



Einfluss der Nutzungsintensität von Almen auf Tagfalter-Gemeinschaften (Lepidoptera: Papilionoidea) im Nationalpark Gesäuse (Österreich)

A. ZÖCHLING & K. FIEDLER

Abstract: Effects of grazing intensity at mountain pastures on butterfly communities (Lepidoptera: Papilionoidea) in the Gesäuse National Park (Austria). In order to evaluate the importance of grazing on Alpine pastures for butterflies, we investigated 66 sample plots situated on 13 pasture areas at elevations ranging from 830–1780m a.s.l. in the Gesäuse National Park. All sample plots were surveyed three times during the growing season 2011. Butterfly sightings and various environmental variables were recorded and their interrelationships evaluated using multivariate models (GLM, GLMM, distLM). Overall, we observed 66 butterfly species. Species richness decreased with elevation, but was not related to grazing intensity. Butterfly activity density increased with the availability of nectar plants and diminished at higher grazing intensity, but was not related to elevation. Species composition of butterfly communities was most strongly affected by elevation, but was also significantly shaped by grazing intensity and nectar availability. Species that thrive in anthropogenically transformed habitats became more prevalent at higher grazing intensity, whereas habitat specialists concomitantly decreased.

Key words: butterfly communities, diversity, grazing, management

Citation: ZÖCHLING A. & FIEDLER K. 2015: Einfluss der Nutzungsintensität von Almen auf Tagfalter-Gemeinschaften (Lepidoptera: Papilionoidea) im Nationalpark Gesäuse (Österreich). – Entomologica Austriaca 22: 7–26.

Einleitung

Ein sehr wichtiger Teil der österreichischen alpinen Kulturlandschaft sind Almen, welche rund 5% der Staatsfläche einnehmen (8706 bewirtschaftete Almen, BMLFUW 2010). Almen sind Weideflächen in höheren Lagen, die nur während der Sommermonate beweidet werden. Ihre Bewirtschaftung trug wesentlich zum heutigen Landschaftsbild der Alpen bei, insbesondere durch die Etablierung bzw. Ausdehnung dauerhaft waldfreier Lebensräume. Auf diesen Weideflächen treffen waldbewohnende Arten und solche der alpinen Stufe aufeinander, da sie in den vielen ineinander übergehenden Strukturen beste Lebensbedingungen finden (BÄTZING 2005, HUBER & BERGLER 2006). Gerade der Übergangsbereich zwischen Wald und Weide beherbergt daher eine hohe Artendichte.

Viele Vertreter der Wiesenschmetterlinge finden in mittleren Berglagen der montanen bis subalpinen Stufe erst durch eine dem Standort angepasste Almbewirtschaftung eine geeignete Lebensgrundlage. Besonders Tagfalter (Papilionoidea) und Widderchen (Zygaenidae)

haben stark von der menschlichen Bewirtschaftung profitiert (HUEMER & TARMANN 2001). Eine völlige Nutzungsaufgabe der Almen unterhalb der natürlichen Waldgrenze ist daher potenziell nachteilig für die Tagfalterfauna. Zwar zeigen verbrachene Flächen vorübergehend eine Erhöhung der Artenvielfalt, allerdings kommt es im weiteren Verlauf der Sukzession mit Einsetzen der Wiederbewaldung zu einem rapiden Abfall der Tagfalterdiversität (BALMER & ERHARDT 2000, HUEMER & TARMANN 2001). HOHL (2006) stellte anhand von Untersuchungen auf bewirtschafteten Bergwiesen in der Schweiz fest, dass durch die Intensivierung der Landnutzung stenöke Arten in ihrer Abundanz abnahmen. Extensiv bewirtschaftete Wiesen zeigten auch die höchste Diversität an Faltern, während eine Intensivierung mit einer Artenverarmung einherging.

Tagfalter besitzen oft sehr spezifische Lebensraumsprüche, insbesondere im Hinblick auf die larvalen Futterpflanzen, aber auch hinsichtlich der Raumstruktur und des Mikroklimas (FARTMANN & HERMANN 2006). Vor allem stenöke Arten sind oft stärker in ihrem Bestand gefährdet, was sich in der höheren Einstufung in Roten Listen (HÖTTINGER & PENNERSTORFER 2005, VAN SWAAY et al. 2010) widerspiegelt. Da viele Tagfalter schon auf graduelle Veränderungen ihres Lebensraumes reagieren (KRUESS & TSCHARNTKE 2002a, STETTMER et al. 2007), werden sie vielfach als Indikatoren für die Qualität von Lebensräumen benutzt (MAES & VAN DYCK 2004). Hinzu kommt, dass sie aufgrund ihrer kurzen Lebensspanne und ihrer relativ mobilen Lebensweise rasch auf Umweltveränderungen reagieren (THOMAS et al. 2004).

Ziel dieser Arbeit war es herauszufinden, ob unterschiedliche Beweidungsintensitäten (seit Jahrzehnten aufgelassen bis intensiv genutzt) einen wesentlichen Einfluss auf die Diversität und Abundanz von Tagfaltern (Papilionoidea) auf Almen in der montanen bis subalpinen Stufe haben. Weiters wurde untersucht, ob sich die Faltergemeinschaften in diesem Umweltgradienten in ihrer Artenzusammensetzung unterscheiden. Folgende Hypothesen wurden überprüft:

- Eine hohe Beweidungsintensität wirkt sich negativ auf Artenreichtum und Dichte der Tagfalter aus.
- Die Aktivitätsdichte der Tagfalter wird hauptsächlich von dem zur Verfügung stehenden Blütenangebot bestimmt und damit indirekt von der Nutzungsintensität.
- Mit zunehmender Höhenlage sinken Artenvielfalt und Dichte der Tagfalter.
- Unterschiede in der Nutzungsintensität wie auch in der Höhenlage spiegeln sich in der Artenzusammensetzung der Faltergemeinschaften wider.
- Habitatspezialisten sind auf extensiv bewirtschafteten bzw. außer Nutzung gestellten Flächen häufiger anzutreffen als auf intensiv genutzten, während für Kulturfolger das Gegenteil zutrifft.

Material und Methoden

Untersuchungsgebiet und Auswahl der Probeflächen

Das Untersuchungsgebiet befindet sich innerhalb der Bergwaldstufe (830–1780 m ü.A.) im bzw. angrenzend an den Nationalpark Gesäuse in den nordöstlichen Kalkalpen (Abb. 1). Insgesamt wurden 66 Probeflächen zu je 50 m x 50 m Größe (= 2500m²) auf

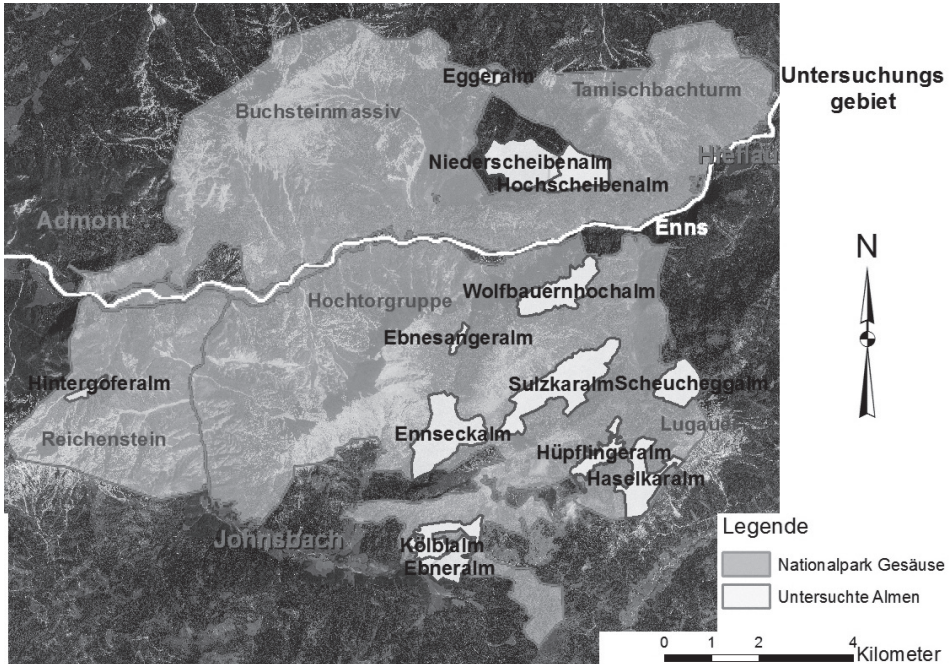


Abb. 1: Lage der 13 Untersuchungsgebiete im Nationalpark Gesäuse. Datengrundlage: Nationalpark Gesäuse; Bearbeiter: A. Zöchling.

