Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde **65:** 131-148. Münster 2003

Störungen als ökologischer Schlüsselfaktor beim Komma-Dickkopffalter (*Hesperia comma*)

Thomas Fartmann & Hermann Mattes, Münster

1 Einleitung

Für *Hesperia comma* ist - wie für die Mehrzahl der Tagfalterarten in Mitteleuropa - vergleichsweise wenig über die Ökologie bekannt. So weisen Ebert & Rennwald (1991) in ihrem Standardwerk über die Tagschmetterlinge Baden-Württembergs auf den großen Forschungsbedarf bei *Hesperia comma* - insbesondere hinsichtlich der Larvalhabitate - hin. Während aus Großbritannien umfassende Analysen und Darstellungen zur Habitatbindung und Verbreitung des Komma-Dickkopffalters vorliegen (Heath et al. 1984, Thomas et al. 1986, Emmet & Heath 1989, Thomas & Lewington 1991, Asher et al. 2001), existiert mit der Arbeit von Hermann & Steiner (1997) für Südwest-Deutschland nur eine ausführlichere Studie aus Mitteleuropa. Aus Nordhessen bzw. Westfalen gibt es nur grobe Angaben zur Phänologie, Verbreitung und den Imaginal-Lebensräumen von *Hesperia comma* (vgl. Speyer 1867, Uffeln 1908, Reuhl 1972, Retzlaff 1973, Biermann 1995). Hinweise auf Präimaginalstadien und deren Habitate fehlen aus diesem Raum komplett. Vor diesem Hintergrund soll erstmals am Beispiel des Diemeltales ein Gesamtüberblick über Verbreitung, Phänologie, Imaginal-Lebensräume und Blütenbesuch sowie die Eiablagehabitate der sowohl in Hessen (Kristal & Brockmann 1996) als auch Nordrhein-Westfalen (Dudler et al. 1999) stark gefährdeten Dickkopffalterart gegeben werden. Besonderes Augenmerk gilt hierbei den Parametern, die als ökologische Schlüsselfaktoren für die Habitatbindung fungieren. Diese zusammenfassende Analyse soll die Grundlage für Empfehlungen zum Schutz der Art im Diemeltal und weiten Teilen Mitteleuropas bilden. Eine umfassende Darstellung der physiogeographischen Verhältnisse und der gesamten Tagfalter- und Widderchenzönose des Diemeltales ist Fartmann (2002 und i. Dr.) zu entnehmen.

2 Untersuchungsgebiet

2.1 Lage und naturräumliche Charakteristika

Das Untersuchungsgebiet (UG) liegt im nordrhein-westfälisch-hessischen Grenzgebiet nordwestlich von Kassel und umfasst einen ca. 70 km langen Abschnitt des Diemeltales von der Diemeltalsperre bei Helminghausen im Südwesten bis kurz vor die Mündung der Diemel in die Weser bei Helmarshausen im Nordosten (Abb. 1). Die Meereshöhe nimmt nahezu kontinuierlich von Südwesten mit über 600 m NN nach Nordosten auf ca. 100 m NN ab.

Der obere, südwestliche Abschnitt des UG liegt auf nordrhein-westfälischem Gebiet (Hochsauerlandkreis), der untere, nordöstliche Teil befindet sich dagegen in Hessen (Landkreis Kassel). Dazwischen gehören Teile sowohl zu Nordrhein-Westfalen (Hochsauerlandkreis, Kreis Höxter) als auch Hessen (Landkreis Waldeck-Frankenberg bzw. Kassel).

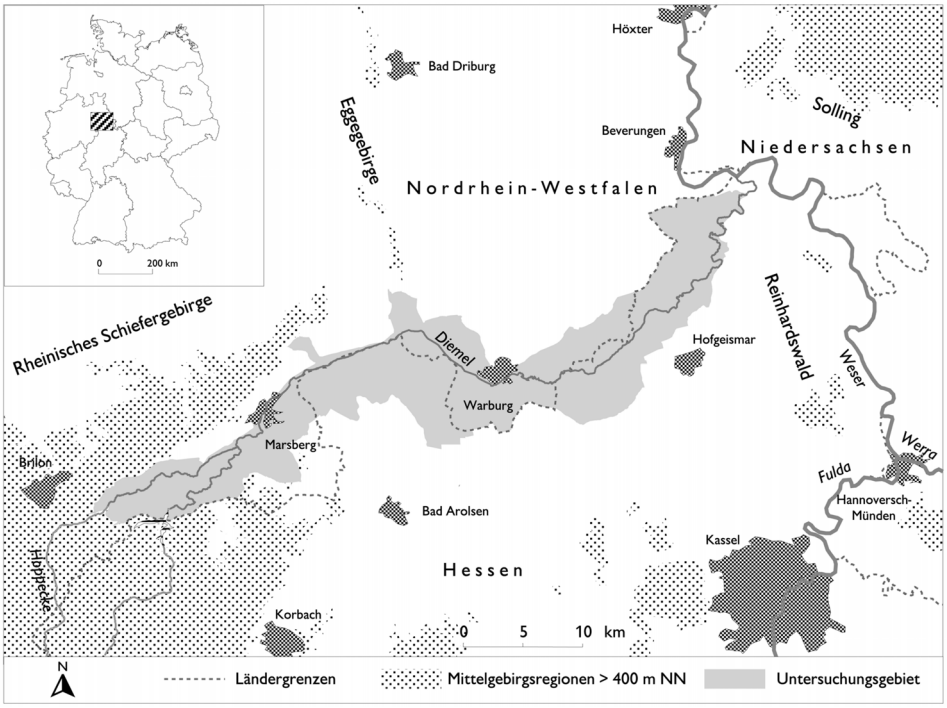

Abb. 1: Lage des Untersuchungsgebietes.

Tab. 1: Physiogeographische Charakteristika der Teilräume des Untersuchungsgebietes. Quellen: Bundesanstalt für Geowissenschaften und Rohstoffe & Geologische Landesämter der BRD (1979), Müller-Temme (1986), Murl NRW (1989).

	Diemeltal			
	Oberes		Mittleres	Unteres
	westliches	östliches		
Gesteine	Tonschiefer, Quarzite und Diabas	Zechsteinkalke und Buntsandstein	Muschelkalk, Keuper und Löss	Muschelkalk, Buntsandstein und fluviatile Ablagerungen
Meereshöhe [m NN]	400–500	300–400	200–300	100–200
Jahresniederschlag [mm]	850–>1000	700–850	600–800	650–800
Jahresmitteltemperatur [°C]	6,5–8	7,5–8	8–8,5	7,5–9

Aufgrund der starken physiogeographischen, insbesondere klimatischen Differenzierung kann das UG nach FARTMANN (2002 und i. Dr.) in vier Abschnitte unterteilt werden (Tab. 1). Das westliche Obere Diemeltal umfasst das hochgelegene Gebiet mit den höchsten Niederschlägen und geringsten Jahresmitteltemperaturen des gesamten UG von der Ortschaft Hoppecke bis etwa zur Einmündung der Hoppecke in die Diemel. Weiter flussabwärts an der Diemel folgt das um Marsberg gelegene und bereits deutlich mildere östliche Obere Diemeltal mit niedrigen Jahresmitteltemperaturen und hohen Niederschlägen. Das Mittlere Diemeltal beinhaltet den um Warburg gelegenen klimatischen Gunstraum mit relativ geringen Niederschlägen und hohen Temperaturen. Östlich von Ostheim erstreckt sich das durch hohe Durchschnittstemperaturen, aber bereits deutlich ansteigende Niederschläge gekennzeichnete Untere Diemeltal.

2.2 Nutzungsgeschichte

Wie aus Karten und Texten hervorgeht (BRÖKEL 1984, BROHL 1990, NITSCHE & BULTMANN 1995, LUCAN & EGER 1996), war die historische Kulturlandschaft des Diemeltales des 18. und 19. Jh. eine offene und waldarme Landschaft. Bis Mitte des 19. Jh. waren die Dörfer umgeben von Ackerfluren mit hofnahen Dung- und abgelegenen Außenfeldern, die im Rahmen der Dreifelderwirtschaft genutzt wurden (vgl. BUDDE & BROCKHAUS 1954). Weiter abseits der Dörfer oder auf flachgründigen Hängen lagen mit großem Flächenanteil Hutungen. Die überwiegend lichten Waldungen wurden als Hude-, Mittel- oder Niederwälder genutzt.

