

Some like it cold: Wie Perlmutterfalter der Gattung *Boloria* in ihren extremen Gebirgslebensräumen überleben

Thomas Schmitt^{1,2,*} & Stefan Ehl^{1,3}

¹ Senckenberg Deutsches Entomologisches Institut, Müncheberg, Deutschland

² Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg, Naturwissenschaftliche Fakultät 1, Institut für Biologie, Bereich Zoologie, Halle (Saale), Deutschland

³ Universität Trier, Fachbereich VI, Biogeographie, Trier, Deutschland

Abstract: Due to their harsh climatic conditions, high mountain habitats pose special challenges to the species that survive under these conditions. The two fritillary butterfly species *Boloria pales* (DENIS & SCHIFFERMÜLLER, 1775) (alpine disjunct) and *Boloria napaea* (HOFFMANNSEGG, 1804) (arctic-alpine) can reach high population densities even under these conditions. Mark-release-recapture studies of both species in the Austrian Alps, northern Sweden and the southeastern Carpathians show somewhat different adaptation strategies. In the Alps and Carpathians, *Boloria pales* shows a phenology with reduced proderandry and a very long hatching period so that in any case favourable time windows can be used by part of the population in the short mountain summer, and a temporal mismatch between the sexes can be excluded. In *Boloria napaea*, no proderandric phenology has been observed in the Alps or in northern Sweden, but both sexes hatch synchronously and the hatching period is not as long as in *Boloria pales*. This prevents evolutionary strongly disadvantageous mismatches between the sexes in this species. The behaviour of the sexes is consistently different in both species: females invest more time in searching for food, males in flight. Nevertheless, the dispersal distances in females and males are not strongly different. Also the use of the nectar sources differs between the sexes, probably due to different ingredients of the nectar. An intensive grazing pressure leads to a clear change of the local dispersal behaviour and can lead to a disturbance and hence threatening of the populations.

Key words: adaptation, arctic ecosystem, *Boloria*, high mountain ecosystem, mark-release-recapture, nectar sources, proterandry, grazing pressure, survival strategy

* Senckenberg Deutsches Entomologisches Institut, Eberswalder Straße 90, 15374 Müncheberg, Germany; E-Mail: Thomas.Schmitt@senckenberg.de

Einleitung

Eine jede Art muss ausreichend an ihren Lebensraum angepasst sein, um in ihm überleben zu können. Je extremer jedoch die entsprechenden Umweltbedingungen sind, umso ausgeprägter müssen die diesbezüglichen Anpassungen sein. Lebensräume im Hochgebirge und in der Arktis stellen folglich ganz besondere Herausforderungen für das Überleben von Populationen dar (HAMMOND & al., 1999; ALTSHULER & al., 2004; ALTSHULER & DUDLEY, 2006; DILLON & al., 2006; HUEMER & WIESER, 2008). Diese werden hier mit besonders niedrigen Temperaturen und einer sehr kurzen Vegetationsperiode konfrontiert, und auch während der Wachstumsperiode kann es zu gravierenden Kälteeinbrüchen und teilweise heftigen Schneefällen kommen. Allerdings kann vor allem im Hochgebirge die Sonneneinstrahlung wegen der Höhe sehr intensiv und die Sonnenscheindauer in der Arktis durch die Mitternachtssonne im Sommer äußerst lange sein. Teilweise heftige Niederschläge, starke Winde und Permafrost erschweren zusätzlich das Überleben. Die Anpassungsstrategien von Arten an diese Herausforderungen variieren sehr stark. Wenn man von vergleichsweise wenigen „charismatischen“ Arten absieht, die fast ausschließlich unter den Wirbeltieren zu finden sind (BARASH, 1976; ALLAINÉ & al., 1994; NEUHAUS & RUCKSTUHL, 2002; HACKLÄNDER & al., 2003; GRIGNOLIO & al., 2004; NOVOA & al., 2008; REVERMANN & al., 2012), so ist unser Wissen über diese Anpassungsmechanismen jedoch noch bei weitem nicht ausreichend.

Gerade bei Wirbellosen bestehen noch erhebliche Wissensdefizite. Wir haben uns deshalb intensiv der Biologie von zwei Perlmutterfalterarten gewidmet: *Boloria pales* (DENIS & SCHIFFERMÜLLER, 1775) ist eine in den Hochgebirgen Europas weit verbreitete Art, die hier in der subalpinen und alpinen Stufe auf blütenreichen Matten anzutreffen ist (TSHIKOLOVETS, 2011). *Boloria napaea* (HOFFMANNSEGG, 1804) besitzt in den Gebirgen eine deutlich begrenztere Verbreitung und scheint in Europa auf die Alpen beschränkt zu sein; im Norden ist sie jedoch durch den ganzen Tundrabereich der Arktis von Nordskandinavien über das arktische Asien bis nach Nordamerika verbreitet (TSHIKOLOVETS, 2011). Um die Anpassungsstrategien dieser beiden Arten an ihre extremen Lebensräume zu analysieren, führten wir drei große Fang-Wiederfang-Studien durch, in den Hohen Tauern (Österreich) mit beiden Arten, in den Südostkarpaten (Rumänien) mit *B. pales* und in Schwedisch Lappland mit *B. napaea*. Hierbei stellen sich uns hauptsächlich folgende Fragen:

- Welche Anpassungsstrategien verfolgen diese beiden Arten?
- Sind die Strategien bei beiden Arten identisch oder unterscheiden sie sich?
- Werden in den unterschiedlichen Bereichen der Areale von einer Art dieselben Strategien verfolgt, oder unterscheiden sich diese?