Fig. 1: Location of the 13 pasture regions in the National Park Gesäuse (Austria).

13 unterschiedlichen Almen (Tab. 1) definiert, wobei auf kleineren Almen (unter 20 ha Grasland) mindestens drei und auf größeren Almen je nach deren Flächengröße vier bis zehn Probeflächen eingerichtet wurden. Die Untersuchungsflächen wurden möglichst gleichmäßig über den gesamten Offenlandanteil verteilt, sodass die Heterogenität der Almen repräsentativ abgebildet werden konnte. Übergänge zwischen Wald und Weide wurden ebenfalls miteinbezogen. Bei kleinen bzw. stark in Sukzession begriffenen Almen (Hintergoferalm, Eggeralm) mussten auch Waldflächen mit grasigem Unterwuchs zur Untersuchung herangezogen werden, um die standardisierten Flächengrößen zu erreichen. Als Grundlage für die Positionierung der Probeflächen dienten die digitale CIR-Luftbildkartierung des Nationalparks Gesäuse (HOFFERT & ANFANG 2006) sowie Vegetationsaufnahmen (WERSCHONIG 2007). Die Untersuchungsflächen wurden bevorzugt über Flächen, die nach dem Habitat Interpretation Key 2 (HIK-2) der Hauptklasse „Landwirtschaft, Staudenfluren“ zuzuordnen sind, eingerichtet. Teilweise schlossen sie aber auch Habitat-typen der Hauptklasse „Feldgehölze“ (Kölblalm) oder „Moore“ (Scheucheggalm) mit ein.

Datenerhebung

Jede der 66 Probeflächen wurde dreimal zwischen 18. Mai und 18. August 2011 begangen, wodurch in Summe 197 Erhebungen zustande kamen. Voraussetzung für den Beginn einer Aufnahme war eine Lufttemperatur von mindestens 13°C, eine Windstärke zwischen 0 und 3 nach Beaufort und ein Bewölkungsgrad von unter 50%. Ebenso wurden keine Aufnahmen vor 09:00 Uhr oder nach 17:00 Uhr MESZ begonnen.

Tab. 1: Flächenbedeckungsanteile der untersuchten Almen, ihre Höhenerstreckung, Gesamtfläche, Großviehdichte und die Anzahl eingerichteter Probeflächen (m ü.A. = Meter über Adria).

Table 1: Size, land-cover types, elevational range, cattle density, and number of sampling plots for the 13 mountain pasture regions in the National Park Gesäuse.

Alm	Höhenlage (m ü.A.)	Fläche (ha)	Wald (%)	Wiese (%)	Offene Flächen (%)	Probeflächen	Stück Vieh/ha
Sulzkaralm	1290–1700	176	48.1	49	1.2	10	0.49
Ennseckalm	1550–1780	149	68.3	27.5	4.2	9	0.25
Niederscheibalm	830–1270	129	83.8	15	0.2	8	0.29
Wolfbauernhochalm	1430–1750	98	92.2	7.3	0.5	6	0
Haselkaralm	1450–1980	87	54.4	44.4	0.5	5	0.61
Hochscheibenalm	1170–1270	85	85.1	13.3	0.7	5	0.09
Scheucheggalm	1460–1720	68	65.6	33.5	0.3	4	0.19
Kölblalm	1080–1640	67	71.2	25.3	1	4	0.31
Hüpfingeralm	1390–1550	43	38.6	57	0	3	0.16
Eggeralm	1410–1550	15	95.3	4.7	0	3	0
Hintergoferalm	950–1090	13	72.1	21	0	3	0.38
Ebnesangeralm	1440–1580	11	79.1	20.9	0	3	0
Ebneralm	1160–1300	10	43.4	56.3	0	3	0.8

Die Probeflächen wurden bei jeder Erhebung 20 Minuten lang standardisiert untersucht. Dabei wurden die Flächen langsam in Schlangenlinien abgegangen, um ein möglichst vollständiges Bild der aktuellen Tagfaltergemeinschaft zu erhalten. Dokumentiert wurden alle Arten und deren Sichtungszahlen. Arten, welche nicht im Flug determiniert werden konnten, wurden mit Hilfe eines Keschers gefangen und nach der Artbestimmung wieder freigesetzt. In einigen Fällen, vor allem bei Artkomplexen wie *Pyrgus malvae/malvoides* oder *Leptidea sinapis/juvernica*, wurden einzelne Belegexemplare entnommen, um Genitalpräparate anzufertigen. Die Artbestimmung erfolgte nach SBN (1987, 1997) und STETTNER et al. (2007).

Zusätzlich wurden verschiedene Habitatparameter – größtenteils auf Rangskalen im Gelände geschätzt – aufgenommen, um deren Einfluss auf die Faltergemeinschaften testen zu können. Diese umfassten: Nektarangebot 0 (keine Nektarquellen) – 4 (sehr reichhaltig); aktuelle Beweidungsspuren 1 (unbeweidet) – 5 (intensiv beweidet bzw. Lägerflur); offene Erdstellen 0 (keine) – 3 (reichhaltig vorhanden); Gehölze 0 (keine) – 3 (reichhaltig vorhanden); maximale Vegetationshöhe (in cm); Hangneigung 0 (eben) – 3 (sehr steil); Bestoßung 1 – 8; Höhenlage (m ü.A.); Exposition; Windstärke (Beaufort). Die Bestoßung der Almflächen wurde gemäß Untersuchungen des Nationalparks Gesäuse zur Entwicklung von Almbewirtschaftungsplänen (SCHWAB et al. 2004) in acht Kategorien eingeteilt. Die Exposition und Höhenlage der Probeflächen wurden mittels GPS-Gerät erhoben (GARMIN GPSmap 60CSx). Für die Ermittlung der Vegetationshöhen wurde ein Rollmaßband verwendet. Soweit die Werte dieser Umweltparameter über die drei

Begehungen einer Probefläche variierten, wurde für die nachfolgenden Analysen deren arithmetischer Mittelwert herangezogen.

Statistische Auswertung

In allgemeinen linearen gemischten Modellen (GLMM) wurden Beziehungen zwischen den Umweltdaten als Prädiktoren und der Summe der beobachteten Arten bzw. Individuen als Zielvariablen modelliert. GLMMs wurden mittels Statistica (STATSOFT 2005) berechnet. Die Umweltdaten wurden zuvor allfälligen Transformationen unterzogen. Weiters wurden die Umweltvariablen standardisiert, um mögliche Skaleneffekte bei multivariaten Analysen auszuschließen. Vor der Auswahl der Prädiktoren für die GLMMs wurden die Faktoren auf Multikollinearität überprüft. Auf Ebene der Almen wurden allgemeine lineare Modelle (GLM) erstellt, wobei als Zielvariablen neben der Artenzahl der Anteil von Habitatspezialisten sowie der nach EBERT & RENNWALD (1991) als Kulturfolger klassifizierten Arten verwendet wurden. Als Parameter für die Beweidungsintensität wurde auf Ebene der Probeflächen die nach einer Rangskala aufgenommene Dichte aktuell beobachteter Beweidungsspuren verwendet, während auf Ebene der ganzen Almen die Großviehdichte (Anzahl weidender Tiere pro Hektar Weidefläche) als Maß diente.

Für den Vergleich der Probeflächen bezüglich ihrer Artenzusammensetzung kam das Programm Primer (CLARKE & GORLEY 2006) zum Einsatz. Dazu wurde aus der Arten-Standortsmatrix eine Dreiecks-Matrix aller paarweisen Faunenähnlichkeiten erstellt. Als Ähnlichkeitsmaß diente der Bray-Curtis-Index, berechnet auf der Grundlage Wurzel-transformierter Sichtungszahlen. Zu dieser Matrix wurde anhand eines Distanz-basierten Linearen Modells (distLM; ANDERSON et al. 2008) in einem schrittweisen Regressionsansatz diejenige Variablenkombination gesucht, welche das Ähnlichkeitsmuster in den Faltergemeinschaften am besten erklärt (9999 Permutationen). Als Abbruchkriterium diente das Akaike-Information-Kriterium für kleine Stichproben (AICc). Für diese Auswertung wurden drei Deskriptoren der Beweidungsintensität (Bestoßung, aktuelle Beweidungsspuren und Großviehdichte) zu einer Gruppe zusammengefasst. Die Variable „Nord-Süd-Massiv“ kennzeichnet die Lage der Probefläche in einem der beiden Hauptgebirgsstöcke des Gesäuses. „Exposition“ ist eine gruppierte Variable, welche sich aus der Östlichkeit und Nördlichkeit der Fläche zusammensetzt. Die Ergebnisse des besten Modells wurden in einem Ordinationsdiagramm (distance based redundancy analysis: dbRDA) dargestellt.