Die seit dem Beginn des 19. Jh. rückläufige Entwicklung der Magerrasen im Diemeltal korrespondiert mit dem Rückgang der Schafbestände. Sowohl in Hessen als auch in Westfalen erreichte die Schafzucht Mitte der 1960er-Jahre ihren Tiefpunkt (GEMMEKE 1975). Große Teile der Magerrasen im Diemeltal fielen brach und wurden mit Kiefern (*Pinus sylvestris* und *Pinus nigra*) aufgeforstet (vgl. SCHUBERT 1989, HOZAK & MEYER 1998).

Seit Ende der 1980er-Jahre wurden von Seiten des ehrenamtlichen und behördlichen Naturschutzes Entbuschungsmaßnahmen durchgeführt, Beweidungskonzepte erstellt und umgesetzt (GERKEN & MEYER 1994, SCHUBERT 1994, HOZAK & MEYER 1998). Im Diemeltal stiegen die Schafbestände wieder an und die Nutzungsintensität auf den Magerrasen nahm zu.

Nach FARTMANN (2002 und i. Dr.) sind aktuell noch insgesamt 145 Kalkmagerrasen-Komplexe mit einer Gesamtfläche von ca. 750 ha im Diemeltal vorhanden. Genutzte Flächen (vor allem Hütebeweidung mit Schafen und Ziegen) überwiegen mit ca. 410 ha (55 % Flächenanteil) leicht gegenüber brachliegenden mit etwa 340 ha (45 %).

Der Schwerpunkt der Kalkmagerrasenvorkommen liegt im Unteren Diemeltal mit ca. 435 ha Kalkmagerrasen-Komplexen. Über das Mittlere Diemeltal mit 225 ha nimmt die Gesamtfläche der Kalkmagerrasen-Komplexe bis auf 90 ha im Oberen Diemeltal ab. In gleicher Richtung sinkt die Zahl und Größe der Flächen, während die Isolation der Einzelflächen ansteigt.

Als weitere Lebensräume von *Hesperia comma* kommen im Diemeltal Silikatmagerrasen-Komplexe und offene Kalksteinbruch-Komplexe in Frage: Letztere nehmen 85 ha im UG ein und sind in allen Teilabschnitten des Untersuchungsraumes vertreten. Die ca. 25 ha Silikatmagerrasen-Komplexe befinden sich überwiegend im westlichen Teil des Oberen Diemeltales.

3 Methoden

Die Untersuchungen zur Ökologie von *Hesperia comma* erfolgten während der Vegetationsperioden 1998 bis 2001. Die larvalökologischen Studien wurden jeweils in den Monaten August und September durchgeführt.

Verbreitung

Da im Diemeltal noch eine Vielzahl von Flächen durch *Hesperia comma* besiedelt wird, erfolgte die Kartierung der Verbreitung auf Messtischblatt-Quadrantenbasis. In Anlehnung an Hermann (1999) fand eine erfolgsorientierte Suche statt, das heißt, es wurde so lange auf geeignet erscheinenden Flächen innerhalb eines Quadranten gesucht, bis ein Nachweis erbracht wurde oder ein Vorkommen der Art in dem betreffenden Messtischblatt-Viertel mit hoher Wahrscheinlichkeit ausgeschlossen werden konnte. Die Erfassung der Art erfolgte sowohl anhand von Faltern als auch Eiern, jeweils mit Schwerpunkt im August.

Phänologie

In die Darstellung der Phänologie flossen neben den eigenen Beobachtungen auch alle verfügbaren Daten anderer Melder (Biermann, Gottschalk, Retzlaff, Weigt, schriftl.) aus den Jahren 1965 bis 2001 ein. Als schwierig erwies sich z. T. die Deutung der Häufigkeitsangaben. Funde ohne Mengenangabe wurden als ein Exemplar gewertet (vgl. auch Ebert & Rennwald 1991). Wörtliche Häufigkeitsbeschreibungen wurden nach folgendem Schema in Zahlenwerte übersetzt: selten, einzeln = 1 Indiv.; häufig, in Anzahl = 5 Indiv. und sehr häufig, gemein, in Massen = 10 Indiv. Die angegebenen Werte dürften vermutlich die Untergrenze der real beobachteten Zahlen darstellen. Die Phänologie wird in Pentaden (Fünftagesabschnitte eines Jahres) dargestellt.

Blütenbesuch

Während des gesamten Untersuchungszeitraumes wurden die Blütenbesuche mit Angabe der Nektarquelle notiert. Als Blütenbesuch galten nur Beobachtungen von Tieren, deren Rüssel sich in der Blüte befand. Als Maß für die Stenanthie von *Hesperia comma* wird die Nahrungs-Nischenbreite (NB) nach Colwell & Futuyma (1971) berechnet. Hierbei gilt:

$NBi = bb_i^2 / \sum bb_{ij}^2$

mit:

NB_i = Nahrungs-Nischenbreite der Falterart i

bb_i = Gesamtzahl der Blütenbesuche der Falterart i

bb_{ij} = Anzahl der Blütenbesuche der Art i auf Blütenpflanze j

Würde eine Falterart nur eine Nektarquelle nutzen, so läge NB_i bei 1. Mit zunehmender Zahl der Nektarquellen und dem Fehlen von Präferenzen für einzelne Arten steigt der Wert.

Larvalökologie

Da eine flächendeckende Bearbeitung aufgrund der Vielzahl von Vorkommen von *Hesperia comma* unrealistisch war, wurden geeignet erscheinende Habitate zielgerichtet nach Eiern abgesucht. Auf Nullproben (= Untersuchung nicht besiedelter Habitate) wurde zu Gunsten einer höheren Stichprobenzahl der besiedelten Habitate verzichtet. Bei Nachweis von Eiern fand eine Aufnahme der folgenden Parameter im Umkreis von 50 cm um den Fundort statt:

1. Struktur: Gesamtdeckung und Deckung der Strauch-, Kraut-, Moos- und Streuschicht sowie des Anteils an offenem Boden, Grus, Steinen und Felsen in 5%-Schritten; Höhen der Kraut- und Strauchschicht.
2. Ablagehöhen: Eiablagehöhe (Lotrechte) über dem Boden.
3. Konstitution der Wirtspflanze: Wirtspflanzenbreite (Durchmesser) und -höhe über dem Boden.
4. Vegetation: Ansprache der Pflanzengesellschaft anhand von diagnostischen Arten (Kenn- und Trennarten; vgl. Fartmann 2002 und i. Dr.).
5. Allgemeine Klimagunst: Exposition und Inklination des Hanges (jeweils in °) mittels eines Spiegelkompasses mit eingebautem Neigungsmesser; maximale tägliche Besonnungsdauer zur Hauptflugzeit der Art mit einem Horizontoskop nach Tonne (1954) unter Verwendung einer Sonnenscheibe für 51° N.

4 Ergebnisse

Verbreitung

Hesperia comma (Foto 1) kommt in nahezu jedem Messtischblatt-Quadranten im Diemeltal vor, fehlt aber dem klimatisch ungünstigen und zudem durch eine geringe Aus-

Foto 1: Männchen von *Hesperia comma* ruhend auf *Achillea millefolium*. (Aufnahme: T. Fartmann)

dehnung der Magerrasen- und Steinbruch-Komplexe gekennzeichneten Westteil des Oberen Diemeltales (vgl. Abb. 2). Aktuell tritt die Art auf mindestes 36 voneinander isolierten Einzelflächen auf. Die Größe der Flächen mit Nachweisen des Komma-Dickkopfalters (Ei oder Falter) reicht von 0,3 bis fast 70 ha. Der Median liegt bei einer Flächengröße von 7,6 ha Magerrasen-Komplex. *Hesperia comma* besiedelt im Diemeltal kurzrasige und schüttere Kalkmagerrasen (*Gentiano-Koelerietum*); zudem werden ein Kalksteinbruch mit initialen Kalkmagerrasen und in einem Fall („Auf der Wiemecke", Ostteil des Oberen Diemeltales) ein Borstgrasrasen (*Polygalo-Nardetum*) genutzt. Drei der besiedelten Kalk-Halbtrockenrasen liegen in Waldkomplexen und sind Reste ehemaliger Hudewälder („Eichholz" bei Welda). Jeweils etwa die Hälfte der besiedelten Flächen ist bewirtschaftet bzw. liegt brach. Während im Oberen Diemeltal alle Flächen mit *Hesperia comma*-Vorkommen beweidet werden, handelt es sich bei vielen der im Unteren Diemeltal besiedelten Habitate um ungenutzte, steile und zugleich sehr klüftig bzw. grusig verwitternde Muschelkalkhänge.