Hierbei interessieren uns vor allem die Anpassungen in der Phänologie, und speziell die zeitliche Streuung des Schlupfs und die Ausprägung von Proterandrie, sowie des Weiteren das Ausbreitungsverhalten und die Blütenstetigkeit der Arten und Geschlechter sowie die Reaktion und Anfälligkeit auf Störung ihrer Habitate.

Da diese Arbeit auf Daten basiert, die in verschiedenen Artikeln publiziert wurden (EHL & al. 2017, 2018a, 2019a, 2019b), so dass es sich hier um eine Synthese aus diesen handelt, wird auf die klassische Struktur verzichtet. Dies führt zu einer review-ähnlichen Struktur, in der die Daten zur Beantwortung der oben genannten Fragen zusammen geführt, sowie gleich im Anschluss interpretiert und in einen größeren Zusammenhang gestellt werden.

Material und Methoden

Alle vorgestellten Ergebnisse wurden detailliert in EHL & al. (2017, 2018a, 2019a, 2019b) präsentiert. Sie basieren auf drei Fang-Wiederfang-Kampagnen, 2012 in den Hohen Tauern (Österreich) (EHL & al. (2017, 2018a), 2014 in den Südostkarpaten (Rumänien) (EHL & al. (2019a) und 2015 in Schwedisch Lappland (EHL & al. (2019b). Hierbei wurden die Tiere im Gelände mit einem wetterfesten Permanentmarker individuell markiert, mittels eines GPS-Geräts geographisch verortet sowie ihre Flügelzustände wie auch Verhaltensweisen notiert. Bei einem Wiederfang wurde analog verfahren, nur dass keine erneute Markierung erforderlich war. Die Auswertungen zur Phänologie der Populationen wurden im Programmpaket MARK 8.0 mit dem Modul POPAN 5.0 durchgeführt (COOCH & WHITE, 2016). Für die Berechnungen des Dispersionspotentials wurden zwei Algorithmen verwendet, die regelmäßig für solche Analysen zum Einsatz kommen (BAGUETTE, 2003), die Inverse Powerfunktion (IPF) und die Negative Exponentialfunktion (NEF). Details zu den Analysen können den oben erwähnten Arbeiten von EHL und Kollegen entnommen werden.

Phänologie

Zahlreiche Insektenarten und auch die meisten Tagfalter weisen eine protandrische Phänologie auf, bei der erst die Männchen und dann mit zeitlicher Verzögerung von mehreren Tagen die Weibchen schlüpfen (FAGERSTRÖM & WIKLUND, 1982; NÈVE & SINGER, 2008; LARSEN & al., 2013; WEYER & SCHMITT, 2013; PENNEKAMP & al., 2014). Hierdurch ergeben sich für beide Geschlechter Vorteile, denn die früher schlüpfenden Männchen haben eine höhere Wahrscheinlichkeit mit einem Weibchen zu kopulieren und die Weibchen werden nach dem Schlupf zeitnah befruchtet, was auch ihren reproduktiven Erfolg erhöht. Von den beiden untersuchten Perlmutterfalter-Arten weist jedoch nur *B. pales* Proterandrie auf (nachgewiesen in den Ostalpen und Südostkarpaten), nicht jedoch *B. napaea* (nachgewiesen in den Ostalpen und in Schwedisch Lappland) (Abb. 1). Die Frage ist nun, warum es diesen Unterschied zwischen diesen beiden nah verwandten Arten gibt. Generell zeigt sich, dass unter den extremen Bedingungen des Hochgebirges nur sehr gut an diese angepasste Arten Proterandrie ausbilden. So weist beispielsweise die Hochalpenpopulation von *Euphydryas aurinia* (ROTTEMBERG, 1758) in den Hohen Tauern