Ergebnisse

Abundanz und Artenreichtum der Tagfalter auf Ebene der Probeflächen

In Summe wurden 66 Tagfalterarten zu 2545 Individuen beobachtet. Dabei entfielen 51% der Sichtungen auf die Nymphalidae, 17% auf die Lycaenidae, 14% auf die Pieridae, 12% auf die Hesperidae, 5% auf die Papilionidae und 1% auf die Riodinidae.

Ein GLMM, bei dem die Almen als kategorialer Zufallsfaktor modelliert wurden, zeigte einen hochsignifikant positiven Zusammenhang zwischen der Anzahl beobachteter Tagfalterindividuen und dem verfügbaren Nektarangebot auf ($\beta = 0.54$; Tab. 2). Das Nektarangebot leistete den größten Beitrag zur Erklärung der Falterabundanz, gefolgt von der

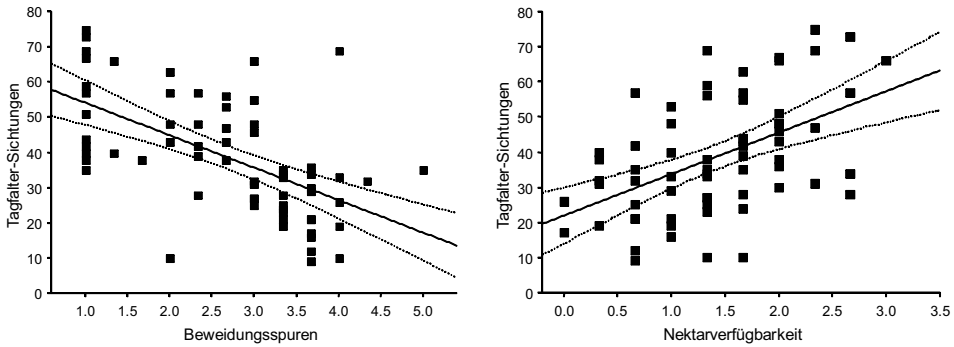


Abb. 2: Sichtungszahlen von Tagfaltern auf 66 Probeflächen in Abhängigkeit von der aktuellen Beweidungsintensität (links: $p < 0.001$; $r = -0.59$) bzw. dem Nektarangebot (rechts: $p < 0.001$; $r = 0.50$). Dargestellt sind zusätzlich die Regressionsgeraden mit ihren Vertrauensbereichen (95 %).

Fig. 2: Numbers of butterfly sight records on 66 sampling plots in relation to actual grazing intensity (left: $p < 0.001$; $r = -0.59$) and nectar availability (right: $p < 0.001$; $r = 0.50$). In addition, ordinary least squares regression lines and their 95% confidence limits are given.

Beweidungsintensität ($\beta = -0.28$), welche die Abundanz negativ beeinflusste (Abb. 2). Einen klar negativen Einfluss hatte auch der Wind ($\beta = -0.27$), während die Sichtungszahlen der Tagfalter von der Höhenlage nicht beeinflusst waren. Unterschiede zwischen den 13 Almen in der Aktivitätsdichte von Tagfaltern waren nur wenig ausgeprägt.

Als Prädiktoren für den Artenreichtum der Tagfalter wurden hauptsächlich Strukturparameter der Probeflächen herangezogen (Tab. 2). Anders als bei der Betrachtung der Abundanz der Falter hatte die Höhenlage der Probeflächen den größten Erklärungswert für den Artenreichtum ($\beta = -0.55$): Mit zunehmender Höhe nahm die Artenzahl deutlich ab. Der Anteil offener Erdstellen war hingegen mit der Artenzahl positiv korreliert ($\beta = 0.21$). Das Nektarangebot hatte einen signifikant positiven Einfluss auf den Artenreichtum, trug aber bedeutend weniger zu dessen Erklärung bei ($\beta = 0.36$). Die Beweidungsintensität zeigte keinen signifikanten Zusammenhang mit der Artenzahl (Tab. 2). Allerdings war der β -Koeffizient negativ. Alle übrigen getesteten Faktoren hatten keinen nachweisbaren Einfluss auf den lokalen Artenreichtum. Insbesondere gab es keine konsistenten Unterschiede im Artenreichtum zwischen den einzelnen Almen.

Artenreichtum der Falter auf Ebene der Almen

Eine Analyse des Artenreichtums der Tagfalter auf Ebene der Almen anhand eines GLM erbrachte mit keinem der verwendeten Prädiktoren einen signifikanten Befund. Eine ökologisch differenziertere Betrachtung zeigt jedoch, dass bei intensiverer Beweidung sowohl auf der Ebene der Individuen als auch der Arten der Anteil echter Tagfalter mit Verbreitungsschwerpunkt im Kulturland zunahm (Tab. 3). Analog dazu nahm der Anteil von Habitatspezialisten mit steigender Beweidungsintensität ab (vgl. ZÖCHLING 2012).

Einfluss von Standortfaktoren auf die Ähnlichkeitsmuster in den Tagfalter-Artengemeinschaften

Bis auf die Exposition beeinflussten alle der acht geprüften Standortfaktoren in isolierter Betrachtung überzufällig die Zusammensetzung der Artengemeinschaften (Tab. 4). Die Höhenlage jeder Probefläche hatte dabei den größten Einfluss ($r^2 = 0.29$), gefolgt von der

Tab. 2: Ergebnisse des GLMM (Almen als Zufallsfaktor modelliert). Abhängige Variable ist die Anzahl der beobachteten Tagfalterindividuen und der Tagfalterarten auf den Probeflächen, aggregiert über die drei Aufnahmeperioden. Prädiktoren sind die Mittelwerte der aufgenommenen Variablen über die drei Aufnahmeperioden ($n = 66$ Flächen). FG= Freiheitsgrade; β = standardisierte Regressionskoeffizienten; n.a.= Variable nicht ins Modell aufgenommen. Signifikante Effekte sind fett hervorgehoben.

Table 2: Results of GLMM (pasture region modelled as random factor). Response variable: number of butterfly sight records and butterfly species summed over three surveys. Predictors are means of the recorded values over three surveys. FG= degrees of freedom; β = standardised regression coefficients; n.a.= variable not included in the model. Significant effects printed in bold.

	FG	Tagfalter-Abundanz $F = 6.62; r^2 = 0.72;$ $p < 0.001$			Tagfalter-Artenzahl $F = 5.26; r^2 = 0.68;$ $p < 0.001$		
		F	p	β	F	p	β
Konstante	1	9.90	<0.003		20.12	<0.001	
Höhenlage	1	0.16	0.69	0.11	5.04	0.03	-0.66
Nektarangebot	1	31.99	<0.001	0.54	9.64	<0.003	0.36
Beweidungs-intensität	1	4.08	<0.05	-0.28	0.16	0.69	-0.06
Offene Bodenstellen	1	3.77	0.06	0.19	4.39	0.04	0.21
Vegetationshöhe (max.)	1	1.62	0.21	-0.18	0.33	0.57	-0.09
Windstärke	1	6.31	0.02	-0.27	n.a.	n.a.	n.a.
Gehölze	1	n.a.	n.a.	n.a.	0.69	0.41	-0.10
Neigung	1	n.a.	n.a.	n.a.	0.37	0.55	-0.08
Alm	12	2.15	0.03		0.81	0.63	
Fehler	47						
Gesamt	65						

Beweidungsintensität ($r^2 = 0.19$) und der Lage der Alm in einem der beiden Gebirgsstöcke ($r^2 = 0.18$).

Ein schrittweiser Modellaufbau (vorwärts, minimales AICc als Abbruchkriterium) zeigt, dass das optimale Modell lediglich drei Prädiktoren umfasst, wobei die Höhenlage als erstes in das Modell aufgenommen wird und bereits 29.4% der Varianz im Datensatz erklärt. Die Variablengruppe Beweidung erklärt weitere 8.4% und das Nektarangebot noch einmal 3.3% der Varianz. Insgesamt reichen diese drei Variablen aus, um 41% der beobachteten Varianz zu erklären.