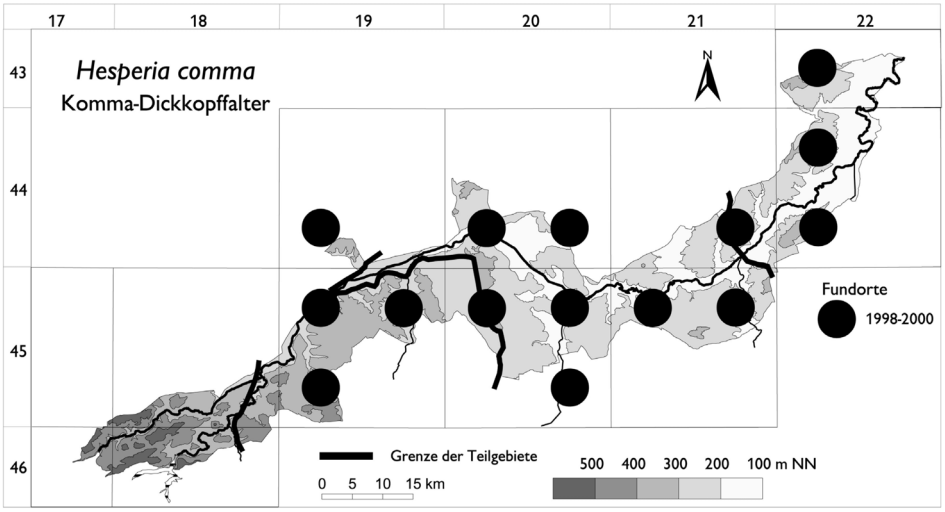

Abb. 2: Messtischblatt-Quadrantenverbreitung von *Hesperia comma* im Diemeltal.

Phänologie

Die ersten Nachweise von Faltern im Jahresverlauf stammen vom 01. Juli 1997 (Gottschalk schriftl.). In den beiden ersten Julidekaden treten Imagines von *Hesperia comma* nur spärlich auf, ab Ende Juli nimmt die Zahl der Beobachtungen dann deutlich zu und mündet in einem ausgeprägten Maximum zum Ende des 1. Augustdrittels (x_m = 10. 08., Abb. 3). Danach nehmen die Werte deutlich ab und klingen Anfang September aus. Die letzte Beobachtung ist vom 11. September 1997 (Gottschalk schriftl.).

Blütenökologie

Insgesamt liegen 168 Beobachtungen zum Blütenbesuch von *Hesperia comma* für 14 Pflanzenarten vor. Die sechs wichtigsten Nektarquellen stellen mit 95 % aller Besuche (Abb. 4) Dipsacaceen und Asteraceen vom Körbchen-Köpfchen-Typus nach KUGLER (1970) dar. Die mit Abstand wichtigste Nektarquelle mit über 50 % aller Besuche ist

Scabiosa columbaria. Die vorherrschende Blütenfarbe ist violett (inklusive lila, blau und purpurn) mit ca. 88 % aller Besuche. Etwa 11 % machen gelbe Blüten aus. Die Nahrungs-Nischenbreite (NB_i) nach COLWELL & FUTUYMA (1971) liegt bei 3,1.

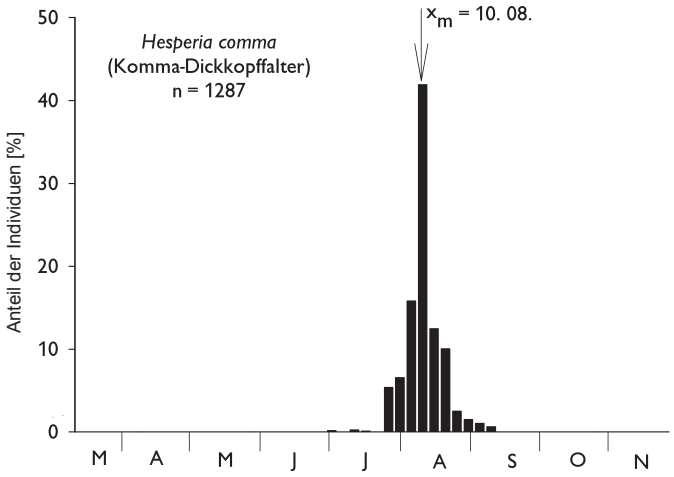

Abb. 3: Flugzeiten von *Hesperia comma* im Diemeltal.

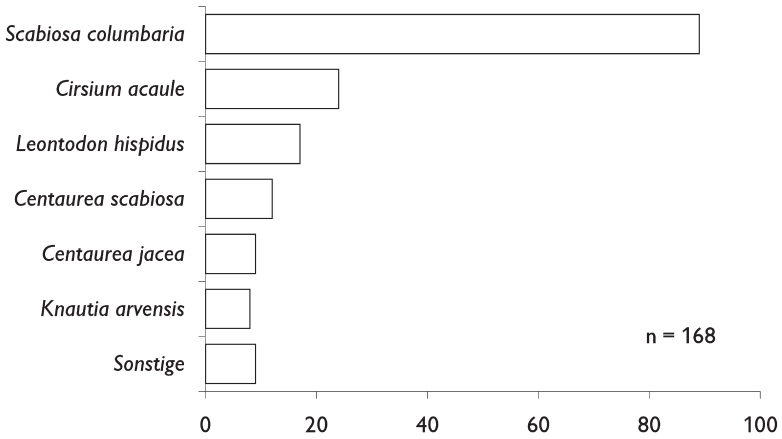

Abb. 4: Die Saugpflanzen von *Hesperia comma* im Diemeltal.

Larvalökologie

Hesperia comma lebt im Diemeltal nach dem bisherigen Kenntnisstand monophag an *Festuca ovina* agg. Die Eier werden einzeln an die Blätter der Wirtspflanze geheftet. Neben den insgesamt mehr als 300 Eifunden an Schafschwingel existiert je ein Nachweis von *Carex flacca, Helictotrichon pratense* und *Koeleria pyramidata* jeweils unmittelbar angrenzend an oder in *Festuca*-Horsten. Die Zahl der abgelegten Eier je Horst liegt bei 1 bis 5, in einem Fall sogar 10 Eiern.

Die Larvalhabitate (n = 278 Eier) von *Hesperia comma* sind durch eine sehr lückige und kurzrasige Vegetation gekennzeichnet. Vielfach handelt es sich um Tritt- oder Wühlstellen bzw. die Ränder von Wegen und Pfaden. Die Deckung der Krautschicht liegt bei einem Median von 60 % (Tab. 2). Moose sind nahezu immer vorhanden; der Median der Deckung beträgt 20 %. Kraut- und Moosschicht erreichen zusammen maximal 95 %, meist aber deutlich weniger (x_m = 70 %). Offener Boden fehlt an nahezu keiner Eiablagestelle, im Mittel (x_m) liegt der Anteil bei 20 % und im Maximalfall bei 60 %. Sträucher, Felsen, Steine und auch eine Streuauflage kommen in den Larvalha-

Tab. 2: Anzahl abgelegter Eier von *Hesperia comma* im Diemeltal in Abhängigkeit von der Gesamtdeckung, der Deckung von Kraut- und Moosschicht sowie des Anteils an offenem Boden und Grus an den Eiablagestellen (n = 278 Eier). x_m = Median. Ab 50 abgelegten Eiern je Klasse werden die Ziffern »fett« als Hinweis auf eine %-Präferenz dargestellt.

