

Mechanismen der phänologischen und räumlichen Einnischung bei Rotwidderchen (Lepidoptera: Zygaenidae) auf Kalkmagerrasen der Schwäbischen Alb (Baden-Württemberg)

● WOLFGANG WAGNER

Abstract. This paper deals with the phenological (flight time) and spatial (different habitat structures) niche separations and their mechanisms of syntopic species of burnet moths (*Zygaena* FABRICIUS, 1775) on limestone habitats of the eastern „Schwäbische Alb“ (Suebian Alb mts., Baden-Württemberg, southern Germany). Phenological differences are mainly caused by a varying larval start of activity in spring. The larvae hibernate obligately at least once in an early stage (mostly L3–L4). Besides the hibernation stage and the speed of development under similar abiotic conditions have some influence, too. The larvae of *Zygaena* (*Mesembrynus*) *minos* ([DENIS & SCHIFFERMÜLLER], 1775) terminate dormance simultaneously already in March, whereas those of *Zygaena* (*Zygaena*) *filipendulae* (LINNAEUS, 1758) start activity from April to May or even later. This causes a late and long flight period from July to September of the former species. Compared to that *Z. (M.) minos* is on the wing from June to the mid of July and is thus relatively separated from its sibling species *Zygaena* (*Mesembrynus*) *purpuralis* (BRÜNNICH, 1763) (July/August). *Zygaena* (*Agrumenia*) *carniolica* (SCOPOLI, 1763) shows a slower development under the same conditions and larval host-plant (*Lotus corniculatus*, Fabaceae) than *Z. (Z.) filipendulae*. Its larvae end hibernation rather early from the mid of March to the mid of April, but the moths are on the wing not before the middle of July and August. The resulting larvae need at least partly until October to reach the hibernation stage. Thus abundant populations of the species are limited to xerothermic sites with southern exposition. Species with faster development than the vegetation period are much less limited to xerothermic microclimates.

Zusammenfassung. Vorliegende Arbeit stellt die phänologische (Flugzeit) und räumliche (Besiedelung unterschiedlicher Habitatsausprägungen) Einnischung und ihre Mechanismen bei syntopen Rotwidderchenarten (*Zygaena* FABRICIUS, 1775) auf Kalkmagerrasen der östlichen Schwäbischen Alb vor. Dabei werden phänologische Unterschiede vor allem durch einen unterschiedlich frühen Beginn der Aktivitätsperiode der allesamt zumindest einmal obligatorisch als Jungraupe (L3–L4) überwinternden Tiere im Frühjahr hervorgerufen. Hierbei spielen jedoch auch Einflüsse des jeweiligen Häutungsstadiums eine Rolle, in dem die Überwinterung erfolgt, sowie unterschiedliche Entwicklungszeiten unter gleichen abiotischen Bedingungen. So beenden die Larven von *Zygaena* (*Mesembrynus*) *minos* ([DENIS & SCHIFFERMÜLLER], 1775) bereits Mitte März die Dormanz, während diejenigen von *Zygaena* (*Zygaena*) *filipendulae* (LINNAEUS, 1758) bei großer Streuung erst von April bis Ende Mai oder noch später aktiv werden. Dies resultiert bei letzterer in einer späten und langen Flugzeit von Juli bis September, wohingegen *Z. (M.) minos* im Juni bis Mitte Juli fliegt und damit zeitlich auch weitgehend von *Zygaena* (*Mesembrynus*) *purpuralis* (BRÜNNICH, 1763) (Juli/August) getrennt ist. *Zygaena* (*Agrumenia*) *carniolica* (SCOPOLI, 1763) weist eine verglichen mit *Z. (Z.) filipendulae* langsame Entwicklung unter den gleichen Bedingungen und der selben Nahrungspflanze (*Lotus corniculatus*, Fabaceae) auf. So werden die Raupen im Frühjahr bereits Ende März bis Mitte April aktiv, die Falter fliegen aber erst ab Mitte Juli bis August. Die resultierenden Jungraupen benötigen zumindest teilweise bis in den Oktober, um das Dormanzstadium zu erreichen. Die Art ist deshalb bei uns nur an xerothermen Stellen mit vorherrschender Südexposition in der Lage, abundante Populationen aufzubauen. Arten mit geringerer Entwicklungszeit als der durchschnittlichen Vegetationsperiode sind dagegen weit weniger auf xerothermes Mikroklima angewiesen.

Key words. Lepidoptera, Zygaenidae, phenology, abiotic factors, niche separation, variability in dormance behaviour, length of development time, larval activity patterns.

