erstatten (Art. 17 Abs. 1 FFH-RL). Ebenfalls enthalten sein sollen Einschätzungen der Staaten über die Auswirkungen der getroffenen Maßnahmen auf den Erhaltungszustand der Schutzgüter sowie Erkenntnisse aus den Monitoringverfahren nach Art. 11 FFH-RL.

Die nationalen Berichte werden an die Kommission übergeben, die daraufhin für die einzelnen Mitgliedstaaten die jeweils erzielten Fortschritte ermittelt und einen zusammenfassenden Gesamtbericht erstellt. Nach weiteren Verfahrensschritten (vgl. hierzu Art. 17 Abs. 2 FFH-RL) wird dieser auch der Öffentlichkeit zugänglich gemacht.

#### **Forschung und Verfahren zur Änderung der Anhänge**

Ein konzeptioneller Grundgedanke der FFH-Richtlinie besteht darin, kein in sich starres Regelungswerk zu schaffen, sondern Möglichkeiten zur flexiblen Reaktion auf Neuerungen aus technischem und wissenschaftlichem Fortschritt zu integrieren. Vor diesem Hintergrund fordert Art. 18 FFH-RL explizit dazu auf, wissenschaftliche Arbeiten zu fördern, die zur Verwirklichung der Richtlinienziele beitragen können oder die zur Umsetzung der Pflichten nach Art. 4, 10 und 11 FFH-RL erforderlich sind. Zentrale Bedeutung kommt hierbei auch der grenzüberschreitenden Zusammenarbeit zwischen den Mitgliedstaaten zu (Art. 18 Abs. 2 FFH-RL). Die Regelungen des Art. 19 FFH-RL ermöglichen es schließlich, neu gewonnene wissenschaftliche Erkenntnisse durch Änderungen der Anhänge in die Richtlinie einzubeziehen.

#### **Ausschuß**

Die Art. 20 und 21 FFH-RL regeln die Tätigkeit eines Ausschusses, der zur Unterstützung der Kommission eingesetzt werden soll. Hierbei wird auch auf die Art. 5, 7 und 8 des Beschlusses 1999/468/EG<sup>3</sup> verwiesen (Art. 21 Abs. 1 FFH-RL).

---

<sup>3</sup> Beschluss 1999/468/EG des Rates v. 28.06.1999 zur Festlegung der Modalitäten für die Ausübung der der Kommission übertragenen Durchführungsbefugnisse (ABl. Nr. L 184 v. 17.07.1999, S.23).

#### ***Ergänzende Bestimmungen***

In Art. 22 FFH-RL folgen ergänzende Bestimmungen, die sowohl die Wiederansiedlung von Arten des Anhangs IV FFH-RL als auch die absichtliche Ansiedlung nicht heimischer Arten betreffen (Art. 22 Buchst. a und b FFH-RL). Des Weiteren unterstreicht Art. 22 Buchst. c FFH-RL die Bedeutung erzieherischer Maßnahmen sowie allgemeiner Informationen, die das Verständnis für den Schutz der wildlebenden Tier- und Pflanzenarten sowie deren Lebensräume fördern.

#### ***Schlussbestimmungen***

Die Schlussbestimmungen enthalten weitere Regelungen zur Umsetzung der vorliegenden Richtlinie, so beispielsweise die Zeiträume zum Erlass von Rechts- und Verwaltungsvorschriften durch die Mitgliedstaaten, die damit verbundene Informationspflicht gegenüber der Kommission sowie die Art und Weise der Bezugnahme auf den Richtlinien text (Art. 23 FFH-RL). Art. 24 FFH-RL verweist abschließend darauf, dass die vorliegende Richtlinie an die Mitgliedstaaten gerichtet ist.

#### ***Anhänge***

Der Richtlinie sind sechs Anhänge beigefügt, auf die bereits bei den obigen Regelungen verwiesen wurde. Die Anhänge I und II FFH-RL umfassen Listen der Lebensraumtypen bzw. der Tier- und Pflanzenarten von gemeinschaftlichem Interesse, für deren Erhaltung besondere Schutzgebiete ausgewiesen werden müssen. Anhang III FFH-RL legt Kriterien zur Auswahl der Gebiete fest, die als Gebiete von gemeinschaftlicher Bedeutung bestimmt und als besondere Schutzgebiete ausgewiesen werden können. Die Anhänge IV und V FFH-RL enthalten wiederum streng zu schützende Tier- und Pflanzenarten bzw. Arten von gemeinschaftlicher Bedeutung, deren Entnahme aus der Natur und deren Nutzung Gegenstand von Verwaltungsmaßnahmen sein können. Zuletzt folgt Anhang VI FFH-RL, in dem verbotene Methoden und Mittel des Fangs, der Tötung und Beförderung bestimmter Schutzgüter aufgeführt werden.

#### **3.1.3 Umsetzung der FFH-Richtlinie in nationales Recht**

Die Umsetzung der FFH-Richtlinie in nationales Recht ist nicht Gegenstand der vorliegenden Arbeit. Dennoch sei an dieser Stelle erwähnt, dass die Regelungen dieser Richtlinie seit der Novellierung des Bundesnaturschutzgesetzes (BNatSchG) im Jahre 1998 Berücksichtigung in dem letztgenannten Gesetzestext finden. Von zentraler Bedeutung sind hierbei besonders die §§ 32-38 BNatSchG, die dem Aufbau und dem Schutz des europäischen ökologischen Netzes Natura 2000 dienen (vgl. § 32 Satz 1 BNatSchG).

Die Umsetzung der FFH-Richtlinie in deutsches Recht wurde jedoch in einigen Bereichen als mangelhaft betrachtet (vgl. Lau & Steeck, 2008). So erging beispielsweise am 10. Januar 2006<sup>4</sup> ein Urteil des Europäischen Gerichtshofs, in dem besonders die Umsetzung der artenschutzrechtlichen Zugriffsverbote der FFH-RL in das deutsche Recht beanstandet wurde. Als Reaktion auf dieses Urteil trat wiederum am 18. Dezember 2007<sup>5</sup> das Erste Gesetz zur Änderung des Bundesnaturschutzgesetzes in Kraft. Dennoch wurden auch nach dieser neuerlichen Novelle Umsetzungs-Defizite angemahnt (vgl. Lau & Steeck, 2008, S. 386).

Am 01. März 2010 tritt ein neues Bundesnaturschutzgesetz<sup>6</sup> in Kraft. Regelungen zum Schutzgebietsnetz Natura 2000 finden sich hier in den §§ 31-36 BNatSchG (n.F.). Auf inhaltliche Änderungen wird jedoch im Folgenden nicht weiter eingegangen.

Das BNatSchG ist bislang eine bundesdeutsche Rahmenvorschrift, die durch die Landesgesetzgebung ausgefüllt und umgesetzt werden muss. Dies hatte die Anpassung zahlreicher Landesnaturschutzgesetze zur Folge (vgl. Niederstadt, 2006, S.10). Im Zuge der Föderalismusreform I wurde jedoch im Bereich Naturschutz die Rahmengesetzgebungskompetenz nach Art. 75 Abs. 1 Nr. 3 GG durch die konkurrierende Gesetzgebungskompetenz nach Art. 74 Abs. 1 Nr. 29 GG ersetzt. Das neue BNatSchG, das am 01. März 2010 in Kraft tritt, wurde daher aufgrund des Art. 74 Abs. 1 Nr. 29 GG erlassen. Bis zum 28. Februar 2010 gilt das BNatSchG in seiner bisherigen Fassung fort (Art. 125 Abs.1 Satz 1 GG).

### **3.2 Aktueller Stand sowie Problematiken bei der Umsetzung der FFH-Richtlinie in Deutschland am Beispiel der Schmetterlingsart *Euphydryas aurinia***

#### **3.2.1 Die Auswahl von Schutzgebieten für das Netz Natura 2000**

##### **3.2.1.1 Allgemeine Informationen**

##### ***Ziele, Kernelemente und rechtliche Grundlagen auf Basis der FFH-RL***

Die Schaffung des grenzüberschreitenden Schutzgebietsnetzwerks Natura 2000 bildet die entscheidende Basis für die Umsetzung der FFH-RL. Vor dem Ziel, langfristig die Artenvielfalt innerhalb Europas zu sichern, kommt der Auswahl geeigneter Schutzgebiete in

---

<sup>4</sup> EuGH, Urt. Vom 10.01.2006 – C-98/03, NuR 2006, 166 ff. (Kommission ./ Deutschland).

<sup>5</sup> Erstes Gesetz zur Änderung des Bundesnaturschutzgesetzes vom 12.12.2007 (BGBl. I 2007, S. 2873).

<sup>6</sup> Gesetz über Naturschutz und Landschaftspflege (Bundesnaturschutzgesetz – BNatSchG) vom 29.07.2009 (BGBl. I 2009, S. 2542) (Inkrafttreten am 01.03.2010).

diesem Zusammenhang besondere Bedeutung zu. Die wichtigsten rechtlichen und methodischen Grundlagen zur Etablierung von Natura 2000 finden sich in Art. 3, 4 und 5 FFH-RL.

#### *Aufbau und Umfang des Natura 2000-Gebietsnetzes*

Wie bereits im vorangegangenen Kapitel erwähnt, besteht das Schutzgebietsnetz Natura 2000 nach Art. 3 Abs.1 FFH-RL aus Gebieten, die die natürlichen Lebensraumtypen des Anhangs I sowie die Habitate der Arten des Anhangs II (FFH-RL) umfassen. Ebenfalls einbezogen werden die aufgrund der Richtlinie 79/409/EWG ausgewiesenen Vogelschutzgebiete.

#### *Auswahl und Ausweisung der Natura 2000-Gebiete*

Die Auswahl der Schutzgebiete erfolgt durch die einzelnen Mitgliedstaaten im Verhältnis der im jeweiligen Hoheitsgebiets vorkommenden Schutzgüter, wobei auch die ökologische Kohärenz von Natura 2000 Berücksichtigung finden soll (vgl. Art. 3 Abs. 2 und 3 FFH-RL).

Das Auswahl- und Meldeverfahren geeigneter Gebiete wird durch Art. 4 FFH-RL geregelt. Hierbei sind die in Anhang III FFH-RL aufgeführten Kriterien sowie einschlägige wissenschaftliche Informationen einzubeziehen (Art. 4 Abs. 1 FFH-RL). Das Verfahren gliedert sich in 2 Phasen, wobei in der ersten Phase von den Mitgliedstaaten auf nationaler Ebene eine Liste von Gebietsvorschlägen für die Lebensraumtypen des Anhangs I und die Arten des Anhangs II FFH-RL erstellt wird. Dies soll unter Berücksichtigung der relativen Bedeutung der Gebiete für die zu schützenden Lebensraumtypen und Arten erfolgen (Anhang III FFH-RL, Phase 1). Die Auswahl geeigneter Flächen wird somit allein nach naturschutzfachlicher Bewertung und ohne die Berücksichtigung sozioökonomischer Kriterien vorgenommen (vgl. Köck, 2008, S. 155).

Nach Übermittlung der nationalen Listen an die Kommission verfasst diese in der zweiten Phase im Einvernehmen mit den Mitgliedstaaten eine Liste von Gebieten von gemeinschaftlicher Bedeutung (Art. 4 Abs. 2 FFH-RL). Zwingend einbezogen werden hierbei Gebiete, die nach Angaben der Mitgliedstaaten prioritäre natürliche Lebensräume und Arten beherbergen (Anhang III, Phase 2, Abs. 1 FFH-RL). Die Bedeutung der übrigen Gebiete wird nach Anhang III, Phase 2, Abs. 2 FFH-RL beurteilt. Sollte die Kommission feststellen, dass in einer nationalen Liste Gebiete mit prioritären Lebensräumen oder Arten nicht aufgeführt wurden, so können diese im Zuge eines Konzertierungsverfahrens nachträglich als gemeinschaftlich bedeutend eingestuft werden (Art. 5 FFH-RL). Nach Erstellung der Listen durch die Kommission weisen die Mitgliedstaaten schnellstmöglich die aufgeführten Gebiete als spezielle Schutzgebiete aus (Art. 4 Abs. 4 FFH-RL).

#### **Aktueller Stand der Gebietsmeldungen in Deutschland**

Deutschland weist Anteile dreier biogeographischer Regionen (atlantische, kontinentale und alpine Region) auf, die Relevanz für die Regelungen der FFH-RL besitzen. Innerhalb dieser Regionen sind derzeit auf Bundesebene 4622 FFH-Schutzgebiete sowie 738 Vogelschutzgebiete gemeldet (BfN, 2009), wobei auch Flächenüberschneidungen beider Schutzgebietstypen auftreten. Im europäischen Vergleich liegt Deutschland somit bei der Anzahl gemeldeter Gebiete an der Spitze (vgl. Natura 2000-Barometer<sup>7</sup>). Berücksichtigt man hingegen den prozentualen Anteil der Gebiete an der Landesfläche, so befindet sich Deutschland mit einem terrestrischen Meldeanteil von ca. 10% (FFH-Schutzgebiete) bzw. ca. 12% (Vogelschutzgebiete) auf einem der hinteren Plätze. Dies verdeutlicht, dass die deutschen Schutzgebiete in der Regel deutlich kleinere Flächen umfassen als diejenigen vieler anderer Mitgliedstaaten.

Die von Deutschland gemeldeten Gebiete wurden in mehreren Kommissionsentscheidungen als Gebiete von gemeinschaftlicher Bedeutung bestätigt (Entscheidungen der Kommission, KOM (2008) 271, KOM (2008) 5396 und KOM (2008) 5403). Allerdings können zum gegenwärtigen Zeitpunkt noch keine konkreten Angaben gemacht werden, wie viele der genannten Gebiete bereits nach Art. 4 Abs. 4 FFH-RL als spezielle Schutzgebiete ausgewiesen wurden.

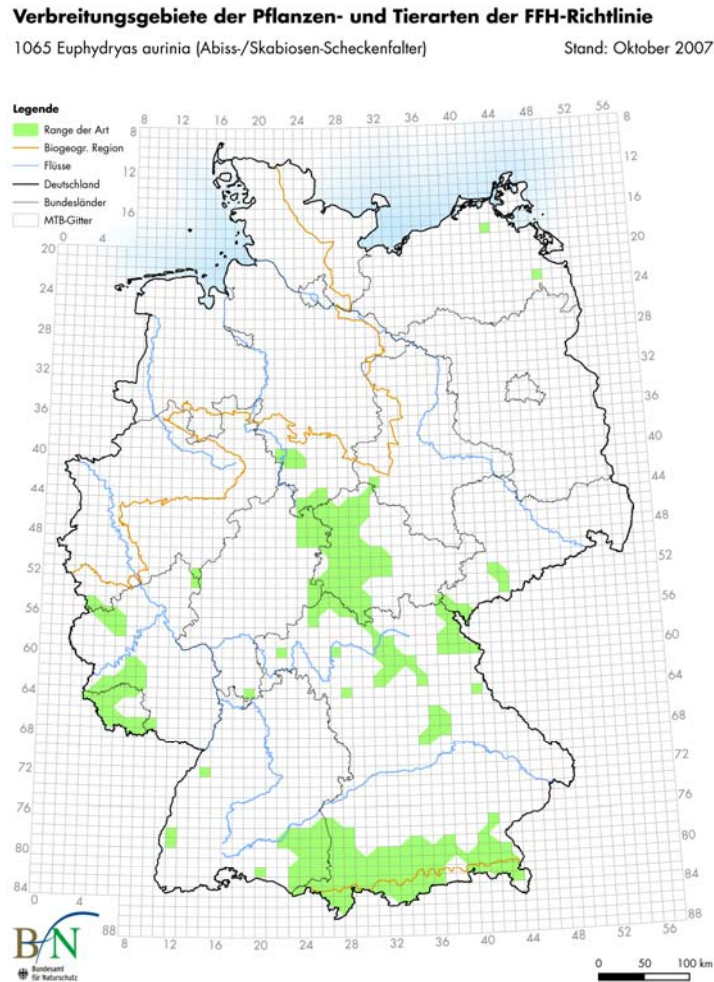
#### **3.2.1.2 Die Auswahl von FFH-Schutzgebieten in Deutschland am Beispiel der Schmetterlingsart *Euphydryas aurinia***

##### ***Überblick über die deutschen FFH-Schutzgebiete mit Vorkommen von Euphydryas aurinia***

Innerhalb Deutschlands tritt die Schmetterlingsart *Euphydryas aurinia* in zwei biogeographischen Regionen auf. Die weitaus meisten Vorkommen befinden sich in der kontinentalen Region, für die im Zuge des nationalen Berichtes 2007 insgesamt 287 Populationen von *E. aurinia* gemeldet wurden (EIONET, 2007). Bezogen auf Messtischblatt-Quadranten erstrecken sich diese Vorkommen über eine Fläche von ca. 34000 km<sup>2</sup>. Für die alpine Zone wurden hingegen nur 60 Vorkommen gemeldet (verteilt über eine Fläche von ca. 3000 km<sup>2</sup>), was den geringen Anteil dieser biogeographischen Region an der Landesfläche widerspiegelt. Einen Überblick über die gesamtdeutsche Verbreitung von *E. aurinia* liefert Abbildung 3.1.

---

<sup>7</sup> Stand: Dezember 2009. Einzusehen unter [http://ec.europa.eu/environment/nature/natura2000/barometer/index\\_en.htm](http://ec.europa.eu/environment/nature/natura2000/barometer/index_en.htm)



**Abbildung 3.1:** Verbreitung von *Euphydryas aurinia* innerhalb Deutschlands auf Basis von MTB (Messtischblatt)-Quadranten. Quelle: BfN, Stand: Oktober 2007.

**Die Bedeutung von *Euphydryas aurinia* bei der Auswahl von FFH-Schutzgebieten - ein Vergleich zwischen Bayern und dem Saarland**

Bayern zählt im deutschlandweiten Vergleich zu den wenigen Bundesländern, die noch zahlreiche Vorkommen von *Euphydryas aurinia* auf Feuchtstandorten beherbergen (Anthes et al., 2003a, S. 283). Dem gegenüber finden sich im Saarland die bundesweit bedeutsamsten Vorkommen dieser Schmetterlingsart auf Kalk-Halbtrockenrasen (Ulrich, 2003, S.181 f.). Den beiden genannten Bundesländern kommt demnach besondere Verantwortung bei der Bewahrung der deutschen *E. aurinia*-Populationen zu. Im Folgenden soll daher geklärt werden, welche Rolle *E. aurinia* bei der Auswahl von FFH-Schutzgebieten in Bayern und im Saarland gespielt hat. Diese Frage wird ausgehend vom jeweiligen aktuellen Meldestand sowie einzelnen Charakteristika der Schutzgebiete mit Vorkommen der Schmetterlingsart diskutiert.

#### *FFH-Schutzgebiete mit Vorkommen von *Euphydryas aurinia* in Bayern*

Für 92 der insgesamt 674 bayerischen FFH-Schutzgebiete sind derzeit Vorkommen von *Euphydryas aurinia* gemeldet (BfN, 2009; LfU, 2009) (Tabelle 3.1). Diese beachtliche Zahl verdeutlicht die noch relativ weite Verbreitung der Schmetterlingsart in Süddeutschland. 66 der genannten 92 Gebiete sind hierbei reine FFH-Schutzgebiete, wohingegen sich 26 Gebiete teilweise oder vollständig mit Vogelschutzgebieten überlappen.

Die Fläche der FFH-Schutzgebiete mit Vorkommen von *E. aurinia* liegt mit durchschnittlich ca. 2075 ha deutlich über denen anderer Bundesländer (vgl. Saarland, unten). Aufgrund dieser Größe beinhalten die erwähnten Gebiete in der Regel auch andere Arten bzw. Lebensraumtypen, die unter den Schutz der FFH-RL fallen. So umfasst ein bayerisches FFH-Schutzgebiet mit Vorkommen von *E. aurinia* im Durchschnitt 6 weitere Arten des Anhangs II FFH-RL bzw. 12 Lebensraumtypen des Anhangs I FFH-RL (Tabelle 3.1). Des Weiteren sind für 77 der 92 FFH-Schutzgebiete auch Arten und Lebensräume gemeldet, die nach den Regelungen der FFH-RL als prioritär einzustufen sind.

#### *FFH-Schutzgebiete mit Vorkommen von *Euphydryas aurinia* im Saarland*

Das Saarland besitzt als eines der kleinsten Bundesländer derzeit nur 118 FFH-Schutzgebiete, von denen 19 auch Vorkommen von *Euphydryas aurinia* beinhalten (BfN, 2009; Ministerium für Umwelt des Saarlandes, 2006) (Tabelle 3.1). Elf der erwähnten 19 Gebiete sind gleichzeitig Vogelschutzgebiete.

Die Größe der saarländischen FFH-Schutzgebiete mit Vorkommen von *E. aurinia* beträgt im Durchschnitt ca. 240 ha und liegt somit weit unter der vergleichbarer bayerischer Gebiete (s.o.). Dennoch finden sich auch in den genannten 19 Gebieten durchschnittlich 4 weitere geschützte Lebensraumtypen des Anhangs I FFH-RL bzw. 5 Arten des Anhangs II FFH-RL (Tabelle 3.1). Ebenso ist für jedes FFH-Schutzgebiet, das Populationen von *E. aurinia* beherbergt, mindestens 1 prioritäres Schutzgut gemeldet.

**Tabelle 3.1:** Gesamtzahl der FFH-Schutzgebiete Bayerns und des Saarlandes, sowie Anzahl und Charakteristika der Schutzgebiete mit Vorkommen von *Euphydryas aurinia*. (Quellen: Ministerium für Umwelt des Saarlandes, 2006; BfN, 2009; LfU, 2009)

Bundesland	FFH-Gebiete gesamt	FFH-Gebiete mit <i>E. aurinia</i> (davon reine FFH-Gebiete)	Ø Größe der Gebiete mit <i>E. aurinia</i> (ha)	Ø Anzahl LRT (Anh. I) / Schutzgebiet	Ø Anzahl Arten (Anh. II) / Schutzgebiet
<b>Bayern</b>	674	92 (66)	~2075	12	6
<b>Saarland</b>	118	19 (8)	~236	4	5

### Fazit

Nach Expertenaussagen wurden bei den Gebietsmeldungen gemäß Art. 4 FFH-RL alle bedeutenden Vorkommen von *Euphydryas aurinia* in Bayern und dem Saarland berücksichtigt (S. Caspari, Zentrum für Biodokumentation, Saarland, mündlich; Ulrich, 2003, S. 181). Den Forderungen, für die Erhaltung der in Anhang II FFH-RL aufgeführten Tier- und Pflanzenarten spezielle Schutzgebiete auszuweisen (Anhang II FFH-RL, Präambel), wurde somit bezogen auf die genannte Schmetterlingsart nachgekommen. In diesem Zusammenhang ist allerdings nicht immer eindeutig ersichtlich, welche Rolle *E. aurinia* bei der Auswahl von FFH-Schutzgebieten tatsächlich gespielt hat.