	Deckung/Anteil [%]										
	0–10	11–20	21–30	31–40	41–50	51–60	61–70	71–80	81–90	>90	**x_m**
Gesamt	.	.	9	22	**51**	21	47	**85**	32	11	**70**
Krautschicht	.	10	5	37	**68**	**53**	**51**	42	8	4	**60**
Moosschicht	**131**	**55**	21	34	21	10	6	.	.	.	**20**
Offener Boden	**106**	**92**	42	20	17	1	.	.	.	.	**20**
Grus	**205**	43	13	10	0	1	6	.	.	.	**10**

Foto 2: Verbissener Horst von *Festuca ovina* agg. mit Ei von *Hesperia comma*. Obere rechte Ecke: Detailaufnahme eines *Hesperia comma*-Eies. (Aufnahmen: T. Fartmann)

bitaten von *Hesperia comma* kaum vor. Fast immer vorhanden ist dagegen grusiges Material (Schotter) mit einem Median von 10 %.

Die Ablage der Eier (Foto 2) erfolgt an kleinwüchsige und häufig verbissene *Festuca ovina*-Horste, deren Wuchshöhen meist zwischen 3 und 6 cm liegen (x_m = 4 cm, Tab. 3). Die Eier werden nahezu ausnahmslos in den ersten 3 cm über dem Boden angebracht (x_m = 2 cm). Mit der geringen Wuchshöhe der genutzten Wirtspflanzen korrespondiert eine geringe Breite der Horste, belegte Pflanzen hatten einen Durchmesser von 2 bis 11 cm bei einem Median von 4 cm. Im typischen Fall erfolgt die Eiablage am äußeren Rand der Horste unmittelbar angrenzend an Rohboden oder Schotter (vgl. Abb. 5). Abschnitte der Wirtspflanzen, die an dichte Vegetation anschließen werden gemieden.

Die Entwicklung der Präimaginalstadien findet vor allem auf schwach bis stark geneigten Süd- und Südwesthängen statt (Abb. 6). Spärlich sind die Eifunde dagegen an Ost- oder Westhängen. Die Eiablagehabitate von *Hesperia comma* sind nicht nur kurzrasig, lückig und südexponiert, sondern werden auch über viele Stunden am Tag durch die Sonne beschienen. Die maximale tägliche Besonnungsdauer in den Larvalhabitaten liegt im August zwischen 5,5 und 12 Stunden. Das Gros der Habitate kommt auf Werte von 9,5 bis 12 Stunden (x_m = 10 h). Mikroklimatisch handelt es sich bei den Larval-

Tab. 3: Anzahl abgelegter Eier von *Hesperia comma* im Diemeltal in Abhängigkeit von den Ablagehöhen der Eier, den Wuchshöhen und dem Durchmesser (Breite) der Wirtspflanzen an den Eiablagestellen (n = 278 Eier). x_m = Median. Ab 50 abgelegten Eiern je Klasse werden die Ziffern »fett« als Hinweis auf eine Präferenz dargestellt.

	Höhe/Breite [cm]										
	0–1	>1–2	>2–3	>3–4	>4–5	>5–6	>6–7	>7–8	>8–9	>9	x_m
Ablagehöhe	**85**	**77**	**83**	19	12	.	.	2	.	.	**2**
Wuchshöhe	3	20	**52**	**74**	48	**54**	20	4	1	2	**4**
Breite	.	18	**50**	**70**	46	17	45	7	12	13	**4**

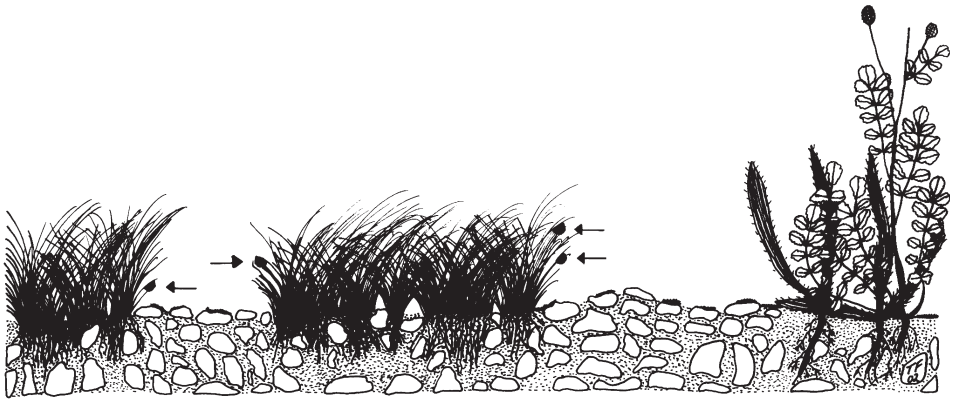

Abb. 5: Schematisierter Querschnitt durch ein typisches Eiablagehabitat von *Hesperia comma* im Diemeltal. Die Eier (s. Pfeile) werden meist unmittelbar angrenzend an Rohboden oder Schotter an verbissene Horste von *Festuca ovina* agg. abgelegt. An der rechten Abbildungsseite ist höherwüchsige Kalkmagerrasen-Vegetation mit *Brachypodium pinnatum* und *Sanguisorba minor* dargestellt.

Lebensräumen von *Hesperia comma* also um ausgesprochen trockene und warme bis heiße Mikrostandorte.

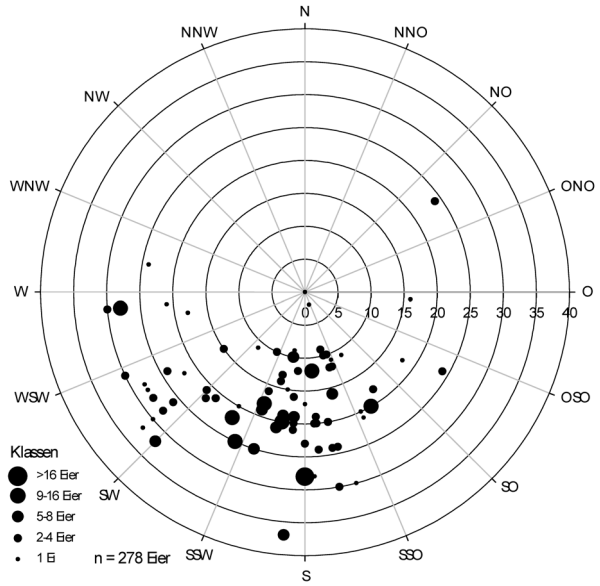

Abb. 6: Exposition und Inklination (°) an den Eiablagestellen von *Hesperia comma* im Diemeltal.

Eifunde stammen bislang nur aus den Kalkmagerrasen-Komplexen und einem Kalk-Steinbruch, obwohl die Art auch - wenngleich selten - in Borstgrasrasen auftritt (s. o.). Innerhalb der Kalkmagerrasen werden das *Gentiano-Koelerietum typicum* und das *Gentiano-Koelerietum trifolietosum* bevorzugt.

Hinsichtlich der Nutzung der Larvalhabitate halten sich brachliegende Flächen und bewirtschaftete etwa die Waage. Auf den Flächen, die unbewirtschaftet sind, erfolgt der Verbiss der Wirtspflanzen häufig durch Kaninchen.

5 Diskussion

In Übereinstimmung mit Thomas et al. (1986) bzw. Hermann & Steiner (1997) ist die Qualität der Larvalhabitate der bestimmende Faktor für Verbreitung und Häufigkeit von *Hesperia comma* im Diemeltal und vermutlich auch in weiten Teilen des Gesamtverbreitungsgebietes. Darüber hinaus hat auch der Grad der Isolation und die Größe der besiedelbaren Flächen einen Einfluss auf die Verbreitung (vgl. Thomas & Jones 1993, Hill et al. 1996).