Einleitung

Die Rotwidderchen (*Zygaena* FABRICIUS, 1775) sind eine phänotypisch und verhaltensbiologisch weitgehend einheitliche Schmetterlingsgruppe. Ihr tagaktives Verhalten, ihre auffällige schwarz-rote Warnfärbung (aposematisches Muster) und ihr

auf Magerrasen meist abundantes Auftreten machen sie zu auffälligen Erscheinungen der mitteleuropäischen Fauna. Alle Arten können aus mit der Nahrung aufgenommenen Substanzen oder de novo Cyanoglukoside synthetisieren (FRANZL *et al.* 1986), die unter anderem in larvalen Wehr-

sekretbehältern gespeichert werden und den Tieren in jedem Stadium einen Schutz vor zumindest vertebraten Prädatoren wie beispielsweise Vögeln bieten (RAMMERT 1992).

Aufgrund ihrer leichten Erfassbarkeit eignen sich die Rotwidderchen gut für populationsökologische Studien zur Erforschung von Populationsdynamik und Ausbreitungsmechanismen. Darüber hinaus weisen die Arten infolge abgestufter Euryökiegrade die nötigen Voraussetzungen für die Verwendung als naturschutzrelevante Bioindikatoren für intakte Kalkmagerrasen (HOFMANN 1994) auf. Weiterhin sind einige Eigenheiten ihres Entwicklungszyklus für die physioökologische Forschung von Interesse, so die durch potenzielle, fraktionierte Mehrjährigkeit verkomplizierte Ontogenese und die Markierung der Diapause durch Häutung in ein besonderes, fressinaktives Stadium (z.B. WIPKING 1988). Erst nach erneuter Häutung im Frühjahr ist eine weitere Nahrungsaufnahme der in Mitteleuropa obligatorisch mindestens einmal als Larve überwinternden Tiere möglich. Während der Anteil mehrjähriger Larven als Anpassungsstrategie zum Überleben ungünstiger Witterung während der Aktivitätsperioden mit zunehmender geographischer Breite steigt, sind dafür vor allem in südlicheren Gegenden wie dem Mittelmeergebiet eine „Sommerdiapause“ sowie weitere, die Larvalphase verlängernde Mechanismen zum Überdauern von Trockenzeiten bekannt (WIPKING 1990).

Wenn auch die allgemeinen Lebensansprüche der in Mitteleuropa heimischen Arten, also etwa die potenziellen Raupennahrungspflanzen und die Einnischung in unterschiedliche Lebensraumtypen wie beispielsweise Trockenrasen, Feuchtwiesen oder Waldmantel- und Saumstrukturen durch grundlegende Arbeiten (AISTLEITNER 1990, HOFMANN 1994, KEIL 1993, TARMANN 1975, TREMEWAN 1985, WEIDEMANN 1996) in vielen Fällen als prinzipiell erforscht gelten können, so beschäftigen sich doch kaum Arbeiten umfassend larval- und imaginalbiologisch mit der Feineinnischung und Ressourcenaufteilung an konkreten Vorkommensorten mehrerer syntoper Arten.

Da die Widderchenarten, die in Mitteleuropa ihre größte Diversität auf trockenen Kalkmagerrasen erreichen, an geeigneten Standorten zu hohen Populationsdichten neigen, ist anzunehmen, dass in Biotopen mit mehreren syntopen Arten Koexistenzstrategien herausgebildet wurden. Die sich in einem Lebensraum maximal erfolgreich reproduzierende Individuenzahl ließe sich etwa durch ausgedehntere phänologische Verteilung im Sommerhalbjahr beträch-

lich erhöhen. Zur Überprüfung dieser Hypothese führte der Verfasser eine Dissertationsarbeit an der Universität Ulm (Abteilung für experimentelle Ökologie, Prof. Dr. E. KALKO) mit dem Ziel der Untersuchung der Einnischung von neun teils syntop vorkommenden Rotwidderchen-Arten auf Kalkmagerrasen der östlichen Schwäbischen Alb durch. Ausgehend von auch aus larvalbiologischen Untersuchungen ermöglichten Analysen zur phänologischen, räumlichen und nahrungsbiologischen Trennung der Arten wurden modellhaft für das Untersuchungsgebiet die zugrunde liegenden Mechanismen so weit wie möglich aufgedeckt, die beispielsweise unterschiedliche oder variable Flugzeiten wie diejenige von *Z. (Z.) filipendulae* erklären.