Wie bereits erwähnt, handelt es sich bei *E. aurinia* um einen Verschiedenbiotop-Bewohner, der ein relativ weites Spektrum unterschiedlicher Habitattypen nutzen kann (vgl. Kapitel 2.1.1). Dennoch werden in Deutschland in der Regel Lebensräume besiedelt, die auf Grund ihrer Seltenheit, Artenzusammensetzung oder ihres Gefährdungsgrades als ökologisch besonders wertvoll anzusehen sind. Dies begründet die hohe Anzahl weiterer Schutzgüter (Lebensraumtypen des Anhangs I bzw. Arten des Anhangs II FFH-RL), die innerhalb der Gebiete mit Vorkommen von *E. aurinia* zu finden sind. Teilweise besitzen diese Schutzgüter nach den Regelungen der FFH-RL sogar prioritären Charakter (im Sinne von Art. 1 Buchst. d und h FFH-RL). So treten bayerische „Feuchtstamm“-Populationen von *E. aurinia* oftmals zusammen mit dem prioritären Lebensraumtyp 6230 (Artenreiche montane Borstgrasrasen auf Silikatböden) auf, während saarländische „Trockenstamm“-Populationen häufig im selben Gebiet vorkommen wie der ebenfalls prioritäre Lebensraumtyp 6212 (Subtyp von LRT 6210; Halbtrockenrasen auf Kalk mit besonderen Beständen von bemerkenswerten Orchideen). Da Gebieten mit prioritären Arten oder Lebensräumen in der Regel ohnehin besondere Bedeutung zukommt (vgl. Art. 4 Abs. 2 FFH-RL), wären diese beim

Meldeverfahren nach Art. 4 Abs. 1 FFH-RL wohl auch ohne Vorkommen von *E. aurinia* berücksichtigt worden.

Des Weiteren wurde bei der Auswahl von fünf bayerischen FFH-Schutzgebieten mit Vorkommen von *E. aurinia* sogar explizit hervorgehoben, dass die genannte Schmetterlingsart bei der Entscheidungsfindung nicht maßgeblich war bzw. Populationen der Art erst nach der Gebietsauswahl oder -meldung bekannt geworden sind (Gebiete Nr. 6040-371, 7832-71, 7933-372, 8138-371, 8432-301; LfU, 2009). Ebenso existieren weder in Bayern noch dem Saarland FFH-Schutzgebiete, in denen *E. aurinia* als alleiniges Schutzgut aufgeführt wird.

Zusammenfassend kann also gesagt werden, dass *E. aurinia* zwar Einfluss auf Entscheidungen im Rahmen des Auswahlverfahrens geeigneter Flächen zur Etablierung von Natura 2000 genommen hat. Beispielsweise wurde im Saarland die Grenzziehung einzelner Schutzgebiete dementsprechend ausgewählt, dass die Schutzbemühungen für diese Art durch die Einbeziehung randlicher Heckenstrukturen optimiert werden konnten (S. Caspari, Zentrum für Biodokumentation, Saarland, mündlich). Auf Grund der starken Präsenz anderer Schutzgüter in den Gebieten mit *E. aurinia*-Vorkommen war die Art jedoch zumindest in Bayern und dem Saarland wohl in der Regel nicht alleine ausschlaggebend für die Auswahl bestimmter Gebiete als spezielle Schutzgebiete im Sinne der FFH-RL.

#### ***Problematiken bei der Auswahl von FFH-Schutzgebieten für Euphydryas aurinia***

Die komplexe Ökologie und Populationsbiologie der Schmetterlingsart *Euphydryas aurinia* erschwert in vielen Bereichen die Schutzbemühungen für diese Art im Rahmen der FFH-RL (vgl. hierzu Kapitel 3.2.2.2 und 3.2.3.2). So sind auch bei der Auswahl von Schutzgebieten einige Punkte zu beachten, die im Folgenden angesprochen werden sollen.

#### ***Erhaltung unbesiedelter Habitate***

Wie bereits in Kapitel 2.1.1 erwähnt, bildet *Euphydryas aurinia* in der Regel Metapopulationssysteme, deren Teilpopulationen durch Migration einzelner Individuen in regelmäßigem Austausch stehen. Das geographische „Muster“ von besiedelten Habitaten innerhalb einer Metapopulation kann jedoch auf Grund von Aussterbe- bzw. Wiederbesiedlungsereignissen einzelner Teilpopulationen starken jährlichen Schwankungen unterliegen. Eine Schwierigkeit bei der Auswahl von Schutzgebieten zum Erhalt der *E. aurinia*-Metapopulationen liegt somit in der Notwendigkeit, auch unbesiedelte Habitate langfristig zu bewahren, um derartige dynamische Prozesse weiterhin zu ermöglichen. Zudem müssen auch in diesen Gebieten entsprechende Erhaltungsmaßnahmen fortgeführt werden, die optimal an die ökologischen Anforderungen der jeweiligen Art angepasst sind, und so die Möglichkeit zur

Wiederbesiedlung gewährleisten. Gerade vor dem Hintergrund begrenzter finanzieller Mittel ist die Notwendigkeit solcher Maßnahmen jedoch oft nur schwer vermittelbar.

#### *Kohärenz der Schutzgebiete*

Neben der Bewahrung besiedelter und unbesiedelter Habitate eines Metapopulationssystems spielt auch die notwendige Aufrechterhaltung der Kohärenz der Teilpopulationen eine zentrale Rolle. Wie in Art. 10 FFH-RL gefordert, soll u.a. durch die Pflege bestimmter Landschaftselemente eine Vernetzung einzelner Lebensräume erzielt werden. Nur so lassen sich Wiederbesiedlungen verwaister Habitate und der erforderliche genetische Austausch zwischen Teilpopulationen überhaupt gewährleisten. Trotz dieser Erkenntnisse stehen die Überlegungen, wie die Forderungen des Art. 10 FFH-RL am besten umzusetzen sind, jedoch erst am Anfang (Ssymank et al., 2006, S. 1 f.). In vielen Fällen kann die Kohärenz von Habitaten bisher nur durch zeit- und kostenintensive Maßnahmen (z.B. Fang-Markierung-Wiederfangstudien) festgestellt werden. Zudem verweisen neuere Forschungen darauf, dass sich beispielsweise das Dispersionsverhalten bei Schmetterlingen und somit die Wahrscheinlichkeit für Wanderungen über weitere Distanzen in Abhängigkeit der Habitatqualität verändern kann (z.B. Baguette & van Dyck, 2007). Dies bedeutet, dass auch einmal gewonnene Erkenntnisse bzgl. der Konnektivität einzelner Habitate in regelmäßigen Abständen kontrolliert werden müssen und gegebenenfalls die Einbindung zusätzlicher Gebiete zur Wahrung der Kohärenz innerhalb der Metapopulationen erforderlich wird.

#### *Raumbedarf von Metapopulationssystemen*

Zuletzt bleibt zu erwähnen, dass trotz vieler grundlegender Studien (Hanski, 1999; 2004 u.a.) nach wie vor noch Klärungsbedarf besteht, welche generelle räumliche Ausdehnung ein Metapopulationssystem benötigt, um tatsächlich langfristig stabil zu bleiben. Der oben erwähnte Vergleich der Größe der FFH-Schutzgebiete mit Vorkommen von *Euphydryas aurinia* zeigte, dass die saarländischen Gebiete durchschnittlich nur ca. 1/8 der Fläche der bayerischen Gebiete umfassen. Dennoch sind die Populationen von *E. aurinia* im Saarland in den letzten Jahren relativ stabil geblieben (Ulrich, 2003, S. 180). Demgegenüber beschreiben Bulman et al. (2007) jedoch Szenarien für England, in denen in den nächsten Jahrzehnten auch innerhalb bisher stabiler Vorkommen von *E. aurinia* bis zu 2/3 der Metapopulationen auf Grund der zu geringen Größe aussterben könnten. Der tatsächliche Flächenbedarf bzw. die gerade noch überlebensfähige Größe eines Metapopulationssystems (*minimal viable metapopulation size* = MVM) unterliegt also regionalen Schwankungen und ist deshalb nur schwer bestimmbar.

### *Fazit*

Die Frage, ob die bisher in das Netz Natura 2000 aufgenommenen Schutzgebiete auch tatsächlich ein langfristiges Überleben der wichtigsten deutschen Vorkommen von *Euphydryas aurinia* gewährleisten können, wird sich somit erst in Zukunft klären. Aus diesem Grund besteht die zwingende Notwendigkeit, in regelmäßigen Zeitabständen die Effektivität der bisher ergriffenen Maßnahmen zur Umsetzung der Richtlinienziele zu überprüfen. Das hierfür vorgesehene Instrument der FFH-RL bildet das Monitoring nach Art. 11 FFH-RL, auf das im nun folgenden Kapitel eingegangen werden soll.

## **3.2.2 Monitoring in FFH-Schutzgebieten**

### **3.2.2.1 Allgemeine Informationen**

#### ***Ziele, Kernelemente und rechtliche Grundlagen des Monitorings auf Basis der FFH-Richtlinie***

Die Auswahl und Ausweisung von Schutzgebieten zur Etablierung des Netzwerks Natura 2000 (vgl. Kapitel 3.2.1) stellen wohl die wichtigsten Schritte in der Umsetzung der FFH-RL dar. Die sich daraus ergebenden Effekte und deren Beitrag zur Verwirklichung der Richtlinienziele nach Art. 2 FFH-RL lassen sich jedoch nur durch weiterführende Maßnahmen beurteilen. Aus diesem Grund verpflichtet Art. 11 FFH-RL die Mitgliedstaaten zum so genannten Monitoring, d.h. zur regelmäßigen Überwachung des Erhaltungszustands der Lebensräume und Arten von gemeinschaftlichem Interesse. Auf diese Weise sollen die nötigen Basisdaten geschaffen werden, die die Erfolge bzw. Misserfolge der im Rahmen der FFH-RL ergriffenen Maßnahmen zum Schutze der europäischen Artenvielfalt erkennen lassen.

#### ***Zu überwachende Schutzgüter***

Die Regelung des Art. 11 FFH-RL verweist auf Art. 2 FFH-RL. Eine Verpflichtung zum Monitoring betrifft demnach alle Schutzgüter der Anhänge I, II, IV und V FFH-RL, wobei die prioritären Lebensräume und Arten besonders zu berücksichtigen sind.

#### ***Umfang des Monitorings***

Die im Zuge des Monitorings durchzuführenden Überwachungen des Erhaltungszustandes beschränken sich nicht auf die nach Art. 4 FFH-RL auszuweisenden Natura 2000-Gebiete, sondern müssen darüber hinaus alle Vorkommen der Lebensräume und Arten von gemeinschaftlichem Interesse miteinbeziehen (Sperle, 2007, S. 4). Diese rechtliche

Verpflichtung trägt der Erkenntnis Rechnung, dass eine sinnvolle Bewertung des Erhaltungszustandes der jeweiligen Schutzgüter nur unter Berücksichtigung aller Vorkommen - innerhalb und außerhalb der Schutzgebiete - erzielt werden kann (Europäische Kommission, 2005, S.1). Die Untersuchungen außerhalb der Natura 2000-Gebiete können jedoch aus Zeit- und Kostengründen in ihrem Umfang eingeschränkt werden (Sperle, 2007, S. 46 f.).

#### *Kernelemente des Monitorings*

Der erste Schritt in der Umsetzung der Monitoringpflicht nach Art. 11 FFH-RL liegt in der regelmäßigen und standardisierten Grunderfassung des aktuellen Erhaltungszustandes aller Arten und Lebensräume von gemeinschaftlichem Interesse. Von zentraler Bedeutung ist hierbei die Definition des Begriffs des „(günstigen) Erhaltungszustands“. Vorgaben zur Auslegung dieser Formulierung finden sich in Art. 1 Buchst. e FFH-RL für die natürlichen Lebensräume sowie in Art. 1 Buchst. i FFH-RL für die zu schützenden Arten.

Die FFH-RL enthält jedoch keine detaillierten Angaben über Art und Umfang der im Zuge dieser Erfassungen zu ermittelnden Parameter. Daher wurden von Seiten der Europäischen Kommission sowie auf nationaler Ebene Konkretisierungen vorgenommen, die die Umsetzung des Monitorings in der Praxis erleichtern sollen (s.u.).

Neben der Erfassung des aktuellen Erhaltungszustandes bildet die Bewertung der gewonnenen Daten im Kontext mit vorangegangenen Untersuchungen bzw. Referenzwerten das zweite Kernelement des Monitorings. Auf diese Weise lassen sich positive wie negative Trends beispielsweise bzgl. der Häufigkeit und räumlichen Verteilung von Arten und Lebensräumen detektieren, sowie die Effektivität der bisher ergriffenen Schutzmaßnahmen beurteilen. Zeichnen sich negative Entwicklungen des Erhaltungszustandes bestimmter Schutzgüter ab, so müssen geeignete Gegenmaßnahmen ergriffen werden (vgl. hierzu Verschlechterungsverbot nach Art. 6 Abs. 2 FFH-RL).

#### *Berichtspflicht nach Art. 17 FFH-RL*

Die im Zuge des Monitorings gewonnenen Erkenntnisse werden nach Art. 17 FFH-RL in Form eines Berichts alle 6 Jahre an die Kommission weitergeleitet und der Öffentlichkeit zugänglich gemacht. Besondere Berücksichtigung finden hierbei die Bewertungen der nach Art. 6 Abs. 1 FFH-RL erfolgten Maßnahmen zur Schaffung bzw. Wahrung eines günstigen Erhaltungszustands der Lebensräume und Arten der Anhänge I und II FFH-RL (Art. 17 Abs. 1 FFH-RL) (vgl. auch 3.2.3.1). Zur Erstellung der nationalen Berichte erfolgt für jede geschützte Art bzw. jeden Lebensraumtyp eine Zusammenfassung der Ergebnisse auf der Stufe der biogeographischen Regionen eines Landes (Europäische Kommission, 2005,

S. 3 f.). Diese Datenkomprimierung soll den Arbeitsaufwand auf der Ebene der EU reduzieren und die Übersichtlichkeit für die Ermittlung gesamteuropäischer Trends gewährleisten.

#### *Bedeutung und Auswirkungen der Monitoring-Ergebnisse*

Die Überwachung nach Art. 11 FFH-RL besitzt grundlegende Bedeutung für eine ganze Reihe verschiedener Regelungen innerhalb der FFH-RL. Bereits angesprochen wurde in diesem Zusammenhang die Bewertung der nach Art. 6 Abs. 1 FFH-RL ergriffenen Erhaltungsmaßnahmen. Ebenso können die Erkenntnisse aus dem Monitoring weitere Änderungen bedingen, wie beispielsweise eine Anpassung der nationalen Gebietslisten (Art. 4 Abs. 1 FFH-RL) oder in bestimmten Fällen eine Aufhebung der Klassifizierung als besonderes Schutzgebiet (Art. 9 FFH-RL). Daneben ist die Durchführung bestimmter Maßnahmen denkbar (vgl. Art. 14 Abs. 2 FFH-RL), falls die Ergebnisse der Überwachung bei der Entnahme und Nutzung von Arten des Anhangs V FFH-RL diese zur Aufrechterhaltung eines günstigen Erhaltungszustandes der jeweiligen Schutzgüter als nötig erachten lassen. Des Weiteren ermöglichen es die im Zuge des Monitoring gewonnenen Daten, Eingriffe durch Pläne und Projekte zu bewerten (vgl. FFH-Verträglichkeitsprüfung nach Art. 6 Abs. 3 FFH-RL), sowie Änderungsvorschläge hinsichtlich der Richtlinien-Anhänge zu diskutieren. Und nicht zuletzt besitzt das Monitoring nach Art. 11 FFH-RL auch eine grundlegende Bedeutung für andere Bemühungen in der Naturschutzpolitik (z.B. das "Ziel 2010" der Biodiversitäts-Konvention<sup>8</sup>), da die hier gewonnenen Erkenntnisse einen Überblick über die generellen Trends der Biodiversitätsentwicklung innerhalb der Europäischen Union liefern können.

#### ***Weitere Vorgaben zum Monitoring auf europäischer und nationaler Ebene***

Die wichtigste rechtliche und inhaltliche Grundlage im Hinblick auf das Monitoring nach Art. 11 FFH-RL liefert die FFH-Richtlinie in ihrer Regelungskonzeption selbst (vgl. oben). Die hier aufgeführten Vorgaben können und sollen jedoch keine detaillierten Aussagen mit hohem Praxisbezug liefern. Aus diesem Grund war es erforderlich, weitere Konkretisierungen vorzunehmen, um eine fachlich korrekte Umsetzung der Monitoringpflicht durch die Mitgliedstaaten zu gewährleisten. Zu diesem Zweck verfasste die Europäische Kommission ein weiteres, an den Habitatausschuss gerichtetes Grundsatzpapier, das zusätzliche Informationen sowie konkretisierte Vorgaben zum Monitoring, der Bewertung des Erhaltungszustandes der Arten und Lebensräume von gemeinschaftlichem Interesse sowie

---

<sup>8</sup> Dieses Ziel sieht vor, den Biodiversitätsverlust auf globaler, regionaler und nationaler Ebene bis 2010 signifikant zu reduzieren.

der Berichterstattung nach Art. 17 FFH-RL enthält (Europäische Kommission, 2005).

Herausragend sind hier einerseits die aufgeführten Begriffserläuterungen (z.B. zur Definition eines „günstigen Erhaltungszustandes“), die die Formulierungen der FFH-RL ergänzen und somit die Anwendung in der Praxis erleichtern. Andererseits werden Vorschläge zur Senkung des Zeit- und Kostenaufwands bei der Etablierung von Monitoringsystemen unterbreitet, so beispielsweise die Reduktion auf ein stichprobenbezogenes Monitoring, falls der Gefährdungsgrad der jeweiligen Schutzgüter dies zulässt. Und nicht zuletzt werden den Mitgliedstaaten in diesem Dokument auch allgemeine Anforderungen an das Berichtsformat zugänglich gemacht, die die Übermittlung vergleichbarer und kompatibler Daten durch die Mitgliedstaaten an die EU Kommission gewährleisten sollen. Diese Vorgaben waren u.a. zur Erstellung der nationalen Berichte im Jahre 2007 von zentraler Bedeutung.

Ergänzt wird das Papier der Kommission durch die zugehörigen „Explanatory Notes & Guidelines“, die im Jahre 2006 erschienen (Europäische Kommission, 2006).

Die erwähnten Vorgaben der FFH-RL und der Europäischen Kommission liefern die grundlegenden Rahmenbedingungen für das Monitoring, die alle beteiligten Mitgliedstaaten gleichermaßen betreffen. Dem Subsidiaritätsprinzip folgend steht es den einzelnen Ländern jedoch weitgehend frei, auf nationaler Ebene geeignete Mittel und Methoden zur Erfassung und Bewertung des Erhaltungszustandes aller Schutzgüter festzulegen, soweit die Vergleichbarkeit der erhobenen Daten mit denen der anderen Staaten gewährleistet ist (vgl. Europäische Kommission, 2005, S.7). Für die Umsetzung des Monitorings innerhalb Deutschlands sind wiederum die einzelnen Bundesländer (§ 32 Satz 2 BNatSchG) bzw. ab dem 01. März 2010 der Bund und die Länder (§ 31 BNatSchG n.F.) zuständig. Um deutschlandweit dennoch eine weitgehend standardisierte Datenerhebung zu erzielen, beschloss die Länderarbeitsgemeinschaft Naturschutz (LANA) auf ihrer 81. Sitzung in Pinneberg „Mindestanforderungen für die Erfassung und Bewertung von Lebensräumen und Arten sowie die Überwachung“ (LANA, 2001). Diesem Beschluss folgend, wird der Erhaltungszustand der geschützten Lebensraumtypen und Arten in Deutschland jeweils anhand bestimmter Parameter auf einer dreistufigen Skala (A, B, und C) bewertet. Das Bewertungsschema umfasst für die Lebensraumtypen die Parameter 1) Vollständigkeit der lebensraumtypischen Habitatstrukturen, 2) Vollständigkeit des lebensraumtypischen Arteninventars und 3) Beeinträchtigung, sowie für die geschützten Arten die Parameter 1) Habitatqualität, 2) Zustand der Population und 3) Beeinträchtigung.

Dieses so genannte „Pinneberg-Schema“ diente als Basis zur Entwicklung spezifischer Monitoring-Pläne auf der Ebene einzelner Arten bzw. Lebensraumtypen.

### **3.2.2.2 Monitoring am Beispiel von *Euphydryas aurinia***

#### ***Vergleich unterschiedlicher Empfehlungen zur Erfassung und Bewertung der *Euphydryas aurinia*-Vorkommen in Deutschland***

Eines der ersten und zugleich umfangreichsten Werke mit Monitoringempfehlungen auf Artniveau ist die Veröffentlichung des Bund-Länder-Arbeitskreis „Arten“, die in den Jahren 2002-2004 in Zusammenarbeit mit Experten fast aller Bundesländer entwickelt wurde (Schnitter et al., 2006). Neben Vorgaben zur methodischen Umsetzung des Monitorings werden hier für alle geschützten Arten auch detaillierte Bewertungsbögen aufgeführt, die in ihrem Aufbau das „Pinneberg-Schema“ widerspiegeln.

Zur Grunderfassung der Populationen von *Euphydryas aurinia* (Schnitter et al., 2006, S.167-169) schlägt dieses Papier einen methodischen Ansatz vor, der weitgehend den allgemeinen Empfehlungen von Fartmann et al. (2001, S. 365-368) folgt. Demnach wird zu Beginn der Monitoring-Untersuchung eine Übersichtskartierung bisher besiedelter und potentiell geeigneter Habitate durchgeführt, um Präsenz/Absenz-Daten zu ermitteln. Auf den besiedelten Flächen finden im Anschluss Detailkartierungen zur Abschätzung der relativen Häufigkeit der Falter statt. Ergänzend können Kartierungen der Jungraupengespinnste vorgenommen werden. Des Weiteren erfolgt eine Habitaterfassung, die neben der parzellenscharfen Analyse des Nutzungsregimes eine grundlegende Ansprache der Vegetation sowie Angaben zur Häufigkeit und Verteilung der Raupenfutterpflanzen beinhaltet. Zur Beurteilung der erhobenen Daten bzgl. des Erhaltungszustandes der *E. aurinia*-Populationen dient schließlich das bereits angesprochene artspezifische Bewertungsschema. Eine Übersicht über dieses Schema liefert Tabelle 3.2.