Nach den eigenen Befunden lässt sich das optimale Larvalhabitat von *Hesperia comma* im Diemeltal folgendermaßen beschreiben: Es handelt sich um sehr lückige und kurzrasige Mikrohabitate im *Gentiano-Koelerietum*. Deutlich präferiert werden geneigte Süd- und Südwesthänge mit einem hohen Strahlungsangebot. Die Eiablage erfolgt bevorzugt an kleinwüchsige und verbissene Pflanzen von *Festuca ovina* agg. unmittelbar über dem Erdboden. Die zur Ablage der Eier genutzten Teile der Wirtspflanzen befinden sich zumeist angrenzend an oder über Rohboden bzw. Schotter. Wie nachfolgend näher erläutert werden soll, ist die Wahl eines geeigneten Eiablage- und Larvalhabitates

in doppelter Hinsicht von Störungen abhängig: Einerseits werden durch Störungen die geeigneten mikroklimatischen Bedingungen für eine erfolgreiche Entwicklung der Präimaginalstadien geschaffen und andererseits wird durch Verbiss die Verwertbarkeit der Wirtspflanze erhöht.

Wie auch die Studien von THOMAS et al. (1986) in Großbritannien oder von HERMANN & STEINER (1997) aus Baden-Württemberg zeigen, ist die einzige Wirtspflanze von *Hesperia comma* in Kalkmagerrasen *Festuca ovina* agg. Von sauren Festgesteinsmagerrasen im Schwarzwald gibt es darüber hinaus Nachweise von *Deschampsia flexuosa* (HERMANN & STEINER 1997) und für Sandtrockenrasen des diluvialen Tieflandes von *Corynephorus canescens* (Hermann mdl.). Sowohl in der eigenen Studie (*Carex flacca, Helictotrichon pratense* und *Koeleria pyramidata*) als auch in der Literatur (THOMAS et al. 1986, LEOPOLD 2001) sind aus Kalklandschaften vereinzelt Eiablagen an andere Gräser als *Festuca ovina* agg. und an Kräuter bekannt. Da ihr Anteil im Diemeltal und bei THOMAS et al. (1986) deutlich unter 1 % lag und unmittelbar angrenzend immer Schafschwingel wuchs, sind sie als „Fehlablagen" zu interpretieren.

Bei der Eiablage werden im Diemeltal verbissene Exemplare von *Festuca ovina* agg. präferiert. THOMAS et al. (1986) konnten in England ebenfalls eine Vorliebe für kurz abgeweidete Pflanzen feststellen. Nach neueren Studien (WARREN & THOMAS 1993, BARNETT & WARREN 1995, ASHER et al. 2001) werden dagegen zu stark verbissene Wirtspflanzen auf zur Flugzeit von *Hesperia comma* beweideten Flächen gemieden. Allerdings kann es sich hierbei auch um Artefakte handeln, da keine Angaben über die Verluste durch Verbiss und somit die Ausgangszahlen der Eier vorliegen (vgl. BARNETT & WARREN 1995). Es stellt sich nun die Frage, welche Vorteile ergeben sich aus der Bevorzugung verbissener Wirtspflanzen? Folgende Erklärungen sind denkbar:

1. Auf verbissenen bürstenartigen Pflanzen fällt den Weibchen die Eiablage leichter, da die Tiere bessere Sitzmöglichkeiten haben als auf langen instabilen Blättern.
2. Die Ablagestellen in den kurzgefressenen Pflanzen können sich besser erwärmen als dies bei langblättrigen Exemplaren der Fall ist.
3. Neue Triebe verbissener Pflanzen weisen ein besseres C/N-Verhältnis auf und sind für die Raupen leichter zu verwerten.

Alle drei genannten Punkte dürften von Bedeutung sein, allerdings erscheint uns der dritte Punkt am wichtigsten. Die energetische Verwertbarkeit der Wirtspflanzen spielt eine entscheidende Rolle für die Larvalentwicklung vieler Tagfalterarten (s. Synopse bei FARTMANN 2002 und i. Dr.). Viele Pflanzen reagieren auf Verbiss durch den Neuaustrieb von Blättern. Junge Blätter sind stickstoff- und wasserreicher als ältere und besser als Nahrung für Raupen zu verwerten. Somit kommt dem Verbiss durch Wild (im Diemeltal vor allem Kaninchen) oder Weidetiere nicht nur eine entscheidende Rolle durch die Schaffung der von *Hesperia comma* benötigten Mikrohabitate (s. u.), sondern auch durch die Beeinflussung der chemischen Zusammensetzung der Wirtspflanze zu.

Unter den bislang fast 50 Arten, zu denen Erkenntnisse zur Larvalökologie aus dem Diemeltal vorliegen (vgl. FARTMANN 2002 und i. Dr.), gehört *Hesperia comma* zu den Arten, die die lückigsten und zugleich kurzrasigsten Mikrohabite nutzt. Vergleichbar warme und trockene Mikrohabitate dienen z. B. auch *Hipparchia semele, Jordanita subsolana, Maculinea arion* oder *Zygaena purpuralis* als Larvalhabitat. *Hesperia comma* besiedelt abweichend von KUDRNA (1988) anscheinend über weite Teile Mittel- und Nordwesteuropas identische Larval-Lebensräume. Dies gilt für den atlantisch geprägten Süden Englands (THOMAS et al. 1986), subatlantisch getönte Gebiete Mitteleuropas wie dem Heckengäu in Baden-Württemberg (HERMANN & STEINER 1997) oder das Diemeltal bis hin zu subkontinentalen Landschaften wie das untere Unstruttal in Sachsen-Anhalt

(Leopold 2001) bzw. die Pollauer Berge im Süden Tschechiens (Hermann & Steiner 1997). In Abhängigkeit vom Witterungsverlauf können die genutzten Larvalhabitate aber auch räumlichen Verlagerungen unterliegen (vgl. Thomas et al. 2001).

Kalkhalbtrockenrasen-Komplexe des *Bromion* und hier insbesondere das *Gentiano-Koelerietum* sind der wichtigste Larval-Lebensraum für *Hesperia comma* außerhalb der Alpen in Mitteleuropa (vgl. auch Ebert & Rennwald 1991, Weidemann 1995, Hermann & Steiner 1997, Leopold 2001). Die größere Bedeutung des beweideten *Gentiano-Koelerietum* gegenüber dem klassischerweise gemähten *Brometum* dürfte auf den größeren Anteil von Störstellen in Folge von Tritt zurückzuführen sein. Auch Imagines nutzen vor allem beweidete Kalkmagerrasen, folglich stuft Fartmann (2002 und i. Dr.) *Hesperia comma* als Leitart des *Gentiano-Koelerietum* im Diemeltal ein.

Daneben werden auch *Xerobromion*-Gesellschaften (Leopold 2001), initiale Ausbildungen von Kalkmagerrasen (eig. Untersuchung, Hermann & Steiner 1997, Leopold 2001) z. B. in Steinbrüchen, Borstgrasrasen der *Nardetalia* (Hermann & Steiner 1997) und Zwergstrauchheiden der *Vaccinio-Genistetalia* (Hermann & Steiner 1997) als Larvalhabitat genutzt. In Sandlandschaften des Flachlandes kommen Sandtrockenrasen der *Koelerio-Corynephoretea* als Entwicklungsorte der Präimaginalstadien in Frage (vgl. z. B. Weidemann 1995). Als weiteres mögliches Larvalhabitat sind Pfeifengraswiesen des *Molinion* denkbar (vgl. Ebert & Rennwald 1991, Hermann & Steiner 1997, Weidemann 1995). Wie Hermann & Steiner (1997) vermuten und durch eigene Eifunde bestätigt werden kann, dienen lichte Wälder mit Kalkmagerrasenvegetation ebenfalls als Larvalhabitat.

