

Neue Erkenntnisse zum Schutz und zur Ökologie des Blasenstrauchbläulings *Iolana iolas* (Ochsenheimer, 1816)

PATRICK HEER¹, JÉRÔME PELLET^{2,3}, ANTOINE SIERRO⁴,
RAPHAËL ARLETTAZ^{1,4}

¹Institut für Ökologie und Evolution – Abteilung für Conservation Biology, Baltzerstrasse 6, CH-3012 Bern; patrick.heer@iee.unibe.ch

²A. Maibach Sàrl, Ch. de la Poya 10, CP 99, CH-1610 Oron-la-Ville

³karch, Passage Maximilien-de-Meuron 6, CH-2000 Neuchâtel

⁴Brunnen 14, CH-3953 Leuk

Abstract: New insights on the conservation and ecology of *Iolana iolas* (Ochsenheimer, 1816)—Here, we investigate the efficiency of an ecological restoration program launched to reduce the extinction risk of the Iolas blue *Iolana iolas* in Switzerland. This study is also the first to provide estimates of demographic parameters, detectability and vagility of the Iolas blue. Weekly count surveys performed on 38 host plant plantation patches resulted in an occupancy rate of 50 % with mostly very low relative abundance indices. Habitat analysis demonstrated that abundance was best explained by the combination of parameters among which host plant vitality, patch connectivity, solar irradiations and the number of host plant seedlings were prominent. Capture-mark-recapture experiments undertaken in four populations revealed large differences in absolute abundance, an average adult life expectancy of 3.6 days and a very high catchability (82 %) and individual detectability (86 %). Furthermore, a dispersal analysis demonstrated that 78 % of dispersal events were less than 550 m (maximum of 1490 m), with significantly more dispersal in females (both in dispersal rates and dispersal distances). Finally, we discuss the resultant consequences for the ongoing ecological restoration program.

Zusammenfassung: In dieser Studie untersuchten wir die Wirksamkeit einer ökologischen Habitat-restaurierung, welche gestartet wurde, um den Blasenstrauchbläuling *Iolana iolas* vor dem Aussterben in der Schweiz zu schützen. Zudem konnten wir erste Schätzungen machen über demographische Parameter, Entdeckungswahrscheinlichkeit und Ausbreitungsfähigkeit des Blasenstrauchbläulings. Wöchentliche Zählungen an 38 Blasenstrauch-Anpflanzungen ergaben eine Besetzungsrate von 50 %. Allerdings waren die Abundanzindizes für die meisten Standorte sehr klein. Mit Hilfe einer Habitatsanalyse konnten wir feststellen, dass die Abundanz an den verschiedenen Standorten am besten erklärt werden kann durch die Vitalität der Blasensträucher (Anzahl vorhandener Blüten), die Konnektivität der Anpflanzung, die Sonneneinstrahlung und die Anzahl der Blasenstrauchkeimlinge in der Umgebung. Fang-Markierung-Wiederfang-Experimente, die wir an vier Standorten durchführten, zeigten grosse Unterschiede in der absoluten Abundanz, eine durchschnittliche Lebenserwartung von adulten Blasenstrauchbläulingen von 3,6 Tagen sowie eine sehr hohe Fangwahrscheinlichkeit (82 %) und individuelle Entdeckungswahrscheinlichkeit (86 %). Zudem demonstrierte eine Verbreitungsanalyse, dass 78 % aller Verbreitungsflüge weniger weit als 550 m waren (Maximum 1490 m) und dass sie bei Weibchen signifikant häufiger vorkamen und auch länger waren als bei Männchen. Konsequenzen, welche daraus für die ökologische Habitatrestaurierung resultieren, werden diskutiert.

Résumé: La présente étude évalue le succès d'un programme de sauvegarde de l'habitat de l'azuré du baguenaudier *Iolana iolas*. Ce travail a permis d'évaluer pour la première fois plusieurs paramètres démographiques de cette espèce, ainsi que sa probabilité de détection et sa vagilité. Des comptages

hebdomadaires réalisés dans 38 plantations de baguenaudiers ont permis de déterminer que 50 % des sites étaient occupés par l'espèce, avec des abondances locales le plus souvent très faibles. Les analyses d'habitat ont permis de mettre en évidence le rôle prépondérant de la vitalité des arbustes (nombres de fleurs présentes), de la connectivité de la plantation, de l'ensoleillement et de la présence d'un recrû naturel de baguenaudier sur le site. Les expériences de capture-marquage-recapture menées dans 4 plantations ont permis de mettre en évidence de grosses différences d'abondance de papillons entre les stations étudiées, une espérance de vie adulte d'environ 3.6 jour et de fortes probabilités de capture (82 %) et de détection (86 %). Les recaptures démontrent que 78 % des mouvements sont inférieurs à 550 m (max 1490 m) et que les femelles ont une plus grande propension à disperser. Finalement, les conséquences des résultats obtenus pour le programme de sauvegarde de l'habitat de l'azuré du baguenaudier sont discutées.

Keywords: *Colutea arborescens*, dispersal, ecological restoration, habitat variable, Switzerland, vineyard

EINLEITUNG

Zahlreiche Schmetterlingsarten sind betroffen von Veränderungen, Fragmentierungen und Zerstörungen ihrer natürlichen Lebensräume, was zu einem starken Rückgang der Anzahl und der Verbreitung von vielen Arten in Europa führte (Thomas 2000, Van Swaay et al. 2010, Van Swaay & Warren 1999, Van Swaay et al. 2006, Wenzel et al. 2006). Eine dieser Arten, die in den letzten Jahrzehnten einen langsamen aber kontinuierlichen Rückgang in der Schweiz erlebte, ist gemäss Carron & Praz (1999) der zur Familie der Bläulinge (Lycaenidae) gehörende Blasenstrauchbläuling *Iolana iolas* (Ochsenheimer, 1816). Der Grund für seinen Rückgang in der Individuenanzahl, wie auch in seiner Verbreitung, kann hauptsächlich in der flächenmässigen Ausdehnung von Rebbau- und Siedlungsgebieten gefunden werden (Sierro 2008). Dies führte dazu, dass der Blasenstrauchbläuling zu einer der seltensten Schmetterlingsarten der Schweiz wurde und folglich in die Kategorie der höchsten Schutzpriorität eingestuft werden musste (Carron et al. 2000). Aus diesem Grund wurde im Jahr 2000 eine ökologische Habitatrestaurierung gestartet mit dem Ziel, das Überleben des Blasenstrauchbläulings in der Schweiz zu sichern (Sierro 2008). Zu diesem Zweck wurden an zahlreichen Standorten, falls möglich in der Nähe von früheren Blasenstrauchbläulings-Beobachtungen, 1–12 Setzlinge des Blasenstrauchs *Colutea arborescens* angepflanzt (Sierro 2008). Dieser zur Familie der Schmetterlingsblütler (Fabaceae) gehörende Strauch ist die einzige Wirtspflanze in der Schweiz.

Das Hauptziel unserer Studie ist, die Effizienz der vorgenommenen ökologischen Habitatrestaurierung zu evaluieren, wissenschaftlich fundierte Empfehlungen für deren Weiterführung abzugeben und Richtlinien für zukünftige Monitoring-Programme zu erstellen.

Zahlreiche Studien belegen die Notwendigkeit von genauen Wissen über die Habitatsansprüche einer Art für deren erfolgreichen Schutz (Bergman 1999, Dennis et al. 2006, Lambeck 1997, Thomas 1991). Deshalb zählten wir die Blasenstrauchbläulinge in 38 Anpflanzungen wöchentlich und benutzten diese Daten anschliessend für eine detaillierte Habitatsanalyse.