Mit der Höhenlage, dem Nektarangebot und der Variablengruppe Beweidung stehen in diesem optimalen Modell insgesamt fünf kanonische Achsen für eine Distanz-basierte Redundanz-Analyse (dbRDA) zur Verfügung. Die ersten beiden Ordinationsachsen bilden bereits über 90% der im Modell erklärten und 37% der Gesamtvarianz des Datensatzes ab. Die graphische Darstellung (Abb. 3) macht den dominierenden Einfluss der Höhenlage auf die Anordnung der Tagfalter-Gemeinschaften entlang der X-Achse deutlich, während die Anordnung entlang der Y-Achse im wesentlichen durch die Nutzungsintensität bestimmt wird. Dabei erweist sich die Bestoßung (beurteilt auf einer achtteiligen Rangskala) als das informativste Maß der Beweidungsintensität, während die Großviehdichte die geringste

Tab. 3: Ergebnisse zweier GLM. Abhängige Variable ist der Arten- bzw. der Individuenanteil der Tagfalterarten in den 13 Almgewässern, die nach EBERT & RENNWALD (1991) als Kulturfolger ausgewiesen wurden. Signifikante Effekte fett hervorgehoben. FG= Freiheitsgrade; β = standardisierte Regressionskoeffizienten.

Table 3: Results of two GLMs. Response variable: proportion of butterfly species (left) and individuals (right) that were classified as benefitting from anthropogenic land-use according to EBERT & RENNWALD (1991). FG= degrees of freedom; β = standardised regression coefficients. Significant effects printed in bold.

	FG	Kulturfolger (Arten) <i>F</i> = 2.36; <i>r</i> ² = 0.44; <i>p</i> = 0.14			Kulturfolger (Individuen) <i>F</i> = 13.71; <i>r</i> ² = 0.82; <i>p</i> < 0.001		
		<i>F</i>	<i>p</i>	β	<i>F</i>	<i>p</i>	β
Konstante	1	379.91	<0.001		608.47	<0.001	
Beweidungsintensität	1	6.20	0.03	0.73	19.94	<0.001	0.74
Höhenlage	1	<0.00	0.96	0.02	5.96	0.04	-0.40
Weidefläche	1	0.62	0.45	-0.24	3.62	0.09	-0.33
Fehler	9						
Gesamt	12						

Aussagekraft hat. Die Z-Achse (hier nicht dargestellt) würde einen Gradienten des Nektarangebotes abbilden.

Diskussion

Determinanten der Diversität und Abundanz der Tagfalter auf lokaler Ebene (Probefläche)

Das Phänomen der Artenabnahme mit zunehmender Höhenlage wurde – auch am Beispiel von Tagfalter-Gemeinschaften – schon vielfach beschrieben (SANCHEZ-RODRIGUEZ & BAZ 1995, FLEISHMAN et al. 1998, KOCHER & WILLIAMS 2000, SCHNEPF 2010, PELLISSIER et al. 2012, LEINGÄRTNER et al. 2014). Ein wichtiger Faktor dabei sind die harschen und rasch wechselnden Umweltbedingungen bei zunehmender Höhenlage. Erhöhte Windgeschwindigkeiten, größere Niederschlagsmengen und die niedrigere durchschnittliche Lufttemperatur verkürzen unmittelbar die zur Verfügung stehende Flugzeit der auf Sonnenwärme angewiesenen Falter und schränken ihnen die Ressourcenverfügbarkeit ein (SANCHEZ-RODRIGUEZ & BAZ 1995, FLEISHMAN et al. 1998, BOGGS & MURPHY 1997). Die verkürzte Flugzeit limitiert die Möglichkeiten zur Eiablage und kann zu einer verminderten realisierten Fekundität führen (BOGGS & MURPHY 1997). Häufig herrscht in mittleren Höhenlagen ein Diversitätsmaximum (Mid-Domain-Effekt: RAHBK 2005). Dies konnten wir in unserer Studie nicht bestätigen. Derartige Peaks erscheinen allerdings meist in niedrigen Höhenlagen und werden daher häufig übersehen, wenn die Datenaufnahme den verfügbaren Höhengradienten nur unvollständig umfasst (RAHBK 2005). Da in Tallagen keine Almen existieren, war es in der vorliegenden Studie andererseits nicht zielführend, Flächen unterhalb 800 m ü.A. zu beproben.

Die Anzahl beobachteter Tagfalterindividuen wurde hingegen nicht von der Höhenlage einer Probefläche beeinflusst, sondern war hauptsächlich durch die lokal verfügbaren Nektarressourcen bestimmt (vgl. LEINGÄRTNER et al. 2014). Adulte Falter benötigen blütenreiche Wiesen für den Nahrungserwerb (FEBER et al. 1996, STEFFAN-DEWITTER &

Tab. 4: Ergebnisse der univariaten Marginal-Tests (distLM-Algorithmus, 9999 Permutationen) zum Einfluss einzelner Standortfaktoren auf die Artenzusammensetzung der Tagfalter-Gemeinschaften. res.df= residual degrees of freedom, regr.df = regression degrees of freedom. Signifikante Befunde sind fett hervorgehoben.

Table 4: Results of univariate marginal tests (distLM procedure, 9999 permutations) on the influence of various site descriptors on compositional species diversity of butterfly communities. res.df= residual degrees of freedom, regr.df= regression degrees of freedom. Significant results printed in bold.

Variablen	Pseudo-F	<i>p</i>	<i>r</i> ²	res.df	regr.df
Höhenlage	26.61	<0.001	0.29	64	2
Beweidung	4.8	<0.001	0.19	62	4
Nord-/Südmassiv	14.1	<0.001	0.18	64	2
Maximale Vegetationshöhe	6.31	<0.001	0.09	64	2
Offene Erdstellen	5.15	<0.001	0.07	64	2
Nektarangebot	3.55	<0.001	0.05	64	2
Gehölze	2.39	0.03	0.03	64	2
Exposition	1.67	0.07	0.05	63	3

TSCHARNTKE 1997). Da intensivere Beweidung zu einem verminderten Blütenreichtum führt, nimmt die Beweidungsintensität indirekt einen negativen Einfluss auf die Abundanz der Falter. Für den Großteil adulter Tagfalter der Alpen ist Blütennektar die mit Abstand wichtigste Nahrungsressource, weshalb sich viele Individuen besonders häufig auf blütenreichen Wiesen sammeln (FEVER et al. 1996, KOCHER & WILLIAMS 2000). Während die nur wenig mobilen Larven häufig sehr eng an ihre spezifischen Wirtspflanzen gebunden sind (FARTMANN & HERMANN 2006), nutzen adulte Falter ein breites Spektrum von Blütenpflanzen als Nektarquellen. Dies führt dazu, dass adulte Tagfalter häufig geklumpt an Stellen beobachtet werden können, an denen auch ihre bevorzugten Nektarquellen zu finden sind (LOERTSCHER et al. 1995) – unter Umständen auch weitab von ihren Reproduktionshabitaten. Den signifikant positiven, aber deutlich schwächeren Einfluss des Nektarangebotes auf die Artenzahl interpretieren wir daher primär als einen Sampling-Effekt: weil sich auf blumenreichen Almflächen mehr Falterindividuen konzentrierten, konnten wir dort auch mehr Arten nachweisen. In der Tat korrelierte die beobachtete Artenzahl hochsignifikant mit der Zahl der Faltersichtungen ($r = 0.49$, $p < 0.001$).

Der positive Einfluss offener Erdstellen auf die Artenvielfalt zeigt, wie wichtig solche Stellen zur Thermoregulation und für die Mineralienaufnahme der Falter sind (KEVAN & SHORTHOUSE 1970, MOLLEMAN 2009). Es ist zu erwarten, dass in höher gelegenen Regionen, in denen eine geringere durchschnittliche Lufttemperatur herrscht als in Tallagen, dieser Effekt verstärkt beobachtet werden kann.