**Tabelle 3.2:** Vergleich von Empfehlungen zur Erfassung und Bewertung der *Euphydryas aurinia*-Vorkommen im Zuge der Monitoringpflicht nach Art. 11 FFH-RL: in Deutschland (Schnitter et al., 2006), im Saarland (Ulrich, 2006) und in Bayern (LWF & LfU, 2008).

Bewertungskriterien	Erfassung nach Schnitter et al. (2006) und Ulrich (2006)	Erfassung nach LWF & LfU (2008)
Zustand der Population	Gesamtbestandsgröße (Falter oder Jungraupengespinste), Anzahl und räumliche Verteilung besiedelter Teilflächen, Analyse weiterer Vorkommen im Umkreis von 10 km (fakultativ)	Anzahl von Jungraupengespinsten, prozentualer Anteil besiedelter Habitatflächen
Habitatqualität	Eignung als Larvalhabitat (Verfügbarkeit und Verteilung von Raupenfutterpflanzen) und Nektarangebot	Strukturelle Ausstattung (einschließlich der Nektarpflanzen), Verbundsituation der (Teil-) Habitate, Vitalität und Wuchsdichte von Wirtspflanzen
Beeinträchtigung	Aufgabe habitatprägender Nutzung, Nährstoffanreicherung, Zeitpunkt und Ausdehnung von Mahd-Maßnahmen	Nutzung und Pflege, Zugänglichkeit der Raupenfutterpflanzen

Die Veröffentlichung des Bund-Länder-Arbeitskreises „Arten“ (Schnitter et al., 2006) diente den Bundesländern auf Grund der umfangreichen Empfehlungen als Basispapier zur Entwicklung eigener, an die regionalen Bedingungen angepasster Pläne. Zwei Beispiele hierfür sollen im Folgenden kurz vorgestellt werden.

Die derzeitigen Monitoringempfehlungen für *E. aurinia* im **Saarland** wurden im Jahre 2006 im Rahmen eines Gutachtens zur „Erarbeitung eines Monitoring-Konzepts für die saarländischen Populationen des Goldenen Scheckenfalters (*Euphydryas aurinia*)“ (Ulrich, 2006) entwickelt und übernehmen weitgehend die Vorgaben von Schnitter et al. (2006) (Tabelle 3.2).

Ein weiteres Beispiel für die länderspezifische Ausrichtung von Monitoringschemata ist die im Jahr 2008 von der bayerischen Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft (LWF) und dem bayerischen Landesamt für Umwelt (LfU) herausgegebene Veröffentlichung zur Erfassung und Bewertung von *E. aurinia* in **Bayern** (LWF & LfU, 2008). Diese folgt inhaltlich ebenfalls in Teilen den Empfehlungen von Schnitter et al. (2006) und Ulrich (2006), weist jedoch auch einige grundlegende Unterschiede auf (Tabelle 3.2).

Gemeinsamkeiten betreffen besonders die Beurteilung des Populationszustandes an Hand der Summe der besiedelten Habitate sowie die Bestimmung der Habitatqualität auf Grundlage des vorhandenen Nektarangebots und verschiedener Charakteristika der Raupenfutterpflanzen (u.a. Häufigkeit und Verteilung). Ebenso berücksichtigen beide Empfehlungen in der Analyse bestehender Beeinträchtigungen die Art und den Umfang des derzeitigen Nutzungsregimes.

Unterschiede fallen hingegen in einem weiteren Bereich zur Bewertung des Populationszustandes ins Auge. Während die Empfehlungen von Schnitter et al. (2006) und Ulrich (2006) in erster Linie eine Beurteilung an Hand von Datenerhebungen zu den Imagines umfasst und nur ergänzend Analysen der Raupengespinste vorsehen, wird in der Arbeit des LWF & LfU (2008) ein gegensätzliches Vorgehen empfohlen. Hier erfolgt die Bewertung explizit an Hand von Präimaginaluntersuchungen, wohingegen Datenaufnahmen von Imagines dem Auftraggeber als Option freigestellt bleiben, falls die erstgenannten Analysen unzureichende Ergebnisse liefern. Auch die Zahlenwerte, die zur Einteilung in die verschiedenen Bewertungsklassen dienen, differieren in beiden Empfehlungen.

#### *Fazit*

Der Vergleich der Veröffentlichungen von Schnitter et al. (2006), Ulrich (2006) und LWF & LfU (2008) zeigt also, dass die Empfehlungen zur Erfassung und Bewertung von *Euphydryas aurinia* in einzelnen Bundesländern bislang unterschiedlich gehandhabt wurden. Die Unterschiede betreffen hierbei sowohl die Methodik wie auch die Inhalte der zu erhebenden Datenparameter. Diese fehlende Konformität kann jedoch zu einer Reihe von Problemen führen, die im Folgenden dargelegt werden sollen.

### **Problematiken bei der Etablierung von Monitoringschemata für *Euphydryas aurinia***

#### *Erfassungsmethodik*

Betrachtet man die oben aufgeführten, verschiedenen Ansätze bei der Beurteilung des Populationszustandes von *Euphydryas aurinia* (Falterzählungen bei Schnitter et al. (2006) und Ulrich (2006) versus Zählungen von Raupengespinnten bei LWF & LfU (2008)), so wird ein Problem schnell offensichtlich: die fragliche Vergleichbarkeit der erhobenen Datenparameter.

So ist beispielsweise umstritten, wie genau ein einzelnes Larvalgespinst im Kontext mit gezählten Faltern zu bewerten ist, da die Raupen von einem oder mehreren Weibchen stammen können (Fartmann et al., 2001, S. 367). Außerdem lässt sich gerade bei dem stark schwankenden Parasitierungsgrad von *E. aurinia*-Raupen nur schwer abschätzen, wie viele adulte Tiere aus einem Gespinst hervorgehen und im Folgejahr tatsächlich am Fortpflanzungszyklus innerhalb einer Population teilnehmen werden. Zudem erwähnen Schnitter et al. (2006) bereits in ihren allgemeinen Bemerkungen (S. 167), dass in bestimmten Regionen (gemeint ist hier das Saarland) große Schwierigkeiten bei der Erfassbarkeit von Jungraupengespinnten aufgetreten sind. Aus diesem Grund liefert nach Meinung einiger Experten die Erfassung von Präimaginalstadien bei *E. aurinia* zwar wichtige Hinweise zu den Habitatansprüchen der Art, doch stellen solche Vorhaben ein eher ungeeignetes Mittel zur Bewertung des Populationszustandes dar (vgl. Fartmann et al., 2001, S. 367).

Auf der anderen Seite führten jedoch detaillierte Untersuchungen im bayerischen Voralpenland zu der Überzeugung, dass das Zählen von Jungraupengespinnten bei *E. aurinia* sehr wohl einen guten Einblick in die aktuelle Populationsgröße liefern kann (vgl. Anthes et al., 2003b). Ein weiterer Vorteil dieser Methode liegt außerdem in dem geringeren Zeit- und Kostenaufwand, da nicht wie bei der Erfassung von Faltern mehrfach über die ganze Flugzeit hinweg Daten aufgenommen werden müssen. Und nicht zuletzt kann das Zählen von Raupengespinnten auch bei eher ungünstigen Wetterbedingungen vorgenommen werden und ermöglicht so eine stärkere Flexibilität bei der Datenerfassung.

Zusammenfassend lässt sich also sagen, dass die unterschiedliche Einschätzung der Vor- und Nachteile beider Methoden sowie die regional verschiedenen Erfahrungswerte wohl Gründe für die unterschiedlichen methodischen Ansätze zur Bewertung der *E. aurinia*-Vorkommen darstellen. Gerade vor dem Hintergrund der Erstellung der nationalen Berichte nach Art. 17 FFH-RL bleibt jedoch offen, ob die so erfassten Daten tatsächlich vergleichbar sind. Hier bedarf es also noch weiterer Grundlagenforschung, um im Falle einer

Beibehaltung solch variabler Ansätze auf Länderebene dennoch vergleichbare Ergebnisse für bundesweite Prognosen erzielen zu können.

#### *Schwellenwertproblematik*

Neben den methodischen Unterschieden zwischen den einzelnen Bundesländern stellt auch die Schwellenwertproblematik einen großen Hinderungsgrund für die Schaffung bundesweit einheitlicher Monitoringpläne dar. Ein sehr beeindruckendes Beispiel hierfür beschreiben Sachteleben & Behrens (2008, S. 23-24).

In Bayern befinden sich einige der wichtigsten deutschen Rückzugsgebiete für *E. aurinia* (vgl. Kapitel 3.2.1.2). Die hier ansässigen Populationen sind daher im gesamtdeutschen Vergleich überdurchschnittlich groß. Dies hatte zur Folge, dass die Schwellenwerte zur Beurteilung des Erhaltungszustandes für die bayerischen Vorkommen deutlich über denen anderer Bundesländer festgelegt wurden. Dem „Pinneberg-Schema“ folgend würde eine Population mit 25 gezählten Faltern demnach in Bayern<sup>9</sup> die Einstufung C (schlecht), im benachbarten Baden-Württemberg jedoch die Einstufung A (hervorragend) erhalten (Sachteleben & Behrens, 2008, S. 23). Im Grenzbereich zwischen beiden Bundesländern wird also besonders deutlich, wie problematisch eine solche Einteilung in Folge politischer Grenzen sein kann.

Gerade bei der Schmetterlingsart *E. aurinia* ergeben sich in Folge der großen Vielfalt genutzter Habitate und der damit verbundenen unterschiedlichen ökologischen Grundgegebenheiten zwangsläufig variable Populationsdichten im deutschlandweiten Vergleich. Eine Festlegung einheitlicher Zahlenparameter zur Bewertung des Zustandes der *E. aurinia*-Populationen wird somit auch in Zukunft auf Bundesebene nur schwer umsetzbar sein. Dennoch wäre es in diesem Zusammenhang sinnvoll, Populationen zumindest über benachbarte Ländergrenzen hinaus nach biogeographischen bzw. ökologischen Gesichtspunkten zusammenzufassen, um in diesen Bereichen tatsächlich aussagekräftige Schwellenwerte festlegen zu können (Sachteleben & Behrens, 2008, S. 23).

#### *Fazit*

Die beiden hier aufgeführten Beispiele machen deutlich, dass die Monitoringstrategien zur Bewertung des Erhaltungszustands der deutschen *Euphydryas aurinia*-Vorkommen derzeit noch Probleme in sich bergen. Besonders anzuraten ist in diesem Kontext daher eine stärkere Förderung der Kommunikation und Abstimmung zwischen den Expertengruppen der einzelnen Bundesländer. Nur so lassen sich einerseits die erforderliche gemeinsame Linie in

---

<sup>9</sup> Zur besseren Veranschaulichung werden hier Falterzahlen und nicht die in LWF & LFU (2008) bevorzugte Anzahl von Raupengespinnten angegeben.

der Festlegung möglichst einheitlicher Monitoringparameter finden (Falter- versus Gespinstzählungen) und andererseits die teilweise deutlichen und daher problematischen Schwellenwertunterschiede zwischen benachbarten Bundesländern angleichen. Denn gerade bei Berücksichtigung der engen EU-Vorgaben, die die Erfassung von Abundanzrückgängen der Schutzgüter um 1% innerhalb einer biogeographischen Region eines Landes erfordern (Sperle, 2007, S. 12), wird die Notwendigkeit abgestimmter Monitoringpläne deutlich. Erste vielversprechende Bemühungen, die in diese Richtung zielen, liegen bereits vor (vgl. Sachteleben & Behrens, 2008).

#### ***Überblick über die Ergebnisse des bundesweiten Monitorings von *Euphydryas aurinia* im nationalen Bericht 2007***

Trotz der erwähnten generellen Schwierigkeiten bei der Entwicklung geeigneter Monitoringpläne für *Euphydryas aurinia* verlangten die Vorgaben der EU im Jahr 2007 die Erstellung des zweiten nationalen Berichts für den Zeitraum 2001-2006. Ziel sollte hierbei eine erste Erfassung und Bewertung des Erhaltungszustandes der Arten und Lebensräume von gemeinschaftlicher Bedeutung auf der Grundlage der besten verfügbaren Daten sein (Europäische Kommission, 2005, S. 3).

Für *E. aurinia* in Deutschland ergab sich hierbei ein zweigeteiltes Bild. Während die relativ wenigen alpinen Vorkommen der Art als weitgehend stabil eingestuft wurden, wird für die Populationen in der kontinentalen Region ein hoher Gefährdungsgrad vorhergesagt (Tabelle 3.3). Als Hauptursachen für diese Entwicklung werden die zunehmende Verinselung der Vorkommen und die damit einhergehende Zerstörung der Metapopulationssysteme aufgeführt (vgl. EIONET, 2007). Dies wiederum beruht vor allem auf dem zunehmenden Habitatverlust infolge des starken Rückgangs extensiver Grünlandbewirtschaftung sowie weiterer Änderungen der Nutzungsformen in den bestehenden Habitaten (Drainage, Wiederaufforstung etc.).

**Tabelle 3.3:** Zusammenfassung der Ergebnisse des zweiten nationalen Berichts (2007) der Bundesrepublik an die Europäische Kommission zur Beurteilung des Erhaltungszustandes von *Euphydryas aurinia* in Deutschland. Quelle: EIONET, 2007.

<b>Bewertungskriterien</b>	<b>Alpine Region</b>	<b>Kontinentale Region</b>
Verbreitung	günstig	ungünstig
Population	unbekannt	ungünstig
Habitat für die Art	günstig	ungünstig
Zukunftsaussichten	günstig	unzureichend
Gesamtbeurteilung	günstig	ungünstig

Die Ergebnisse des nationalen Berichts 2007 zeigen also, dass gerade in der stark anthropogen geprägten kontinentalen Zone Deutschlands die Vorkommen von *E. aurinia* weiterhin stark gefährdet sind. Es bleibt somit dringend erforderlich, geeignete Maßnahmen zu ergreifen, die den negativen Populationstrends dieser Art entgegenwirken können. Dies soll u.a. durch die Etablierung spezifischer Managementpläne innerhalb der Natura 2000-Schutzgebiete gewährleistet werden, auf deren Entwicklung und Umsetzung im nun folgenden Kapitel eingegangen werden soll.

### **3.2.3 Management in FFH-Schutzgebieten**

#### **3.2.3.1 Allgemeine Informationen**

##### ***Ziele, Kernelemente und rechtliche Grundlagen auf Basis der FFH-RL***

Eines der zentralen Elemente zur Umsetzung der Erkenntnisse aus dem Monitoring nach Art. 11 FFH-RL (vgl. Kapitel 3.2.2) bildet das Management innerhalb der Natura 2000-Gebiete. Die rechtliche Grundlage zur Erstellung von Managementplänen ergibt sich hierbei aus Art. 6 FFH-RL. Demnach obliegt es den Mitgliedstaaten, die nötigen Erhaltungsmaßnahmen festzulegen, die sowohl den ökologischen Erfordernissen der Lebensraumtypen des Anhangs I und der Arten des Anhangs II FFH-RL entsprechen (Art. 6 Abs. 1 FFH-RL) als auch eine Verschlechterung oder Störung der Schutzgüter vermeiden (Art. 6 Abs. 2 FFH-RL). Die tatsächliche Bedeutung der Entwicklung von Managementstrategien ist jedoch weit umfassender.

#### *Ziele des Gebietsmanagements*

Das Hauptanliegen des Managements in den Natura 2000-Gebieten besteht ohne Zweifel in der Etablierung spezifischer Pflege- und Entwicklungsmaßnahmen, die in ihrer Gesamtheit einen günstigen Erhaltungszustand der durch die FFH-RL geschützten Arten und Lebensraumtypen schaffen bzw. fördern sollen. Die Erkenntnisse aus dem Monitoring liefern hierbei entscheidende Informationen, in welchen Bereichen noch Handlungsbedarf besteht. Demgegenüber macht jedoch die Formulierung des Art. 2 Abs. 3 FFH-RL deutlich, dass diese Maßnahmen auch den Anforderungen von Wirtschaft, Gesellschaft und Kultur sowie den regionalen und örtlichen Besonderheiten Rechnung tragen sollen. Die Festlegung von Managementplänen hat somit eine weitere zentrale Bedeutung: Die Schaffung von Rechts-, Planungs- und Investitionssicherheit für alle Formen der Landnutzung in den Schutzgebieten, die keinen negativen Einfluss auf die Erhaltung der Schutzgüter ausüben (vgl. Schreiber, 2008, S. 5).

#### *Kernelemente des Gebietsmanagements*

Basis für die Entwicklung spezifischer Managementpläne ist einmal mehr eine Grunderfassung der vorkommenden Schutzgüter, deren räumliche Verteilung sowie deren aktueller Erhaltungszustand in den jeweiligen Schutzgebieten (vgl. Grunderfassung nach Art. 11 FFH-RL, Kapitel 3.2.2.1). Nur so lassen sich einzelgebietsbezogen die erforderlichen Erhaltungsmaßnahmen bestimmen und der Zeit- und Kostenaufwand möglichst stark reduzieren. Ergänzend sind Daten zu den natur- und kulturräumlichen Gegebenheiten festzuhalten, die insbesondere Informationen über Eigentums- und Besitzverhältnisse sowie bestehende Nutzungsformen beinhalten sollten.

Auf dieser Grundlage wird die Maßnahmenplanung vorgenommen, deren erster Schritt darin besteht, konkrete Erhaltungs- bzw. Entwicklungsziele für ein Gebiet festzulegen (Schreiber, 2008, S. 6 ff.). Der Schutz der Arten und Lebensräume von gemeinschaftlichem Interesse hat hierbei oberste Priorität. Wie bereits angesprochen, erfolgt jedoch in einem weiteren Schritt die Berücksichtigung menschlicher Belange (z.B. bestehender Nutzungsformen), soweit sich diese zumindest neutral auf das Schutzziel auswirken. In vielen Fällen sind bestimmte Bewirtschaftungsformen sogar förderlich und somit explizit gewünscht. Die Einbindung betroffener Personengruppen wie Grundstückseigentümer und Bauern ist daher essentieller Bestandteil der Planungsprozesse (vgl. Ellwanger et al., 2006, S. 21 ff.). Dies soll auch einen entscheidenden Beitrag dazu liefern, die Kooperation aller Beteiligten sowie die generelle Akzeptanz von Natura 2000 in der Bevölkerung zu fördern.

Die anschließende Maßnahmenumsetzung kann sehr unterschiedlich erfolgen. So steht den Mitgliedstaaten die Möglichkeit zur Verfügung, eigens für die Gebiete aufgestellte oder in andere Entwicklungspläne integrierte Bewirtschaftungspläne sowie geeignete Maßnahmen rechtlicher, administrativer oder vertraglicher Art festzulegen (Art. 6 Abs. 1 FFH-RL). In diesem Zusammenhang sind beispielsweise Vereinbarungen mit Landwirten im Rahmen der Verordnung 1257/1999<sup>10</sup> über die Förderung der Entwicklung des ländlichen Raums denkbar (Europäische Kommission, 2000, S. 21).

Zur Überprüfung der Wirkung und Effektivität der ergriffenen Schutzmaßnahmen ist schließlich eine kontinuierliche Überwachung erforderlich. Diese erfolgt in der Regel im Zuge des Monitorings nach Art. 11 FFH-RL (s.u., *Berichtspflichten*).

#### *Finanzierung der Managementmaßnahmen*

Nach Art. 8 Abs. 1 FFH-RL können die Mitgliedstaaten der Kommission Schätzungen bezüglich der finanziellen Beteiligung der Gemeinschaft übermitteln, die sie für die Erfüllung ihrer Verpflichtungen nach Art. 6 Abs. 1 FFH-RL in Gebieten mit prioritären natürlichen Lebensraumtypen und/oder prioritären Arten für erforderlich halten. Die Kommission beurteilt diese Schätzungen und legt einen prioritären Aktionsplan an Maßnahmen sowie den jeweiligen finanziellen Umfang der Beteiligung fest (Art. 8 Abs. 2-4 FFH-RL).

#### *Berichtspflichten*

Die Berichtspflicht nach Art. 17 Abs. 1 FFH-RL umfasst neben den Erkenntnissen aus dem Monitoring (Art. 11 FFH-RL, vgl. oben) auch Informationen über die nach Art. 6 Abs. 1 FFH-RL ergriffenen Maßnahmen. Hierbei steht besonders die Bewertung der Auswirkungen dieser Maßnahmen auf den Erhaltungszustand der Lebensraumtypen des Anhangs I und der Arten des Anhangs II FFH-RL im Mittelpunkt.

#### ***Aktueller Stand der Entwicklung von Managementplänen***

Anders als bei der Meldung und Ausweisung von Natura 2000-Gebieten, unterliegt die Entwicklung von Managementplänen nach Art. 6 Abs. 1 FFH-RL keinen zeitlichen Vorgaben der EU-Kommission (vgl. Schreiber, 2008, S. 13). Zudem ist die Ausarbeitung solcher Pläne den Mitgliedstaaten weitgehend freigestellt, solange das Verschlechterungsverbot nach Art. 6 Abs. 2 FFH-RL Berücksichtigung findet. Dennoch ist die Bedeutung von Management-

---

<sup>10</sup> Verordnung (EG) Nr. 1257/1999 des Rates v. 17.05.1999 über die Förderung der Entwicklung des ländlichen Raums durch den Europäischen Ausrichtungs- und Garantiefonds für die Landwirtschaft (EAGFL) und zur Änderung bzw. Aufhebung bestimmter Verordnungen (ABl. Nr. L 160 v. 26.06.1999, S. 80 ff).

maßnahmen zur Umsetzung der FFH-Richtlinienziele allgemein anerkannt (vgl. Ellwanger et al., 2006, S. 4 ff.), so dass vielfach Bemühungen unternommen werden, bis zur Erstellung der zweiten nationalen Berichte im Jahre 2013 für einen Großteil der deutschen Schutzgebiete entsprechende Pläne zu entwickeln (S. Caspari, Zentrum für Biodokumentation, Saarland, mündlich).

#### 3.2.3.2 Gebietsmanagement am Beispiel von *Euphydryas aurinia*

##### ***Nutzung und Pflege von E. aurinia-Habitaten – Historische Erfahrungen als Basis für das Management in FFH-Schutzgebieten***

Die Schmetterlingsart *Euphydryas aurinia* besiedelt in Mitteleuropa vorrangig extensiv genutzte Wiesen, Weiden und Brachflächen. Ein Hauptanliegen bei der Entwicklung von Managementstrategien zur Erhaltung geeigneter Habitats für diese Art besteht somit darin, der drohenden Verbuschung und Verfilzung der Lebensräume in Folge natürlicher Sukzessionsprozesse entgegenzuwirken. In diesem Kontext liegen jedoch sehr unterschiedliche Erfahrungen vor, welche Maßnahmen einen optimalen Schutz von *E. aurinia*-Populationen gewährleisten können. Daher soll an dieser Stelle ein kurzer Überblick über die Vor- und Nachteile bestehender sowie ursprünglicher Nutzungs- und Pflegemaßnahmen gegeben werden, um die Komplexität bei der Entwicklung geeigneter Managementpläne für die genannte Schmetterlingsart zu veranschaulichen.