keine Proterandrie auf (JUNKER & al., 2010), was jedoch im Flachland sehr wohl beobachtet werden kann (z.B. MUNGUIRA & al., 1997; HULA & al., 2004; WANG & al., 2004; SCHTICKZELLE & al., 2005; JUNKER & SCHMITT, 2010). Im Gegensatz wurde eine abgemilderte Form von Proterandrie in den Hohen Tauern bei der Mohrenfalterart *Erebia nivalis* LORKOVIĆ & DE LESSE 1954 nachgewiesen, welche eine der am höchsten fliegenden Erebiën ist (EHL & al., 2018b). Unsere Ergebnisse lassen somit vermuten, dass die Anpassung von *B. pales* an den Lebensraum Hochgebirge so gut ist, dass die Vorteile der Proterandrie trotz dieser extremen Bedingungen genutzt werden können. Die Anpassung von *B. napaea* müsste folglich schlechter sein, denn für sie wurde weder in den Ostalpen noch in Nordskandinavien Proterandrie nachgewiesen. Möglicherweise ist das Fehlen von Proterandrie auch auf eine ursprünglich arktische Herkunft dieser Art zurück zu führen, denn die Bedingungen in dieser Region sind oft noch extremer als im Hochgebirge und die Gefahr, dass sich beide Geschlechter im Fall von Proterandrie zeitlich verfehlen, ist erhöht.

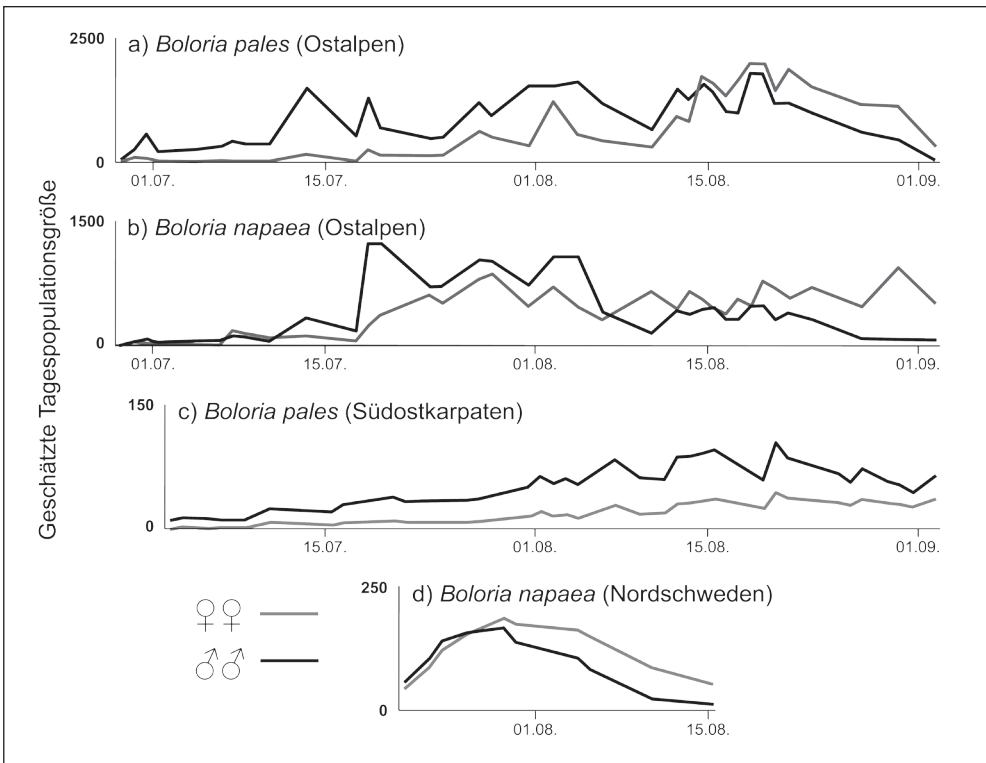


Abb. 1: Phänologien der beiden Perlmutterfalterarten *Boloria pales* und *B. napaea*. Aufgetragen sind die geschätzten Tagespopulationsgrößen gegen die Zeit. a) *B. pales* in den Hohen Tauern (Ostalpen); b) *B. napaea* in den Hohen Tauern (Ostalpen); c) *B. pales* im Bucegi (Südostkarpaten); d) *B. napaea* in Schwedisch Lappland (Nordskandinavien). Abbildung nach EHL & al. (2017, 2019a, 2019b).

Die Flugzeiten beider Arten in Alpen und Karpaten sind sehr langgestreckt und umfassen etwa zwei Monate. In Nordskandinavien wurde für *B. napaea* mit weniger als einem Monat eine im Untersuchungs Jahr viel kürzere Flugzeit festgestellt. Zwischen beiden Arten wurde ein genereller Unterschied im Schlupfverhalten nachgewiesen, welcher sich über die Veränderung der Flügelzustände über die Flugzeit nachweisen lässt (Abb. 2). Für *B. pales* ergab sich eine sehr lange Phase stabiler Flügelzustände, was auf eine sehr lange Schlupfphase hindeutet. Die Absterbephase am Ende der Flugzeit ist recht kurz. Eine solche Streuung des Schlupfs könnte eine Anpassungsstrategie an die wenig vorhersehbaren Witterungsverläufe im

Hochgebirge sein. *B. napaea* zeigte in den Ostalpen eine sehr viel kürzere Phase des Schlupfs, was sich in einem viel früheren Übergang in die Phase der kontinuierlichen Verschlechterung der Flügelzustände zeigt. In Nordskandinavien erfolgte ein zeitlich noch viel stärker synchronisierter Schlupf. Eventuell ist diese Konzentration auf ein kürzeres Flugfenster eine spezifische Anpassung an die arktischen Bedingungen, welche auch in den Alpen zumindest teilweise beibehalten wird.