Die Mikrostrukturen der Larval-Lebensräume von *Hesperia comma*, die für ein warmheißes und zugleich trockenes Kleinklima verantwortlich sind, sind unter anderem auf mechanische Störungen zurückzuführen, die für offene Bodenstellen sorgen. Unter den großklimatischen Bedingungen in Mittel- und Nordwesteuropa bleiben derartige Mikrohabitate allerdings nur erhalten, wenn die Störungen (z. B. Beweidung) regelmäßig auftreten. Im Gegensatz zu den Darstellungen in anderen Untersuchungen (z. B. Hermann & Steiner 1997) erscheint der Anteil von brachliegenden Flächen - die *Hesperia comma* im Diemeltal als Larvalhabitat dienen - mit etwa 50 % zunächst sehr hoch. Erst bei detaillierterer Betrachtung lässt sich diese Abweichung erklären. Der größte Teil ungenutzter Lebensräume von *Hesperia comma* befindet sich im Unteren Diemeltal. Bei diesen Brachflächen handelt es sich durchgängig um steile südexponierte und grusig verwitternde Muschelkalkhänge, die auch unter subatlantischen Klimabedingungen nur eine geringe Sukzessions-Geschwindigkeit aufweisen. Zudem werden auf den meisten dieser Flächen auch Störstellen wie Pfade und Wühlstellen durch Wild - vor allem Kaninchen - geschaffen. Auf die Bedeutung von individuenreichen Kaninchen-Populationen für die Offenhaltung von Kalkmagerrasen und Schaffung von Larvalhabitaten für *Hesperia comma* haben bereits Thomas et al. (1986) hingewiesen. In England setzte durch die Ausbreitung der Myxomatose seit Mitte der 1950er Jahre ein starker Rückgang der Kaninchen und hiermit verbunden ein starker Rückgang von *Hesperia comma* ein. Der Komma-Dickkopffalter hat meist nur auf denjenigen nicht bewirtschafteten Flächen überlebt, die durch einigermaßen stabile Kaninchenpopulationen gekennzeichnet waren.

Im klimatisch ungünstigen, kühl-feuchten Oberen Diemeltal und lehmig-verwitternden Zechsteinkalken mit höheren Sukzessions-Geschwindigkeiten besiedelt *Hesperia comma* nur regelmäßig beweidete Flächen. Hier kann die Art anscheinend nur kurze Zeit auf Flächen ohne anthropo-zoogene Störungen überdauern.

Die hier vorgestellten Daten zur Imaginal-Phänologie kennzeichnen den Komma-Dickkopffalter als univoltine Spätsommerart (vgl. Fartmann 2002 und i. Dr.) mit einem aus-

geprägten Flugmaximum zu Beginn des Augusts und decken sich gut mit den Angaben von EBERT & RENNWALD (1991). Trotz der vergleichsweise guten Stichprobengröße mit fast 1.300 berücksichtigten Individuen erscheinen auch für das Diemeltal noch frühere Erstbeobachtungen als der 01. Juli möglich. So nennt z. B. REUHL (1972) den 26. Juni als ersten Beobachtungstag aus Nordhessen.

Übereinstimmend mit THOMAS et al. (1986) und HERMANN & STEINER (1997) dürfte das Blütenangebot nur eine geringe Rolle als ökologischer Schlüsselfaktor bei *Hesperia comma* spielen. Nichtsdestotrotz muss *Hesperia comma* mit einer Nahrungs-Nischenbreite (NB_i) der Imagines von 3,1 bei 168 registrierten Blütenbesuchen im Diemeltal als stenanthe Art eingestuft werden. In der Literatur finden sich vergleichbare Angaben, allerdings meist basierend auf geringerer Stichprobengröße: So erstrecken sich die Werte der Nischenbreite von 2,1 (n = 25 Blütenbesuche) in einer Studie aus dem Oberrheingebiet (STEFFNY et al. 1984), über 4,6 (n = 33) in der Arbeit von PEUSER (1987) aus der nördlichen Frankenalb bis zu 4,8 (n = 158) bei LEOPOLD (2001) im Unstruttal. Die Anzahl der besuchten Pflanzenarten variiert von 7 Sippen in der kleinen Stichprobe von PEUSER (1987) bis hin zu 14 im Diemeltal. THOMAS et al. (1986) geben für zwei Gebiete in Südengland ähnliche Artenzahlen mit mindestens 8 (n = 38) bzw. 11 (n = 131) Sippen an. Allen vorgestellten Gebieten ist gemein, dass *Hesperia comma* ein relativ kleines Spektrum an Nektarpflanzen nutzt und regional deutliche Präferenzen für einzelne Arten zeigt und somit auch eine geringe Nischenbreite aufweist. Wie in der eigenen Untersuchung belegt, werden in nahezu allen vorliegenden Studien violette vor gelben Asteraceen bzw. Dipsacaceen des Köpfchen- bzw. Körbchentypus bevorzugt. Welche Arten präferiert werden, ist jedoch in Abhängigkeit vom Angebot möglicher Saugpflanzen von Region zu Region verschieden: Wird im Diemeltal klar *Scabiosa columbaria* bevorzugt, so besteht im Taubergießen am Oberrhein eine Vorliebe für *Centaurea jacea* (STEFFNY et al. 1984). Im Unstruttal haben *Scabiosa canescens, S. ochroleuca* und *Centaurea jacea* eine ähnlich hohe Bedeutung (LEOPOLD 2001) und aus dem Süden Englands nennen THOMAS et al. (1986) z. B. *Cirsium acaule*. Nahezu identische Präferenzen hinsichtlich der genutzten Pflanzenarten wie im Diemeltal ermittelte SEIFERT (1994) für das Meißnervorland in Nordosthessen.

Im Diemeltal sind sowohl die Wirtspflanze (*Festuca ovina* agg.) als auch geeignet erscheinende Habitate weiter verbreitet als *Hesperia comma*. Zwei Erklärungen sind für das Fehlen von *Hesperia comma* im Westteil des Oberen Diemeltales denkbar:

1. Die geeigneten Habitate sind zu klein und stark voneinander isoliert, als das der Komma-Dickkopfalter eine Metapopulation aufbauen könnte.
2. Der Komma-Dickkopfalter erreicht in diesem Abschnitt des Untersuchungsgebietes seine klimatisch bedingte Höhenverbreitungsgrenze.

Nach THOMAS & JONES (1993) handelt es sich bei *Hesperia comma* um eine Falterart mit ausgeprägter Metapopulationsstruktur, die auf ein Netz von geeigneten Habitaten in räumlicher Nachbarschaft angewiesen ist. Strecken von 1 km können von der Art anscheinend problemlos überbrückt werden, die bekannte Maximaldistanz für ein Kolonisationsereignis lag bei 8,7 km.

Die höchstgelegenen Fundorte im UG liegen bei 360 m NN am „Wulsenberg“ bei Marsberg im Ostteil des Oberen Diemeltales. Im Westteil des Oberen Diemeltales befinden sich um Messinghausen in Meereshöhen von 400 bis 550 m NN für *Hesperia comma* geeignet erscheinende Flächen. Bei den potentiellen Habitaten handelt es sich um Silikatmagerrasen und Steinbrüche mit einer Gesamtfläche von unter 10 ha, verteilt

auf mehrere Einzelflächen. Die nächstgelegene Teilpopulation von *Hesperia comma* im Ostteil des Oberen Diemeltales („Auf der Wiemecke“) ist etwa 11 km Luftlinie entfernt.

Aufbauend auf den Erfahrungen von THOMAS & JONES (1993) ist zu vermuten, dass die geringe Ausdehnung und Vernetzung geeigneter Habitate der Hauptgrund für das Fehlen des Komma-Dickkopfalters im Westteil des Oberen Diemeltales ist. Darüber hinaus könnte aber auch das Klima die Verbreitung hinsichtlich der Höhe einschränken. Während *Hesperia comma* im Süden Deutschlands durchgängig von der Ebene bis in die montane Stufe vorkommt (EBERT & RENNWALD 1991), sind aus der Mitte bzw. dem Norden Deutschlands nur relativ wenig Angaben zur Höhenverbreitung bekannt: BERGMANN (1952) nennt die Art z. B. aus Höhen von 760 m NN in Mitteldeutschland. Als höchstgelegenen Fund unter den wenigen Angaben aus Hessen gibt BROCKMANN (1989) 470 m NN an. Somit wären aus klimatischer Sicht auch im Diemeltal - trotz der nördlichen Breite - Vorkommen in größerer Meereshöhe denkbar.