Auch ein fundiertes Wissen über demographische Parameter der zu schützenden Art ist unablässig für deren effizienten Schutz (Lande 1988). Aus diesem Grund führten wir Fang-Markierung-Wiederfang-Experimente (FMW) an vier Standorten aus. Dies erlaubt uns, Aussagen über die Fangwahrscheinlichkeit und die Populationsgrösse der wahrscheinlich vier grössten verbliebenen Subpopulationen von Blasenstrauchbläulingen in der Schweiz zu machen. Des Weiteren ermöglicht diese Methode, die Lebenserwartung des adulten Blasenstrauchbläulings abzuschätzen und Angaben über seine individuelle Entdeckungswahrscheinlichkeit zu erhalten. Angaben darüber sind sehr wichtig, da Individuen oder Arten übersehen werden können, auch wenn sie vorhanden sind, was zu einer Unterschätzung ihrer Abundanz und Besetzung eines Gebietes führen kann (MacKenzie et al. 2003). Daher helfen unsere Schätzungen über die individuelle Entdeckungswahrscheinlichkeit mit, zukünftige Monitoring-Programme zu verbessern (Pellet 2008, Pollock et al. 2002).

Zusätzlich führten wir eine Verbreitungsanalyse durch, um eine Idee zur Ausbreitungsfähigkeit des Blasenstrauchbläulings und über dessen Potential zur Kolonisierung neuer Habitats zu erhalten. Auch dies sollte helfen, den Erfolg der weitergehenden ökologischen Habitatsrestaurierung zu erhöhen.

MATERIAL UND METHODEN

Studienart

Der Blasenstrauchbläuling (Abb. 1 & 2) ist im Mittelmeerraum relativ weit verbreitet, kommt meist aber nur sehr lokal vor (Tolman & Lewington 2008). In unseren Breitengraden ist er der grösste Vertreter der Familie der Bläulinge und kann in der Schweiz nur noch an xerothermophilen Hängen in einem Gebiet von ca. 21 km² im Zentralwallis gefunden werden (Carron & Praz 1999). Die Flugzeit beginnt Mitte Mai und endet Ende Juli (Tolman & Lewington 2008). Die adulten Schmetterlinge ernähren sich fast nur vom Nektar des Blasenstrauchs *Colutea arborescens* (Abb. 7) und legen ihre Eier auf dessen Blütenkelche oder Früchte (Rabasa et al. 2007, Tolman & Lewington 2008). Die nach einigen Tagen schlüpfenden Raupen ernähren sich ausschliesslich von den grünen Samen des Blasenstrauches und überwintern anschliessend als Puppe am Bo-



Abb. 1. Männlicher Blasenstrauchbläuling *Iolana iolas* (Ochseneimer, 1816). (Foto Patrick Heer)



Abb. 2. Weiblicher Blasenstrauchbläuling *Iolana iolas* (Ochseneimer, 1816). (Foto Patrick Heer)

den unter einem Stein (Tolman & Lewington 2008). Myrmekophilie (Bindung an Ameisen) des Blasenstrauchbläulings wurde vermutet (Tolman & Lewington 2008), konnte aber bis jetzt noch nicht nachgewiesen werden (Gil-T. 2004).

Studiengebiet

Unsere Studie wurde im Gebiet zwischen St. Raphaël (Gemeinde Grimisuat) und Sierre ausgeführt (ca. 10 km²), welches bis auf eine Höhe von ca. 800 m ü. M. von Rebbergen und zwischen 800 und 1000 m ü. M. von Wiesen und Wäldern dominiert wird (Abb. 4). Die von uns untersuchten 38 Anpflanzungen befanden sich allesamt auf einer Höhe zwischen 500 und 950 m ü. M.

Zählungen

Die Zählungen wurden während der gesamten Flugzeit von Ende Mai bis Ende Juli ausgeführt. Dabei wurden alle 38 Anpflanzungen mindestens einmal pro Woche zwischen 9:30 und 17:00 kontrolliert und zwar unter guten Wetterbedingungen [Temperatur über 18 °C (Sierro 2008), Wind maximal 3 Bft und mindestens 80 % Sonnenscheindauer während der Zählung (Koordinationsstelle Biodiversitäts-Monitoring Schweiz 2008)]. Während den 10 min dauernden Zählungen wurden alle Blasenstrauchbläulinge in einem Radius von 5 m registriert. Diese Zählungen dienten einerseits dazu, den Prozentsatz der besetzten Anpflanzungen und andererseits den Pollard Index zu bestimmen (Pollard 1977). Dieser Index ist die Summe der durchschnittlichen wöchentlichen Beobachtungen an einem Standort und gibt Auskunft über die relative Populations-Abundanz (Pollard 1977, 1982).

Habitatsanalyse

Für die Habitatsanalyse wählten wir 10 Variablen, von welchen wir erwarteten, dass sie mindestens einen Lebensabschnitt des Blasenstrauchbläulings beeinflussen und somit die beobachtete Abundanz an den jeweiligen Standorten, welche durch den Pollard Index repräsentiert wird, erklären können. Hierbei wurden Variablen, welche durch Naturschutzmaßnahmen beeinflusst werden können, bevorzugt (z. B. die Anzahl Blasensträucher oder das Vorhandensein einer Trockenmauer). Es wurden aber auch Variablen miteinbezogen, die nicht oder nur schwer beeinflusst werden können (z. B. die Sonneneinstrahlung oder die Anzahl Blasenstrauchkeimlinge).

Da der Blasenstrauchbläuling in unserem Studiengebiet nur bis zu einer Höhe von etwa 1000 m ü. M. vorkommt (Sierro 2008), haben wir die Höhe jeder Anpflanzung per GPS bestimmt. Um den positiven Einfluss von *Tapinoma erraticum* (Latreille, 1798) auf die Überlebenswahrscheinlichkeit der Blasenstrauchbläulingsraupen zu untersuchen, welcher von Tolman & Lewington (2008) suggeriert wurde, versuchten wir einen Index ihrer Abundanz bei den Anpflanzungen zu berechnen. Dazu legten wir bei jeder Anpflanzung 20 kleine Eppendorf-Röhrchen aus, in welchen sich mit Zuckerwasser durchtränkte Watte befand, die als Köder diente. Nach einer Stunde wurden die Röhrchen wieder eingesammelt und es wurde bestimmt, wie viele Röhrchen mindestens eine *Tapinoma erraticum* enthielten. Dies diente uns anschliessend als Abundanz-Index. Des Weiteren berechneten wir für jede Anpflanzung einen Wert für die Konnektivität (räumliche Einbindung nach Hanski 1994b) gegenüber anderen An-

pflanzungen, die vom Blasenstrauchbläuling besetzt sind. Je mehr benachbarte Anpflanzungen besetzt sind, desto grösser wird dieser Wert. Bei den wöchentlichen Zählungen hatten wir auch immer die Anzahl Blasenstrauchblüten jeder Anpflanzung gezählt. Die Summe dieser Werte wurde in der Folge benutzt als Angabe über die Anzahl Blüten, die dem Blasenstrauchbläuling während der gesamten Flugzeit bei der jeweiligen Anpflanzung zur Verfügung stand. Kontrollen ob eine Trockenmauer vorhanden war und Schätzungen über den Anteil von unbewachsenem und von Stein bedecktem Boden wurden in einem 3 m Radius um jeden Blasenstrauch gemacht. Diese 3 m waren die maximale Distanz, die nach unserer Ansicht eine Blasenstrauchbläulingsraupe am Boden zurücklegt, bevor sie sich verpuppt. Die Kontrolle und die Schätzungen wurden gemacht, weil wir einen Einfluss dieser Variablen auf die erfolgreiche Verpuppung des Blasenstrauchbläulings erwarteten (Benz et al. 1987, Carron & Praz 1999, Tolman & Lewington 2008). Zudem zählten wir in einem 5 m Radius um jeden Blasenstrauch dessen Keimlinge. Dies sollte uns Auskunft darüber geben, ob an Standorten, welche vom Blasenstrauchbläuling bevorzugt werden, eine natürliche Vermehrung des Blasenstrauches stattfindet. Weiter zählten wir an jedem Standort die Anzahl Blasensträucher, die höher als 1 m waren, da vor allem solche als attraktiv für den Blasenstrauchbläuling angesehen werden (Carron & Praz 1999). Da der Blasenstrauchbläuling im Wallis den nördlichen Rand seines Ausbreitungsgebietes erreicht, berechneten wir als letzte Variable (mit Hilfe des Computerprogramms GIS) die jährliche Sonneneinstrahlung für jeden Standort.