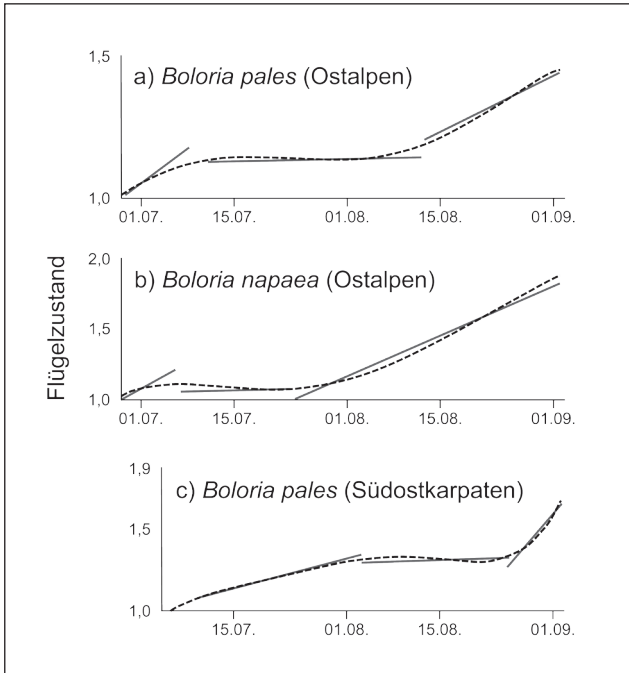


Abb. 2: Veränderung der durchschnittlichen Flügelzustände der zwei Perlmutterfalterarten *Boloria pales* und *B. napaea* im Verlauf der Flugzeit. Die durchbrochene Linie stellt jeweils eine bestangepasste Funktion basierend auf den Einzelwerten dar. Die drei grauen Linien stellen lineare Regressionen für die drei Phasen Populationsaufbau, stabile Phase und Absterbephase dar. a) *B. pales* in den Hohen Tauern (Ostalpen); b) *B. napaea* in den Hohen Tauern (Ostalpen); c) *B. pales* im Bucegi (Südostkarpaten). Abbildung nach EHL & al. (2017, 2019a).

Aktivitätsmuster und Nektarquellen

Die Unterschiede im Verhalten zwischen den Geschlechtern waren bei beiden Arten und in den drei Regionen ähnlich (Abb. 3 gibt die Daten für die Ostalpen wider); lediglich gewisse Verschiebungen in den Anteilen existierten zwischen den Arten und Regionen, änderten aber nichts am generellen Muster. So wurden Männchen häufiger beim Flug beobachtet als Weibchen, welche öfter bei der Nektaraufnahme gesehen wurden. Ruhend wurden beide Geschlechter etwa gleich häufig angetroffen. Diese Unterschiede sind evolutionsbiologisch sinnvoll. Um das eigene Reproduktionspotential optimal zu nutzen, müssen Männchen aktiv nach Weibchen suchen. Deshalb müssen sie flugaktiver als diese sein. Die oft schnellen Flüge der Männchen über die alpinen Matten, die regelmäßig für beide Arten zu beobachten waren, dürften deshalb zu einem erheblichen Teil Suchflüge nach paarungsbereiten Weibchen gewesen sein. Die Aufgabe der Weibchen hingegen ist die Produktion und die Ablage von Eiern. Deshalb ist die Aufnahme von Energie für die Weibchen bedeutsamer als für die Männchen, da die energiereichen Eier produziert werden müssen. Männchen müssen nur den „Treibstoff“ für ihre Flugaktivitäten aufnehmen, da die Produktion von Spermien viel weniger Energie verlangt als die der Eier. Auch bei der Verteilung der Eier an geeignete Ablagestellen ist kein so intensiver Flug notwendig wie bei den Männchen. Ähnliche Unterschiede in den Verhaltensmustern wurden auch bei weiteren Tagfalterarten nachgewiesen (WIKLUND & ÅHRBERG, 1978; ZIMMERMANN & al., 2005; ZIMMERMANN & al., 2009; SLAMOVA & al., 2011).

Interessant in diesem Zusammenhang ist auch die Nutzung von Nektarquellen. In allen drei Gebieten und für beide Arten wurde jeweils eine sehr eingeschränkte Nutzung weniger Nektarquellen festgestellt.

Am häufigsten wurden Asteraceen genutzt, an zweiter Stelle standen Caprifoliaceen. Es wurden jeweils nur wenige Arten bevorzugt besucht, in den Ostalpen hauptsächlich *Leontodon hispidus*, *Crepis aurea* und *Carduus defloratus*, in den Südkarpaten Vertreter der Gattungen *Hieracium*, *Leontodon* und *Scabiosa* und in Schwedisch Lappland nur die Gattung *Taraxacum*.