6 Management

Zum Schutz von *Hesperia comma* sind vor allem zwei Dinge zu berücksichtigen: einerseits die Schaffung und Erhaltung von geeigneten Larvalhabitaten durch Störungen und andererseits der Aufbau eines dichten Netzes von Habitaten, die als Lebensraum des Komma-Dickkopffalters geeignet sind.

Auf das Diemeltal bezogen bedeutet dies eine Intensivierung der Nutzung auf den vorhandenen Magerrasen und zugleich eine Ausdehnung geeigneter Flächen auf Kosten von Kiefernforsten auf potentiellen Trockenrasenstandorten. Besonders dringlich ist dies für die ausgedehnten, teilweise schon seit Jahrzehnten brachliegenden Kalkmagerrasen im Unteren und Mittleren Diemeltal zwischen Haueda und Sielen. Durch die Wiederaufnahme der Nutzung werden neben *Hesperia comma* weitere hochgradig gefährdete Zielarten der Rohbodenhabitate wie *Hipparchia semele, Maculinea arion* und *Pyrgus serratulae* gefördert. Allerdings ist aufgrund der ökonomischen Perspektiven für die Schafhaltung von einer nicht annähernd vollständigen Beweidung der Kalkmagerrasen in der Zukunft auszugehen. Da aber für die Arten der rohboden- und schotterreichen Habitate im Diemeltal gegenwärtig das höchste Aussterberisiko besteht (FARTMANN 2002 und i. Dr.), ist für das Gros der zukünftig genutzten Flächen eine scharfe Beweidung zu fordern. Die Gefahr der Beeinträchtigung von Arten der Brachflächen aufgrund zu intensiver Nutzung ist im Diemeltal gegenwärtig nur bei *Erebia medusa* im Westteil des Oberen Diemeltales gegeben. In den *Erebia medusa*-Lebensräumen ist daher auf eine intensive Beweidung zu verzichten (vgl. FARTMANN 2002 und i. Dr.).

Die bevorzugte Form der Nutzung für die Magerrasen ist die Hütehaltung mit Schafen (vgl. GERKEN & MEYER 1994, HOZAK & MEYER 1998). Durch die Hütebeweidung kann in Abhängigkeit von der Hütetechnik ein heterogenes Mosaik von stark und weniger gestörten Abschnitten geschaffen werden. Die Koppelhaltung sorgt dagegen für eine stärkere Vereinheitlichung der Struktur. Ist eine Integration der Flächen in ein Hütebeweidungssystem nicht möglich, ist eine Beweidung in Koppelhaltung mit Schafen und/oder Ziegen gegenüber der Brache zu bevorzugen. Rinderbeweidung ist ebenfalls denkbar (THOMAS & JONES 1993, ASHER et al. 2001). In allen brachliegenden Magerrasen, die einer Nutzung zugeführt werden sollen, sind im Rahmen der Erstpflege mechanische Gehölzbeseitigungen durchzuführen.

Neben der Restituierung der historischen Nutzung in brachliegenden Magerrasen ist eine Ausdehnung der Magerrasenfläche auf Kosten von Nadelholzforsten - insbeson-

dere Kiefernforsten - auf ehemaligen Trockenrasenstandorten im gesamten Diemeltal anzustreben. Dies gilt vor allem für steile, an bestehende Magerrasen angrenzende Südhänge. Anschließend sollten die Flächen in Beweidungssysteme integriert werden.

Danksagung

Für die Überlassung phänologischer Daten von *Hesperia comma* gilt den Herren Biermann (Bad Driburg), Gottschalk (Kassel), Retzlaff (Lage) und Weigt (Schwerte) unser besonderer Dank.

7 Zusammenfassung

Der Kenntnisstand zur Ökologie und insbesondere zu den Larvalhabitaten von *Hesperia comma* in Mitteleuropa ist gering. Aufbauend auf intensiven Studien zur Verbreitung, Phänologie sowie der Blüten- und Larvalökologie im Diemeltal werden ökologische Schlüsselfaktoren für die Verbreitung und Habitatbindung des Komma-Dickkopffalters in Zentraleuropa benannt. *Hesperia comma* ist eine univoltine Spätsommerart mit ausgeprägtem Flugmaximum zu Beginn des Augusts. Die Imagines von *Hesperia comma* sind regional stenanth und präferieren violette vor gelben Asteraceen bzw. Dipsacaceen des Köpfchen- bzw. Körbchentypus. Je nach Gebiet und Angebot werden aber andere Pflanzenarten bevorzugt.

Die für die räumliche Verteilung und Häufigkeit von *Hesperia comma* im Diemeltal und vermutlich auch in weiten Teilen des Gesamtverbreitungsgebietes bestimmenden Faktoren sind die Qualität der Larvalhabitate und in abgeschwächter Form der Grad der Isolation bzw. die Größe der potentiell geeigneten Flächen.

Typische Larvalhabitate von *Hesperia comma* sind im Diemeltal und weiten Teilen Mittel- und Nordwesteuropas sehr lückige und kurzrasige Habitate in beweideten Magerrasen, insbesondere auf Kalk. Deutlich präferiert werden geneigte Süd- und Südwesthänge mit einem hohen Strahlungsangebot. Die Eiablage erfolgt bevorzugt an kleinwüchsige und verbissene Exemplare von *Festuca ovina* agg. - der einzigen Wirtspflanze auf Kalkstandorten - unmittelbar über dem Erdboden. Die zur Ablage der Eier genutzten Teile der Wirtspflanzen befinden sich zumeist angrenzend an oder über Rohboden bzw. Schotter. Die Wahl eines geeigneten Eiablage- und Larvalhabitates ist in doppelter Hinsicht von Störungen abhängig: Einerseits wird durch Störungen das geeignete Mikroklima für eine erfolgreiche Entwicklung der Präimaginalstadien geschaffen und andererseits durch Verbiss die Verwertbarkeit der Wirtspflanze erhöht.

8 Literatur

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, Oxford.

Barnett, L. K. & M. S. Warren (1995): Species action plan silver-spotted skipper *Hesperia comma*. - Butterfly conservation, Dorset, Msk.

Bergmann, A. (1952): Die Großschmetterlinge Mitteldeutschlands. 2. Tagfalter. Verbreitung, Formen und Lebensgemeinschaften. - Urania-Verlag, Jena.

Biermann, H. (1995): Kartierung der Tagfalter und Zygaenen (Blutströpfchen) des Kreises Höxter und des angrenzenden Diemeltals. - Egge-Weser **7:** 5-37.

Brockmann, E. (1989): Schutzprogramm für Tagfalter in Hessen (Papilionoiodea und Hesperioidea). - Stiftung Hessischer Naturschutz, Reiskirchen, Msk.

Brökel, G. (1984): Erlinghausen, eine Dorfgeschichte. - Erlinghausen.

Brohl, E. (1990): Ein Feldlager bei Erlinghausen. - Marsberg **90:** 174-178.

Budde, H. & W. Brockhaus (1954): Die Vegetation des Südwestfälischen Berglandes. - Decheniana **102 B**: 47-275.

Bundesanstalt für Geowissenschaften und Rohstoffe & Geologische Landesämter der Bundesrepublik Deutschland (1979): Geologische Übersichtskarte 1 : 200 000. - Bundesanstalt für Geowissenschaften und Rohstoffe. CC 4718 Kassel.

Colwell, R. K. & D. J. Futuyuma (1971): On the measurement of niche breadth and overlap. - Ecology **52** (4): 567-676.

Dudler, H., Kinkler, H., Lechner, R., Retzlaff, H., Schmitz, W. & H. Schumacher (1999): Rote Liste der gefährdeten Schmetterlinge (Lepidoptera) in Nordrhein-Westfalen. 3. Fassung mit Artenverzeichnis. In: Landesanstalt für Ökologie, Bodenordnung und Forsten/Landesamt für Agrarordnung, Nordrhein-Westfalen (Hrsg.): Rote Liste der gefährdeten Pflanzen und Tiere in Nordrhein-Westfalen, 3. Fassg. - LÖBF-Schriftenr. **17:** 575-626.

Ebert, G. & E. Rennwald (Hrsg.) (1991): Die Schmetterlinge Baden-Württembergs. Bd. 2: Tagfalter II. - Ulmer Verlag, Stuttgart.