Diese 10 Habitatsvariablen benutzten wir anschliessend, um generalisierte lineare Modelle im Statistikprogramm R 2.12 zu machen (R Development Core Team 2010). Dabei testeten wir 9 verschiedene Modelle, die jeweils aus einer unterschiedlichen Kombination von 2 bis 4 Habitatsvariablen bestanden plus ein Null- und ein Voll-Modell. Ziel dieser Modelle war es, die beobachtete Abundanz von Blasenstrauchbläulingen an einer Anpflanzung durch die jeweilige Kombination von Habitatsvariablen möglichst gut zu erklären.

Fang-Markierung-Wiederfang (FMW)

Wir unternahmen Fang-Markierung-Wiederfang-Experimente (FMW) an 4 Standorten (2 Anpflanzungen und 2 natürlich vorkommende Blasenstrauchstandorte). Die Wahl dieser Standorte basierte darauf, dass dort in den vergangenen Jahren die grösste Anzahl von Blasenstrauchbläulingen beobachtet wurde. Die vorausgesetzten Wetterbedingungen für die Durchführung der FMW-Experimente entsprachen jenen der Zählungen (siehe oben). Bei jedem FMW-Experiment wurden alle unmarkierten Blasenstrauchbläulinge per Netz eingefangen, ihr Geschlecht wurde bestimmt und sie wurden mit einem wasserfesten Filzstift auf der Rückseite ihrer Hinterflügel markiert (Abb. 3). Anschliessend wurden sie sofort wieder frei gelassen. Bereits markierte Blasenstrauchbläulinge wurden nur eingefangen, wenn ihre Markierung nicht eindeutig abgelesen werden konnte. Die FMW-Experimente dauerten solange, bis alle Blasenstrauchbläulinge entweder markiert oder identifiziert waren, was durchschnittlich ca. 45 min dauerte, und wurden alle 2–3 Tage wiederholt, wenn es die Zeit und das Wetter zulies (Appendix, Tab. S1).



Abb. 3. Markierter Blasenstrauchbläuling *Iolana iolas* (Ochsenheimer, 1816). (Foto Patrick Heer)

Durch diese FMW-Experimente entstanden für jeden markierten Blasenstrauchbläuling individuelle Fang-Geschichten, welche aus einer Serie von 1 (gefangen) und 0 (nicht gefangen) bestanden (Nichols 1992). Diese Fang-Geschichten dienten uns dann dazu, im Computerprogramm Mark 6.0 (White & Burnham 1999) mit Hilfe der POPAN Formulierung der Jolly-Seber Methode die Fangwahrscheinlichkeit (Φ), die tägliche Verbleibewahrscheinlichkeit (p) und die Populationsgrösse (N) für die vier Standorte zu berechnen. Die individuelle Entdeckungswahrscheinlichkeit wurde errechnet als

Verhältnis zwischen den täglichen Zählungen (C_i) und den zugehörigen, durch FMW-Experimente berechneten, täglichen Populationsgrössen (N_i). Ein solcher Vergleich war aber nur möglich für die Anpflanzung Caucagne/St. Léonard, da an den 2 natürlichen Blasenstrauchstandorten keine Zählungen durchgeführt wurden und diese bei der verbleibenden Anpflanzung zu anderen Zeiten gemacht wurden als die FMW-Experimente.

Verbreitungsanalyse

Die Verbreitungsanalyse umfasst alle Blasenstrauchbläulinge, die während der FMW-Experimente oder bei sonstigen Gelegenheiten im Feld gefangen und markiert wurden. Dazu wurden mit Hilfe von GPS die Koordinaten von allen Fang- beziehungsweise Wiederfangstandorten erfasst, was uns ermöglichte, die minimal zurückgelegte Flugdistanz jedes wiedergefangenen Blasenstrauchbläulings zu berechnen.

Flüge von mehr als 40m definierten wir als Verbreitungsflüge (Rabasa et al. 2007), um so die Rate von solchen Flügen zu bestimmen und Vergleiche zwischen den Geschlechtern bezüglich ihres Verbreitungsverhaltens zu machen.

RESULTATE

Zählungen

Bei 19 von 38 Anpflanzungen konnten wir mindestens einmal während der Untersuchungsperiode einen Blasenstrauchbläuling beobachten, was einer Besetzungsrate von 50% entspricht. Für fast alle Anpflanzungen war der Pollard Index sehr tief mit Werten zwischen 0 und 15 (Abb.4 & 5). Einzige Ausnahme war die Anpflanzung Caucagne/St. Léonard, wo wir einen Pollard Index von 50 berechneten.



Abb. 4. Standorte der 38 Anpflanzungen um St. Léonard. Die Grösse der Punkte stellt den Pollard Index der jeweiligen Anpflanzung dar. Mit zunehmender Grösse entsprechen die Punkte den folgenden Pollard Indices: 0, 1–3, 4–6, 8–15, 50.

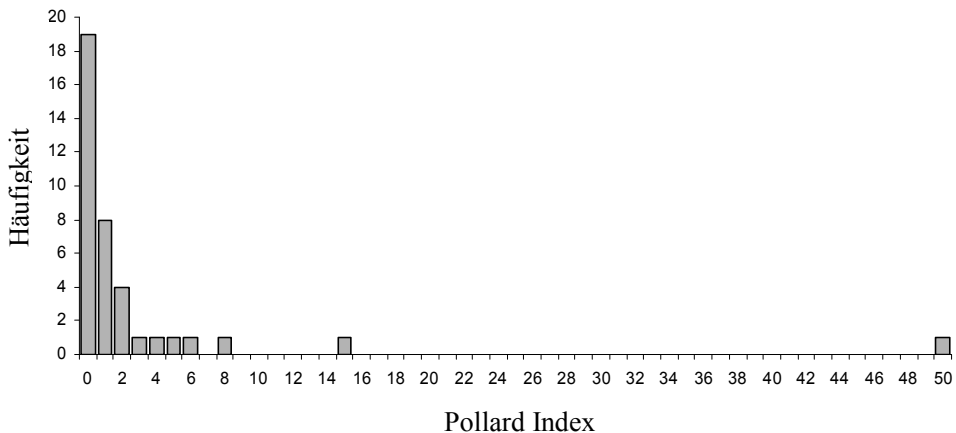


Abb. 5. Pollard Indices für die 38 untersuchten Anpflanzungen.