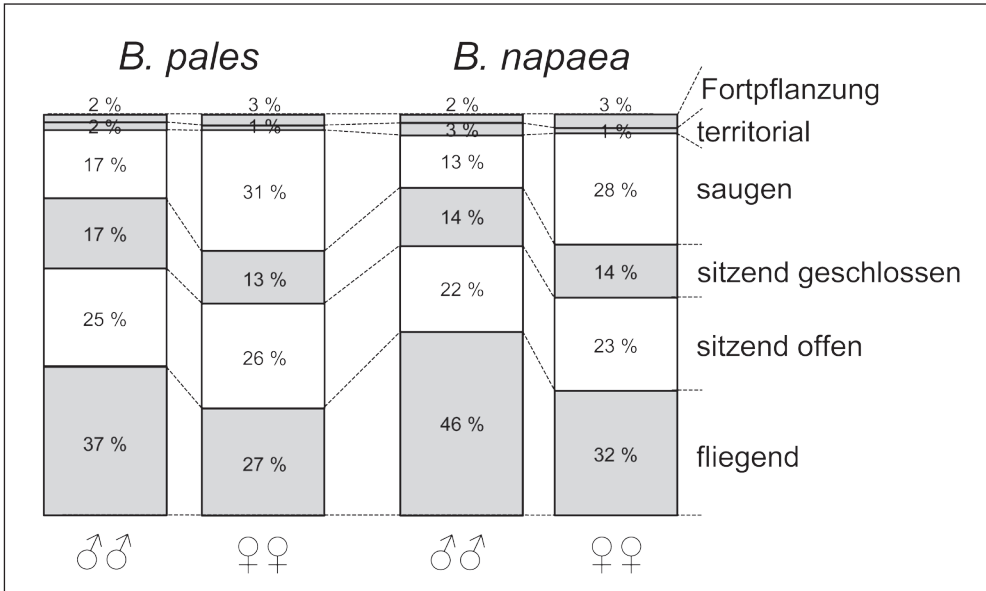


Abb. 3: Verhalten der Männchen und Weibchen von *Boloria pales* und *B. napaea* in den Hohen Tauern (Ostalpen). Die Daten basieren auf dem Verhalten der Falter, das sie beim ersten Fang während der Fang-Wiederfang-Studie zeigten. Abbildung basierend auf Daten aus EHL & al. (2018a)

In den beiden Hochgebirgsregionen waren die Blütenpräferenzen auch strikt unterschiedlich zwischen den Geschlechtern, nicht jedoch zwischen den Arten. Männchen von beiden Arten hatten sehr ähnliche Blütenvorlieben, Weibchen ebenfalls, der Unterschied lag nur zwischen den Geschlechtern. Dies lässt vermuten, dass die unterschiedlichen Aktivitätsmuster durch die unterschiedlichen Nektarquellen unterschiedlich gut unterstützt wurden. Für die viel fliegenden Männchen sind reine Energiequellen wichtig, also Blüten mit einem hohen Zuckeranteil im Nektar. Die Weibchen müssen vor allem Substanzen für die Produktion der Eier aufnehmen, also vorrangig Aminosäuren. Dies wurde auch schon für andere Tagfalter nachgewiesen (RUSTERHOLZ & ERHARDT, 1997, 2000; MEVI-SCHUTZ & ERHARDT, 2002). Es darf deshalb vermutet werden, dass die geschlechtsspezifische Blütennutzung auf unterschiedliche Inhaltsstoffe des Nektars zurückzuführen ist. Die experimentelle Überprüfung dieser Hypothese steht jedoch noch aus.

Dispersionsverhalten

Das Dispersionsverhalten zeigte keinen klaren Unterschied zwischen den Geschlechtern. Dennoch deuteten Extrapolationen in den meisten Fällen auf eine höhere Wahrscheinlichkeit, dass Männchen längeren Distanzen ab einem und bis zu zehn Kilometer überbrücken würden als Weibchen. Nur für die nordskandinavischen *B. napaea* und für die untersuchten Individuen von *B. pales* auf nicht beweideten Bereichen in den Südkarpaten lassen die Daten ein höheres Dispersionspotential über weitere Distanzen bei den Weibchen vermuten.

Beide Arten weisen ein hohes Ausbreitungspotential auf. In fast allen Fällen wird über die Berechnung mit der IPF-Funktion, die nach BAGUETTE (2003) geeigneter für die Abschätzung längerer

Dispersionereignisse ist als die NEF, ein Anteil von über einem Prozent der Individuen errechnet, der eine Distanz von einem Kilometer und mehr zurücklegt. Der höchste Wert ergab sich mit 7,7% für die Männchen beweideter Bereiche in den Südkarpaten. Für diese wurde sogar für die Distanz von fünf Kilometer und mehr noch eine Wahrscheinlichkeit von 1,3% errechnet. Eine Vernetzung von Populationen über mehrere Kilometer sollte somit für beide Arten möglich sein.