Emmet, A. M. & J. Heath (Hrsg.) (1989): The moths and butterflies of Great Britain and Ireland. Bd. 7, Teil 1. Hesperiidae to Nymphalidae. - Harley Books, Colchester.

Fartmann, T. (2002): Die Schmetterlingsgemeinschaften der Halbtrockenrasen-Komplexe des Diemeltales. Biozönologie von Tagfaltern und Widderchen in einer alten Hudelandschaft. - Diss., Institut für Landschaftsökologie, Universität Münster.

Fartmann, T. (i. Dr.): Die Schmetterlingsgemeinschaften der Halbtrockenrasen-Komplexe des Diemeltales - Biozönologie von Tagfaltern und Widderchen in einer alten Hudelandschaft. - Abh. Westf. Mus. Naturkde.

Gemmeke, F. (1975): Chronik der Westfälischen Schafzucht. - Paderborn.

Gerken, B. & C. Meyer (1994): Kalkmagerrasen in Ostwestfalen. Über Pflege und Entwicklung der Kalkmagerrasen in Ostwestfalen, Kreise Höxter, Paderborn und Lippe. - LÖBF-Mitteilungen **3:** 32-40.

Heath, J., Pollard, E. & J. A. Thomas (1984): Atlas of butterflies in Britain and Ireland. - Viking (Harmondsworth).

Hermann, G. (1999): Methoden der qualitativen Erfassung von Tagfaltern. In: Settele, J., Feldmann, R. & R. Reinhardt (Hrsg.): Die Tagfalter Deutschlands. - Ulmer Verlag, Stuttgart, 124-143.

Hermann, G. & R. Steiner (1997): Eiablage- und Larvalhabitat des Komma-Dickkopffalters (*Hesperia comma* Linné 1758). - Carolinea **55:** 35-42.

Hill, J. K., Thomas, C. D. & O. T. Lewis (1996): Effects of habitat patch size and isolation on dispersal by *Hesperia comma* butterflies: Implications for metapopulation structure. - Journal of Animal Ecology **65** (6): 725-735.

Hozak, R. & C. Meyer (1998): Konzepte zur Wiederbelebung der Hüteschäferei auf Kalkmagerrasen und Heiden. - LÖBF-Mitteilungen **4:** 22-28.

Kristal, P. M. & E. Brockmann (1996): Rote Liste der Tagfalter (Lepidotera: Rhopalocera) Hessens. - Hessisches Ministerium des Inneren und für Landwirtschaft, Forsten und Naturschutz, Wiesbaden.

Kudrna, O. (1988): Die Tagschmetterlinge der nördlichen Hohen Rhön. - Bonn.

Kugler, H. (1970): Blütenökologie. 2. Aufl. - Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.

Leopold, P. (2001): Schmetterlingszönosen ausgewählter Kalk-Magerrasen im Saale-Unstrut-Gebiet (Sachsen-Anhalt) unter besonderer Berücksichtigung der Habitate des Segelfalters und der Berghexe. - Dipl.-Arb., Universität Münster.

Lucan, V. & W. Eger (1996): Der Einfluss des Menschen auf die Pflanzendecke. In: Becker, W., Frede, A. & W. Lehmann (Hrsg.): Pflanzenwelt zwischen Eder und Diemel. Flora des Landkreises Waldeck-Frankenberg mit Verbreitungsatlas. - Naturschutz in Waldeck-Frankenberg **5:** 46-53.

Minister für Umwelt, Raumordnung und Landwirtschaft des Landes Nordrhein-Westfalen (Murl NRW) (Hrsg.) (1989): Klima-Atlas von Nordrhein-Westfalen. - Landesamt für Agrarordnung, Düsseldorf.

Müller-Temme, E. (1986): Niederschläge in raum-zeitlicher Verteilung. -Geographisch-landeskundlicher Atlas II, Lieferung 6, Geographische Kommission für Westfalen, Münster.

Nitsche, S. & M. Bultmann (1995): Magerrasen und Heiden im Raum Kassel. - Naturschutz i. Hessen, Sonderheft **1:** 1-108.

Peuser, S. (1987): Ökologisch faunistische Untersuchungen an Tagfaltern auf Halbtrockenrasen der nördlichen Frankenalb. - Dipl.-Arb., Universität Erlangen-Nürnberg.

Retzlaff, H. (1973): Die Schmetterlinge von Ostwestfalen-Lippe und einigen angrenzenden Gebieten Hessens und Niedersachsens (Weserbergland, südöstliches Westfälisches Tiefland und östliche Westfälische Bucht). I. Teil. - Ber. d. Naturw. Ver. Bielefeld **21:** 129-248.

Reuhl, H. (1972): Die Großschmetterlinge („Macrolepidoptera“) Nordhessens. I. „Diurna“ (Tagfalter), 1. „Rhopalocera“ (Echte Tagfalter) und Hesperiidae (Dickkopffalter). - Philippia **1**(4): 215-230.

Schubert, W. (1989): Kiefern kontra Knabenkräuter - Entstehung, Gefährdung, Schutz und Pflege der Marsberger Kalkhalbtrockenrasen. - Marsberg **89:** 84-87.

Schubert, W. (1994): Länderübergreifendes Beweidungskonzept mit Rhönschafen realisiert. - LÖBF-Mitteilungen **3:** 48-51.

Seifert, C. (1994): Biozönologische Untersuchungen an tagaktiven Schmetterlingen in Nordosthessen. - Tuexenia, N.S. **14:** 455-478.

Speyer, A. (1867): Die Lepidopterenfauna des Fürstentums Waldeck. - Verh. nat. hist. Ver. preuß. Rheinl. Westfalens **24:** 147-298.

Steffny, H., Kratochwil, A. & A. Wolf (1984): Zur Bedeutung verschiedener Rasengesellschaften für Schmetterlinge (Rhopalocera, Hesperiidae, Zygaenidae) und Hummeln (Apidae, Bombus) im Naturschutzgebiet Taubergießen (Oberrheinebene) - Transekt-Untersuchungen als Entscheidungshilfe für Pflegemaßnahmen. - Natur u. Landschaft **59**(11): 435-443.

Thomas, C. D., Bodsworth, E. J., Wilson, R. J., Simmons, A. D., Davies, Z. G., Musche, M. & L. Conradt (2001): Ecological and evolutionary processes at expanding range margins. - Nature **411**: 577-581.

Thomas, C. D. & T. M. Jones (1993): Partial recovery of a skipper butterfly (*Hesperia comma*) from population refuges: lessons for conservation in a fragmented landscape. - Journal of Animal Ecology **62:** 472-481.

Thomas, J. A. & R. Lewington (1991): The butterflies of Britain and Ireland. - Dorling Kindersley, London.

Thomas, J. A, Thomas, C. D., Simcox, D. J & R. T. Clarke (1986): The ecology and declining status of the silver-spotted skipper butterfly (*Hesperia comma*) in Britain. - Journal of Applied Ecology **23:** 365-380.

Tonne, F. (1954): Besser Bauen mit Besonnungs- und Tageslicht-Planung. - Hofmann, Schorndorf.

Uffeln, K. (1908): Die Grossschmetterlinge Westfalens mit besonderer Berücksichtigung der Gegenden von Warburg, Rietberg und Hagen. - Jahresber. Zool. Sekt. Westf. Prov.-Ver. Wiss. Kunst, Beih., **1**-158.

Warren, M. S. & J. A. Thomas (1993): Conserving the silver-spotted skipper in practice. - Butterfly Conservation News **54:** 21-26.

Weidemann, H. J. (1995): Tagfalter: beobachten, bestimmen. 2. Aufl. - Naturbuch-Verlag, Augsburg.

Anschrift der Verfasser:

Dr. Thomas Fartmann
Prof. Dr. Hermann Mattes
Westfälische Wilhelms-Universität Münster
Institut für Landschaftsökologie, AG Biozönologie
Robert-Koch-Str. 26

D-48149 Münster

E-Mail: fartmann@uni-muenster.de

E-Mail: mattesh@uni-muenster.de