Habitatsanalyse

Ein Vergleich der getesteten Modelle demonstrierte, dass vor allem zwei Modelle die beobachteten Abundanzen von Blasenstrauchbläulingen sehr gut erklärten. Sie hatten sehr hohe pseudo- R^2 -Werte von 83.3 % respektive 81.0 %. Diese Werte zeigen auf, zu welchem Prozentsatz die Varianz in den beobachteten Abundanzen durch die Modelle erklärt wird. Das beste Modell bestand aus einer Kombination der Variablen Konnektivität, Anzahl Blasenstrauchblüten und Anzahl Blasenstrauchkeimlinge, welche alle einen positiven Einfluss auf die Abundanz hatten, plus die Variable Sonneneinstrahlung, welche einen negativen Effekt hatte. Das zweitbeste Modell bestand nur aus einer Kombination von Konnektivität und Anzahl Blasenstrauchblüten.

Fang-Markierung-Wiederfang

Die Schätzungen für die täglichen Verbleibwahrscheinlichkeiten $\pm$ Standardfehler (SF) lagen zwischen 0.70 ± 0.08 und 0.83 ± 0.05 , was in eine relativ kurze durchschnittliche Lebenserwartung von 3.63 ± 0.35 Tagen umgerechnet werden kann. Die Fangwahrscheinlichkeit $\pm$ SF lag zwischen 0.82 ± 0.09 und 1.00 ± 0 (kleine Populationen in welchen bei jedem FMW-Experiment alle Individuen gefangen wurden). Die totalen Populationsgrössen (N_{tot}) $\pm$ SF wurden auf Werte zwischen 12 ± 0 und 92 ± 0 geschätzt (Tab. 1).

Der Vergleich zwischen den täglichen Zählungen (C_i) und den dazugehörenden, durch FMW-Experimente berechneten, täglichen Populationsgrößen (N_i) ergab eine hohe individuelle Entdeckungswahrscheinlichkeit $\pm$ SF von 0.86 ± 0.39 .

Tab. 1. Werte $\pm$ Standardfehler (Jackson et al.) für die tägliche Überlebenswahrscheinlichkeit (Φ), die Fangwahrscheinlichkeit (p) und die totale Anzahl von Blasenstrauchbläulingen, die je in der Population vorhanden waren (N_{tot}).

Standort	$\Phi \pm SE$	$p \pm SE$	N_{tot}
Caucagne/St. Léonard	0.76 ± 0.02	0.96 ± 0.02	92
Virets/St. Léonard	0.83 ± 0.05	0.82 ± 0.09	16
L’Ormy/Lens	0.74 ± 0.09	1.00 ± 0.00	12
Sous l’Ormy/Lens	0.70 ± 0.08	0.89 ± 0.08	23

Verbreitungsanalyse

Während der gesamten Flugzeit konnten wir 180 Blasenstrauchbläulinge einfangen und markieren. Dabei war der Anteil von Männchen signifikant höher (Männchen: 105, Weibchen: 75; χ^2 -Test, $df = 1$, $\chi^2_{Yates} = 4.76$, $P < 0.05$). Insgesamt wurden 69 Individuen (38 %) mindestens einmal wiedergefangen. Auch dabei war der Anteil von Männchen signifikant höher (Männchen: 49 %, Weibchen: 21 %; χ^2 -Test, $df = 1$, $\chi^2_{Yates} = 10.16$, $P < 0.01$). Von allen 123 beobachteten Flügen (Männchen: 97, Weibchen: 26) waren 22 % bei den Männchen und 42 % bei den Weibchen Verbreitungs-Flüge (χ^2 -Test, $df = 1$, $\chi^2_{Yates} = 3.87$, $P < 0.05$). Die Distanzen dieser Verbreitungs-Flüge (Abb. 6) waren ebenfalls signifikant unterschiedlich zwischen den Geschlechtern mit einem Median von 270 m für Männchen und 698 für Weibchen (Mann-Whitney-Test, $z = 2.62$, $P < 0.01$). 78 % aller Verbreitungsflüge waren kürzer als 550m. Die längste beobachtete Distanz war 1490m.

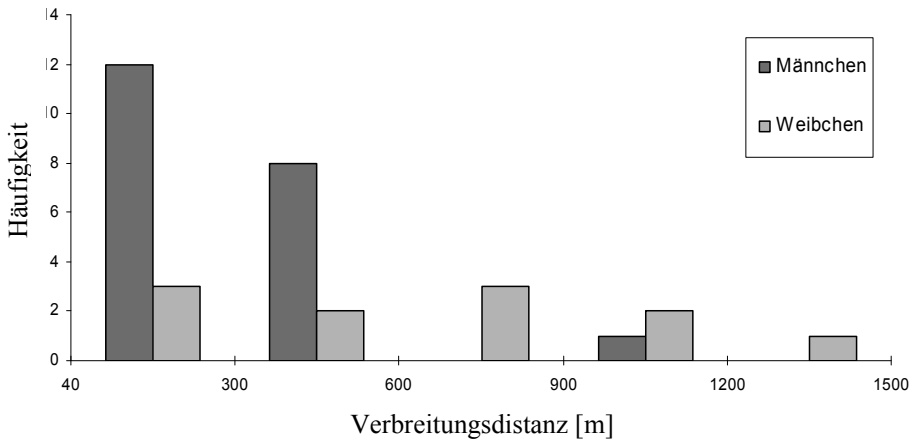


Abb. 6. Häufigkeit von Verbreitungs-Flügen in Abhängigkeit von ihrer Distanz. Die Häufigkeiten werden für Männchen und Weibchen separat dargestellt.

DISKUSSION

Zählungen

Vier bis zehn Jahre nach der Anpflanzung von Blasensträuchern als Schutzmassnahme für den Erhalt des Blasenstrauchbläulings ist die Hälfte der untersuchten Anpflanzungen durch den zu schützenden Schmetterling besetzt. Dies demonstriert die von Carron & Praz (1999) beschriebene Fähigkeit des Blasenstrauchbläulings, relativ schnell neue Habitate zu kolonisieren. Ein Vergleich unserer Daten mit jenen von Sierrro (2008) zeigt, dass einige Anpflanzungen inzwischen neu besiedelt wurden, während andere wieder verlassen wurden. Daraus kann geschlossen werden, dass es sich im Studiengebiet um eine Metapopulation (Hanski 1999b) von Blasenstrauchbläulingen handelt. Das heisst, es gibt mehrere Subpopulationen an verschiedenen Standorten, die einen Austausch von Individuen untereinander haben; sie können an manchen Standorten aussterben, diese aber später auch wieder neu besiedeln. Allerdings muss beachtet werden, dass die Pollard Indices für fast alle Anpflanzungen extrem klein waren, wodurch die Gefahr eines Aussterbens dieser Subpopulationen durch demographische Stochastizität (zufällige Ereignisse, welche die Geburts- und Sterberate beeinflussen) extrem erhöht wird.

Die grösste Subpopulation fanden wir bei der Anpflanzung Caucagne/St. Léonard, die fast die Hälfte aller beobachteten Blasenstrauchbläulinge beherbergte. Der Pollard Index für diese Anpflanzung war viermal grösser als der zweitgrösste, was den enormen Unterschied zwischen dieser Anpflanzung und allen verbleibenden verdeutlicht. Wir vermuten daher, dass mehr Blasenstrauchbläulinge von dieser Anpflanzung aus zu anderen emigrieren als umgekehrt. Folglich ist das Überleben der meisten Subpopulationen extrem abhängig vom weiteren Bestehen der Anpflanzung Caucagne/St. Léonard. Dies führt einerseits vor Augen, dass es absolut notwendig ist, diese Anpflanzung zu erhalten und zu schützen und zeigt andererseits die Notwendigkeit, neue Quellenpopulationen wie diese zu gewinnen.