Die **Beweidung** von Nieder- und Zwischenmooren mit Hilfe von Rindern dürfte nach Ansicht einiger Experten besonders im süddeutschen Voralpenland innerhalb der letzten Jahrhunderte günstige Lebensräume für *E. aurinia* geschaffen haben (Anthes & Nunner, 2006, S. 339 f.). Aktuelle Vorkommen auf Rinderweiden sind auch heute noch u.a. aus Böhmen sowie den Allgäuer und Schweizer Alpen bekannt. Dennoch besteht große Unklarheit, inwieweit die ursprünglichen Bewirtschaftungsformen mit der heute praktizierten, meist kleinparzelligen Beweidung vergleichbar sind. So konnte beispielsweise in Tschechien beobachtet werden, dass auch extensive Weidehaltung mit Rindern negativen Einfluss auf Populationen von *E. aurinia* ausüben kann (Hula et al., 2004, S. 239 f.). Ähnliche Beispiele sowohl negativer wie positiver Auswirkungen lassen sich auch für die Beweidung von Trockenhabitats der erwähnten Schmetterlingsart mit Hilfe von Schafen finden (Anthes & Nunner, 2006, S. 340 f.). Generalisierte Empfehlungen bzgl. der Pflege von *E. aurinia*-Lebensräumen mit Hilfe von Weidehaltung können somit kaum getroffen werden.

Eine weitere Möglichkeit, Wiesenstrukturen langfristig offen zu halten, ist die regelmäßige **Mahd** der entsprechenden Flächen. Auch solche Maßnahmen werden seit vielen Jahrzehnten sowohl auf trockenen wie feuchten Standorten durchgeführt, um beispielsweise Heu oder Einstreu für die Viehhaltung zu gewinnen. Eine in diesem Zusammenhang weit verbreitete Bewirtschaftungsform auf Feuchtstandorten ist die Streuwiesennutzung, die sehr gute Bedingungen für das langfristige Überleben von *E. aurinia*-Populationen bieten kann. So befinden sich einige der individuenstärksten Vorkommen der genannten Schmetterlingsart in Süddeutschland, der Schweiz und Österreich auf Flächen, die auf diese Weise genutzt werden (Anthes & Nunner, 2006, S. 341).

Beispiele für stabile Habitate auf Trockenstandorten, die mit Hilfe von regelmäßiger Mahd gepflegt werden, finden sich hingegen im Saarland (Ulrich, 2003). Die meisten der hier besiedelten Lebensräume umfassen Halbtrockenrasen, die zur Erhaltung der Pflanzenvielfalt in der Regel 1-2 mal jährlich gemäht werden.

Die Mahd von Wiesenstrukturen verursacht jedoch unabhängig vom Standorttyp immer auch negative Effekte, da hierbei ein mehr oder weniger großer Anteil der Larvalgespinste aufgerissen und somit zerstört wird. Der durch solche Ereignisse verursachte Schaden kann zwar zum Teil kompensiert werden, falls die überlebenden Raupen in der Lage sind, kleinere Ersatzgespinste für die Überwinterung anzulegen. Dennoch hat gerade die Wahl der Schnitthöhe bzw. der verwendeten Maschinen (Kreisel- oder Balkenmäher) mitunter große Bedeutung für die Mortalitätsrate der Raupen (vgl. Ulrich, 2006, S.6 ff.). Eine Schwierigkeit bei der Festlegung von Managementplänen liegt daher in der Abwägung zwischen kurzfristigen und langfristigen Erhaltungszielen. So kann beispielsweise bei einer hoch gewählten Schnitthöhe (>15 cm) davon ausgegangen werden, dass ein Großteil der Raupengespinste die Mahdereignisse unbeschadet übersteht, so dass gerade kleine bzw. individuen schwache Populationen nicht zusätzlich gefährdet werden. Diese Maßnahmen können jedoch (über mehrere Jahre fortgeführt) eine zunehmende Verfilzung der niedrigen Vegetationsbereiche und somit eine starke Abnahme der Anzahl und Wuchsentensität der Raupenfutterpflanzen bedingen. Auf der anderen Seite gewährleistet eine niedrige Schnitthöhe zwar eine regelmäßige "Durchlüftung" der bodennahen Vegetation und verbessert so die Verjüngung beispielsweise von *Succisa pratensis* und *Scabiosa columbaria* (wichtigste Raupenfutterpflanzen in Mitteleuropa), allerdings sind hierbei viele der Gespinste von den Mahdmaßnahmen betroffen. Die Auswahl geeigneter Mahdmethoden kann daher meist nur aufgrund von einzelfallbezogenen Entscheidungen getroffen werden.

#### *Fazit*

Die oben aufgeführten Beispiele zeigen, dass sowohl die Beweidung mit Rindern oder Schafen als auch Mahdmaßnahmen in bestimmten Fällen geeignete Methoden darstellen können, um langfristig günstige Habitate für *E. aurinia* zu erhalten. Die unterschiedlichen Erfahrungswerte innerhalb Europas machen jedoch deutlich, dass generalisierte Empfehlungen von Pflegemaßnahmen in der Regel nicht möglich sind. So sollten Art, Umfang und Zeitpunkt der eingesetzten Methoden immer im Kontext mit den regionalen Gegebenheiten sowie dem Erhaltungszustand der jeweiligen Population betrachtet werden. Erschwerend kommt hinzu, dass die regelmäßige Pflege zwar einerseits essentiell für die langfristige Erhaltung offener Wiesenstrukturen ist, andererseits jedoch sowohl auf Feucht- wie auf Trockenstandorten Fälle bekannt sind, in denen die Raupengespinstdichte auf randlichen Brachflächen am höchsten lag (Ulrich, 2003, S.179 f.; Anthes & Nunner, 2006, S. 345). Solche, jahrweise aus der Nutzung genommene Bereiche scheinen also ebenfalls von großer Bedeutung für die Vorkommen von *E. aurinia* zu sein. Es empfiehlt sich daher, innerhalb entsprechender Habitate Flächenmosaiken mit unterschiedlicher Nutzung zu schaffen, die auf Grund ihrer raum-zeitlichen Dynamik den ökologischen Bedürfnissen der Art am besten gerecht werden (Anthes & Nunner, 2006, S. 346).

#### ***Problematiken bei der Entwicklung und Umsetzung von Managementplänen für Euphydryas aurinia***

Bereits im vorangegangenen Text wurde deutlich, dass die Entwicklung von Managementplänen für *Euphydryas aurinia* aufgrund der mangelnden Generalisierbarkeit von Pflegemaßnahmen in den jeweils besiedelten Habitaten sehr komplex sein kann. Neben diesen, auf populationspezifischen Faktoren beruhenden Problemen können jedoch auch weitere Schwierigkeiten in der Maßnahmenplanung auftreten, die besonders die Wechselwirkung mit anderen Schutzgütern der FFH-RL betreffen.

#### *Naturschutzfachliche Zielkonflikte*

Die Ausführungen in Kapitel 3.2.1.2 zeigen, dass *E. aurinia* zumindest im Saarland und in Bayern generell zusammen mit anderen geschützten Arten des Anhangs II bzw. Lebensraumtypen des Anhangs I FFH-RL auftritt. Je höher jedoch die Anzahl der Schutzgüter innerhalb eines Gebietes liegt, desto größer wird auch die Wahrscheinlichkeit für naturschutzfachliche Zielkonflikte (vgl. Ellwanger et al., 2006, S. 20). So können Maßnahmen zum Schutz eines Lebensraumtyps mit denen bestimmter Tier- und Pflanzenarten konkurrieren. In diesem Zusammenhang wirkt sich beispielsweise das oben erwähnte, für *E. aurinia* bedeutsame Brachestadium von Trockenrasen eher negativ auf den

Erhaltungszustand vieler Orchideenarten des Lebensraumtyps 6212 (Subtyp des LRT 6210) aus, da diese wiederum anfällig gegenüber Verfilzungseffekten sind. Ebenso treten Probleme auf, wenn sich die Schutzanforderungen einzelner Arten entgegenstehen. Im Saarland besiedelt *E. aurinia* beispielsweise mitunter die gleichen Gebiete wie der Ameisen-Bläuling *Maculinea arion* (Art des Anhangs IV FFH-RL) (Ulrich, 2006). Der letzt genannten Art können Mahdereignisse im Juli und August schaden (Ulrich, 2006, S. 8), wohingegen diese Monate häufig als Zeitpunkte für Pflegemaßnahmen in *E. aurinia*-Habitaten vorgeschlagen werden (z.B. LUA, 2009). In Gebieten mit Vorkommen beider Arten ist also eine gezielte Abwägung der Managementplanung erforderlich. Und nicht zuletzt sind auch Interessenkonflikte denkbar, falls geschützte Lebensraumtypen in Folge natürlicher Sukzession ineinander übergehen können. So würden sich viele der in Deutschland von *E. aurinia* besiedelten Kalk-Trockenrasen ohne weitere menschliche Eingriffe in Wald-Lebensraumtypen des Anhangs I FFH-RL umformen (vgl. Ellwanger et al. 2006, S. 20). Die hier aufgeführten Konfliktpotentiale müssen daher bereits in der Formulierung der Erhaltungs- und Entwicklungsziele eines Schutzgebietes berücksichtigt werden.

#### *Fazit*

Die Entwicklung von Pflegemaßnahmen zur Erhaltung von *Euphydryas aurinia*-Habitaten erfordert in vielen Fällen eine Abstimmung mit den Erhaltungszielen anderer Schutzgüter der FFH-RL, die in den betreffenden Gebieten vorkommen. Auch hier wird also die Notwendigkeit einzelgebietsbezogener Entscheidungen deutlich, die optimale Kompromisslösungen innerhalb der jeweiligen Managementplanung finden müssen. In diesem Zusammenhang ist beispielsweise denkbar, bestimmte Arten bzw. Lebensraumtypen in Teilbereichen unterschiedlich zu fördern, um in der Gesamtheit dennoch einen günstigen Erhaltungszustand aller Schutzgüter eines Gebietes zu gewährleisten. Auch die Berücksichtigung der Pflegemaßnahmen in benachbarten Schutzgebieten erscheint hierbei sinnvoll. Allerdings sollte darauf geachtet werden, die wachsende Komplexität gerade in großen Schutzgebieten in überschaubarem Rahmen zu halten, da sich nur bei effizientem Zeit- und Kostenaufwand die jeweiligen Pflegemaßnahmen sinnvoll umsetzen lassen (vgl. Ulrich, 2003, S.181)

Die oben aufgeführten Probleme machen deutlich, vor welchen Herausforderungen die Entwicklung von gebietsspezifischen Managementplänen stehen kann. Daher soll an dieser Stelle exemplarisch das Pflegekonzept eines FFH-Schutzgebiets mit Vorkommen von *E. aurinia* vorgestellt werden, um zu dokumentieren, wie aktuell mit den erwähnten Schwierigkeiten umgegangen wird.

**Management in der Praxis - Maßnahmen zur Erhaltung von *Euphydryas aurinia* im FFH-Schutzgebiet „Muschelkalkgebiet bei Gersheim und Blieskastel“**

Das FFH-Schutzgebiet 6809-302 („Muschelkalkgebiet bei Gersheim und Blieskastel“) ist Teil des Naturschutzgebietes „Südlicher Bliesgau/ Auf der Lohe“ und besitzt aufgrund seiner Größe (ca. 1640 ha) herausragende Bedeutung u.a. für die Erhaltung orchideenreicher Kalk-Halbtrockenrasen im Saarland (Ministerium für Umwelt des Saarlandes, 2006, S. 46). Neben weiteren Schutzgütern der FFH-Richtlinie finden sich auf diesen Flächen auch Populationen von *Euphydryas aurinia*. Daher sollen an dieser Stelle für einen Teilbereich des genannten FFH-Schutzgebietes die aktuellen Pflege- und Bewirtschaftungsmaßnahmen vor dem Hintergrund der Bewahrung der *E. aurinia*-Vorkommen diskutiert werden.

*Hintergrundinformationen*

Im Folgenden wird auf Schutzgebietsflächen Bezug genommen, die sich im Besitz der Gemeinde Mandelbachtal befinden (siehe Abb. 3.2). Die Flächen waren bisher an einen Landwirt verpachtet, der nach Ablauf des alten Pachtvertrages auch weiterhin die Bewirtschaftungsrechte erhalten soll. Daher wird aktuell durch das saarländische Landesamt für Umwelt- und Arbeitsschutz (LUA) ein neuer Bewirtschaftungsvertrag erarbeitet (N. Gepp, LUA, mündlich).

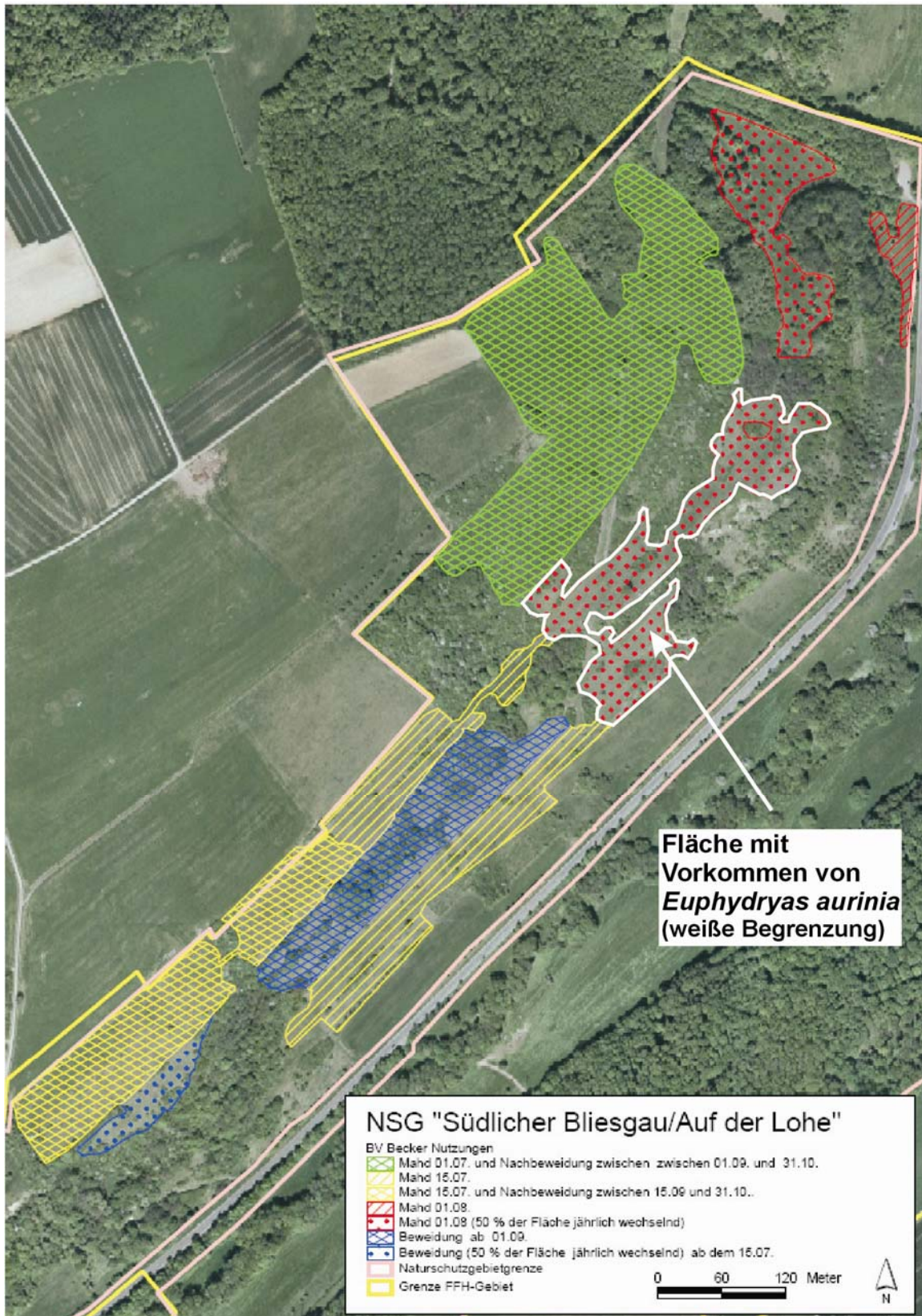
Knapp zwei Drittel der Freiflächen beherbergen den Lebensraumtyp 6212 (Subtyp des LRT 6210; Halbtrockenrasen auf Kalk mit besonderen Beständen von bemerkenswerten Orchideen), ein weiteres Drittel den Lebensraumtyp 6510 (Magere Flachland-Mähwiesen) (LUA, 2009, S. 1). *Euphydryas aurinia* konnte im Zuge der Erstellung von Pflege- und Entwicklungsmaßnahmen im Jahre 2002 auf einer Fläche nachgewiesen werden (Abb. 3.2).

*Bisherige Nutzung*

Der Pächter (Landwirt mit Pferdehaltung) nutzte einen Großteil der Flächen bisher extensiv zur Gewinnung von Schnittgras, wobei auf Düngung verzichtet wurde. Gelegentlich wurden abgemähte Bereiche im Anschluss mit Pferden nachbeweidet (LUA, 2009, S. 2). Besonders steile Flächen wurden hingegen nicht bewirtschaftet und weisen daher aktuell einen hohen Verbuschungsgrad auf. Detaillierte Vorgaben über Mahd- oder Beweidungstermine lagen nicht vor (vgl. Verordnung<sup>11</sup> über das Naturschutzgebiet „Südlicher Bliesgau/ Auf der Lohe“).

---

<sup>11</sup> Verordnung über das Naturschutzgebiet Südlicher Bliesgau/ Auf der Lohe v. 26.03.2004; zuletzt geändert durch die Verordnung v. 30.03.2007 (Amtsbl. des Saarlandes, 2004, S. 874).



**Abbildung 3.2:** Luftbildkarte eines Teilbereichs des FFH-Schutzgebietes 6809-302 („Muschelkalkgebiet bei Gersheim und Blieskastel“/ Teil des Naturschutzgebietes „Südlicher Bliesgau/ Auf der Lohe“) mit Angaben zur Flächennutzung im Zuge des künftigen Bewirtschaftungsvertrages. Quelle: LUA; leicht abgeändert.

#### *Erhaltungs- und Entwicklungsziele*

Für die erwähnten FFH-Schutzgebietsflächen wurden folgende Erhaltungs- und Entwicklungsziele formuliert (Quelle: LUA, 2009):

- 1) Erhalt bzw. Wiederherstellung weitgehend gehölzfreier, nährstoffarmer Kalk-Halbtrockenrasen mit ihren charakteristischen Pflanzen- und Tierarten:
  - \* Erhaltung strukturbildender Elemente wie Gehölzgruppen, Hecken, Säume und Waldrandzonen zur Wahrung der Biotopverbundfunktion und als Habitatelemente charakteristischer Artengemeinschaften (Leitart: Goldener Scheckenfalter)
  - \* Sicherung bzw. Wiederherstellung (soweit möglich) bestandsprägender, regionaltypischer, traditioneller Nutzungsformen
  
- 2) Erhalt und Förderung der mageren Flachland-Mähwiesen
  - \* Sicherung der bestandserhaltenden und biotopprägenden Bewirtschaftung. Schutz vor Intensivierung der Grünlandwirtschaft
  - \* Erhalt der gehölzfreien bzw. weitgehend gehölzfreien Bestände
  - \* Sicherung der spezifischen Habitatelemente für charakteristische Tier- und Pflanzenarten (Leitart z. B. der Große Feuerfalter)
  
- 3) Erhalt und Förderung der Population des Goldenen Scheckenfalters:
  - \* Sicherung einer bestandserhaltenden Nutzung bzw. Pflege von Habitaten des Goldenen Scheckenfalters
  - \* Sicherung großer Populationen des Goldenen Scheckenfalters als Wiederbesiedlungsquellen für benachbarte geeignete Habitate
  - \* Erhalt des Habitatverbunds von kleinen, individuenarmen Populationen des Goldenen Scheckenfalters innerhalb einer Metapopulation bzw. innerhalb von Biotopkomplexen; Sicherung von Vernetzungsstrukturen

#### *Zukünftige Nutzung*

Um die genannten Ziele zu verwirklichen wird künftig angestrebt, die einzelnen Schutzgebietsflächen in jeweils unterschiedlichen Zeitintervallen bzw. Nutzungsintensitäten zu bewirtschaften (LUA, 2009, S. 4 ff.; Details siehe Abb. 3.2). Dies soll der Erhaltung verschiedenartiger Landschaftselemente dienen und damit die strukturelle Vielfalt der vorhandenen Habitate fördern. Zudem werden durch die zeitversetzte Nutzung Ausweichmöglichkeiten für die von den Bewirtschaftungsmaßnahmen betroffenen Organismen geschaffen.

Auf der aktuell von *Euphydryas aurinia* besiedelten Fläche (siehe Abb. 3.2) soll die Mahd nach dem 1. August und lediglich auf 50% des Gebietes erfolgen. Diese Anforderungen entsprechen somit bereits den Vorgaben, die im Entwurf einer künftigen Verordnung<sup>12</sup> über die Natura 2000-Schutzgebiete im Saarland bei Auftreten der genannten Schmetterlingsart vorgesehen sind (nach § 6 Abs. 3). Ferner soll die genannte Fläche weder nachbeweidet noch gedüngt werden.

Des Weiteren ist in Planung, die bisher unbewirtschafteten Steillagen ökologisch aufzuwerten. Hierfür sind Erstpflegemaßnahmen (Entbuschung) durch den Zweckverband „Saar-Blies-Gau/ Auf der Lohe“ sowie eine anschließende Nachbeweidung vorgesehen (LUA, 2009, S. 2). Dies soll dazu beitragen, zusätzliche Freiflächen zu schaffen und die Kohärenz der bestehenden Teilgebiete zu fördern.

#### *Fazit*

Der hier vorgestellte Managementplan zeigt, dass durch die variable Gestaltung von Bewirtschaftungsarten und -zeitpunkten Lösungen gefunden werden können, um alle auftretenden Schutzgüter eines FFH-Schutzgebietes gleichermaßen zu berücksichtigen. So sind die Maßnahmen auf der aktuell von *Euphydryas aurinia* besiedelten Fläche optimal auf die Bedürfnisse der genannten Schmetterlingsart abgestimmt, während in anderen Bereichen der Erhalt weiterer Schutzgüter (z.B. seltener Orchideenbestände) im Vordergrund steht (vgl. LUA, 2009, S. 2). Der vorliegende Managementplan stellt somit eine geeignete Möglichkeit dar, die angestrebten Erhaltungs- und Entwicklungsziele in ihrer Gesamtheit zu verwirklichen.