Generell zeigen die Daten jedoch für beide Arten an allen untersuchten Standorten, dass die meisten Individuen sich standorttreu verhalten. So befand sich bei über der Hälfte aller Individuen beider Geschlechter der Ort des ersten Wiederfangs weniger als 200 m vom Ort des ersten Fangs entfernt. Auf den nicht beweideten Flächen in den Südkarpaten legten sogar über 60% der Individuen eine Distanz von maximal 50 m zwischen beiden Fangereignissen zurück. Somit weisen beide Arten an allen untersuchten Stellen ein ganz typisches Dispersionsmuster für weitgehend ortstreu Tagfalter auf: Die meisten Tiere bleiben in ihren Habitaten, in denen eine erfolgreiche Reproduktion sichergestellt sein sollte. Nur wenige verlassen dieses aktiv, wobei es keinen wesentlichen Unterschied zwischen Männchen und Weibchen zu geben scheint, wie dieser für andere Arten nachgewiesen wurde. Vor allem ein stärkeres Dispersionspotential der Weibchen über größere Distanzen wird öfter nachgewiesen (BAGUETTE & NÈVE, 1994; AUCLAND & AL., 2004; DOVER & ROWLINGSON, 2005; NOWICKI & VRABEC, 2011). Das Verlassen des eigenen Habitats kann für diese besonders vorteilhaft sein, denn Weibchen können, wenn sie ein geeignetes aber nicht besiedeltes Habitat finden, dort eine neue Population gründen. Männchen können im besten Fall ein schon besetztes Habitat finden; für sie ist deshalb das Verlassen des eigenen Habitats aus reproduktionsbiologischer Sicht wenig sinnvoll. Diese ökologisch-evolutionsbiologischen Unterschiede machen deshalb klar, weshalb Weibchen, obwohl sie deutlich weniger flugaktiv sind als Männchen und insgesamt sicherlich geringere Strecken in der Gesamtsumme zurücklegen als Männchen, sich dennoch oftmals weiter vom Ursprungsort entfernen als diese.

Sensibilität auf Störung

Unsere Untersuchungen zeigten deutliche Auswirkungen von Störung auf beide Arten. In der Studie von *B. pales* in den Südkarpaten wurden stark beweidete Flächen mit solchen ohne Weidedruck verglichen. Basierend auf dem IPF-Modell erhöhte sich die Wahrscheinlichkeit der Dispersion von mindestens einem Kilometer bei Männchen von 0,3 % auf 7,7 %, bei Weibchen von 1,5 % auf 2,2 %. Die Wahrscheinlichkeit, den eigenen Lebensraum zu verlassen, nahm also durch die Störung deutlich zu. Bei den Männchen vielleicht deshalb umso stärker, da es in den beweideten Bereichen eine viel geringere Falterdichte gab als in nicht beweideten Zonen, weshalb sie viel weitere Suchflüge nach Weibchen unternehmen mussten. Die Verschlechterung der Eiablagemöglichkeiten hat sich vermutlich durch die Beweidung nicht in gleichem Ausmaß verschlechtert, was den moderateren Anstieg bei den Weibchen begründen könnte. Dennoch dürfte der Reproduktionserfolg durch den Weidedruck in den beweideten Bereichen deutlich geringer sein als in den nicht beweideten, was wiederum, neben der direkten Vertreibung durch die Weidetiere, eine Erklärung für die geringeren Populationsdichten auf den Weideflächen sein könnte.

Auch in den Hohen Tauern wurde ein deutlicher Einfluss von Stress durch Beweidung auf beide Arten festgestellt. Neben der Fläche, auf der die in Abb. 1 dargestellten Phänologie festgestellt wurde, wurde parallel eine weitere, talabwärts gelegene Fläche untersucht, die ab Anfang August mit moderater Intensität von Rindern beweidet wurde. Dies führte bei beiden Arten zu einem deutlichen Populationseinbruch. Jedoch konnte sich *B. pales* wieder vergleichsweise gut von diesem Impact erholen, für die Population von *B. napaea* war dies jedoch nicht zu beobachten. Wichtig in diesem Zusammenhang könnte sein, dass die Schlupfperiode von *B. napaea*, wie oben dargelegt, deutlich kürzer als die von *B. pales* ist. Diese Eigenschaft, die eine alte Anpassung an die arktischen Verhältnisse sein könnte, macht *B. napaea* jedoch in den Alpen stressanfälliger und wohl auch weniger angepasst an den Extremlebensraum Hochgebirge, was auch ihre wesentlich geringere Verbreitung in den Alpen im Vergleich mit *B. pales* (eigene Beobachtungen) erklären könnte.