Habitatsanalyse

Angesichts des pseudo- R^2 von 83.3% erklärt unser bestes Modell mit nur vier Habitatvariablen die Unterschiede in den Pollard Indices extrem gut. Das Modell demonstriert die Wichtigkeit einer guten Konnektivität und einer grossen Anzahl von Blasenstrauchblüten. Allgemein wird angenommen, dass der Einfluss der Konnektivität einen umso grösseren Einfluss auf die Abundanz hat, je grösser der Anteil von immigrierten Individuen ist (Matter et al. 2003). Dies könnte erklären, wieso Konnektivität in unserer Studie einen derart grossen Einfluss hat, denn die meisten untersuchten Anpflanzungen sind wahrscheinlich sehr abhängig von der Immigration. Orte mit einer hohen Konnektivität erhalten zudem meist vermehrt immigrierte Individuen (Moilanen & Nieminen 2002). Zusätzlich weisen gut verbundene Standorte höhere Kolonisierungswahrscheinlichkeiten auf (Hanski 1994a) und werden daher wahrscheinlich früher kolonisiert beziehungsweise wiederbesiedelt nach einem lokalen Aussterben.

Die Anzahl Blasenstrauchblüten variierte um zwei Grössenordnungen zwischen besetzten Anpflanzungen. Die Wichtigkeit einer grossen Blütenzahl ist aus zwei

Gründen nicht weiter überraschend. Erstens sind die Blüten des Blasenstrauchs die fast ausschliessliche Nektarquelle für den Blasenstrauchbläuling (Rabasa et al. 2008). Carron & Praz (1999) berichteten zwar von der Nektaraufnahme auch an *Sedum album* und *Geranium sanguineum*, aber weder Sierro (2008) noch wir konnten dies je beobachten. Zweitens korreliert die Anzahl Blüten sehr stark mit der Anzahl der Früchte (Rabasa et al. 2007, eigene Beobachtung), welche die einzige Nahrungsressource für die Blasenstrauchbläulingraupen sind (Tolman & Lewington 2008). Zudem konnten wir auch beobachten, dass eine hohe Anzahl Blüten während der ganzen Saison zu einem gestaffelten Auftreten der Früchte führt. Dadurch wird garantiert, dass über eine lange Zeit hinweg immer wieder junge Früchte vorhanden sind, welche vom Blasenstrauchbläuling für die Eiablage bevorzugt werden (Rabasa et al. 2005).

Der negative Einfluss der Sonneneinstrahlung war anfänglich etwas überraschend, da vor allem von weiblichen Blasenstrauchbläulingen erwartet wurde, dass sie sehr warme Habitate bevorzugen (Sierro 2008). Wir denken aber, dass die Sonneneinstrahlung auf zwei Arten, nämlich direkt und indirekt, einen negativen Einfluss auf die Abundanz von Blasenstrauchbläulingen haben kann. Der direkte Effekt hängt mit den höheren Temperaturen zusammen, die mit der Sonneneinstrahlung korrelieren. So konnte Rabasa (persönliche Mitteilung) in einem FMW-Experiment in Spanien einen Rückgang der Lebenserwartung mit steigenden Temperaturen beobachten, was sich negativ auf die Abundanz auswirkte. Der indirekte Effekt wird durch Reaktionen des Blasenstrauchs auf Sonneneinstrahlung übermittelt. Obwohl der Blasenstrauch aus dem Mittelmeerraum stammt und an warme und trockene Konditionen angepasst ist (De Andres et al. 1999), konnten wir während der Feldarbeit in einer sehr warmen Periode beobachten, dass sehr viele Sträucher innerhalb weniger Tage ihre Blüten verloren, die Früchte austrockneten und die Samen darin hart wurden. Durch diese Veränderung wurden sie für den Blasenstrauchbläuling ungeeignet.

Der positive Einfluss von Blasenstrauchkeimlingen kann erklärt werden durch die identische Habitatspräferenz von Blasenstrauch und Blasenstrauchbläulingen. Dieser Einfluss zeigt auf, dass an Orten, welche vom Schmetterling bevorzugt werden, eine natürliche Vermehrung der Blasensträucher stattfindet, was eine Neubeplantzung nach einigen Jahren zusehends unnötig macht. Eine alternative oder zusätzliche Erklärung könnte gefunden werden in der Annahme, dass die Keimung erfolgreicher verläuft an Standorten, die keine oder nur eine leichte Bodenbedeckung aufweisen und dass diese Standorte auch besser geeignet sind für die Verpuppung des Blasenstrauchbläulings. Hierbei muss allerdings beachtet werden, dass weder die Variable für den Prozentsatz von unbewachsenem Boden, noch jene für den Prozentsatz von Stein bedecktem Boden in unseren besten Modellen enthalten waren. Folglich scheint dies nicht die korrekte Erklärung für unsere Beobachtungen zu sein.

Fang-Markierung-Wiederauffang

Die FMW-Experimente führten zu folgenden vier Hauptresultaten. Erstens ermöglichten sie es, zum ersten Mal die wahrscheinlich vier grössten verbleibenden Blasenstrauchbläuling-Subpopulationen in der Schweiz zu schätzen. Diese Schätzungen zeigen auf, dass an drei von diesen Standorten nur eine sehr geringe Anzahl von Individuen vorhanden ist. Dadurch wird einmal mehr die Seltenheit des Blasen-

strauchbläulings in der Schweiz, sowie dessen Anfälligkeit gegenüber demographischer Stochastizität verdeutlicht, was die Notwendigkeit einer weiterführenden ökologischen Habitatrestaurierung untermauert. Die von uns gemachten Schätzungen können auch als Referenz für zukünftige FMW-Experimente genutzt werden, wobei allerdings beachtet werden muss, dass die Grössen von Blasenstrauchbläuling-Populationen sich von Jahr zu Jahr signifikant verändern können (Rabasa et al. 2007) und dass das Wetter einen starken Einfluss haben kann auf die Abundanz (Pollard 1988, Roy et al. 2001).

Zweitens konnten wir die durchschnittliche Lebenserwartung von adulten Blasenstrauchbläulingen berechnen. Diese war viel kürzer, als die ursprünglich erwarteten zwei Wochen (S. G. Rabasa pers. Mitt.). Ein Grund dafür könnte die sehr starke Synchronisation zwischen der Flugzeit des Blasenstrauchbläulings und der zur Eiablage geeigneten Zeitspanne der Blüte- und Fruchtentwicklung des Blasenstrauchs sein (Rabasa et al. 2005). Ein weiterer Grund ist eventuell zu finden in der dauerhaften Abwanderung von Individuen, welche mit der hier angewandten Methode nicht unterschieden werden kann vom Tod des jeweiligen Individuums. Da wir keine Möglichkeit haben, unsere Resultate mit denjenigen früherer Studien zu vergleichen, können wir eine Unterschätzung der durchschnittlichen Lebenserwartung gegenüber einem Langzeitwert nicht ausschliessen. Hinweise dafür liefern teils schlechte Wetterverhältnisse während unserer Feldarbeit. So folgte auf eine aussergewöhnlich kalte und nasse Woche Mitte Juni eine sehr heisse und trockene Phase, was möglicherweise einen negativen Effekt auf die Überlebenswahrscheinlichkeit von adulten Blasenstrauchbläulingen hatte. Ein Vergleich mit den durchschnittlichen Lebenserwartungen von anderen Bläulingsarten zeigt aber, dass die von uns berechneten 3.63 ± 0.35 Tage zwar eher tief sind, aber dennoch auch bei anderen Arten vorkommen [vergleiche dazu: *Aricia eumedon*, *Maculinea rebeli*, *Plebeius argus*, und *Pseudophilotes baton* gemäss Beck & Fiedler (2009) und Meyer (2000)]. Da für eine erfolgreiche FMW-Datenanalyse jedes Individuum theoretisch 3–4 mal zum Fang zur Verfügung stehen sollte (Pellet & Gander 2009), sollten zukünftige FMW-Experimente täglich wiederholt werden, vorausgesetzt die Wetterbedingungen lassen es zu.