Dem gegenüber veranschaulicht das genannte Beispiel allerdings auch die hohe Komplexität, die mit der Planung von Managementmaßnahmen verbunden ist. So erforderte bereits die Berücksichtigung von nur drei Schutzgütern (2 Lebensraumtypen des Anhangs I FFH-RL, 1 Art des Anhangs II FFH-RL) die Ausarbeitung verschiedener Mahd- und Beweidungstermine auf einer sehr begrenzten Fläche. Dies zeigt, dass nur durch gute Kenntnisse der örtlichen Gegebenheiten sowie der jeweiligen ökologischen Ansprüche der Schutzgüter eine sinnvolle Abstimmung der nötigen Maßnahmen erfolgen kann. Ebenso muss auf Seiten der betroffenen Landwirte die Bereitschaft bestehen, die geplanten Maßnahmen korrekt umzusetzen, auch wenn diese nicht immer einer optimalen Landnutzung entsprechen. Gerade bei kleinstrukturierten, artenreichen Schutzgebieten mit mehreren Bewirtschaftern dürfte daher die Entwicklung gebietsbezogener Managementpläne mit großem Aufwand verbunden sein und ein hohes Maß an Kompromissbereitschaft erfordern.

---

<sup>12</sup> Die entsprechende Verordnung wird derzeit vom Ministerium für Umwelt des Saarlandes erarbeitet. Stand des Entwurfs: 20.04.09.

### **3.3 Zusammenfassung und Ausblick**

Die Fauna-Flora-Habitat-Richtlinie bietet auf Grund ihrer internationalen Ausrichtung die einmalige Gelegenheit, einen Großteil der biologischen Vielfalt in Europa zu erhalten und damit für nachfolgende Generationen zu sichern. So wurden bis Juni 2008 insgesamt mehr als 21.000 FFH-Schutzgebiete gemeldet, die mit einer Ausdehnung von ca. 568.000 km<sup>2</sup> nahezu 13,5 % der terrestrischen Fläche der EU umfassen (vgl. Special Protection Areas<sup>13</sup>). Ebenso fallen mehr als 230 unterschiedliche Lebensraumtypen (Anhang I) und mehr als 1000 Tier- und Pflanzenarten (Anhänge II, IV und V) unter den Schutz der genannten Richtlinie. Die FFH-RL stellt somit in Kombination mit den Regelungen der RL 79/409/EWG das derzeit effektivste und umfangreichste Instrument des internationalen Naturschutzes zur Erhaltung der europäischen Biodiversität dar.

Dennoch zeigen die oben aufgeführten Beispiele zum Schutzverfahren der Schmetterlingsart *Euphydryas aurinia* in Deutschland, dass die Umsetzung der FFH-RL und die Verwirklichung der Richtlinienziele nach Art. 2 FFH-RL bereits auf nationaler Ebene mit vielen Problemen verbunden sein können. Angesprochen wurde in diesem Zusammenhang beispielsweise die noch verbesserungsfähige Abstimmung der Bundesländer bzgl. der Etablierung von Monitoringstrategien nach Art. 11 FFH-RL (Kapitel 3.2.2.2). Das Fehlen standardisierter Erfassungsmethoden und ökologisch abgestimmter Schwellenwerte zur Beurteilung des Erhaltungszustandes der deutschen *E. aurinia*-Populationen birgt daher die Gefahr in sich, die augenblickliche Gefährdungssituation dieser Art verzerrt darzustellen. Ebenso wurde in Kapitel 3.2.1.2 darauf hingewiesen, dass in vielen Fällen wohl erst in naher Zukunft abgeschätzt werden kann, ob die bisher ausgewiesenen Natura 2000-Gebiete tatsächlich genügend Kapazitäten bieten, um auch langfristig das Überleben der aktuellen Vorkommen von *E. aurinia* zu sichern. Und nicht zuletzt muss auch bei den noch größtenteils zu entwickelnden Managementplänen für die von *E. aurinia* besiedelten Schutzgebiete mit einer Reihe von Schwierigkeiten gerechnet werden, die sich aufgrund der ökologischen Variabilität der Art oder aufgrund naturschutzfachlicher Zielkonflikte ergeben können (Kapitel 3.2.3.2). Die Betrachtung des derzeitigen Schutzverfahrens der deutschen *E. aurinia*-Vorkommen im Zuge der FFH-RL zeigt also, dass in einigen Bereichen noch Handlungsbedarf besteht. Aus diesem Grund sollen im Folgenden Möglichkeiten diskutiert werden, wie den oben genannten Problemen begegnet werden kann.

---

<sup>13</sup> einzusehen unter

[http://ec.europa.eu/environment/nature/natura2000/barometer/index\\_en.htm](http://ec.europa.eu/environment/nature/natura2000/barometer/index_en.htm)

#### 1. Förderung der Grundlagenforschung

Nach Meinung vieler Experten bedarf es trotz der umfangreichen Studien, die in den letzten Jahren an *Euphydryas aurinia* in Mitteleuropa durchgeführt wurden, in vielen Fällen noch weiterer Grundlagenforschung. So bemerken Anthes & Nunner (2006, S. 347) „wesentliche Defizite im Verständnis von Populationsdynamik sowie Imaginal- und Larvalhabitaten auf Trockenstandorten“, sowie „[unbefriedigenden] Kenntnisstand zur Larvalökologie der Vorkommen im Alpenraum“. Auch Ulrich (2003, S. 183) erwähnt, dass noch zu wenig über die Biologie und die „regionalen Eigenheiten“ dieser Schmetterlingsart bekannt ist. Ebenso werden sich einige grundlegende Fragen, beispielsweise nach dem tatsächlichen Flächenbedarf und der Habitatkohärenz innerhalb bestehender Metapopulationen, sowie den optimalen Pflegemaßnahmen in den einzelnen FFH-Schutzgebieten nur durch weitere und regional ausgerichtete Forschungsansätze klären lassen. Gerade bei einer ökologisch so komplexen Art wie *E. aurinia* kommt daher der Förderung wissenschaftlicher Arbeiten, wie sie bereits in Art. 18 FFH-RL angemahnt werden, besondere Bedeutung zu. Dies könnte in vielen Fällen einen wichtigen Beitrag zur Optimierung der bisherigen Schutzbemühungen liefern, auch wenn die Notwendigkeit solcher Vorhaben im Zuge der Kostenminimierung oftmals als eher gering erachtet wird.

#### 2. Verbesserung der innerstaatlichen und internationalen Koordination

Die Bildung der Bund/Länderarbeitsgemeinschaft LANA sowie zahlreicher Bund/Länderarbeitsgruppen (BLAG „Arten“ etc.) ermöglicht bereits heute einen regelmäßigen und fachspezifischen Expertenaustausch über die innerstaatlichen Grenzen Deutschlands hinweg. Allerdings zeigen Beispiele wie die variable und somit problematische Handhabung der Monitoringvorgaben für *Euphydryas aurinia* in den einzelnen Bundesländern, dass hier noch Nachbesserungen anzuraten sind. Ziel sollte deshalb sein, die derzeit auf Länderebene ergriffenen Maßnahmen zur Umsetzung der FFH-RL möglichst einheitlich zu koordinieren und so eine sinnvollere Operationalisierung auf nationaler Ebene zu erreichen. In diesem Zusammenhang ist also weniger die Beachtung politischer Grenzen als vielmehr die Berücksichtigung der areal- und biogeographischen Zugehörigkeiten der einzelnen *E. aurinia*-Vorkommen anzustreben. Dies sollte auch in der Zusammenarbeit mit benachbarten Mitgliedstaaten beachtet werden. Erste Bemühungen, die in diese Richtung zielen, liegen bereits vor (vgl. Sachteleben & Behrens, 2008).

#### 3. Flexibilität der Schutzmaßnahmen

Und nicht zuletzt bleibt auch darauf hinzuweisen, dass neu gewonnene Erkenntnisse nach der Diskussion in den jeweiligen Fachgruppen zügig in die aktuellen Schutzkonzepte eingebunden werden müssen. Hierfür gilt es, einerseits die Flexibilität der

Schutzmaßnahmen zu erhalten und andererseits die oftmals langwierigen Prozesse der Entscheidungsfindung zu optimieren. So wird sich gerade vor dem Hintergrund der aktuellen Klimaveränderung in Zukunft kaum vermeiden lassen, zeitnah Anpassungen beispielsweise bzgl. der Schutzgebietsgrenzen oder der Pflegemaßnahmen vorzunehmen. Für *Euphydryas aurinia* könnte dies u.a. bedeuten, südexponierte Trockenhabitats stärker mit feuchteren Habitats zu vernetzen, um im Falle einer Abnahme der Raupenfutterpflanzen in den ursprünglichen Gebieten dennoch ein Überleben der Population zu sichern. Hier werden also flexible und konsequente Kompromisslösungen von großer Bedeutung sein, die die sich verändernden Bedingungen berücksichtigen.

Zusammenfassend lässt sich also festhalten, dass die Umsetzung der FFH-RL sowohl national wie international eine enorme Herausforderung für die europäischen Mitgliedstaaten darstellt. Dies liegt u.a. an der hohen Anzahl der zu berücksichtigenden Schutzgüter sowie der komplexen Interaktion der vielen beteiligten Länder. Dennoch konnten durch die Verabschiedung dieser Richtlinie bereits erste und viel versprechende Erfolge im europäischen Biodiversitätsschutz erzielt werden (vgl. Mehtälä & Vuorisalo, 2007). Die in dieser Arbeit aufgeführten Problematiken sollen daher nicht als generelle Kritik, sondern vielmehr als Anreiz aufgefasst werden, mit Hilfe weiterer und gezielter Forschungsansätze Verbesserungsvorschläge für das Schutzverfahren von *E. aurinia* und anderer Schutzgüter der FFH-RL zu entwickeln.

#### **4. Schlussbetrachtung**

Die vorliegende Arbeit zeigt am Beispiel der Schmetterlingsart *Euphydryas aurinia*, in welchen Bereichen Stärken und Schwächen des aktuellen Schutzkonzeptes der FFH-Richtlinie liegen und wie bestehenden Problemen künftig begegnet werden kann. Des Weiteren werden neue Erkenntnisse bzgl. der Ökologie und Genetik der genannten Art in Europa präsentiert.

Im ersten Teil der Arbeit wurde auf die Problematik hingewiesen, dass bislang kaum objektive Bewertungskriterien bestehen, die eine Prioritätensetzung bei der Auswahl schützenswerter Vorkommen von Tier- und Pflanzenarten der FFH-RL ermöglichen. Mit Hilfe von Fang-Markierung-Wiederauffangstudien und populationsgenetischen Untersuchungen an verschiedenen Subspezies von *E. aurinia* konnte jedoch gezeigt werden, dass sich durch Anwendung der Konzepte von ESUs und MUs wichtige Diversitätszentren einer Art auf regionaler und überregionaler Ebene ermitteln lassen. Eine Berücksichtigung der beiden genannten Konzepte im Rahmen der FFH-RL würde somit die Möglichkeit bieten, Abwägungsentscheidungen zu vereinfachen und die Schutzbemühungen stärker auf essentielle Vorkommen von Schutzgütern zu fokussieren. Auf diese Weise ließe sich der augenblicklich hohe Zeit- und Kostenaufwand für Schutzmaßnahmen reduzieren ohne die angestrebten Erhaltungsziele der FFH-RL in ihrer Gesamtheit zu gefährden.

Ferner lieferten die Analysen zur Überprüfung von ESUs und MUs bei *E. aurinia* wichtiges Grundlagenwissen bzgl. ökologischer Adaptationen und genetischer Differenzierungen der Art in Europa. So wurden beispielsweise Unterschiede in der Demographie und dem Dispersionsverhalten verschiedener Subspezies von *E. aurinia* dokumentiert. Diese Daten können einen zentralen Beitrag dazu liefern, Erhaltungsmaßnahmen künftig gezielter nach den regionalen ökologischen Anforderungen der Art auszurichten. Des Weiteren gaben die genetischen Untersuchungen Einblicke in die Phylogeographie von *E. aurinia* in Europa und machten deutlich, dass die aktuelle Taxonomie der genannten Art einer Überarbeitung bedarf.

Die auf den Konzepten von ESUs und MUs beruhenden Untersuchungen liefern somit eine ganze Reihe wichtiger Informationen, die nicht nur die Effizienz von Schutzbemühungen im Zuge der FFH-RL verbessern sondern auch das generelle Verständnis für die Ökologie und Genetik einer Art fördern können. Aus diesem Grund erscheint es empfehlenswert, die beiden genannten Konzepte künftig auch bei anderen Tier- und Pflanzenarten der FFH-RL zu berücksichtigen.

Im zweiten Teil der Arbeit wurde hingegen das gegenwärtige Schutzverfahren für deutsche Vorkommen von *E. aurinia* im Rahmen der FFH-RL exemplarisch erfasst. Besondere Beachtung fanden hierbei die Schutzgebietsauswahl, das Monitoring nach Art. 11 FFH-RL sowie das Gebietsmanagement nach Art. 6 FFH-RL. In diesem Kontext wurden Problematiken angesprochen, die sich beispielsweise aufgrund der ökologischen Variabilität der erwähnten Schmetterlingsart bei der Entwicklung von Managementplänen ergeben bzw. die aufgrund von Abstimmungsschwierigkeiten zwischen den einzelnen Bundesländern (z.B. bei den Monitoring-Vorgaben) bestehen. Ebenso lässt sich bei derzeitigem Wissensstand nur schwer abschätzen, inwieweit die aktuell ausgewiesenen Schutzgebiete tatsächlich ausreichen, um ein langfristiges Überleben der *E. aurinia*-Populationen in Deutschland zu sichern. Daher erscheint es sinnvoll, die Grundlagenforschung stärker voranzutreiben und so das Verständnis für die komplexe Ökologie von *E. aurinia* weiter zu fördern. Ferner wäre eine Verbesserung des Expertenaustauschs auf Bundesebene anzuraten, um die getroffenen Maßnahmen künftig optimal aufeinander abzustimmen.

Insgesamt betrachtet schafft die vorliegende Arbeit also wichtiges Basiswissen, wie einerseits das aktuelle Schutzverfahren für *E. aurinia* in Deutschland im Zuge der FFH-RL verbessert und andererseits die Effizienz der Schutzbemühungen für die genannte Art in ihrem gesamteuropäischen Verbreitungsgebiet gefördert werden kann. Die hier gewonnenen Erkenntnisse bleiben jedoch nicht alleine auf *E. aurinia* beschränkt, sondern lassen sich zumindest teilweise auch auf andere Spezies der FFH-RL übertragen. Dies gilt in besonderem Maße für solche Arten, die eine ähnlich variable Ökologie aufweisen wie die genannte Schmetterlingsart und daher nur schwer in einheitlichen Schutzbestimmungen erfasst werden können. Hier können die bei *E. aurinia* erwähnten Problematiken Wege aufzeigen, wie sich unterschiedliche ökologische Ansprüche in verschiedenen Populationen einer Art durch eine differenzierende Herangehensweise bei der Etablierung von Schutzmaßnahmen berücksichtigen lassen. Ebenso ist denkbar, dass die angesprochenen Schwierigkeiten bei der einheitlichen Koordinierung von Schutzstrategien in Deutschland auch weitere Schutzgüter der FFH-RL betreffen. Die vorliegende Arbeit kann daher auch Anreize schaffen, die aktuellen Schutzkonzepte anderer Arten neu zu überdenken und nach Wegen für eine Optimierung der jeweiligen Schutzbemühungen zu suchen. Denn nur eine beständige Weiterentwicklung der Schutzmaßnahmen nach neuesten Erkenntnissen aus Forschung und Technik wird langfristig die Biodiversität in Europa sichern und somit das Hauptanliegen der FFH-RL verwirklichen können.

## **5. Danksagung**

An dieser Stelle möchte ich mich ganz herzlich bei allen Personen bedanken, die mir während der Erstellung der vorliegenden Dissertation mit Rat und Tat zur Hilfe standen.

Zuallererst danke ich natürlich Prof. Dr. Thomas Schmitt und Prof. Dr. Reinhard Hendl für die freundliche Betreuung der Arbeit, das stets offene Ohr und die vielen hilfreichen Kommentare und Anregungen. Besonders das unermüdliche Engagement von Prof. Dr. Thomas Schmitt, seine Geduld bei der Einarbeitung in die Elektrophorese-Technik, seine Unterstützung bei der Sammlung von Probenmaterial (Slowenien/Italien/Deutschland) und seine schon legendäre Fähigkeit für schnelles Korrekturlesen ermöglichten erst eine zeitnahe Fertigstellung der vorliegenden Arbeit – VIELEN DANK!

Ebenso danke ich zahlreichen weiteren Wissenschaftlern für ihre Hilfe bei der Beantragung von Sammlungsgenehmigungen, ihre Unterstützung in der Feldarbeit, die Überlassung von Probenmaterial bzw. nützliche Kommentare zu statistischen Auswertungsmethoden (namentlich sind dies: Prof. Dr. Martin Konvicka, České Budějovice, CZ; Dr. Marie Zimmermann, Tours, FR; Dr. Gabriel Néve, Marseille, FR; Prof. Dr. Toomas Tamaru, Tartu, EE; Dr. Anna Lundhagen, Uppsala, SW; Dr. Patrick Gros, Salzburg, AT; Dr. Steffen Caspari, Schiffweiler, DE; Dr. Constantí Stefanescu, Barcelona, ES; Prof. Dr. László Rákosy, Cluj-Napoca, RO; Dr. Hartmut Kretschmer, Neuenhagen, DE; Dr. Stanislav Gomboc, Lubljana, SI; Dr. Patricia Garcia-Pereira, Lissabon, PT; Prof. Dr. Miguel Munguira, Madrid, ES; Prof. Dr. Zoltán Varga, Debrecen, HU).

Ferner danke ich den Herren Dr. Steffen Caspari (Schiffweiler, DE), Rainer Ulrich (Wiesbach, DE) und Dr. Nils Gepp (Saarbrücken, DE) für hilfreiche Gespräche und Hintergrundinformationen zur Umsetzung der FFH-RL im Saarland.

Als Stipendiat im Graduiertenkolleg „Verbesserung von Normsetzung und Normanwendung im integrierten Umweltschutz durch rechts- und naturwissenschaftliche Kooperation“ (Nr.1319) erhielt ich außerdem umfangreiche finanzielle Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft (DFG). Vielen Dank hierfür!

Und nicht zu letzt danke ich auch meiner Familie sowie meinen Freunden und Arbeitskollegen (besonders Dr. Jan Habel, Gero Kühne und Jessica Hillen) für ihre Geduld, Unterstützung und stets aufmunternden Worte während der letzten drei Jahre.

## **6. Referenzen**

- Abbitt, R., Scott, J. & D. Wilcove, 2000. The geography of vulnerability: incorporating species geography and human development patterns into conservation planning. *Biological Conservation*, 96: 169–175.
- Allendorf, F.W. & G. Luikart, 2007. Conservation and the genetics of populations. Blackwell Publishing. 642 S.
- Anthes, N. & A. Nunner, 2006. Populationsökologische Grundlagen für das Management des Goldenen Scheckenfalters, *Euphydryas aurinia*, in Mitteleuropa. 68: 323-352 – In: Fartmann, T. & G. Hermann (Hrsg.), 2006: Larvalökologie von Tagfaltern und Widderchen in Mitteleuropa. Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde. Heft 68 (3/4).
- Anthes, N., Fartmann, T. & G. Hermann, 2003a. Wie lässt sich der Rückgang des Goldenen Scheckenfalters (*Euphydryas aurinia*) in Mitteleuropa stoppen? Erkenntnisse aus populationsökologischen Studien in voralpinen Niedermoorgebieten und der Arealentwicklung in Deutschland. *Naturschutz und Landschaftsplanung*, 35: 279-287.
- Anthes, N., Fartmann, T., Hermann, G. & G. Kaule, 2003b. Combining larval habitat quality and metapopulation structure - the key for successful management of pre-alpine *Euphydryas aurinia* colonies. *Journal of Insect Conservation*, 7: 175-185.
- Asher, J., Warren, M., Fox, R., Harding, P., Jeffcoate, G. & S. Jeffcoate, 2001. The millenium atlas of butterflies in Britain and Ireland. Oxford University Press. 456 S.
- Avise, J.C., 2004. Molecular markers, natural history, and evolution. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland, Massachusetts. 541 S.
- Babik, W., Branicki, W., Sandera, M., Litvinchuk, S., Borkin, L.J., Irwin, J.T. & J. Rafinski, 2004. Mitochondrial phylogeography of the moor frog, *Rana arvalis*. *Molecular Ecology*, 13: 1469-1480.
- Baguette, M., 2003. Long distance dispersal and landscape occupancy in a metapopulation of the cranberry fritillary butterfly. *Ecography*, 26: 153-160.

- Baguette, M. & G. Mennechez, 2004. Resource and habitat patches, landscape ecology and metapopulation biology: a consensual viewpoint. *Oikos*, 106: 399-403.
- Baguette, M. & N. Schtickzelle, 2006. Negative relationship between dispersal distance and demography in butterfly metapopulations. *Ecology*, 87: 648-654.
- Baguette, M. & H. van Dyck, 2007. Landscape connectivity and animal behavior: functional grain as a key determinant for dispersal. *Landscape Ecology*, 22: 117-1129.
- Balzer, S., Dieterich, M. & K. Kolk (Bearb.), 2008. Management- und Artenschutzkonzepte bei der Umsetzung der FFH-Richtlinie. *Naturschutz und Biologische Vielfalt* 69. Landwirtschaftsverlag, Münster. 189 S.
- Batschelet, E., 1981. *Circular Statistics in Biology*. Academic Press. 371 S.
- Bauch, B., Gruber, B. & K. Henle, 2008. Natura 2000 aus Sicht der Naturschutzforschung. *Zeitschrift für Europäisches Umwelt- und Planungsrecht*, 4: 175-180.
- Bayerisches Landesamt für Umwelt (LfU), 2009. Natura 2000 in Bayern – Gebietsbezogene Konkretisierungen der Erhaltungsziele. Stand: November 2009.  
Einzusehen unter:  
[http://www.lfu.bayern.de/natur/daten/natura2000\\_erhaltungsziele/index.htm](http://www.lfu.bayern.de/natur/daten/natura2000_erhaltungsziele/index.htm)
- Bayerische Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft (LWF) & Bayerisches Landesamt für Umwelt (LfU), 2008. Erfassung & Bewertung von Arten der FFH-RL in Bayern. Skabiosen-Scheckenfalter, Abbiss-Scheckenfalter, *Euphydryas aurinia*. Einzusehen unter:  
[http://www.regierung.schwaben.bayern.de/Aufgaben/Bereich\\_5/Naturschutz\\_und\\_Landschaftspflege/Ausschreibung/KA\\_LEP\\_Skabiosen\\_Scheckenfalter\\_2008\\_neu.pdf](http://www.regierung.schwaben.bayern.de/Aufgaben/Bereich_5/Naturschutz_und_Landschaftspflege/Ausschreibung/KA_LEP_Skabiosen_Scheckenfalter_2008_neu.pdf)
- Berner, D., Körner, C. & W. Blanckenhorn, 2004. Grasshopper populations across 2000 m of altitude: is there life history adaptation? *Ecography*, 27: 733-740.
- Besold, J., Huck, S. & T. Schmitt, 2008a. Allozyme polymorphisms in the small heath, *Coenonympha pamphilus*: recent ecological selection or old biogeographical signals? *Annales Zoologici Feniici*, 45: 217-228.