Literatur:

- ALLAINÉ, D., RODRIGUE, I., LE BERRE, M. & RAMOUSSE, R. (1994): Habitat preferences of alpine marmots, *Marmota marmota*. – Canadian Journal of Zoology **72**: 2193-2198.
- ALTSHULER, D.L. & DUDLEY, R. (2006): Adaptations to life at high elevation: an introduction to the symposium. – Integrative and Comparative Biology **46**: 3-4.
- ALTSHULER, D.L., DUDLEY, R. & MCGUIRE, J.A. (2004): Resolution of a paradox: hummingbird flight at high elevation does not come without a cost. – Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America **101**: 17731-17736.
- AUCKLAND, J.N., DEBINSKI, D.M. & CLARK, W.R. (2004): Survival, movement, and resource use of the butterfly *Parnassius clodius*. – Ecological Entomology **29**: 139-149.
- BAGUETTE, M. (2003): Long distance dispersal and landscape occupancy in a metapopulation of the cranberry fritillary butterfly. – Ecography **26**: 153-160.
- BAGUETTE, M. & NÈVE, G. (1994): Adult movements between populations in the specialist butterfly *Proclossiana eunomia* (Lepidoptera, Nymphalidae). – Ecological Entomology **19**: 1-5.
- BARASH, D.P. (1976): Social behaviour and individual differences in free-living Alpine marmots (*Marmota marmota*). – Animal Behaviour **24**: 27-35.
- COOCH, E.G. & WHITE, G.C. (2016): Program MARK – a gentle introduction. – www.phidot.org/software/mark/docs/book/.
- DILLON, M.E., FRAZIER, M.R. & DUDLEY, R. (2006): Into thin air: physiology and evolution of alpine insects. – Integrative and Comparative Biology **46**: 49-61.
- DOVER, J. & ROWLINGSON, B. (2005): The western jewel butterfly (*Hypochrysops halyaetus*): factors affecting adult butterfly distribution within native bushland in an urban setting. – Biological Conservation **122**: 599-609.
- EHL, S., BÖHM, N., WÖRNER, M., RAKOSY, L. & SCHMITT, T. (2019b) Dispersal and adaptation strategies of the high mountain butterfly *Boloria pales* in the Romanian Carpathians. – Frontiers in Zoology **16**: 1.
- EHL, S., DALSTEIN, V., TULL, F., GROS, P. & SCHMITT, T. (2018b): Specialised or opportunistic – How does the high mountain endemic butterfly *Erebia nivalis* survive in its extreme habitats? – Insect Science **25**: 161-171.
- EHL, S., EBERTSHÄUSER, M., GROS, P. & SCHMITT, T. (2017): Population demography of alpine butterflies: *Boloria pales* and *Boloria napaea* (Lepidoptera: Nymphalidae) and their specific adaptations to high mountain environments. – Acta Oecologica **85**: 53-61.
- EHL, S., HOLZHAUER, S.I.J., RYRHOLM, N. & SCHMITT, T. (2019a): Phenology, mobility, and behaviour of the arcto-alpine species *Boloria napaea* in its arctic habitat. – Scientific Reports **9**: 3912.
- EHL, S., HOSTERT, K., KORSCH, J., GROS, P. & SCHMITT, T. (2018a): Sexual dimorphism in the alpine butterflies *Boloria pales* and *Boloria napaea*: Differences in movement and foraging behaviour (Lepidoptera: Nymphalidae). – Insect Science **25**: 1089-1101.
- FAGERSTRÖM, T. & WIKLUND, C. (1982): Why do males emerge before females?: Protandry as a mating strategy in male and female butterflies. – Oecologia **52**: 164-166.
- GRIGNOLIO, S., ROSSI, I., BASSANO, B., PARRINI, F. & APOLLONIO, M. (2004): Seasonal variations of spatial behaviour in female Alpine ibex (*Capra ibex ibex*) in relation to climatic conditions and age. – Ethology, Ecology & Evolution **16**: 255-264.
- HAMMOND, K.A., ROTH, J., JANES, D.N. & DOHM, M.R. (1999): Morphological and physiological responses to altitude in deer mice *Peromyscus maniculatus*. – Physiological and Biochemical Zoology **72**: 613-622.
- HACKLÄNDER, K., MÖSTL, E. & ARNOLD, W. (2003): Reproductive suppression in female Alpine marmots, *Marmota marmota*. – Animal Behaviour **65**: 1133-1140.
- HUEMER, P. & WIESER, C. (2008): Nationalpark Hohe Tauern: Schmetterlinge. – Tyrolia, Innsbruck, Wien.
- HULA, V., KONVICKA, M., PAVLICKO, A. & ZDENEK, F. (2004): Marsh Fritillary (*Euphydryas aurinia*) in the Czech Republic: monitoring, metapopulation structure, and conservation of an endangered butterfly. – Entomologica Fennica **15**: 231-241.