Das dritte und das vierte Hauptresultat waren die Fangwahrscheinlichkeit $\pm$ SF (Tab. 1) sowie die individuelle Entdeckungswahrscheinlichkeit $\pm$ SF die mit Werten zwischen 0.82 ± 0.09 und 1.00 ± 0 respektive mit 0.86 ± 0.39 sehr hoch sind. Erklärungen dafür dürfen vermutet werden in der relativ grossen Flügelspannweite von ca. 4 cm des Blasenstrauchbläulings und seiner auffälligen blauen Färbung sowie im patrouillierenden Verhalten der Männchen. Zudem fokussierte unsere Studie fast nur auf Anpflanzungen, die in offenen und übersichtlichen Rebbergen stehen und Kontrollen wurden nur an warmen und sonnigen Tagen gemacht, was eine Maximierung der Flugaktivität und dadurch auch eine Erhöhung der Entdeckungswahrscheinlichkeit zur Folge gehabt haben muss. In Anbetracht dieser hohen individuellen Entdeckungswahrscheinlichkeit und unserer Erfahrung aus der Feldarbeit denken wir, dass 10 min Beobachtungszeit pro Anpflanzung definitiv genügt, um die Blasenstrauchbläulinge täglich zu zählen. Folglich sind mehrere kurze Zählungen pro Woche unserer Meinung nach die effizienteste und informativste Methode, um die Entwicklung der Abundanz zu verfolgen.

Verbreitungsanalyse

Die Verbreitungsanalyse zeigte signifikante Unterschiede zwischen den Geschlechtern im Verbreitungsverhalten. All diese Resultate, ausser der Verbreitungsdistanz, stimmen überein mit jenen von Rabasa et al. (2007).

Obwohl von einem Geschlechterverhältnis von 1:1 ausgegangen werden kann (Rabasa et al. 2007), ist die Anzahl gefangener Männchen signifikant höher. Dasselbe Phänomen wurde schon bei anderen Schmetterlingsarten festgestellt (Wahlberg et al. 2002) und wurde beim Blasenstrauchbläuling sowohl von Rabasa et al. (2007), wie auch von Sierro (2008) beobachtet. In den Blasenstrauchbläulings-Studien kann diese Verschiebung des Geschlechterverhältnisses wahrscheinlich dadurch erklärt werden, dass die Studien fast ausschliesslich auf Blasenstrauchstandorte fokussiert waren, wodurch Weibchen, die sich auf dem Verbreitungsflug befanden, übersehen wurden und um Blasensträucher patrouillierende Männchen überrepräsentiert wurden. Der signifikante Unterschied zwischen Männchen und Weibchen in der Wiederfangrate beruht wahrscheinlich auf der höheren Migrationsrate der Weibchen. Dabei handelt es sich um ein bei Schmetterlingen relativ verbreitetes Phänomen (Baguette et al. 1998, Cizek & Konvicka 2005, Välimäki & Itämies 2003, Wahlberg et al. 2002), welches wahrscheinlich dazu dient, das Risiko von lokalen Katastrophen oder von Parasitismus zu minimieren, indem die Nachkommen über mehrere Standorte verteilt werden (Petit et al. 2001, Välimäki & Itämies 2003). In Anbetracht der hohen jährlichen Variabilität in der Fruchtproduktion von Blasensträuchern (Rabasa et al. 2008) und der hohen Parasitierungsrate von Raupen durch Schlupfwespen (Gil-T. 2001), scheint ein solches Verhalten sehr vorteilhaft zu sein. Unterschiede in der Verbreitungsdistanz werden wahrscheinlich durch dieselbe Strategie am besten erklärt, vorausgesetzt, es gibt eine räumliche Autokorrelation von lokalen Katastrophen oder Parasiten. In Bezug auf die daraus folgenden Konsequenzen für den Schutz des Blasenstrauchbläulings ist das vielleicht wichtigste Resultat die relativ niedrige Ausbreitungsfähigkeit dieses Schmetterlings. So konnten wir nur 7 von 32-mal beobachten, dass ein Blasenstrauchbläuling weiter als 550 m flog, was bedeutet, dass 78 % aller Verbreitungsflüge innerhalb dieses kleinen Radius statt fanden. Obwohl eine Verbreitung bis hin zu 2 km möglich scheint [maximal beobachtete Distanz: 1490 m in unserer Studie und 1792 m in der Studie von Rabasa et al. (2007)], sind solche Ereignisse sehr selten, was eine Kolonisierung von Blasenstrauchanpflanzungen, die einige Kilometer entfernt sind, sehr unwahrscheinlich macht (Rabasa et al. 2007). Deshalb und weil weibliche Blasenstrauchbläulinge oft unabhängig von Standortgrösse und -qualität emigrieren, sollte eine hohe Konnektivität im Fokus der Schutzmassnahmen stehen (Rabasa et al. 2007).

Konsequenzen für den Schutz

Da die meisten verbleibenden Populationen des Blasenstrauchbläulings in der Schweiz auf Anpflanzungen leben (mit einer Besetzungsrate von 50 % in unserem Studiengebiet), glauben wir, dass die im Jahr 2000 gestartete ökologische Habitatrestaurierung sehr hilfreich war, um das mittelfristige Überleben zu garantieren. Um aber ein langfristiges Überleben dieses in der Schweiz sehr seltenen Schmetterlings zu sichern, sind weitere Schutzmassnahmen unabdingbar. Deshalb gibt diese Studie einige Richt-

linien, welche genutzt werden können für eine wissenschaftlich fundierte Weiterführung des Schutzprogramms.

Unsere Daten zeigten in fast allen besetzten Anpflanzungen sehr niedrige Abundanzwerte. Daher sollten bereits existierende Anpflanzungen attraktiver gemacht werden. Unter Beachtung unserer Habitatanalyse wäre die Steigerung der Blütenanzahl von Blasensträuchern eine solche Möglichkeit. Eine erste Massnahme hierzu wäre eine Limitierung des Herbizideinsatzes im angrenzenden Bereich. Allerdings ist eine solche, schon aus ökonomischen Gründen, für viele Winzer nur erschwert möglich. Daher ist eine flächendeckende Umsetzung dieser Limitierung unwahrscheinlich. Kontakte mit Rebbauern, deren Gebiete an Anpflanzungen grenzen, können aber helfen, zumindest sie für die Problematik der Herbizidnutzung in unmittelbarer Umgebung der Anpflanzungen zu sensibilisieren. Regelmässiges Zurückschneiden im Winter oder anfangs Frühling ist ein relativ günstiges Mittel, um eine hohe Blütenanzahl zu fördern, welches kaum Ressourcen und Planungen braucht. Auch eine Bewässerung mittels eines bereits existierenden Bewässerungssystems könnte dazu beitragen.