- Besold, J., Schmitt, T., Tammaru, T. & A. Cassel-Lundhagen, 2008b. Strong genetic impoverishment from the centre of distribution in southern Europe to peripheral Baltic and isolated Scandinavian populations of the pearly heath butterfly. *Journal of Biogeography*, 35: 2090-2101.
- Blanckenhorn, W., 1997. Altitudinal life history variation in the dung flies *Scathophaga stercoraria* and *Sepsis cynipsea*. *Oecologia*, 109: 342-352.
- Bos, F., Bosveld, M., Groenendijk, D., van Swaay, C. & I. Wynhoff, 2006. De Dagvlinders van Nederlands. *Nederlandse Fauna*, 7. KNNV Publishing. 380 S.
- Britten, H.B., Brussard, P.F., Murphy, D.D. & G.T. Austin, 1994. Colony isolation and isozyme variability of the western seep fritillary, *Speyeria nokomis apacheana* (Nymphalidae), in the western Great Basin. *The Great Basin Naturalist*, 54: 97–105.
- Britten, H.B., Brussard, P.F., Murphy, D.D. & P.R. Ehrlich, 1995. A test for isolation-by-distance in Central Rocky Mountain and Great Basin populations of Edith's checkerspot butterfly (*Euphydryas editha*). *Journal of Heredity*, 86: 204–210.
- Brittnacher, J.G., Sims, S.R. & F.J. Ayala, 1978. Genetic differentiation between species of the genus *Speyeria* (Lepidoptera: Nymphalidae). *Evolution*, 32: 199–210.
- Brooks, T.M., Mittermeier, R.A., Da Fonseca, G.A.B., Gerlach, J., Hoffmann, M., Lamoreux, J.F., Mittermeier, C.G., Pilgrim, J.D. & A.S.L. Rodrigues, 2006. Global biodiversity conservation priorities. *Science*, 313: 58-61.
- Bulman, C., Wilson, R., Holt, A., Bravo, L., Early, R., Warren, M. & C. Thomas, 2007. Minimum viable metapopulation size, extinction debt, and the conservation of a declining species. *Ecological Applications*, 17: 1460-1473.
- Bund für Naturschutz (BfN), 2009. Gebietsmeldungen der deutschen FFH- und Vogelschutzgebiete. Stand: 31.08.09 (FFH-Gebiete) bzw. 01.07.09 (Vogelschutzgebiete). Einzusehen unter:  
[http://www.bfn.de/0316\\_gebiete.html](http://www.bfn.de/0316_gebiete.html)

- Commission of the European Communities, 2002. Commission Working Document on Natura 2000. Einzusehen unter:  
[http://www.ec.europa.eu/environment/nature/info/pubs/docs/nat2000/2002\\_faq\\_en.pdf](http://www.ec.europa.eu/environment/nature/info/pubs/docs/nat2000/2002_faq_en.pdf)
- O'Connor, N.E. & T.P. Crowe, 2005. Biodiversity loss and ecosystem functioning: Distinguishing between number and identity of species. *Ecology*, 86: 1783-1796.
- Cooch, E. & G. White, 2007. Program MARK. A Gentle Introduction. 6th Edition. Internet-Dokument. Einzusehen unter:  
<http://www.phidot.org/software/mark/docs/book/>
- Crandall, K.A., Bininda-Emonds, O.R., Mace, G.M. & R.K. Wayne, 2000. Considering evolutionary processes in conservation biology. *Trends in Ecology and Evolution*, 15: 290-295.
- Cullenward, M.J., Ehrlich, P.R., White, R.R. & C.E. Holdren, 1979. The ecology and population genetics of an alpine checkerspot butterfly, *Euphydryas anicia*. *Oecologia*, 38: 1-12.
- Debinski, D.M., 1994. Genetic diversity assessment in a metapopulation of the butterfly *Euphydryas gillettii*. *Heredity*, 70: 25–30.
- De Guia, A. P. & T. Saitoh, 2006. The gap between the concept and definitions in the Evolutionarily Significant Unit: the need to integrate neutral genetic variation and adaptive variation. *Ecological Research*, 22: 604-612.
- Dennis, R.L.H., 2004. Just how important are structural elements as habitat components? Indications from a declining lycaenid butterfly with priority conservation status. *Journal of Insect Conservation*, 8: 37-45.
- Dennis, R.L.H. & T.H. Sparks, 2006. When is a habitat not a habitat? Dramatic resource use changes under differing weather conditions for the butterfly *Plebejus argus*. *Biological Conservation*, 129: 291-301.
- De Queiroz, K., 2007. Species concepts and species delimitation. *Systematic Biology*, 56: 879-886.

- Dingle, H., Mousseau, T. & S. Scott, 1990. Altitudinal variation in life cycle syndromes of California populations of the grasshopper *Melanoplus sanguinipes* (F.). *Oecologia*, 84: 199-206.
- Dizon, A.E., Lockyer, C., Perrin, W.F., Demaster, D.P. & J. Sisson, 1992. Rethinking the stock concept – a phylogeographic approach. *Conservation Biology*, 6: 24-36.
- Duman, J.G., 2001. Antifreeze and ice nucleator proteins in terrestrial arthropods. *Annual Review of Physiology*, 63: 327-57.
- Ebert, G. & E. Rennwald (Hrsg.), 1991. Die Schmetterlinge Baden-Württembergs, Band 1. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart. 552 S.
- Ellwanger, G., Schröder, E. & A. Ssymank, 2006. Erfahrungen mit der Managementplanung in Natura 2000-Gieten in Deutschland. *Naturschutz und Biologische Vielfalt*, 26: 9-26. In: Ellwanger, G. & E. Schröder (Bearb.), 2006. Management von Natura 2000-Gebieten. *Naturschutz und Biologische Vielfalt*, 26. Landwirtschaftsverlag, Münster. 302 S.
- Entscheidung der Kommission vom 12. November 2007 gemäß der Richtlinie 92/43/EWG des Rates zur Verabschiedung einer ersten aktualisierten Liste von Gebieten von gemeinschaftlicher Bedeutung in der alpinen biogeographischen Region, KOM (2008) 271 endg., ABL. Nr. L 77 v. 19.03.2008, S. 106 ff.
- Entscheidung der Kommission vom 12. November 2007 gemäß der Richtlinie 92/43/EWG des Rates zur Verabschiedung einer ersten aktualisierten Liste von Gebieten von gemeinschaftlicher Bedeutung in der atlantischen biogeographischen Region, KOM (2008) 5396 endg., ABL. Nr. L 12 v. 15.01.2008, S. 1 ff.
- Entscheidung der Kommission vom 13. November 2007 gemäß der Richtlinie 92/43/EWG des Rates zur Verabschiedung einer ersten aktualisierten Liste von Gebieten von gemeinschaftlicher Bedeutung in der kontinentalen biogeographischen Region, KOM (2008) 5403 endg., ABL. Nr. L 12 v. 15.01.2008, S. 383 ff.
- Europäische Kommission, 2000. Natura 2000-Gebietsmanagement. Die Vorgaben des Artikels 6 der Habitat-Richtlinie 92/43/EWG. Einzusehen unter:  
[http://ec.europa.eu/environment/nature/natura2000/management/docs/art6/provision\\_of\\_art6\\_de.pdf](http://ec.europa.eu/environment/nature/natura2000/management/docs/art6/provision_of_art6_de.pdf)

- Europäische Kommission, 2005. Mitteilung an den Habitat-Ausschuss: Bewertung, Monitoring und Berichterstattung des Erhaltungszustands - Vorbereitung des Berichts nach Art. 17 der FFH-Richtlinie für den Zeitraum von 2001-2007 (DocHab-04-03/03 rev.3). Deutsche Übersetzung durch BMU, 28 S., Brüssel. Einzusehen unter:  
[http://www.naturschutz-fachinformationssysteme-nrw.de/ffh-berichtspflicht\\_2007/var/www/downloads/uebersetzung\\_bmu\\_habdoc\\_04-03-03\\_rev3.pdf](http://www.naturschutz-fachinformationssysteme-nrw.de/ffh-berichtspflicht_2007/var/www/downloads/uebersetzung_bmu_habdoc_04-03-03_rev3.pdf)
- Europäische Kommission, 2006. Assessment, monitoring and reporting under Article 17 of the Habitats Directive. Explanatory Notes & Guidelines. Final draft. Einzusehen unter:  
[http://circa.europa.eu/Public/irc/env/monnat/library?l=/guidelines\\_reporting/notesguidelines\\_2/\\_EN\\_1.0\\_&a=d](http://circa.europa.eu/Public/irc/env/monnat/library?l=/guidelines_reporting/notesguidelines_2/_EN_1.0_&a=d)
- European Topic Centre on Biological Diversity (EIONET), 2007. Article 17 Web tool. Artspezifische Berichte für Deutschland einzusehen unter:  
<http://biodiversity.eionet.europa.eu/article17/speciesreport/?group=SW52ZXJ0ZWJyYXRlcw%3D%3D&country=DE&region=>
- Excoffier, L., Laval, G. & S. Schneider, 2005. Arlequin Ver. 3.0: An integrated software package for population genetics data analysis. *Evolutionary Bioinformatics Online*, 1: 47-50.
- Fahrig, L., 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 34: 487–515.
- Fartmann, T., Hafner, S. & G. Hermann, 2001. Skabiosen-Schneckenfalter (*Euphydryas aurinia*). 42: 363-368. In: *Fartmann, T., Gunnemann, H., Salm, P. & Schröder, E. (Hrsg.): Berichtspflichten in Natura-2000-Gebieten. Empfehlungen zur Erfassung der Arten des Anhangs II und Charakterisierung der Lebensraumtypen des Anhangs I der FFH-Richtlinie. Angewandte Landschaftsökologie, Heft 42. Bundesamt für Naturschutz, Bonn. 752 S.*
- Felsenstein, J., 1993. PHYLIP (Phylogeny Inference Package) Ver. 3.5.c. Department of Genetics, University of Washington, Seattle, Washington.
- Fric, Z. & M. Konvicka, 2007. Dispersal kernels of butterflies: Power-law functions are invariant to marking frequency. *Basic and Applied Ecology*, 8: 377-386.

- Gadeberg, R.M.E. & J.J. Boomsma, 1997. Genetic population structure of the large blue butterfly *Maculinea alcon* in Denmark. *Journal of Insect Conservation*, 1: 99–111.
- García-Barros, E., Munguira, M.L., Cano, J.M., Benito, H.R., Garcia-Pereira, P. & E.S. Maravalhas, 2004. Atlas de las mariposas diurnas de la Península Ibérica e islas Baleares (Lepidoptera: Papilionoidea and Hesperioidea). Monografías S.E.A. - Band 11. 228 S.
- Gerber, H., 1972. Speziation und Biologie von *Euphydryas aurinia aurinia* Rott., *E. aurinia debilis* Oberth. und *E. aurinia debilis f. glaciegenita* Verity. *Mitteilungen der Entomologischen Gesellschaft Basel*, 22: 73-87.
- Goudet, J., 1995. FSTAT (Version 1.2): A computer program to calculate F-statistics. *Heredity*, 86: 485-486.
- Güthler, W., 2008. Die Finanzierung von Natura 2000. *Zeitschrift für Europäisches Umwelt- und Planungsrecht*, 4: 165-169
- Habel, J.C., 2006. Einfluss von Naturfaktoren und Flächennutzungswandel auf die genetische Struktur xerothermer Tierarten in der Region Trier. Dissertation, Universität Trier. 112 S.
- Habel, J.C., Dieker, P. & T. Schmitt, 2009a. Biogeographical connections between the Maghreb and the Mediterranean peninsulas of southern Europe. *Biological Journal of the Linnean Society*, 98: 693-703.
- Habel, J.C., Meyer, M. & T. Schmitt, 2009b. The genetic consequence of differing ecological demands of a generalist and a specialist butterfly species. *Biodiversity and Conservation*, 18: 1895-1908.
- Habel, J.C., Schmitt, T. & P. Müller, 2005. The fourth paradigm pattern of post-glacial range expansion of European terrestrial species: the phylogeography of the Marbled White butterfly (Satyrinae, Lepidoptera). *Journal of Biogeography*, 32: 1489-1497.
- Habel, J.C., Meyer, M., Mousadik, A. & T. Schmitt, 2008. Africa goes Europe: The complete phylogeography of the marbled white butterfly species complex *Melanargia galathea* *M. lachesis* (Lepidoptera: Satyridae). *Organisms, Diversity & Evolution*, 8: 121-129.

- Habel, J.C., Zachos, F.E., Finger, A., Meyer, M., Louy, D., Assmann, T. & T. Schmitt, 2009c. Unprecedented long-term genetic monomorphism in an endangered relict butterfly species. *Conservation Genetics*, 10: 1659-1665.
- Hanski, I., 1999. *Metapopulation ecology*. Oxford University Press, 328 S.
- Hanski, I., 2004. Metapopulation theory, its use and misuse. *Basic and Applied Ecology*, 5: 225-229.
- Harris, H. & D.A. Hopkinson, 1978. *Handbook of enzyme electrophoresis in human genetics*. North-Holland, Amsterdam.
- Haubrich, K. & T. Schmitt, 2007. Cryptic differentiation in alpine-endemic, high-altitude butterflies reveals down-slope glacial refugia. *Molecular Ecology*, 16: 3643–3658.
- Hebert, P.D.N. & M.J. Beaton, 1993. *Methodologies for allozyme analysis using cellulose acetat electrophoresis*. Helena Laboratories, Beaumont, Texas. 32 S.
- Henle, K., Davis, K., Kleyer, M., Margules, C. & J. Settele, 2004. Predictors of species sensitivity to fragmentation. *Biodiversity and Conservation*, 13: 207–251.
- Hewitt, G.M., 1996. Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biological Journal of the Linnean Society*, 58: 247–276.
- Hewitt, G.M., 1999. Post-glacial re-colonization of European biota. *Biological Journal of the Linnean Society*, 68: 87–112.
- Hewitt, G.M., 2000. The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature*, 405: 907–913.
- Hula, V., Konvicka, M., Pavlicko, A. & F. Zdenek, 2004. Marsh Fritillary (*Euphydryas aurinia*) in the Czech Republic: monitoring, metapopulation structure, and conservation of an endangered butterfly. *Entomologica Fennica*, 15: 231-241.
- Klapwijk, M., Gröbler, B.C., Ward, K., Wheeler, D. & O.T. Lewis, 2009. Influence of experimental warming and shading on host-parasitoid synchrony. *Global Change Biology*, DOI 10.1111/j.1365-2486.2009.01918.x

- Köck, W., 2008. Rechtsgrundlagen für die Errichtung des kohärenten europäischen Netzes Natura 2000 - Einführung und Grundlagen. Zeitschrift für Europäisches Umwelt- und Planungsrecht, 4: 154-157.
- Konvicka, M., Hula, V. & Z. Fric, 2003. Habitat of pre-hibernating larvae of the endangered butterfly *Euphydryas aurinia* (Lepidoptera: Nymphalidae): What can be learned from vegetation composition and architecture? European Journal of Entomology, 100: 313-322.
- Kudrna, O., 1986. Butterflies of Europe, Vol. 8. Aspects of the conservation of butterflies in Europe. Aula-Verlag, Wiesbaden. 323 S.
- Kudrna, O., 2002. The distribution atlas of European butterflies. Apollo Books. 343 S.
- LANA (Bund-Länderarbeitsgemeinschaft „Naturschutz, Landschaftspflege und Erholung“), 2001. Beschluss der LANA zur Umsetzung der FFH-Richtlinie, „Mindestanforderungen für die Erfassung und Bewertung von Lebensräumen und Arten sowie die Überwachung“. Pinneberg, September 2001. Einzusehen unter:  
[http://www.bfn.de/fileadmin/MDB/documents/030306\\_lana.pdf](http://www.bfn.de/fileadmin/MDB/documents/030306_lana.pdf)
- Landesamt für Umwelt- und Arbeitsschutz (LUA), 2009. Beurteilung der Flächen der Gemeinde Mandelbachtal im Bereich des ehemaligen Naturschutzgebietes „Guldenfeld“ (heute Bestandteil des Naturschutzgebietes „Südlicher Bliesgau/Auf der Lohe“). Internes Dokument (Entwurf). 14 S.
- Lau, M. & S. Steeck, 2008. Das Erste Gesetz zur Änderung des Bundesnaturschutzgesetzes - Ein Ende der Debatte um den europäischen Artenschutz? Natur und Recht, 30: 386-396.
- Lewis, O.T. & C. Hurford, 1997. Assessing the status of the marsh fritillary butterfly (*Eurodryas aurinia*): an example from Glamorgan, UK. Journal of Insect Conservation, 1: 159-166.
- Louy, D., Habel, J.C., Schmitt, T., Assmann, T., Meyer, M. & P. Müller, 2007. Strongly diverging population genetic patterns of three skipper species: the role of habitat fragmentation and dispersal ability. Conservation Genetics, 8: 671-681.

- Magri, D., 2008. Patterns of post-glacial spread and the extent of glacial refugia of European beech (*Fagus sylvatica*). *Journal of Biogeography*, 35: 450-463.
- Magri, D., Fineschi, S., Bellarosa, R., Buonamici, A., Sebastiani, F., Schirone, B., Simeone, M.C. & G.G. Vendramin, 2007. The distribution of *Quercus suber* chloroplast haplotypes matches the palaeogeographical history of the western Mediterranean. *Molecular Ecology*, 16: 5259-5266.
- Maravalhas, E., 2003. *As borboletas de Portugal*. Apollo Books. 455 S.
- Mehtälä, J. & T. Vuorisalo, 2007. Conservation policy and the EU Habitats Directive: Favourable conservation status as a measure of conservation success. *European Environment*, 17: 363-375.
- Mihut, S. & V. Dinca, 2006. Important areas for Lepidoptera in Romania. Preinventory for a draft list of Natura 2000 sites (SCIs) for Lepidoptera species. Einzusehen unter: [http://www.buwa.nl/index.php?page=download&download=true&id=Natura2000\\_butterflies\\_Romania](http://www.buwa.nl/index.php?page=download&download=true&id=Natura2000_butterflies_Romania)
- Ministerium für Umwelt des Saarlandes, 2006. *Die Natura 2000-Gebiete des Saarlandes* (2. Auflage). Umsetzung der Fauna-Flora-Habitat-Richtlinie und der Vogelschutzrichtlinie der EU. Ottweiler Druckerei und Verlag GmbH, Ottweiler. 48 S.
- Moritz, C., 1994. Defining "Evolutionary Significant Units" for conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, 9: 373-375.
- Munguira, M.L., Martin, J., García-Barros, E. & J.L. Viejo, 1997. Use of space and resources in a Mediterranean population of the butterfly *Euphydryas aurinia*. *Acta Oecologia*, 18: 597-612.
- Nei, M., 1972. Genetic distances between populations. *The American Naturalist*, 106: 283-291.
- Niederstadt, 2006. Leitfaden des Bund für Umwelt und Naturschutz Deutschland e.V. (BUND) und des Naturschutzbund Deutschland e.V. (NABU) zur Ausweisung von Schutzgebieten für das Schutzgebietsnetz Natura 2000. Einzusehen unter: <http://www.nabu.de/themen/naturschutz/eunaturschutz/schutzgebiete/05497.html>

- Ostfeld, R.S. & K. Logiudice, 2003. Community disassembly, biodiversity loss, and the erosion of an ecosystem service. *Ecology*, 84: 1421-1427.
- Pelz, V., 1995. Biosystematik der europäischen Arten des Tribus Melitaeini (Newman, 1870). *Oedipus*, 11: 1-62.
- Porter, K., 1983. Multivoltinism in *Apanteles bignelli* and the influence of weather on synchronisation with its host *Euphydryas aurinia*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 34: 155-162.
- Pritchard, J.K., Stephens, M. & P. Donnelly, 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, 155: 945–955.
- Rafinki, J. & W. Babik, 2000. Genetic differentiation among northern and southern populations of the moor frog *Rana arvalis* Nilsson in central Europe. *Heredity*, 84: 610-618.
- Rákósy, L., Goia, M. & Z. Kovács, 2003. Catalogul Lepidopterelor României/ Verzeichnis der Schmetterlinge Rumäniens. Romsver, Cluj-Napoca. 446 S.
- Richardson, B.J., Baverstock, P.R. & M. Adams, 1986. Allozyme electrophoresis. A handbook for animal systematics and population studies. Academic Press, San Diego. 420 S.
- Ridley, M., 2004. *Evolution*. Blackwell Publishing. 440 S.
- Rödiger-Vorwerk, T., 1998. Die Fauna-Flora-Habitat-Richtlinie der Europäischen Union und ihre Umsetzung in nationales Recht: Analyse der Richtlinie und Anleitung zu ihrer Anwendung. Erich Schmidt Verlag, Berlin.
- Roff, D., 1980. Optimizing development time in a seasonal environment: the “ups and downs” of clinal variation. *Oecologia*, 45: 202-208.
- Ryder, O.A., 1986. Species conservation and systematics: the dilemma of subspecies. *Trends in Ecology and Evolution*, 1: 9-10.