Die Ergebnisse einer Studie von HOHL (2006), wonach auf intensiv bewirtschafteten Bergwiesen in der Schweiz weniger Tagfalterarten anzutreffen waren als auf extensiv bewirtschafteten, konnten in dieser Arbeit nicht bestätigt werden. SJÖDIN et al. (2008) untersuchten ebenfalls den Einfluss verschiedener Nutzungsintensitäten auf die Abundanz und Diversität von blütenbesuchenden Insekten. Sie konnten keinen überzufälligen Unterschied in der Falterdiversität zwischen den unterschiedlich bewirtschafteten Flächen finden. Auch Mikrostruktur, Temperatur, Blütenreichtum und Pflanzendiversität der

untersuchten Flächen wurden von den unterschiedlichen Nutzungsintensitäten nicht konsistent beeinflusst. Ähnlich verhielt es sich in der hier vorliegenden Studie: Der Artenreichtum der Tagfalter wurde von der Beweidungsintensität nicht überzufällig beeinflusst. Die Vegetationshöhe, die von einigen Autoren als sehr guter Prädiktor für die Diversität und Abundanz von Faltern angesehen wird (BALMER & ERHARDT 2000, KRUESS & TSCHARNTKE 2002a, ÖCKINGER et al. 2006), hatte ebenfalls keinen Einfluss. Andere Studien haben gezeigt, dass sich unterschiedlich stark beweidete Flächen nicht notwendigerweise in Pflanzenartenreichtum und Heterogenität der Vegetation unterscheiden müssen (KRUESS & TSCHARNTKE 2002b), weshalb vielleicht auch in unseren Erhebungen kein Zusammenhang gefunden wurde. Die Aussage von DOVER et al. (2011), wonach die Einteilung von Wiesen in Kategorien der Nutzungsintensität nur geringen Erklärungswert für den Artenreichtum von Tagfaltern hat, wird jedenfalls durch unsere Arbeit bestätigt.

Generell begünstigt eine extensive Bewirtschaftungsweise eine hohe Tagfalterdiversität (BALMER & ERHARDT 2000, HOHL 2006, RUNQUIST 2011). Allerdings kommt auch jungen verbrauchenden Weideflächen eine große Bedeutung als Tagfalterlebensraum zu. Dies gilt gleichermaßen für Lebensräume des Berglandes (BALMER & ERHARDT 2000, HOHL 2006, DOVER et al. 2011) wie im Tiefland (KRUESS & TSCHARNTKE 2002a, PÖYRY et al. 2005, ÖCKINGER et al. 2006, SJÖDIN et al. 2008). Ähnlich verhält es sich auch bei anderen Insektengruppen wie Bienen, Wespen, Heuschrecken, Schwebfliegen oder Käfern, wobei sich die Reaktionen auf Umweltveränderungen, z. B. durch Nutzungsintensivierung, von Gruppe zu Gruppe im Detail unterscheiden (KRUESS & TSCHARNTKE 2002a, 2002b, HOHL 2006, SJÖDIN et al. 2008). Dass in unserer Studie vorrangig der abiotische Faktorenkomplex „Höhenlage“ als hauptsächlicher Treiber der Artenvielfalt hervortrat und nicht der anthropogene Faktorenkomplex „Beweidung und Landnutzung“, hat vermutlich zweierlei Ursachen. Einerseits verteilten sich unsere Probeflächen über einen größeren Höhengradienten als in vielen vergleichbaren Studien. Andererseits könnte der Gradient der Nutzungsintensität zwischen den Probeflächen nicht hinreichend groß gewesen sein. Selbst die am stärksten beweideten Flächen im Gesäuse sind im Vergleich zu vielen Weideökosystemen, zumal in tiefen Lagen, als ausgesprochen extensiv bewirtschaftet anzusehen. Aufgrund der steil ansteigenden Hänge bietet das Gesäuse zudem enorme Höhenunterschiede auf kleinstem Raum, weshalb hier der Höhenlage eine entscheidende Bedeutung bei der Etablierung von Arten zukommt.

Determinanten des Artenreichtums der Tagfalter auf regionaler Ebene (Alm)

Die Ergebnisse auf größerer räumlicher Skala zeigen, dass durch eine intensive Beweidung der Almen Arten des Kulturlandes mit geringen Lebensraumansprüchen gefördert werden. Der Grund könnte in der verminderten Heterogenität und zunehmenden Ruderalisierung intensiv beweideter Flächen zu finden sein (KRUESS & TSCHARNTKE 2002a). Da die Größe der waldfreien Weidefläche, und damit auch die Flächen potenziell besiedelbarer Lebensräume in einer Matrix aus Waldlandschaft, keinen bezeichnenden Einfluss auf die Artenvielfalt hatte, kann man davon ausgehen, dass im Nationalpark Gesäuse die Verfügbarkeit offener, unbewaldeter Lebensräume derzeit nicht limitierend auf den Artenreichtum von Tagfaltern solcher Lebensräume wirkt.

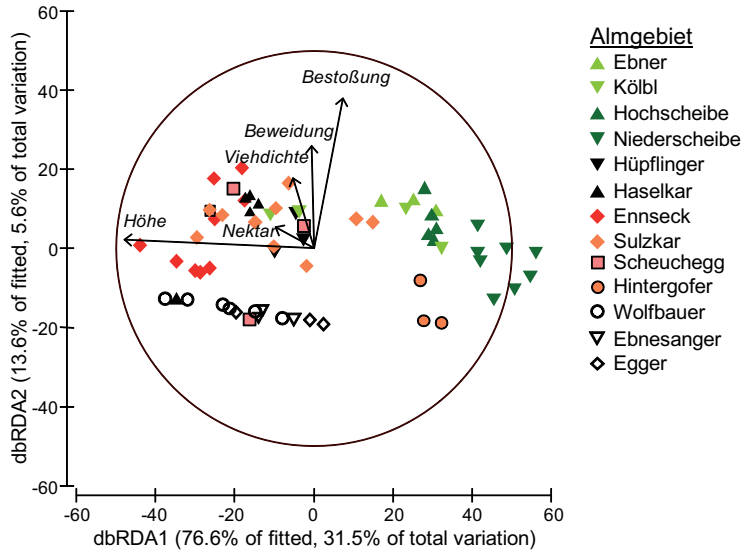


Abb. 3: Ordinationsdiagramm (dbRDA) der Tagfalter-Artengemeinschaften auf 66 Probeflächen, in Relation zur Höhenlage, Beweidung und dem Nektarangebot. Leere Symbole: außer Nutzung gestellte Almen. Die Länge der Vektoren entspricht der Größe des multiplen partiellen Korrelationskoeffizienten (r) mit den kanonischen Achsen, der Kreis ist bei $r=1.00$ erreicht.

Fig. 3: Ordination plot (dbRDA) of butterfly communities on 66 sampling plots in relation to elevation, grazing intensity and nectar availability. Empty symbols: abandoned mountain pastures. Vector lengths relate to multiple partial correlation coefficients (r) of the predictors with the canonical axes, the circle denotes $r=1.00$.

Andererseits zeigte eine ökologisch differenziertere Betrachtung, dass auf der Ebene der gesamten Almgemeinschaften der Einfluss der Beweidungsintensität auf die Tagfalter-Gemeinschaften sehr wohl zum Tragen kam. Auch wenn die Beweidungsintensität keinen nachweisbaren Einfluss auf die Gesamtzahl der beobachteten Tagfalterarten pro Almregion hatte, ergaben sich doch deutliche Verschiebungen im Artengefüge zu Gunsten der Kulturfolger und zu Lasten stenöker Habitatspezialisten.

Determinanten der Artenzusammensetzung der lokalen Tagfalter-Gemeinschaften

Obwohl sich die einzelnen Probeflächen auf einer Alm oft über einen beträchtlichen Höhengradienten erstreckten (Sulzkaralm: 1306–1682 m) und auch deren aktuelle Beweidungsintensität lokal stark variierte (Scheucheggalm: 1–4.33), waren Untersuchungsflächen einer Alm hinsichtlich der Artenzusammensetzung einander ähnlicher als im Vergleich zu Flächen auf anderen Almen. Die untersuchten Almen sind insuläre waldfreie Raumeinheiten in einer Matrix aus Waldlandschaft. Die Ähnlichkeiten im Arteninventar einer Alm deuten daher darauf hin, dass sich räumlich nahe beieinander liegende Probeflächen in häufigerem Individuenaustausch befinden als weit voneinander entfernte Flächen (BAGUETTE et al. 2000). Unbeschadet dieser Ähnlichkeiten der Gemeinschaften auf der Grundlage topographischer Nähe erwiesen sich indes die Höhenlage, die Intensität der Weidenutzung und das aktuelle Ressourcenangebot als die wesentlichen Faktoren, welche die Artenzusammensetzung der Tagfalter-Gemeinschaften steuerten.



Abb. 4: Eine typische Probefläche (1500 m ü.A.) einer intensiv bewirtschafteten Alm – der Haselkaralm, die mit 53 Stück Vieh auf einer Fläche von rund 87 Hektar die am stärksten bestoßene Alm im Untersuchungsgebiet war (a). Im Vergleich dazu eine bereits in Sukzession befindliche Probefläche (1490 m ü.A.) der Wolfbauernhochalm, die bereits seit 1966 nicht mehr bewirtschaftet wird (b). Foto: A. Zöchling

Fig. 4: A representative sample plot (1500 m a.s.l.) on an intensively grazed pasture (Haselkaralm, a) stocked with 53 cattle per 87 ha; contrasting with a former pasture plot (1490 m a.s.l.) at the Wolfbauernhochalm (abandoned in 1966, b).