Zudem sollte die Konnektivität zwischen den Anpflanzungen durch das weitere Anpflanzen von Blasensträuchern erhöht werden. Diese neuen Anpflanzungen sollten in Bezug auf die relativ niedrige Ausbreitungsfähigkeit des Blasenstrauchbläulings nicht weiter als 550m von der nächsten besetzten Anpflanzung entfernt sein, um eine gute Konnektivität zu garantieren. Zudem sollten diese neuen Standorte geeignete Habitate für den Blasenstrauch bieten, was heisst, es sollte weder zu heiss noch zu trocken sein. In unserem Studiengebiet werden solche Standorte hauptsächlich in Rebbergen und Gärten gefunden, was eine gute Kommunikation mit Winzern und Einwohnern erforderlich macht.

Die untersuchte Metapopulation scheint zu einem sehr hohen Grad vom Bestehen der Quellenpopulation Caucagne/St. Léonard abzuhängen. Daher müssen die angrenzenden Rebbauern über die Wichtigkeit und die potentiellen Konsequenzen einer Zerstörung dieser Anpflanzung informiert werden. Zudem muss versucht werden, die Abhängigkeit von dieser einen Anpflanzung zu reduzieren, was durch die Erschaffung von neuen Quellenpopulationen erreicht werden kann. Bewirtschaftete Anpflanzungen mit einer hohen Konnektivität und mehr als 20 Blasensträuchern bieten dabei möglicherweise eine Lösung. Längerfristig muss es das Ziel sein, eine Verbindung von allen verbliebenen Blasenstrauchbläuling-Populationen im Zentralwallis zu erhalten, was das Risiko eines lokalen Aussterbens ohne Wiederbesiedlung minimieren würde (Hanski 1999a) und die Pufferkapazität gegenüber negativen zukünftigen Veränderungen erhöhen würde (Settele & Kühn 2009).

Weitere Monitoring-Programme müssen auch in Zukunft stattfinden, um den Erfolg der fortlaufenden ökologischen Habitatrestaurierung zu evaluieren. Zu diesem Zweck stellen wir die ersten Schätzungen der Populationsgrössen von vier Standorten zur Verfügung, welche als Referenzwerte benutzt werden können. Zusätzlich berechneten wir die individuelle Entdeckungswahrscheinlichkeit. Da diese sehr hoch war und weil FMW-Experimente einige Nachteile mit sich bringen (Haddad et al. 2008; Murphy 1987; Singer & Wedlake 1981), empfehlen wir für die Zukunft eine Mischung von limitierten FMW-Experimenten in Kombination mit regelmässigen Zählungen (Haddad et al. 2008).



Abb. 7. Anpflanzung in Flanthey (VS, Lens).

Danksagung

Wir bedanken uns bei der Fondation Ignace Mariétan und bei Vitival für ihre grosszügige finanzielle Unterstützung und beim Kanton Wallis, bei den Rebbaunern und den Landbesitzern für die Erlaubnis zur Feldarbeit. Auch danken wir Anne Freitag (Musée cantonal de zoologie de Lausanne) für ihre wertvolle Unterstützung bezüglich der Identifikation von Ameisen sowie Sonia Rabasa, Yannick Chittaro, Hermann Gerber, Christophe Praz und Remo Wenger für ihre sehr geschätzte Hilfe und ihre Informationen. Rainer Neumeyer und Martin Wiemers danken wir für Ihre ausführliche Revision dieser Arbeit. Wir sind dem *Centre Suisse de Cartographie de la Faune* (CSCF) dankbar für die zur Verfügung gestellten Daten über frühere Beobachtungen. Wir möchten auch unseren verstorbenen Freund Gilles Carron hoch anerkennen für seine Arbeit und seinen Enthusiasmus für die Natur. Sein Wirken und sein Engagement waren und bleiben eine grosse Inspiration für viele Entomologen.

Literatur

- Baguette M., Vansteenwegen C., Convi I. & Nève G. 1998. Sex-biased density-dependent migration in a metapopulation of the butterfly *Procllossiana eunomia*. *Acta Oecologica* 19: 17–24.
- Beck J. & Fiedler K. 2009. Adult life spans of butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea plus Hesperioidea): broadscale contingencies with adult and larval traits in multi-species comparisons. *Biological Journal of the Linnean Society* 96: 166–184.
- Benz E., Bryner R., Buser H., Ettmüller W., Geiger W., Joos R., Jost B., Jutzeler D., Pleisch E., Reser L., Schiess-Bühler H., Schmid J., Sonderegger P., Stierli E., Wymann H. P. & Ziegler H. 1987. Tagfalter und ihre Lebensräume. Schweizerischer Bund für Naturschutz, Basel. 516 pp.
- Bergman K. O. 1999. Habitat utilization by *Lopinga achine* (Nymphalidae: Satyrinae) larvae and ovipositing females: implications for conservation. *Biological Conservation* 88: 69–74.
- Carron G. & Praz C. 1999. Ecologie et conservation de la Mélitée des linaires *Mellicta deione berisalii* (Rühl, 1891) et de l'Azuré du baguenaudier *Iolana iolas* (Ochsenheimer, 1816) (Lepidoptera, Papilionoidea). *Bulletin de la Murithienne* 117: 31–41.

- Carron G., Wermeille E., Schiess H. & Patocchi N. 2000. Programme nationale de conservation des espèces prioritaires de Papillons diurnes (Rhopalocera et Hesperidae). Mandat OFEFP (Office fédéral de l'environnement, des forêts et du paysage), non publié. 52 pp.
- Cizek O. & Konvicka M. 2005. What is a patch in a dynamic metapopulation? Mobility of an endangered woodland butterfly, *Euphydryas maturna*. *Ecography* 28: 791–800.
- De Andres E. F., Alegre J., Tenorio J. L., Manzanares M., Sanchez F. J. & Ayerbe L. 1999. Vegetative propagation of *Colutea arborescens* L., a multipurpose leguminous shrub of semiarid climates. *Agroforestry Systems* 46: 113–121.
- Dennis R. L. H., Shreeve T. G. & Van Dyck H. 2006. Habitats and resources: the need for a resource-based definition to conserve butterflies. *Biodiversity and Conservation* 15: 1943–1966.
- Gil-T. F. 2001. Estudio sobre la influencia de parasitoides (Hymenoptera: Ichneumonoidea) en poblaciones del raro lepidóptero *Iolana iolas* Ochsenheimer, 1816 (Lepidoptera: Lycaenidae). *Boletín de la S.E.A.* 29: 85–88.
- Gil-T. F. 2004. Nuevos datos sobre la biología de *Iolana iolas* Ochsenheimer (Lepidoptera, Lycaenidae) y su interacción con himenópteros mirmecófilos, fitófagos y parasitoides (Hymenoptera, Formicidae, Eurytomidae, Ichneumonoidea). *Boletín de la S.E.A.* 34: 139–145.
- Haddad N. M., Hudgens B., Damiani C., Gross K., Kuefler D. & Pollock K. 2008. Determining optimal population monitoring for rare butterflies. *Conservation Biology* 22: 929–940.
- Hanski I. 1994a. Patch-occupancy dynamics in fragmented landscapes. *Trends in Ecology & Evolution* 9: 131–135.
- Hanski I. 1994b. A practical model of metapopulation dynamics. *Journal of Animal Ecology* 63: 151–162.
- Hanski I. 1999a. Habitat connectivity, habitat continuity, and metapopulations in dynamic landscapes. *Oikos* 87: 209–219.
- Hanski I. 1999b. *Metapopulation ecology*. Oxford University Press, Oxford. 313 pp.
- Koordinationsstelle Biodiversitäts-Monitoring Schweiz 2008. Anleitung für die Feldarbeit zum Indikator «Z7-Tagfalter». <http://www.biodiversitymonitoring.ch/pdfs/downloads/875%20Anleitung%20Z7-Tagf%20v14.pdf>, Bundesamt für Umwelt, Bern.
- Lambeck R. J. 1997. Focal species: A multi-species umbrella for nature conservation. *Conservation Biology* 11: 849–856.
- Lande R. 1988. Genetics and demography in biological conservation. *Science* 241: 1455–1460.
- MacKenzie D. I., Nichols J. D., Hines J. E., Knutson M. G. & Franklin A. B. 2003. Estimating site occupancy, colonization, and local extinction when a species is detected imperfectly. *Ecology* 84: 2200–2207.
- Matter S. F., Roland J., Keyghobadi N. & Sabourin K. 2003. The effects of isolation, habitat area and resources on the abundance, density and movement of the butterfly *Parnassius smintheus*. *The American Midland Naturalist* 150: 26–36.
- Meyer-Hozak C. 2000. Population biology of *Maculinea rebeli* (Lepidoptera: Lycaenidae) on the chalk grasslands of Eastern Westphalia (Germany) and implications for conservation. *Journal of Insect Conservation* 4: 63–72.
- Moilanen A. & Nieminen M. 2002. Simple connectivity measures in spatial ecology. *Ecology* 83: 1131–1145.
- Murphy D. D. 1987. Are we studying our endangered butterflies to death? *Journal of Research on the Lepidoptera* 26: 236–239.
- Nichols J. D. 1992. Capture-Recapture Models: Using marked animals to study population dynamics. *BioScience* 42: 94–102.
- Pellet J. 2008. Seasonal variation in detectability of butterflies surveyed with Pollard walks. *Journal of Insect Conservation* 12: 155–162.
- Pellet J. & Gander A. 2009. Comparaison de méthodes pour l'estimation de l'abondance des populations de papillons de jour: établissement d'un protocole de suivi du Grand Nègre des bois (*Minois dryas* (Scopoli, 1763)) sur la rive sud du lac de Neuchâtel. *Entomo Helvetica* 2: 101–116.
- Petit S., Moilanen A., Hanski I. & Baguette M. 2001. Metapopulation dynamics of the bog fritillary butterfly: movements between habitat patches. *Oikos* 92: 491–500.
- Pollard E. 1977. A method for assessing changes in the abundance of butterflies. *Biological Conservation* 12: 115–134.
- Pollard E. 1982. Monitoring butterfly abundance in relation to the management of a nature reserve. *Biological Conservation* 24: 317–328.
- Pollard E. 1988. Temperature, rainfall and butterfly numbers. *Journal of Applied Ecology* 25: 819–828.