- JUNKER, M. & SCHMITT, T. (2010): Demography, dispersal and movement pattern of *Euphydryas aurinia* (Lepidoptera: Nymphalidae) at the Iberian Peninsula: an alarming example in an increasingly fragmented landscape? – *Journal of Insect Conservation* **14**: 237-246.
- JUNKER, M., WAGNER, S., GROS, P. & SCHMITT, T. (2010): Changing demography and dispersal behaviour: ecological adaptation in an alpine butterfly. – *Oecologia* **164**: 971-980.
- LARSEN, E., CALABRESE, J.M., RHAINDS, M. & FAGAN, W.F. (2013): How protandry and protogyny affect female mating failure: a spatial population model. – *Entomologia Experimentalis et Applicata* **146**: 130-140.
- MEVI-SCHUTZ, J. & ERHARDT, A. (2002): Can *Inachis io* detect nectar amino acids at low concentrations? – *Physiological Entomology* **27**: 256-260.
- MUNGUIRA, M.L., MARTIN, J., GARCÍA-BARROS, E. & VIEJO, J.L. (1997): Use of space and resources in a Mediterranean population of the butterfly *Euphydryas aurinia*. – *Acta Oecologica* **18**: 597-612.
- NEUHAUS, P. & RUCKSTUHL, K.E. (2002): Foraging behaviour in Alpine ibex (*Capra ibex*): consequences of reproductive status, body size, age and sex. – *Ethology, Ecology & Evolution* **14**: 373-381.
- NÈVE, G. & SINGER, M.C. (2008): Protandry and postandry in two related butterflies: conflicting evidence about sex specific trade-offs between adult size and emergence time. – *Evolutionary Ecology* **22**: 701-709.
- NOWICKI, P. & VRABEC, V. (2011): Evidence for positive density dependent emigration in butterfly meta-populations. – *Oecologia* **167**: 657-665.
- NOVOA, C., BESNARD, A., BRENOT, J.F. & ELLISON, L.N. (2008): Effect of weather on the reproductive rate of Rock Ptarmigan *Lagopus muta* in the eastern Pyrenees. – *IBIS* **150**: 270-278.
- PENNEKAMP, F., PEREIRA, P. & SCHMITT, T. (2014): Habitat requirements and dispersal ability of the Spanish Fritillary (*Euphydryas desfontainii*) in southern Portugal: evidence-based conservation suggestions for an endangered taxon. – *Journal of Insect Conservation* **18**: 497-508.
- REVERMANN, R., SCHMID, H., ZBINDEN, N., SPAAR, R. & SCHRÖDER, B. (2012): Habitat at the mountain tops: how long can Rock Ptarmigan (*Lagopus muta helvetica*) survive rapid climate change in the Swiss Alps? A multi-scale approach. – *Journal of Ornithology* **153**: 891-905.
- RUSTERHOLZ, H.P. & ERHARDT, A. (2000): Can nectar properties explain sex-specific flower preferences in the Adonis blue butterfly *Lysandra bellargus*? – *Ecological Entomology* **25**: 81-90.
- RUSTERHOLZ, H.P. & ERHARDT, A. (1997): Preferences for nectar sugars in the peacock butterfly, *Inachis io*. – *Ecological Entomology* **22**: 220-224.
- SCHTICKZELLE, N., CHOUTT, J., GOFFARI, P., FICHEFET, V. & BAGUETTE, M. (2005): Metapopulation dynamics and conservation of the marsh fritillary butterfly: population viability analysis and management options for a critically endangered species in Western Europe. – *Biological Conservation* **126**: 569-581.
- SLAMOVA, I., KLECKA, J. & KONVIČKA, M. (2011): Diurnal behavior and habitat preferences of *Erebia aethiops*, an aberrant lowland species of a mountain butterfly clade. – *Journal of Insect Behavior* **24**: 230-246.
- TSHIKOLOVETS, V. (2011): Butterflies of Europe and the Mediterranean area. – Vadim Tshikolovets, Pardubice.
- WANG, R., WANG, Y., CHEN, J., LEI, G. & XU, R. (2004): Contrasting movement patterns in two species of chequerspot butterflies, *Euphydryas aurinia* and *Melitaea phoebe*, in the same patch network. – *Ecological Entomology* **29**: 367-374.
- WEYER, J. & SCHMITT, T. (2013): Knowing the way home: strong philopatry of a highly mobile insect species, *Brenthis ino*. – *Journal of Insect Conservation* **17**: 1197-1208.
- WIKLUND, C. & ÅHRBERG, C. (1978): Host plants, nectar source plants, and habitat selection of males and females of *Anthocharis cardamines* (Lepidoptera). – *Oikos* **31**: 169-183.
- ZIMMERMANN, K., FRIC, Z., JISKRA, P., KOPECKOVA, M., VLASANEK, P., ZAPLETAL, M. & al. (2011): Mark-recapture on large spatial scale reveals long distance dispersal in the Marsh Fritillary, *Euphydryas aurinia*. – *Ecological Entomology* **36**: 499-510.
- ZIMMERMANN, K., KONVIČKA, M., FRIC, Z. & Čiháková, V. (2009): Demography of a common butterfly on humid grasslands: *Argynnis aglaja* (Lepidoptera: Nymphalidae) studied by mark-recapture. – *Polish Journal of Ecology* **57**: 715-727.