Ein Grund für die Unterschiede in den Artenzusammensetzungen in Abhängigkeit von der Höhenlage ist, dass mit zunehmender Höhe physiologisch an die harschen Bedingungen angepasste Arten verstärkt vorkommen und somit ein Artenwechsel stattfindet. Beispielsweise wurden Mohrenfalter wie *Erebia manto*, *Erebia eriphyle* oder *Erebia pronoe* sowie der Perlmutterfalter *Boloria pales*, eine Charakterart alpiner Matten, lediglich auf höher gelegenen Probeflächen beobachtet. Umgekehrt traten Arten der collinen und montanen Stufe (z. B. *Erebia aethiops*) nur auf tiefer gelegenen Untersuchungsflächen auf (ZÖCHLING 2012). Da sich mit zunehmender Höhenlage das Angebot potenzieller larvaler Wirtspflanzen ändert, spiegelt sich dies in den Faltergemeinschaften wider (SANCHEZ-RODRIGUEZ & BAZ 1995, PELLISSIER et al. 2013). Die Präimaginalstadien der Tagfalter benötigen für ihre Entwicklung geeignete Wirtspflanzen und ein passendes Mikroklima, weshalb sich Änderungen entlang von Umweltgradienten stark auf die Artenzusammensetzungen auswirken (FARTMANN & HERMANN 2006).

Der positive Einfluss der Verfügbarkeit offener Erdstellen auf den Artenreichtum von Tagfalter-Gemeinschaften konnte in der vorliegenden Arbeit vermutlich erstmals überhaupt gezeigt werden. Möglicherweise liegt dies in den mikroklimatischen Besonderheiten solcher Flächen begründet. Oberflächennahe Luftschichten erwärmen sich stärker über dunklem Grund, weshalb vor allem in großen Höhenlagen derartigen Stellen eine besondere Bedeutung für die Thermoregulation durch Verhalten zukommen könnte. Es wäre sicher lohnend, dieses Phänomen gezielter zu untersuchen.

Zusammenfassend zeigen die Ergebnisse, dass sowohl Artenzusammensetzung als auch Artenreichtum am stärksten vom klimabezogenen Faktorenkomplex der Höhenlage abhängen. Als zweiter bedeutsamer Faktorenkomplex hinsichtlich der Artenzusammensetzung konnte die Beweidungsintensität ausgemacht werden, gefolgt von der lokalen Ressourcenverfügbarkeit, dem Nektarangebot. BALMER & ERHARDT (2000) stellten fest, dass es zwischen extensiv beweideten Flächen und Flächen früher Sukzessionsstadien in der montanen Stufe keine Unterschiede in den Artenzusammensetzungen gab, während Flächen in späten Sukzessionsstadien ein deutlich anderes Arteninventar beinhalteten. Die außer Nutzung gestellten Almen im Gesäuse wurden hingegen schon seit mindestens 50 Jahren nicht mehr beweidet, weshalb ihre Tagfaltergemeinschaften deutlich von denen noch genutzter Almen unterschieden werden konnten. Bestimmte Arten wie *Melitaea athalia*, *Erebia manto*, *Erebia aethiops*, *Polyommatus icarus* oder *Polyommatus semiargus* waren auf beweideten Flächen deutlich häufiger zu beobachten, während Arten wie *Celastrina argiolus*, *Issoria lathonia* und *Phengaris alcon* nur auf unbeweideten Flächen dokumentiert werden konnten.

Management-Empfehlungen für Tagfalter im Nationalpark Gesäuse

Aufgrund der hohen Reliefenergie im Nationalpark Gesäuse gibt es dort noch viele von Natur aus waldfreie Flächen, die Tagfaltern offener Habitats als primäre Lebensräume dienen können, wie zum Beispiel Lawinenrinnen oder durch Hangrutschungen erzeugte offene Flächen. Aus diesem Grund ist davon auszugehen, dass eine Nutzungsänderung bzw. eine Nutzungsaufgabe der Almwirtschaft zunächst zu keinen massiven Änderungen in der regionalen Tagfalterfauna im Nationalpark Gesäuse führt. Metapopulationseffekte bewirken, dass sich Teilpopulationen in geeigneten Habitaten immer wieder neu bilden,



Abb. 5: Die zwei am häufigsten beobachteten Arten im Untersuchungsgebiet waren mit 397 Sichtungen der Gelbgefleckte Mohrenfalter (*Erebia manto*) (a), einem Edelfalter, gefolgt von einem Vertreter der Weißflinge dem Bergweißling (*Pieris bryoniae*) mit 324 Sichtungen (b). Foto: A. Zöchling

Fig. 5: *Erebia manto* (a, 397 sightings) and *Peris bryoniae* (b, 324 sightings) were the two most common butterfly species during the surveys on alpine pastures in 2011.

aber auch wieder verschwinden. In Summe hat dies für die betreffende Gesamtpopulation im Gebiet keine Auswirkungen, solange der Metapopulationsverbund intakt bleibt. Zu berücksichtigen ist allerdings, dass der Aktionsradius einer Art einen entscheidenden Einfluss auf die räumliche Dimension einer Metapopulation hat. Wenig mobile Arten (z. B. *Cupido minimus*) benötigen ein vergleichsweise dichtes Habitat-Netzwerk, um stabile Metapopulationen zu bilden. Durch Nutzungsaufgabe steigt somit die Wahrscheinlichkeit, dass Restpopulationen weniger mobiler Arten isoliert werden und schließlich aussterben (BAGUETTE et al. 2000). Da Almen aufgrund ihrer Flächengröße größere Populationen von Graslandarten beherbergen können als die oft kleinräumigen, natürlich entstandenen waldfreien Lebensräume, haben sie das Potenzial, als wichtige Quellpopulationen zu dienen und so die regionale Persistenz von Metapopulationen zu steigern (BAGUETTE et al. 2000, BINZENHÖFER et al. 2008).

Da die aktuelle Nutzungsintensität der Almflächen keinen negativen Einfluss auf die Artenvielfalt zeigte, ist davon auszugehen, dass die derzeitige Bewirtschaftung durchaus als förderlich für die Tagfalterfauna anzusehen ist. Im Vergleich zu anderen Almen Österreichs sind die Bestoßungsdichten im Nationalpark Gesäuse gering (WAGNER et al. 2006). Um möglichst individuen- und artenreiche Almwiesen zu schaffen bzw. zu erhalten, sollten Managementmaßnahmen besonders blütenreiche und floristisch artenreiche Almwiesen zum Ziel haben, um einerseits den adulten Faltern ausreichend Nahrung in Form von Nektar zu präsentieren und andererseits den oft spezialisierten Raupen der Falter ausreichend Futterpflanzen zur Verfügung zu stellen.

Wo eine Beweidung ökonomisch nicht mehr tragfähig und auch aus naturschutzfachlicher Motivation nicht möglich ist, könnte die Etablierung von Flächen, auf denen eine annuelle oder zweijährige Pflegemahd durchgeführt wird, ein reichhaltigeres Nektarangebot zur Folge haben und die Sukzession zurück zum Wald aufhalten (WETTSTEIN & SCHMID 1999). Zu berücksichtigen ist aber, dass Tagfalterarten, deren Wirtspflanzen an offene Pionierstandorte und Störstellen gebunden sind (z. B. *Cupido minimus*, *Phengaris arion*), durch völlige Aufgabe der Beweidung negativ beeinflusst werden. Aus diesem Grund ist es von Vorteil, ein Mosaik aus verbrachenden, hochwüchsigen und extensiv beweideten, mit offenen Bodenanteilen versehenen Flächen zu schaffen. *Phengaris arion*, eine Art mit einem besonders komplexen Lebenszyklus, benötigt zwei larvale Ressourcen, einerseits die Wirtspflanze (*Thymus* sp.) und andererseits eine Wirtsameise (*Myrmica* sp.). Eine extensive Beweidung, welche vereinzelt Lücken in der Vegetation schafft, wodurch die Wirtspflanze gefördert wird bzw. passende mikroklimatische Bedingungen für die Wirtsameise geschaffen werden, wirkt sich extrem positiv auf diese Art aus (THOMAS et al. 2009).