- Pollock K. H., Nichols J. D., Simons T. R., Farnsworth G. L., Bailey L. L. & Sauer J. R. 2002. Large scale wildlife monitoring studies: statistical methods for design and analysis. *Environmetrics* 13: 105–119.
- R Development Core Team 2010. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org>
- Rabasa S. G., Gutiérrez D. & Escudero A. 2005. Egg laying by a butterfly on a fragmented host plant: a multi-level approach. *Ecography* 28: 629–639.
- Rabasa S. G., Gutiérrez D. & Escudero A. 2007. Metapopulation structure and habitat quality in modelling dispersal in the butterfly *Iolana iolas*. *Oikos* 116: 793–806.
- Rabasa S. G., Gutiérrez D. & Escudero A. 2008. Relative importance of host plant patch geometry and habitat quality on the patterns of occupancy, extinction and density of the monophagous butterfly *Iolana iolas*. *Oecologia* 156: 491–503.
- Roy D. B., Rothery P., Moss D., Pollard E. & Thomas J. A. 2001. Butterfly numbers and weather: predicting historical trends in abundance and the future effects of climate change. *Journal of Animal Ecology* 70: 201–217.
- Settele J. & Kühn E. 2009. Insect Conservation. *Science* 325: 41–42.
- Sierro A. 2008. Evaluation du succès des plantations de baguenaudiers sur l'azuré du baguenaudier *Iolana iolas* (Lépidoptère) dans le vignoble du Valais central. *Bulletin Murithienne* 125: 63–71.
- Singer M. C. & Wedlake P. 1981. Capture does affect probability of recapture in a butterfly species. *Ecological Entomology* 6: 215–216.
- Thomas C. D. 2000. Dispersal and extinction in fragmented landscapes. *Proceedings of the Royal Society. Series B, Biological sciences* 267: 139–145.
- Thomas J. A. 1991. Rare species conservation: case studies of European butterflies. In: I. F. Spellerberg, F. B. Goldsmith, and M. G. Morris, editors. *The Scientific Management of Temperate Communities for Conservation*, pp. 149–197. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Tolman T. & Lewington R. 2008. *Collins Butterfly Guide*. Collins, London.
- Välimäki P. & Itämiä J. 2003. Migration of the clouded Apollo butterfly *Parnassius mnemosyne* in a network of suitable habitats - effects of patch characteristics. *Ecography* 26: 679–691.
- Van Swaay C., Cuttelod A., Collins S., Maes D., López Munguira M., Šašić 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, Luxembourg.
- Van Swaay C. & Warren M. 1999. *Red Data Book of European Butterflies (Rhopalocera)*. Council of Europe Publishing, Strasbourg.
- Van Swaay C., Warren M. & Lois G. 2006. Biotope use and trends of European butterflies. *Journal of Insect Conservation* 10: 189–209.
- Wahlberg N., Klemetti T., Selonen V. & Hanski I. 2002. Metapopulation structure and movements in five species of checkerspot butterflies. *Oecologia* 130: 33–43.
- Wenzel M., Schmitt T., Weitzel M. & Seitz A. 2006. The severe decline of butterflies on western German calcareous grasslands during the last 30 years: A conservation problem. *Biological Conservation* 128: 542–552.
- White G. C. & Burnham K. P. 1999. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46: S120–139.

Appendix

Tabelle S1. Anzahl Blasenstrauchbläulings-Beobachtungen an den vier Fang-Markierung-Wiederfang Standorten. Bei einem Bindestrich (-) wurde an diesem Datum an diesem Standort kein FMW-Experiment durchgeführt.

Datum	Caucagne/ St. Léonard	Virets/ St. Léonard	L'Ormy/ Lens	Sous l'Ormy/ Lens
28.05.2010	1	-	-	-
29.05.2010	1	0	0	-
31.05.2010	-	-	-	2
02.06.2010	-	0	-	-
03.06.2010	2	-	-	1
04.06.2010	-	-	6	-
05.06.2010	3	-	-	3
06.06.2010	-	0	-	-
09.06.2010	9	3	-	-
12.06.2010	-	-	5	6
15.06.2010	-	5	-	-
18.06.2010	15	-	-	-
22.06.2010	-	4	-	-
23.06.2010	18	-	-	-
24.06.2010	-	-	1	5
25.06.2010	17	2	-	-
27.06.2010	12	-	1	2
28.06.2010	-	3	-	-
29.06.2010	13	-	-	-
30.06.2010	-	2	0	2
02.07.2010	16	-	-	-
04.07.2010	15	1	0	3
06.07.2010	-	3	-	-
08.07.2010	-	2	0	0
07.07.2010	13	-	-	-
09.07.2010	11	-	-	-
11.07.2010	10	0	0	0
13.07.2010	-	0	-	-
14.07.2010	6	-	0	0
15.07.2010	-	0	-	-
16.07.2010	2	-	0	0
18.07.2010	0	-	-	-
19.07.2010	-	0	-	-
21.07.2010	0	0	0	0
25.07.2010	0	-	-	-
28.07.2010	0	0	-	-