- Sachteleben, J. & M. Behrens, 2008. Konzept zum Monitoring des Erhaltungszustandes von Lebensraumtypen und Arten der FFH-Richtlinie in Deutschland. Ergebnisse des F(orschungs)- und E(ntwicklungs)-Vorhabens „Konzeptionelle Umsetzung der EU-Vorgaben zum FFH-Monitoring und Berichtspflichten in Deutschland“ im Rahmen des Umweltforschungsplanes des Bundesministeriums für Umwelt, Naturschutz und Reaktorsicherheit. 183 S.
- Saitou, N. & M. Nei, 1987. The neighbor-joining method: A new method for reconstructing phylogenetic trees. *Molecular Biology and Evolution*, 4: 406-425.
- Schmitt, T., 2007. Molecular biogeography of Europe: Pleistocene cycles and postglacial trends. *Frontiers in Zoology*, 4: 11.
- Schmitt, T., 2009. Biogeographical and evolutionary importance of the European high mountain systems. *Frontiers in Zoology*, 6: 9.
- Schmitt, T. & J. Besold, 2009. Upslope movements and large scale expansions: the taxonomy and biogeography of the *Coenonympha arcania – darwiniana – gardetta* butterfly species complex. *Zoological Journal of the Linnean Society*, im Druck.
- Schmitt, T. & K. Haubrich, 2008. The genetic structure of the mountain forest butterfly *Erebia euryale* unravels the late Pleistocene and postglacial history of the mountain coniferous forest biome in Europe. *Molecular Ecology*, 17: 2194-2207.
- Schmitt, T. & G.M. Hewitt, 2004. The genetic pattern of population threat and loss: a case study of butterflies. *Molecular Ecology*, 13: 21-31.
- Schmitt, T. & L. Rákósy, 2007. Changes of traditional agrarian landscapes and their conservation implications: a case study of butterflies in Romania. *Diversity and Distributions*, 17: 855-862.
- Schmitt, T. & A. Seitz, 2001a. Intraspecific allozymatic differentiation reveals the glacial refugia and the postglacial expansions of European *Erebia medusa* (Lepidoptera: Nymphalidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 74: 429-458.

- Schmitt, T. & A. Seitz, 2001b. Allozyme variation in *Polyommatus coridon* (Lepidoptera: Lycaenidae): identification of ice-age refugia and reconstruction of post-glacial expansion. *Journal of Biogeography*, 28: 1129-1136.
- Schmitt, T. & A. Seitz, 2002. Influence of habitat fragmentation on the genetic structure of *Polyommatus coridon* (Lepidoptera: Lycaenidae): implications for conservation. *Biological Conservation*, 107: 291–297.
- Schmitt, T., Gießl, A. & A. Seitz, 2003. Did *Polyommatus icarus* (Lepidoptera: Lycaenidae) have distinct glacial refugia in southern Europe? Evidence from population genetics. *Biological Journal of the Linnean Society*, 80: 529–538.
- Schmitt, T., Hewitt, G.M. & P. Müller, 2006. Disjunct distributions during glacial and interglacial periods in mountain butterflies: *Erebia epiphron* as an example. *Journal of Evolutionary Biology*, 19: 108-113.
- Schmitt, T., Röber, S. & A. Seitz, 2005a. Ist the last glaciation the only relevant event for the present genetic population structure of the meadow brown butterfly *Maniola jurtina* (Lepidoptera: Nymphalidae)? *Biological Journal of the Linnean Society*, 85: 419-431.
- Schmitt, T., Varga, Z. & A. Seitz, 2005b. Are *Polyommatus hispana* and *Polyommatus slovacus* bivoltine *Polyommatus coridon* (Lepidoptera: Lycaenidae)? The discriminatory value of genetics in the taxonomy. *Organisms, Diversity and Evolution*, 5: 297–307.
- Schmitt, T., Rakosy, L., Abadjiev, S. & P. Müller, 2007. Multiple differentiation centres of a non-Mediterranean butterfly species in south-eastern Europe. *Journal of Biogeography*, 34: 939-950.
- Schneider, C., 2003. The influence of spatial scale on quantifying insect dispersal: an analysis of butterfly data. *Ecological Entomology*, 28: 252-256.
- Schnitter, P., Eichen, C., Ellwanger, G., Neukirchen, M. & E. Schröder (Bearb.) (2006): Empfehlungen für die Erfassung und Bewertung von Arten als Basis für das Monitoring nach Art. 11 und 17 der FFH-Richtlinie in Deutschland. *Berichte des Landesamtes für Umweltschutz Sachsen-Anhalt (Halle)*, Sonderheft 2. 372 S.

- Schönswetter, P., Tribsch, A., Barfuss, M. & H. Niklfeld, 2002. Several Pleistocene refugia detected in the high alpine plant *Phyteuma globulariifolium* Sternb. & Hoppe (Campanulaceae) in the European Alps. *Molecular Ecology*, 11: 2637-2647.
- Schönswetter, P., Stehlik, I., Holderegger, R. & A. Tribsch, 2005. Molecular evidence for glacial refugia of mountain plants in the European Alps. *Molecular Ecology*, 14: 3547-3555.
- Schreiber, M., 2008. Leitfaden des Bund für Umwelt und Naturschutz Deutschland e.V. (BUND) und des Naturschutzbund Deutschland e.V. (NABU) zum Management von Natura 2000-Gebieten. Einzusehen unter:  
[http://www.bund.net/fileadmin/bundnet/publikationen/naturschutz/20080918\\_naturschutz\\_natura2000management\\_leitfaden.pdf](http://www.bund.net/fileadmin/bundnet/publikationen/naturschutz/20080918_naturschutz_natura2000management_leitfaden.pdf)
- Schtickzelle, N. & M. Baguette, 2003. Behavioural responses to habitat patch boundaries restrict dispersal and generate emigration-patch area relationships in fragmented landscapes. *Journal of Animal Ecology*, 72: 533-545.
- Schtickzelle, N., Choutt, J., Goffart, P., Fichet, V. & M. Baguette, 2005. Metapopulation dynamics and conservation of the marsh fritillary butterfly: Population viability analysis and management options for a critically endangered species in Western Europe. *Biological Conservation*, 126: 569-581.
- Schweizer Bund für Naturschutz (SBN), 1987. Tagfalter und ihre Lebensräume, Band 1. Verlag K. Holliger, Egg, Schweiz. 516 S.
- Siegismund, H.R., 1993. G-Stat, ver. 3. Genetical statistical programs for the analysis of population data. The Arboretum, Royal Veterinary and Agricultural University, Horsholm, Denmark.
- Sinclair, B.J., Vernon, P., Klok, C.J. & S.L. Chown, 2003a. Insects at low temperatures: an ecological perspective. *Trends in Ecology and Evolution*, 18: 257-262.
- Sinclair, B.J., Addo-Bediako, A. & S.L. Chown, 2003b. Climatic variability and the evolution of insect freeze tolerance. *Biological Reviews*, 78:181-195.

- Sperle, T., 2007. Leitfaden des Bund für Umwelt und Naturschutz Deutschland e.V. (BUND) und des Naturschutzbund Deutschland e.V. (NABU) zum Monitoring gemäß Art. 11 FFH-Richtlinie. 75 S. (Langfassung). Einzusehen unter:  
[http://www.bund.net/bundnet/service/suche/?id=1653&pub\\_offset=0&pub\\_searchWords=Leitfaden+Monitoring&pub\\_section=&pub\\_sorting=score&go=Suchen](http://www.bund.net/bundnet/service/suche/?id=1653&pub_offset=0&pub_searchWords=Leitfaden+Monitoring&pub_section=&pub_sorting=score&go=Suchen)
- Ssymank, A., Balzer, S. & K. Ulrich, 2006. Biotopverbund und Kohärenz nach Artikel 10 der Fauna-Flora-Habitat-Richtlinie. Ergebnisse eines internationalen Workshops auf der Insel Vilm. *Naturschutz und Landschaftsplanung*, 38: 45-49.
- Steward, J.R. & A.M. Lister, 2001. Cryptic northern refugia and the origins of the modern biota. *Trends in Ecology and Evolution*, 16: 608-613.
- Storch, V., Welsch, U. & M. Wink, 2007. *Evolutionsbiologie*. Springer-Verlag, Berlin. 518 S.
- Taberlet, P., Fumagalli, L., Wust-Saucy, A.G. & J.F. Cosson, 1998. Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Molecular Ecology*, 7: 453-464.
- Tolman, T. & R. Lewington, 1998. *Die Tagfalter Europas und Nordwestafrikas*. Franckh-Kosmos Verlags-GmbH & Co, Stuttgart. 319 S.
- Ulrich, R., 2003. Die FFH-Art Goldener Scheckenfalter *Euphydryas aurinia* (Rottemburg, 1775) im Saarland: Aktuelle Verbreitung, Bedeutung für die deutsche Gesamtpopulation und Schutz. *Naturschutz und Landschaftsplanung*, 35: 178-183.
- Ulrich, R., 2006. Erarbeitung eines Monitoring-Konzepts für die saarländischen Populationen des Goldenen Scheckenfalters (*Euphydryas aurinia*). Gutachten im Auftrag des Landesamtes für Umwelt- und Arbeitsschutz des Saarlandes und Saar-Pfalz-Kreises. 28 S.
- Ursenbacher, S., Carlsson, M., Helfer, V., Tegelström, H. & L. Fumagalli, 2006. Phylogeography and Pleistocene refugia of the adder (*Vipera berus*) as inferred from mitochondrial DNA sequence data. *Molecular Ecology*, 15: 3425-3437.
- Vandewoestijne, S., Néve, G. & M. Baguette, 1999. Spatial and temporal population genetic structure of the butterfly *Aglais urticae* L. (Lepidoptera, Nymphalidae). *Molecular Ecology*, 8:1539–1543.

- Van Dyck, H. & M. Baguette, 2005. Dispersal behaviour in fragmented landscapes: Routine or special movements? *Basic and Applied Ecology*, 6: 535-545.
- Van Swaay, C. & Warren, M., 1999. Red data book of European butterflies (Rhopalocera). In: Council of Europe, Nature and Environment, No. 99, Strasbourg, France. 260 S.
- Varga, Z., 1977. Das Prinzip der areal-analytischen Methode in der Zoogeographie und die Faunenelement-Einteilung der europäischen Tagschmetterlinge (Lepidoptera: Diurna). *Acta Biologica Debrecina*, 14: 223-285.
- Veith, M. & T. Schmitt, 2008. Möglichkeiten und Grenzen der Naturschutzgenetik. *Zeitschrift für Feldherpetologie*, 15: 119-138.
- Wahlberg, N., 2000. Comparative descriptions of the immature stages and ecology of five Finnish melitaeine butterfly species (Lepidoptera: Nymphalidae). *Entomologica Fennica*, 11: 167-174.
- Waples, R.S., 1991. Pacific Salmon, *Oncorhynchus* spp., and the definition of species under the endangered species act. *Marine Fisheries Reviews*, 53: 11-22.
- Weidemann, H.J., 1995. Tagfalter beobachten, bestimmen. Naturbuch Verlag., Augsburg. 659 S.
- Wood, B.C. & A.S. Pullin, 2002. Persistence of species in a fragmented urban landscape: the importance of dispersal ability and habitat availability for grassland butterflies. *Biodiversity and Conservation*, 11: 11451–11468.
- Zimmermann, M., Wahlberg, N. & H. Descimon, 2000. Phylogeny of *Euphydryas* checkerspot butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae) based on mitochondrial DNA sequence data. *Annales of the Entomological Society of America*, 93: 347-355.
- Zimmermann, K., Fric, Z., Filipová, L. & M. Konvička, 2005. Adult demography, dispersal and behaviour of *Brenthis ino* (Lepidoptera: Nymphalidae): how to be a successful wetland butterfly. *European Journal of Entomology*, 102: 699-706.

**7. Appendix****Tabelle 7.1.** Allel-Frequenzen der 46 untersuchten Populationen von *Euphydryas aurinia* sowie einer Population von *E. desfontainii*. Populationsabkürzungen siehe Tab. 2.2 (S. 19 ff.).

Locus	Allel	CZ1	CZ2	CZ3	CZ4	RO1	RO2	SI1	SI2	SI3	SI4
6-Pgdh	1	0	0	0	0	0	0	0,023	0	0	0
	2	0,020	0	0,043	0	0,013	0	0	0,038	0,022	0
	3	0,980	1,000	0,957	0,980	0,975	1,000	0,920	0,938	0,957	0,850
	4	0	0	0	0	0	0	0,045	0,025	0	0,150
	5	0	0	0	0,020	0,013	0	0,011	0	0,022	0
ldh1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	2	0	0	0	0	0,090	0,125	0	0	0	0
	3	0,940	0,958	0,957	0,980	0,846	0,833	0,932	0,875	1,000	1,000
	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	5	0,060	0,021	0,043	0,020	0,064	0,042	0,057	0,125	0	0
	6	0	0,021	0	0	0	0	0,011	0	0	0
	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
ldh2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	3	0,900	0,917	0,913	0,900	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	5	0,100	0,083	0,087	0,100	0	0	0	0	0	0
Mdh1	1	1,000	1,000	1,000	1,000	0,988	1,000	0,989	1,000	1,000	1,000
Mdh2	2	0	0	0	0	0,013	0	0,011	0	0	0
	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Me	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	3	1,000	1,000	1,000	1,000	0,988	1,000	1,000	1,000	1,000	0,976
	4	0	0	0	0	0,013	0	0	0	0	0,024
	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	1	0	0,021	0	0	0	0	0	0,015	0	0
G-6-Pdh	2	1,000	0,979	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	0,985	1,000	1,000
	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Gapdh	2	0	0	0	0	0,025	0,042	0,011	0	0	0
	3	0,960	0,896	0,761	0,820	0,975	0,958	0,977	0,988	1,000	0,976
	4	0	0	0	0	0	0	0	0,013	0	0,024
	5	0,040	0,104	0,239	0,180	0	0	0,011	0	0	0
	1	0	0	0	0	0,026	0	0	0	0	0
Gpdh	2	0,960	0,938	1,000	1,000	0,974	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
	3	0,040	0,063	0	0	0	0	0	0	0	0
	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Hbdh	2	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	0,952
	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,048
	1	0	0	0	0	0	0,042	0,011	0	0	0
	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	3	0,500	0,188	0,087	0,220	0,387	0,542	0,023	0	0	0
	4	0,420	0,604	0,543	0,560	0,600	0,375	0,830	0,962	1,000	0,976
	5	0	0	0	0,020	0	0	0	0	0	0
Acon1	6	0,080	0,208	0,370	0,200	0,013	0,042	0,136	0,038	0	0,024
	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,024
	2	0,060	0,208	0,130	0,120	0,262	0,375	0,136	0,192	0,174	0,119
	3	0,940	0,792	0,870	0,880	0,738	0,625	0,830	0,782	0,717	0,833
	4	0	0	0	0	0	0	0,034	0,026	0,109	0,024
	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Fum	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	2	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Tabelle 7.1. Fortsetzung 1.

Locus	Allel	CZ1	CZ2	CZ3	CZ4	RO1	RO2	SI1	SI2	SI3	SI4
Aat1	1	0	0	0	0	0,013	0	0	0	0	0
	2	0,040	0,104	0,087	0,100	0,200	0,208	0,045	0,100	0	0,048
	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	4	0,900	0,896	0,913	0,880	0,788	0,792	0,955	0,900	0,957	0,929
	5	0,060	0	0	0,020	0	0	0	0	0,043	0,024
Aat2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	3	0,100	0,083	0,065	0,100	0	0	0,023	0	0	0
	4	0,900	0,917	0,935	0,880	0,775	0,958	0,886	0,938	1,000	0,929
	5	0	0	0	0,020	0,225	0,042	0	0,050	0	0,024
Pgi	6	0	0	0	0	0	0	0,091	0,013	0	0,048
	1	0,040	0,042	0	0	0	0	0	0	0	0
	2	0	0	0	0	0	0,045	0	0	0	0
	3	0,100	0	0,065	0,020	0	0,045	0,216	0,225	0,065	0,190
	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	5	0,720	0,958	0,913	0,900	0,925	0,864	0,739	0,775	0,935	0,786
	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	7	0,140	0	0,022	0,080	0,063	0,045	0,045	0	0	0,024
	8	0	0	0	0	0,013	0	0	0	0	0
	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pgm	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	1	0,020	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	2	0	0	0	0	0	0	0,057	0,013	0,043	0,048
	3	0	0	0	0	0,013	0	0	0	0,022	0
	4	0,020	0,042	0	0,060	0,138	0,091	0,125	0,287	0,109	0,119
	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	6	0,600	0,917	0,826	0,740	0,512	0,636	0,750	0,600	0,674	0,667
	7	0	0	0	0	0	0	0,011	0	0	0
	8	0,360	0,042	0,174	0,200	0,275	0,182	0,057	0,100	0,152	0,167
	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pep <sub>Phe-Pro</sub>	10	0	0	0	0	0,063	0,091	0	0	0	0
	1	0	0	0	0	0,013	0	0	0	0	0
	2	0,040	0	0,022	0,040	0	0	0	0,013	0	0
	3	0	0	0	0	0	0	0,080	0,038	0,043	0,050
	4	0,080	0,021	0	0,020	0,263	0,333	0,239	0,100	0,087	0,150
	5	0	0	0	0,040	0	0	0	0,013	0	0
	6	0,780	0,875	0,739	0,780	0,671	0,625	0,682	0,788	0,848	0,775
	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	8	0,100	0,104	0,239	0,120	0,053	0,042	0	0,050	0,022	0,025
	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	

Tabelle 7.1. Fortsetzung 2.

Locus	Allel	CH1	CH2	CH3	CH4	CH5	CH6	DE1	DE2	AT1	AT2
6-Pgdh	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	2	0	0	0	0	0,174	0,037	0,015	0,013	0	0
	3	1,000	0,963	0,958	0,986	0,826	0,963	0,894	0,950	0,978	1,000
	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
ldh1	5	0	0,037	0,042	0,014	0	0	0,091	0,038	0,022	0
	1	0	0	0,014	0	0	0	0	0	0	0
	2	0,154	0	0,028	0,043	0,022	0,037	0	0	0	0
	3	0,692	0,904	0,778	0,771	0,957	0,852	0,672	0,934	0,913	0,797
	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	5	0,154	0,096	0,181	0,186	0,022	0,111	0,328	0,053	0,087	0,203
ldh2	6	0	0	0	0	0	0	0	0,013	0	0
	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	1	0	0	0	0	0	0	0	0,013	0	0
	2	0	0	0	0	0	0	0	0,038	0	0
	3	0,385	0,315	0,361	0,500	0,818	0,722	0,984	0,950	1,000	0,851
Mdh1	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	5	0,615	0,685	0,639	0,500	0,182	0,278	0,016	0	0	0,149
Mdh2	1	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Me	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	3	0,885	0,852	0,764	0,758	1,000	1,000	0,983	0,971	1,000	0,959
	4	0	0	0	0	0	0	0,017	0,015	0	0,014
	5	0,115	0,148	0,236	0,242	0	0	0	0,015	0	0,027
G-6-Pdh	1	0,038	0	0	0	0,023	0,019	0,032	0	0	0
	2	0,885	0,926	0,889	0,939	0,955	0,907	0,968	1,000	1,000	1,000
	3	0,077	0,074	0,111	0,061	0,023	0,074	0	0	0	0
	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0,130	0
Gapdh	3	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	0,988	0,674	1,000
	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	5	0	0	0	0	0	0	0	0,013	0,196	0
	1	0	0	0	0	0	0	0	0,026	0	0
Gpdh	2	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	0,974	1,000	1,000
	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	1	0	0	0	0,014	0	0	0	0,013	0	0
Hbdh	2	1,000	1,000	1,000	0,971	1,000	1,000	1,000	0,988	0,957	1,000
	3	0	0	0	0,014	0	0	0	0	0,043	0
	1	0	0,019	0,014	0	0,043	0	0	0,013	0,022	0
	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	3	0,550	0,667	0,722	0,800	0,717	0,796	0,682	0,600	0,370	0,176
	4	0,300	0,315	0,250	0,200	0,239	0,148	0,318	0,350	0,609	0,811
Acon1	5	0	0	0	0	0	0,019	0	0	0	0
	6	0,150	0	0,014	0	0	0,037	0	0,038	0	0,014
	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	1	0,038	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	2	0,192	0,056	0,097	0,129	0,295	0,148	0,078	0,115	0,174	0,108
Fum	3	0,769	0,907	0,903	0,871	0,568	0,852	0,922	0,872	0,826	0,892
	4	0	0,019	0	0	0,136	0	0	0,013	0	0
	5	0	0,019	0	0	0	0	0	0	0	0
	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Aat1	2	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	2	0,038	0,019	0	0,029	0	0	0	0,013	0,087	0
	3	0	0	0	0	0,109	0	0	0	0	0
Aat1	4	0,962	0,963	1,000	0,957	0,891	1,000	0,803	0,988	0,913	1,000
	5	0	0,019	0	0,014	0	0	0,197	0	0	0

Tabelle 7.1. Fortsetzung 3.

Locus	Allel	CH1	CH2	CH3	CH4	CH5	CH6	DE1	DE2	AT1	AT2
Aat2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	2	0	0	0	0	0	0	0	0,038	0	0
	3	0	0	0,014	0	0,022	0,037	0	0	0	0
	4	1,000	1,000	0,986	1,000	0,978	0,963	0,985	0,950	0,978	0,770
	5	0	0	0	0	0	0	0,015	0,013	0,022	0,230
	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pgi	1	0	0	0	0,014	0	0	0,030	0,075	0	0
	2	0	0	0	0	0	0	0	0,013	0	0,014
	3	0	0,019	0	0,014	0	0	0,076	0,112	0	0,081
	4	0	0	0,028	0	0	0	0	0	0	0
	5	0,731	0,870	0,861	0,943	0,957	0,963	0,879	0,800	0,978	0,824
	6	0,038	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	7	0,231	0,111	0,111	0,029	0,043	0,019	0,015	0	0,022	0,081
	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	9	0	0	0	0	0	0,019	0	0	0	0
	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pgm	1	0	0,093	0	0,029	0	0,019	0	0	0	0
	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	4	0,083	0,093	0,028	0,014	0,043	0,019	0	0	0,109	0,027
	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	6	0,708	0,611	0,819	0,771	0,739	0,759	0,409	0,538	0,652	0,851
	7	0,042	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	8	0,167	0,185	0,139	0,171	0,152	0,185	0,591	0,449	0,109	0,122
	9	0	0,019	0	0	0	0	0	0,013	0,130	0
	10	0	0	0,014	0,014	0,065	0,019	0	0	0	0
Pep <sub>Phe-Pro</sub>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	2	0	0	0	0,029	0	0	0	0	0	0
	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	4	0	0,130	0,181	0,132	0	0,093	0,076	0,013	0,023	0,284
	5	0	0	0	0	0,022	0	0	0	0	0
	6	0,667	0,722	0,667	0,603	0,891	0,648	0,833	0,875	0,591	0,419
	7	0	0	0,028	0	0	0	0,015	0	0	0
	8	0,292	0,148	0,083	0,162	0,087	0,222	0,076	0,112	0,250	0,257
	9	0	0	0	0,029	0	0,019	0	0	0,136	0,027
	10	0,042	0	0,042	0,044	0	0,019	0	0	0	0,014

Tabelle 7.1. Fortsetzung 4.