Damit sowohl Faltergesellschaften der verbrachenden als auch jene der bewirtschafteten Wiesen und Weiden gefördert werden, könnte eine Erweiterung des Modells einer Umtriebsweide helfen. Die gekoppelte Viehhaltung auf Almen sollte dabei zu Flächen unterschiedlicher Sukzessionsstadien führen. Einerseits gäbe es intensiv gestörte Bereiche (aktuell beweidet), andererseits Flächen späterer Sukzessionsstadien (3–4 Jahre unbeweidet) mit großen Vegetationshöhen, die zur Steigerung der Artenvielfalt und einer Erhöhung der Anzahl von Rote-Liste-Arten beitragen könnten (BALMER & ERHARDT 2000). Ein Zyklus, in dem das Weidevieh von einer Koppel zur nächsten wechselt, der nicht auf

eine Vegetationsperiode beschränkt ist, sondern mindestens über drei Jahre angelegt wird, könnte sich als sinnvolle Managementmaßnahme herausstellen. Bei gleichbleibenden Auftriebszahlen werden die Almflächen für eine derartige Rotation vermutlich zu klein sein, weshalb eine Anpassung der Bestoßungsdichten unerlässlich wäre.

Zusammenfassung

Wir untersuchten die Auswirkungen unterschiedlich intensiver Weidenutzung von Almen im Nationalpark Gesäuse auf Tagfalter-Gemeinschaften. Dazu wurden 66 Probeflächen auf 13 Almen in einem Höhengradienten von 830–1780 m ü.A. eingerichtet, welche im Jahr 2011 jeweils dreimal standardisiert begangen wurden. Für die Datenauswertung kamen multivariate Modelle (GLM, GLMM, distLM) zum Einsatz. Insgesamt beobachteten wir 66 Tagfalterarten. Der Artenreichtum nahm mit der Höhenlage ab, während die Beweidungsintensität keinen Einfluss hatte. Die Abundanz der Tagfalter stieg mit dem lokalen Nektarangebot an und war auf Almflächen höherer Beweidungsintensität geringer, nahm aber mit der Höhenlage nicht ab. Den größten Einfluss auf die Artenzusammensetzung hatte die Höhenlage, gefolgt von der Beweidungsintensität und Nektarverfügbarkeit. Kulturfolger unter den Tagfaltern nahmen anteilig mit höherer Beweidungsintensität zu, während Habitatspezialisten gegenläufig abnahmen.

Danksagung

Wir danken dem Nationalpark Gesäuse, insbesondere Mag. Daniel Kreiner, für die Möglichkeit der Datenaufnahme und die zur Verfügung gestellten Daten. Weiters dankt der Erstautor seiner Familie für ihre große Unterstützung während des Studiums. Diese Studie wurde aus Mitteln der Fakultät für Lebenswissenschaften (Univ. Wien) gefördert.

Literatur

- ANDERSON M.J., GORLEY R.N. & CLARKE K.R. 2008: PERMANOVA+ for PRIMER: Guide to software and statistical methods. – Primer-E Ltd., Plymouth, 214 pp.
- BAGUETTE M., PETIT S. & QUEVA F. 2000: Population spatial structure and migration of three butterfly species within the same habitat network: consequences for conservation. – *Journal of Applied Ecology* 37: 100–108.
- BALMER O. & ERHARDT A. 2000: Consequences of succession on extensively-grazed grasslands for central European butterfly communities: Rethinking conservation practices. – *Conservation Biology* 14: 746–757.
- BÄTZING W. 2005: Die Alpen. Geschichte und Zukunft einer europäischen Kulturlandschaft. – 3. Auflage, C.H. Beck, München, 431 pp.
- BINZENHÖFER B., BIEDERMANN R., SETTELE J. & SCHRÖDER B. 2008: Connectivity compensates for low habitat quality and small patch size in the butterfly *Cupido minimus*. – *Ecological Research* 23: 259–269.
- BOGGS C.L. & MURPHY D.D. 1997: Community composition in mountain ecosystems: climatic determinants of montane butterfly distribution. – *Global Ecology and Biogeography Letters* 6: 39–48.

- BMLFUW 2010: Almstatistik 2009. Zahlen und Fakten zur österreichischen Almwirtschaft. – Bundesanstalt für Bergbauernfragen, Wien.
- CLARKE K.R. & GORLEY R.N. 2006: Primer. Version 6. – Primer-E Ltd., Plymouth.
- DOVER J.W., RESCIA A., FUNGARINO S., FAIRBURN J., CAREY P., LUNT P., ARONT C., DENNIS R.L.H. & DOVER C.J. 2011: Land-use, environment and their impact on butterfly populations in a mountainous pastoral landscape: individual species distribution and abundance. – *Journal of Insect Conservation* 15: 207–220.
- EBERT G. & RENNWALD E. (Hrsg.) 1991: Die Schmetterlinge Baden-Württembergs. Band 1 & 2: Tagfalter. – Ulmer, Stuttgart, 552 & 525 pp.
- FARTMANN T. & HERMANN G. 2006: Larvalökologie von Tagfaltern und Widderchen in Mitteleuropa. – *Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde* 68 (3/4): 361 pp.
- FEBER R.E., SMITH H. & MAC DONALD D.W. 1996: The effects on butterfly abundance of the management of uncropped edges of arable fields. – *Journal of Applied Ecology* 33: 1191–1205.
- FLEISHMAN E., AUSTIN G.T. & WEISS A.D. 1998: An empirical test of Rapoport's Rule: Elevational gradients in montane butterfly communities. – *Ecology* 79: 2482–2493.
- HOFFERT H. & ANFANG C. 2006: Digitale CIR-Luftbildkartierung im Nationalpark Gesäuse. – REVITAL-ecoconsult, Nussdorf, 69 pp.
- HOHL M. 2006: Spatial and temporal variation of grasshopper and butterfly communities in differently managed semi-natural grasslands of the Swiss Alps. – Dissertation ETH Zürich.
- HÖTTINGER H. & PENNERSTORFER J. 2005: Rote Liste der Tagschmetterlinge Österreichs (Lepidoptera: Papilionoidea & Hesperioidea). – In: Zulka, K. P. (Hrsg.): Rote Listen gefährdeter Tiere Österreichs. Checklisten, Gefährdungsanalysen, Handlungsbedarf. Teil 1: Säugetiere, Vögel, Heuschrecken, Wasserkäfer, Netzflügler, Schnabelfliegen, Tagfalter. – Grüne Reihe des Lebensministeriums, Wien, pp. 313–354.
- HUBER T. & BERGLER F. 2006: ALP Austria. Programm zur Sicherung und Entwicklung der alpinen Kulturlandschaft. Wildökologie und Jagd. – BMLFUW, Klagenfurt.
- HUEMER P. & TARMANN G. 2001: Artenvielfalt und Bewirtschaftungsintensität: Problemanalyse am Beispiel der Schmetterlinge auf Wiesen und Weiden Südtirols. – *Gredleriana* 1: 331–418.
- KEVAN P.G. & SHORTHOUSE J.D. 1970: Behavioural thermoregulation by high Arctic butterflies. – *Arctic* 23: 268–279.
- KOCHER S.D. & WILLIAMS E.H. 2000: The diversity and abundance of North American butterflies vary with habitat disturbance and geography. – *Journal of Biogeography* 27: 785–794.
- KRUESS A. & TSCHARNTKE T. 2002a: Grazing intensity and the diversity of grasshoppers, butterflies, and trap-nesting bees and wasps. – *Conservation Biology* 16: 1570–1580.