Locus	Allel	AT3	PT1	PT2	PT3	PT4	ES1	ES2	ES3	ES4
6-Pgdh	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	2	0	0	0	0	0,013	0,013	0	0,132	0
	3	1,000	1,000	1,000	1,000	0,938	0,837	1,000	0,855	0,925
	4	0	0	0	0	0	0,038	0	0	0
	5	0	0	0	0	0,050	0,112	0	0,013	0,075
ldh1	1	0	0	0	0,013	0	0,013	0	0	0
	2	0	0,014	0,013	0	0,025	0,013	0,040	0	0
	3	0,680	0,806	0,949	0,962	0,938	0,962	0,920	0,947	0,850
	4	0	0	0	0	0	0,013	0	0	0
	5	0,320	0,181	0,038	0,025	0,038	0	0,040	0,053	0,150
	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0
ldh2	1	0	0	0	0,025	0	0	0,080	0	0
	2	0	0	0	0	0	0	0	0,013	0
	3	0,940	0,757	0,577	0,875	0,900	0,538	0,780	0,737	0,637
	4	0	0	0	0	0	0,013	0	0	0
	5	0,060	0,243	0,423	0,100	0,100	0,449	0,140	0,250	0,363
Mdh1	1	1,000	1,000	1,000	0,988	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
	2	0	0	0	0,013	0	0	0	0	0
Mdh2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	2	0	0	0	0	0,013	0	0	0	0,013
	3	0,940	0,974	0,987	0,950	0,962	0,976	1,000	0,985	0,923
	4	0,040	0,026	0,013	0,050	0,026	0,024	0	0,015	0,013
	5	0,020	0	0	0	0	0	0	0	0,051
Me	1	0,040	0,026	0	0	0	0	0,021	0	0
	2	0,960	0,974	1,000	0,988	0,987	1,000	0,979	1,000	1,000
	3	0	0	0	0,013	0,013	0	0	0	0
G-6-Pdh	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	3	1,000	1,000	0,923	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	5	0	0	0,077	0	0	0	0	0	0
Gapdh	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	2	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Gpdh	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	2	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	0,987	1,000
	3	0	0	0	0	0	0	0	0,013	0
Hbdh	1	0,160	0,041	0,013	0,013	0,013	0,038	0	0,463	0,563
	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	3	0,080	0,703	0,803	0,825	0,712	0,725	0,880	0,538	0,400
	4	0,740	0,108	0,079	0,138	0,275	0,087	0,060	0	0,013
	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	6	0,020	0,149	0,105	0,025	0	0,150	0,060	0	0,025
	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Acon1	1	0	0	0	0	0,025	0	0	0	0
	2	0,160	0,382	0,051	0,313	0,313	0,224	0,140	0,538	0,449
	3	0,840	0,618	0,949	0,688	0,650	0,776	0,860	0,463	0,551
	4	0	0	0	0	0,013	0	0	0	0
	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Fum	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	2	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Aat1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	2	0	0	0	0,013	0	0	0	0	0
	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	4	1,000	1,000	1,000	0,988	1,000	1,000	0,920	1,000	1,000
	5	0	0	0	0	0	0	0,080	0	0

Tabelle 7.1. Fortsetzung 5.

Locus	Allel	AT3	PT1	PT2	PT3	PT4	ES1	ES2	ES3	ES4
Aat2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	3	0	0	0	0	0,013	0,013	0	0	0
	4	0,680	1,000	1,000	1,000	0,988	0,988	0,980	1,000	1,000
	5	0,320	0	0	0	0	0	0,020	0	0
	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pgi	1	0	0,013	0	0,051	0,025	0	0	0	0
	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	3	0,220	0,013	0,026	0,038	0,075	0,075	0,060	0	0,025
	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	5	0,640	0,974	0,974	0,872	0,887	0,925	0,940	0,750	0,962
	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0,013
	7	0,140	0	0	0,038	0,013	0	0	0,250	0
	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pgm	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	3	0	0	0	0,013	0	0,044	0,040	0,026	0,026
	4	0	0,473	0,782	0,372	0,359	0,779	0,600	0,859	0,776
	5	0	0,014	0	0	0	0	0	0	0
	6	0,960	0,284	0,218	0,410	0,487	0,147	0,360	0,115	0,171
	7	0,020	0	0	0	0	0	0	0	0
	8	0,020	0,230	0	0,205	0,128	0,029	0	0	0,013
	9	0	0	0	0	0,013	0	0	0	0,013
	10	0	0	0	0	0,013	0	0	0	0
Pep <sub>Phe-Pro</sub>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	4	0,200	0	0	0,025	0,013	0	0,120	0	0
	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	6	0,560	1,000	1,000	0,975	0,974	0,988	0,880	1,000	1,000
	7	0	0	0	0	0	0,013	0	0	0
	8	0,220	0	0	0	0,013	0	0	0	0
	9	0,020	0	0	0	0	0	0	0	0
	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Tabelle 7.1. Fortsetzung 6.

Locus	Allel	EE1	EE2	FR1	FR2	FR3	FR4	FR5	FR6	FR7	FR8
6-Pgdh	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	3	0,983	1,000	0,776	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	0,967
	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
ldh1	5	0,017	0	0,224	0	0	0	0	0	0	0,033
	1	0	0	0	0	0,083	0	0	0	0	0
	2	0	0	0	0,034	0	0	0,020	0,024	0	0,034
	3	0,964	1,000	0,815	0,759	0,917	0,900	0,980	0,929	1,000	0,948
	4	0	0	0,185	0,207	0	0	0	0	0	0
	5	0,036	0	0	0	0	0,067	0	0,048	0	0,017
ldh2	6	0	0	0	0	0	0,033	0	0	0	0
	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0,067	0
	3	1,000	1,000	1,000	0,948	1,000	0,833	0,840	0,955	0,833	0,917
Mdh1	4	0	0	0	0,052	0	0,167	0,160	0,045	0,100	0,083
	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Mdh2	1	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Me	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	3	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
G-6-Pdh	1	0	0	0	0	0	0,033	0,021	0	0	0
	2	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	0,900	0,938	0,955	1,000	1,000
	3	0	0	0	0	0	0,067	0,042	0,045	0	0
	4	0	0	0,018	0,017	0	0	0	0	0	0
Gapdh	2	0	0	0	0,034	0	0,033	0	0	0	0
	3	0,966	0,964	0,982	0,948	1,000	0,967	1,000	1,000	1,000	1,000
	4	0,034	0,036	0	0	0	0	0	0	0	0
Gpdh	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	1	0	0	0	0,017	0	0	0	0	0	0
	2	1,000	1,000	1,000	0,983	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
Hbdh	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	2	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
Acon1	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	1	0	0	0,036	0	0	0,042	0	0	0,033	0
	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,017
	3	0,414	0,357	0,286	0,350	1,000	0,833	0,640	0,750	0,667	0,517
	4	0,379	0,571	0,589	0,633	0	0,125	0,360	0,250	0,300	0,466
	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	6	0,207	0,071	0,089	0,017	0	0	0	0	0	0
Fum	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	2	0,086	0,100	0,019	0,034	0,250	0	0,152	0,250	0	0,121
	3	0,914	0,900	0,981	0,931	0,750	1,000	0,848	0,750	0,964	0,879
Aat1	4	0	0	0	0,034	0	0	0	0	0,036	0
	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Aat1	2	0,155	0,042	0	0	0,083	0	0,020	0	0	0
	3	0	0	0	0,034	0	0	0	0	0	0
	4	0,103	0,125	1,000	0,966	0,917	1,000	0,980	1,000	1,000	0,967
	5	0,741	0,833	0	0	0	0	0	0	0	0,033

Tabelle 7.1. Fortsetzung 7.

Locus	Allel	EE1	EE2	FR1	FR2	FR3	FR4	FR5	FR6	FR7	FR8
Aat2	1	0	0	0,034	0	0	0	0,021	0	0	0
	2	0	0	0	0	0	0,033	0	0	0	0
	3	0	0	0	0	0,167	0,067	0,063	0,023	0	0,033
	4	0,914	0,923	0,948	1,000	0,750	0,867	0,917	0,977	0,767	0,967
	5	0,086	0,077	0,017	0	0,083	0,033	0	0	0,233	0
	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pgi	1	0,103	0,071	0	0,017	0,083	0	0,063	0	0	0,017
	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	3	0	0	0,089	0	0	0,033	0,021	0	0,067	0,033
	4	0	0	0	0,017	0	0	0	0	0	0
	5	0,759	0,893	0,875	0,793	0,917	0,733	0,917	1,000	0,933	0,933
	6	0	0	0	0	0	0,033	0	0	0	0
	7	0,138	0,036	0,036	0,069	0	0	0	0	0	0,017
	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	9	0	0	0	0,103	0	0,200	0	0	0	0
	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pgm	1	0	0	0	0	0	0	0	0,114	0	0,033
	2	0	0	0,093	0,017	0	0	0	0	0	0
	3	0	0	0,019	0	0	0	0	0	0	0
	4	0,034	0,321	0,370	0,397	0	0,600	0,040	0	0,033	0,033
	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	6	0,966	0,679	0,259	0,207	0,750	0,100	0,320	0,432	0,467	0,450
	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,067
	8	0	0	0,222	0,379	0,250	0,300	0,580	0,455	0,400	0,267
	9	0	0	0,019	0	0	0	0,040	0	0	0,033
	10	0	0	0,019	0	0	0	0,020	0	0,100	0,117
Pep <sub>Phe-Pro</sub>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	4	0	0	0,038	0,241	0,083	0	0	0	0,036	0,067
	5	0	0	0,058	0,019	0	0	0,025	0	0	0
	6	0,448	0,450	0,750	0,667	0,667	1,000	0,925	0,976	0,786	0,833
	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	8	0,552	0,550	0,135	0,074	0,250	0	0,050	0,024	0,179	0,100
	9	0	0	0,019	0	0	0	0	0	0	0
	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Tabelle 7.1. Fortsetzung 8.

Locus	Allel	FR9	FR10	IT1	IT2	IT3	IT4	DP1
6-Pgdh	1	0	0	0	0	0	0	1,000
	2	0	0	0	0,048	0	0	0
	3	1,000	1,000	0,900	0,935	0,986	0,966	0
	4	0	0	0	0	0	0	0
ldh1	5	0	0	0,100	0,016	0,014	0,034	0
	1	0	0	0	0	0	0	0
	2	0,020	0,052	0	0	0	0	0
	3	0,940	0,948	1,000	1,000	1,000	1,000	0,150
	4	0	0	0	0	0	0	0
	5	0,040	0	0	0	0	0	0,800
ldh2	6	0	0	0	0	0	0	0
	7	0	0	0	0	0	0	0,050
	1	0	0	0	0	0	0	0
	2	0	0	0	0	0	0	0
	3	0,980	0,767	1,000	1,000	1,000	1,000	0
Mdh1	4	0	0	0	0	0	0	0
	5	0,020	0,233	0	0	0	0	1,000
Mdh2	1	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
	2	0	0	0	0	0	0	0
Me	1	0	0	0	0	0	0	0
	2	0	0	0	0,017	0	0	0,067
	3	1,000	1,000	1,000	0,983	0,969	0,938	0,933
	4	0	0	0	0	0,031	0,063	0
	5	0	0	0	0	0	0	0
G-6-Pdh	1	0,020	0	0	0	0	0,037	0,950
	2	0,980	1,000	1,000	0,917	0,956	0,963	0,050
	3	0	0	0	0,083	0,044	0	0
	4	0	0	0	0	0	0	0
	5	0,020	0	0	0	0	0	0
Gapdh	1	0,980	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
	2	0	0	0	0	0	0	0
	3	0	0	0	0	0	0	0
Gpdh	1	0	0	0	0	0	0	0
	2	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
	3	0	0	0	0	0	0	0
Hbdh	1	0	0	0	0	0	0	0
	2	0,020	0	0	0	0	0	0
	3	0,600	0,707	0	0,016	0	0	0
	4	0,380	0,293	0,800	0,823	0,763	0,931	1,000
	5	0	0	0	0	0	0	0
	6	0	0	0,200	0,161	0,224	0,069	0
	7	0	0	0	0	0,013	0	0
Acon1	1	0	0	0	0	0	0	0
	2	0,100	0,167	0	0,016	0,013	0	1,000
	3	0,900	0,833	1,000	0,984	0,987	1,000	0
	4	0	0	0	0	0	0	0
Fum	5	0	0	0	0	0	0	0
	1	0	0	0	0	0	0	0,050
	2	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	0,917
Aat1	3	0	0	0	0	0	0	0,033
	1	0	0	0	0	0	0	0
	2	0,040	0	0	0	0	0	0
	3	0	0	0,200	0,032	0,092	0,155	0
	4	0,960	1,000	0,800	0,935	0,908	0,845	1,000
5	0	0	0	0,032	0	0	0	

Tabelle 7.1. Fortsetzung 9.

Locus	Allel	FR9	FR10	IT1	IT2	IT3	IT4	DP1
Aat2	1	0	0	0	0	0	0	0
	2	0	0,067	0	0	0	0	0
	3	0	0	0	0	0	0	0
	4	1,000	0,917	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
	5	0	0,017	0	0	0	0	0
	6	0	0	0	0	0	0	0
Pgi	1	0	0,017	0	0,032	0,013	0,034	0
	2	0	0	0	0,016	0	0	0
	3	0,040	0,067	0	0,306	0,132	0,328	0,133
	4	0	0	0	0	0	0	0
	5	0,960	0,917	0	0,129	0,026	0,276	0,867
	6	0	0	0	0	0,013	0	0
	7	0	0	0,500	0,145	0,513	0,172	0
	8	0	0	0	0	0	0	0
	9	0	0	0,500	0,371	0,289	0,034	0
	10	0	0	0	0	0,013	0,155	0
Pgm	1	0,020	0	0	0	0	0	0
	2	0	0	0	0	0	0	0
	3	0	0,017	0	0	0,014	0	0
	4	0,020	0,050	0,200	0,306	0,229	0,232	0,833
	5	0	0	0	0	0,043	0,018	0
	6	0,320	0,367	0,600	0,581	0,500	0,661	0
	7	0	0	0	0	0	0	0
	8	0,620	0,517	0,200	0,048	0,200	0,071	0,167
	9	0	0	0	0,065	0,014	0,018	0
	10	0,020	0,050	0	0	0	0	0
Pep <sub>Phe-Pro</sub>	1	0	0	0	0	0	0	0
	2	0	0	0	0	0	0	0
	3	0	0	0	0	0	0	0
	4	0	0	0	0	0	0,052	0,117
	5	0	0	0	0	0	0	0
	6	0,979	0,817	0,900	0,919	0,784	0,914	0,883
	7	0	0	0	0,048	0,135	0	0
	8	0,021	0,183	0	0,032	0,068	0,034	0
	9	0	0	0,100	0	0,014	0	0
	10	0	0	0	0	0	0	0

**Tabelle 7.2.** Allel-Frequenzen der 14 untersuchten Populationen von *Euphydryas aurinia* aus Nordwesttschechien. Populationsabkürzungen siehe Tab. 2.2 (S. 19 ff.).

Locus	Allel	1.1	1.2	2	3.1	3.2	3.3	3.4	4.1	4.2	5.1
6-Pgdh	1	0	0,020	0	0	0	0	0,017	0,158	0,043	0,250
	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	3	1,000	0,980	1,000	1,000	0,980	1,000	0,933	0,842	0,957	0,750
	4	0	0	0	0	0,020	0	0,050	0	0	0
ldh1	1	0,935	0,940	0,958	0,969	0,980	0,860	0,967	0,974	0,957	0,850
	2	0,065	0,060	0,021	0,031	0,020	0,140	0,033	0,026	0,043	0,150
	3	0	0	0,021	0	0	0	0	0	0	0
ldh2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	2	0,978	0,900	0,917	0,875	0,900	0,960	0,950	0,868	0,913	0,950
	3	0,022	0,100	0,083	0,125	0,100	0,040	0,050	0,132	0,087	0,050
Mdh1	1	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
Mdh2	1	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
Me	1	0	0	0,021	0	0	0	0	0	0	0
	2	1,000	1,000	0,979	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
G-6-Pdh	1	0	0	0	0	0	0	0	0,026	0	0
	2	0,957	0,960	0,896	0,563	0,820	0,880	0,817	0,947	0,761	1,000
	3	0,043	0,040	0,104	0,438	0,180	0,120	0,183	0,026	0,239	0
Gapdh	1	1,000	0,960	0,938	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
	2	0	0,040	0,063	0	0	0	0	0	0	0
Gpdh	1	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
Hbdh	1	0,239	0,500	0,188	0,313	0,220	0,080	0,150	0,211	0,087	0,200
	2	0,522	0,420	0,604	0,438	0,560	0,820	0,817	0,711	0,543	0,800
	3	0	0	0	0	0,020	0	0	0	0	0
	4	0,239	0,080	0,208	0,250	0,200	0,100	0,033	0,079	0,370	0
Acon1	1	0,326	0,060	0,208	0,188	0,120	0,040	0,133	0,079	0,130	0,050
	2	0,674	0,940	0,792	0,813	0,880	0,960	0,867	0,921	0,870	0,950
Fum	1	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
Aat1	1	0,043	0,040	0,104	0	0,100	0,080	0,050	0,053	0,087	0
	2	0,957	0,900	0,896	0,969	0,880	0,900	0,933	0,868	0,913	1,000
	3	0	0,060	0	0,031	0,020	0,020	0,017	0,079	0	0
Aat2	1	0	0	0	0	0	0	0,017	0	0	0
	2	0,043	0,100	0,083	0	0,100	0,060	0,050	0	0,065	0,050
	3	0,935	0,900	0,917	1,000	0,880	0,940	0,917	0,921	0,935	0,950
	4	0	0	0	0	0,020	0	0,017	0,079	0	0
	5	0,022	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pgi	1	0,043	0,040	0,042	0	0	0,060	0	0,026	0	0
	2	0,065	0,100	0	0,125	0,020	0,020	0,017	0,158	0,065	0,050
	3	0,696	0,720	0,958	0,844	0,900	0,900	0,983	0,816	0,913	0,950
	4	0,174	0,140	0	0,031	0,080	0,020	0	0	0,022	0
Pgm	5	0,022	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	1	0	0,020	0	0	0	0	0	0	0	0
	2	0	0,020	0,042	0,063	0,060	0,104	0,033	0,158	0	0,050
	3	0,804	0,600	0,917	0,750	0,740	0,750	0,600	0,237	0,826	0,650
	4	0	0	0	0	0	0,063	0,017	0	0	0
Pep <sub>Phe-Pro</sub>	5	0,196	0,360	0,042	0,188	0,200	0,083	0,350	0,605	0,174	0,300
	1	0,022	0,040	0	0,031	0,040	0,040	0	0	0,022	0
	2	0	0	0	0	0	0	0,033	0	0	0
	3	0,065	0,080	0,021	0	0,020	0	0	0	0	0
	4	0	0	0	0	0,040	0	0	0	0	0
	5	0,826	0,780	0,875	0,813	0,780	0,900	0,900	0,895	0,739	0,900
6	0,087	0,100	0,104	0,156	0,120	0,060	0,067	0,105	0,239	0,100	

Tabelle 7.2. Fortsetzung.

Locus	Allele	5.2	5.3	5.4	5.5
6-Pgdh	1	0	0	0,019	0,083
	2	0	0	0	0,014
	3	1,000	1,000	0,981	0,889
	4	0	0	0	0,014
ldh1	1	1,000	1,000	0,904	0,944
	2	0	0	0,096	0,056
	3	0	0	0	0
ldh2	1	0,028	0	0	0
	2	0,861	0,860	1,000	0,900
	3	0,111	0,140	0	0,100
Mdh1	1	1,000	1,000	1,000	1,000
Mdh2	1	1,000	1,000	1,000	1,000
Me	1	0	0,020	0	0
	2	1,000	0,980	1,000	1,000
G-6-Pdh	1	0	0	0,096	0,028
	2	1,000	0,900	0,885	0,958
	3	0	0,100	0,019	0,014
Gapdh	1	1,000	1,000	1,000	1,000
	2	0	0	0	0
Gpdh	1	1,000	1,000	1,000	1,000
Hbdh	1	0,194	0,160	0,154	0,222
	2	0,667	0,700	0,769	0,708
	3	0	0	0	0
	4	0,139	0,140	0,077	0,069
Acon1	1	0,083	0,040	0,096	0,222
	2	0,917	0,960	0,904	0,708
Fum	1	1,000	1,000	1,000	1,000
Aat1	1	0	0,080	0,077	0,042
	2	0,944	0,920	0,904	0,875
	3	0,056	0	0,019	0,083
Aat2	1	0	0	0	0
	2	0	0	0	0,014
	3	0,972	0,960	0,885	0,917
	4	0,028	0,040	0,115	0,069
	5	0	0	0	0
Pgi	1	0	0,020	0	0,014
	2	0	0,040	0,115	0,139
	3	0,972	0,940	0,885	0,847
	4	0,028	0	0	0
	5	0	0	0	0
Pgm	1	0	0	0	0
	2	0	0,060	0	0,181
	3	0,833	0,700	0,442	0,292
	4	0	0	0	0
	5	0,167	0,240	0,558	0,528
Pep <sub>Phe-Pro</sub>	1	0,028	0,020	0	0
	2	0	0	0	0
	3	0	0	0	0
	4	0	0	0	0
	5	0,917	0,860	1,000	0,889
	6	0,056	0,120	0	0,111

## Lebenslauf

Name: Junker  
Vorname: Marius (Johannes Michael)

Geboren am: 06.07.1979  
Geboren in: Bad Tölz  
Staatsangehörigkeit: Deutsch

Schulbildung:  
1986-1990 Volksschule, Gerbrunn  
1990-1991 Riemenschneider-Gymnasium, Würzburg  
1991-1999 Albertus-Magnus-Gymnasium, Regensburg

Zivildienst:  
1999-2000 Universitätsklinikum Regensburg,  
Abteilung für Röntgendiagnostik

Akademischer Werdegang:  
2000-2006 Studium der Biologie (Diplom)  
2000-2001 Technische Universität München (TUM)  
2001-2006 Ludwig-Maximilian-Universität (LMU), München  
März 2006 Diplom; Thema der Diplomarbeit:  
„Elektronenmikroskopische Untersuchungen der Ei-  
Oberflächenstrukturen bei der Unterfamilie Sterrhinae  
(Lepidoptera, Geometridae)“  
2006-2009 Universität Trier, Doktorarbeit im Fachbereich VI  
(Geowissenschaften/ Biogeographie)

Tätigkeiten in der Forschung:  
11/2003-11/2005 Studentische Hilfskraft an der Zoologischen  
Staatssammlung München (ZSM); Sektion Lepidoptera  
05/2006-07/2006 Volontariat am Natural History Museum (BMNH),  
London; Department of Entomology  
11/2009-12/2009 Wissenschaftlicher Mitarbeiter (50%),  
Umweltprobenbank des Bundes (UPB), Trier