- KRUESS A. & TSCHARNTKE T. 2002b: Contrasting responses of plant and insect diversity to variation in grazing intensity. – *Biological Conservation* 106: 293–302.
- LEINGÄRTNER A., KRAUSS J. & STEFFAN-DEWENTER I. 2014: Species richness and trait composition of butterfly assemblages change along an altitudinal gradient. – *Oecologia* 175: 613–623.
- LOERTSCHER M., ERHARDT A. & ZETTEL J. 1995: Microdistribution of butterflies in a mosaic-like habitat: The role of nectar sources. – *Ecography* 18: 15–26.
- MAES D. & VAN DYCK H. 2004: Habitat quality and biodiversity indicator performances of a threatened butterfly versus a multispecies group for wet heathlands in Belgium. – *Biological Conservation* 123: 177–187.
- MOLLEMAN F. 2009: Puddling: from natural history to understanding how it affects fitness. – *Entomologia Experimentalis et Applicata* 134: 107–113.
- ÖCKINGER E., ERIKSSON A.K. & SMITH H.G. 2006: Effects of grassland abandonment, restoration and management on butterflies and vascular plants. – *Biological Conservation* 133: 291–300.
- PELLISSIER L., FIEDLER K., NDIRIBE C., DUBUIS A., PRADERVAND J.-N., GUISAN A. & RASMANN S. 2012: Shifts in species richness, herbivore specialization, and plant resistance along elevation gradients. – *Ecology and Evolution* 2: 1818–1825.
- PELLISSIER L., NDIRIBE C., DUBUIS A., PRADERVAND J. N., SALAMIN N., GUISAN A. & RASMANN S. 2013: Turnover of plant lineages shapes herbivore phylogenetic beta diversity along ecological gradients. – *Ecology Letters* 16: 600–608.
- PÖYRY J., LINDGREN S., SALMINEN J. & KUUSSAARI M. 2005: Responses of butterfly and moth species to restored cattle grazing in semi-natural grasslands. – *Biological Conservation* 122: 465–478.
- RAHBEK C. 2005: The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. – *Ecology Letters* 8: 224–239.
- RUNQUIST E.B. 2011: Butterflies, cattle grazing, and environmental heterogeneity in a complex landscape. – *Journal of Research on the Lepidoptera* 44: 61–76.
- SANCHEZ-RODRIGUEZ J.F. & BAZ A. 1995: The effect of elevation on the butterfly communities of a Mediterranean mountain, Sierra de Javalambre, central Spain. – *Journal of the Lepidopterists' Society* 49: 192–207.
- SBN (Schweizerischer Bund für Naturschutz) 1987: Tagfalter und ihre Lebensräume. Arten – Gefährdung – Schutz. Band 1. – Pro Natur, Egg, XI + 516 pp.
- SBN (Schweizerischer Bund für Naturschutz) 1997: Tagfalter und ihre Lebensräume. Arten – Gefährdung – Schutz. Band 2. – Pro Natur, Egg, XI + 679 pp.
- SCHNEPF J. 2010: Diversity of diurnal Lepidoptera across an elevational gradient above the timberline: a case study from the Austrian Alps. – Diplomarbeit, Univ. Wien, 38 pp.

- SCHWAB M., BERGLER F. & EGGER G. 2004: Almbewirtschaftungsplan Sulzkar. – Nationalpark Gesäuse GmbH, Weng.
- SJÖDIN E., BENGTTSSON J. & EKBOM B. 2008: The influence of grazing intensity and landscape composition on the diversity and abundance of flower-visiting insects. – *Journal of Applied Ecology*: 763–772.
- STATSOFT. INC. (2005): Statistica für Windows (Software-System für Datenanalyse) Version 7.1.
- STEFFAN-DEWENTER I. & TSCHARNTKE T. 1997: Early succession of butterfly and plant communities on set-aside fields. – *Oecologia* 109: 294–302.
- STETTNER C., BRÄU M., GROS P. & WÄNNINGER O. 2007: Die Tagfalter Bayerns und Österreichs. – Bayrische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege, Laufen, 248 pp.
- THOMAS J.A., TELFER M.G., ROY D.B., PRESTON C.D., GREENWOOD J.J.D., ASHER J., FOX R., CLARKE R.T. & LAWTON J.H. 2004: Comparative losses of British butterflies, birds, and plants and the global extinction crisis. – *Science* 303: 1879–1881.
- THOMAS J.A., SIMCOX D.J. & CLARKE R.T. 2009: Successful conservation of a threatened *Maculinea* butterfly. – *Science* 325: 80–83.
- VAN SWAAY C., CUTTELOD A., COLLINS S., MAES D., MUNGUIRA M.L., SASIC M., SETTELE J., VEROVNIK R., VERSTRAEL T., WARREN M., WIEMERS M. & WYNHOFF I. 2010: European Red List of butterflies. – Publications Office of the European Union, Luxemburg, 47 pp.
- WAGNER K., BOGNER D., RESSI W., PARIZEK T. & FUCHS M. 2006: ALP Austria. Programm zur Sicherung und Entwicklung der alpinen Kulturlandschaft. Teilprojekt 22 – Almeregionen Österreichs und deren Analyse. – BMLFUW (Hrsg.), Wien, 105 pp.
- WERSCHONIG E. 2007: Vegetationskundliche Untersuchung dreier aufgelassener Almen im Nationalpark Gesäuse: Aufnahme der Vegetation und Untersuchung der Sukzession auf der Egger-, der Ebersanger- und der Wolfbauernhochalm im steirischen Nationalpark Gesäuse. – Diplomarbeit, Univ. Wien, 109 pp.
- WETTSTEIN W. & SCHMID B. 1999: Conservation of arthropod diversity in montane wetlands: effect of altitude, habitat quality and habitat fragmentation on butterflies and grasshoppers. – *Journal of Applied Ecology* 36: 363–373.
- ZÖCHLING A. 2012: Auswirkungen unterschiedlicher Bewirtschaftungsweisen und Nutzungsintensitäten von Almen auf die Tagfalterfauna im NP Gesäuse. – Masterarbeit, Univ. Wien, 50 pp.

Anschrift der Verfasser

Andreas Zöchling MSc, Univ.-Prof. Mag. Dr. Konrad Fiedler, Division für Tropenökologie und Biodiversität der Tiere, Universität Wien, Rennweg 14, 1030 Wien, Austria.
E-Mail: zoechling.andreas@gmx.at, konrad.fiedler@univie.ac.at

Tab. A1: Beobachtete Tagfalterarten und die Anzahl ihrer Sichtungen.

Table A1: Synopsis of observed butterfly species and overall numbers of sightings.

Art	Anzahl	Art	Anzahl
<i>Aglais urticae</i>	111	<i>Issoria lathonia</i>	2
<i>Anthocharis cardamines</i>	55	<i>Lasiommata maera</i>	61
<i>Aphantopus hyperantus</i>	1	<i>Lasiommata petropolitana</i>	2
<i>Argynnis adippe</i>	6	<i>Leptidea juvernica</i>	2
<i>Argynnis aglaja</i>	15	<i>Lycaena hippothoe</i>	4
<i>Argynnis paphia</i>	5	<i>Lycaena phlaeas</i>	3
<i>Aricia artaxerxes</i>	6	<i>Lycaena tityrus</i>	27
<i>Boloria dia</i>	1	<i>Maniola jurtina</i>	4
<i>Boloria euphrosyne</i>	56	<i>Melitaea athalia</i>	86
<i>Boloria pales</i>	48	<i>Melitaea diamina</i>	21
<i>Boloria thore</i>	23	<i>Melitaea phoebe</i>	1
<i>Boloria titania</i>	20	<i>Nymphalis antiopa</i>	1
<i>Carterocephalus palaemon</i>	7	<i>Ochlodes sylvanus</i>	28
<i>Celastrina argiolus</i>	1	<i>Papilio machaon</i>	1
<i>Coenonympha arcania</i>	9	<i>Pararge aegeria</i>	12
<i>Colias hyale</i>	1	<i>Parnassius apollo</i>	2
<i>Colias phicomone</i>	2	<i>Parnassius mnemosyne</i>	16
<i>Cupido minimus</i>	5	<i>Phengaris alcon rebeli</i>	1
<i>Erebia aethiops</i>	76	<i>Phengaris arion</i>	1
<i>Erebia eriphyle</i>	210	<i>Pieris brassicae</i>	11
<i>Erebia euryale</i>	208	<i>Pieris bryoniae</i>	324
<i>Erebia ligea</i>	18	<i>Pieris napi</i>	36
<i>Erebia manto</i>	397	<i>Pieris rapae</i>	72
<i>Erebia oeme</i>	35	<i>Polygonia c-album</i>	5
<i>Erebia pharte</i>	87	<i>Polyommatus coridon</i>	23
<i>Erebia pronoe</i>	18	<i>Polyommatus icarus</i>	19
<i>Erynnis tages</i>	79	<i>Polyommatus semiargus</i>	60
<i>Euphydryas aurinia</i>	1	<i>Pyrgus andromedae</i>	30
<i>Euphydryas intermedia</i>	1	<i>Pyrgus malvae</i>	35
<i>Gonepteryx rhamni</i>	3	<i>Thymelicus lineola</i>	43
<i>Hamearis lucina</i>	11	<i>Thymelicus sylvestris</i>	50
<i>Hesperia comma</i>	3	<i>Vanessa atalanta</i>	17
<i>Inachis io</i>	22	<i>Vanessa cardui</i>	4

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Entomologica Austriaca](#)

Jahr/Year: 2015

Band/Volume: [0022](#)

Autor(en)/Author(s): Zöchling MSc Andreas, Fiedler Konrad

Artikel/Article: [Einfluss der Nutzungsintensität der Almen auf Tagfalter-Gemeinschaften \(Lepidoptera: Papilionoidea\) im Nationalpark Gesäuse \(Österreich\) 7-26](#)