Vorliegende Arbeit stellt die Ergebnisse besonders bei den sechs genauer untersuchten Arten *Zygaena (Mesembrynus) purpuralis* (BRÜNNICH, 1763), *Zygaena (Mesembrynus) minos* ([DENIS & SCHIFFERMÜLLER], 1775), *Zygaena (Agrumenia) carnolica* (SCOPOLI, 1763), *Zygaena (Zygaena) loti* ([DENIS & SCHIFFERMÜLLER], 1775), *Zygaena (Zygaena) transalpina* (ESPER, 1779) in der Subspezies *hippocrepidis* (HÜBNER, [1799]) und *Zygaena (Zygaena) filipendulae* (LINNAEUS, 1758) in Bezug auf die phänologische und räumliche Einnischung vor. *Zygaena (Zygaena) viciae* ([DENIS & SCHIFFERMÜLLER], 1775), *Zygaena (Zygaena) ephialtes* (LINNAEUS, 1767) und *Zygaena (Zygaena) loniceræ* (SCHEVEN, 1777) werden nur erwähnt, soweit Ergebnisse vorliegen.

Material und Methoden

Es wurden insgesamt 31 Magerrasengebiete auf der Ostalb im Landkreis Heidenheim untersucht. Dabei wurden sieben Gebiete während vier Jahren von 1998–2001 begangen und die restlichen nur während meiner Promotionsarbeit von 2000–2001. Bei den Larven wurde auch das Frühjahr 2002 mit einbezogen. Die abiotische und biotische Ausstattung der Magerrasengebiete schwankt in weiten Grenzen, was Exposition, Hangneigung, Fels- und Gesteinsanteil, Offenbodenanteil, Beweidungsintensität (Wanderschäferi), Magerkeit, Gebüschanteil und Waldnähe anbelangt. Die Magerrasen wurden für die Gebietsanalyse in 60 mehr oder weniger homogene Teilflächen unterteilt. Für diese wurden die oben genannten Faktoren in Stufen von eins (gering) bis vier (stark) geschätzt, Exposition und Hangneigung

hingegen gemessen. Die jeweiligen Werte fanden dann zusammen mit der ebenfalls zu Rangstufen umgewandelten Abundanz der jeweiligen Widderchenart in der hier nur im Endresultat vorgestellten Korrelationsanalyse (SPEARMAN'sche Rangkorrelation) und einem U-Test (MANN & WHITNEY) Verwendung. Mittels letzterem wurde eine statistische Überprüfung auf signifikante Unterschiede stärker besiedelter Flächen zu einerseits allen 60 Flächen und andererseits den nur schwach oder gar nicht besiedelten durchgeführt. Als signifikante Unterschiede werden hierbei solche mit einem p-Wert von unter 0,05 bezeichnet. Bei größerem p-Wert wird nur mehr von einer leichten Tendenz gesprochen. Alle Tests wurden mit dem PC-Programm „Statistica 6“ durchgeführt.

Daten zur Phänologie wurden durch wöchentliche Begehungen der Untersuchungsgebiete nach der Transektmethode (POLLARD 1977, THOMAS 1983) bzw. bei den Larven durch längere, gezielte Nachsuche gewonnen. Nur bei den Larven wurden dabei auch mehrmalige Begehungen desselben Gebiets in einer Woche berücksichtigt. Als Jungraupen werden Tiere bis ein Zentimeter Länge bezeichnet, die meist noch zwei Häutungen vor sich hatten.

Die äußerlich als Imagines nicht zu unterscheidenden Zwillingarten *Z. (M.) minos* und *Z. (M.) purpuralis* wurden durch Stichproben genitaler determiniert. Da sich eine phänologische Trennung bereits durch die Larvalphänologie und die Ergebnisse von 1999 andeutete, konnte der Aufwand auch im Sinne der Verantwortbarkeit gestaltet in Grenzen gehalten werden, dass bevorzugt zu Beginn der Flugzeit und im Überschneidungsbereich pro Begehung einige wenige ♂♂ entnommen wurden. Bei den insgesamt mehr als 90 Genitalpräparaten wurde eine zuvor allein aufgrund des Datums, des Erhaltungszustands und der Kenntnis der jeweiligen Habitate vorgenommene vorläufige Zuordnung zu den beiden Arten interessanterweise in jedem (!) Fall bestätigt. Weiter wurden etliche ♀ durch Eiablage und anschließende, kurze Zucht (Futterwahl!) bestimmt, wonach die Larven wieder im Biotop ausgesetzt wurden.

Ergänzend zur Freilandphänologie wurden einige früh bzw. spät fliegende Arten gezüchtet, um weitere Hinweise auf das Dormanzverhalten zu gewinnen. Dazu brachte ich einzelne Freiland-♀ zur Eiablage. Die schlüpfenden Jungraupen wurden zum

einen im Zimmer an einer nicht besonnenen Fensterbank in Schnappdeckelgläsern und zum anderen im Freien in Schnappdeckelgläsern mit Gazedeckel an einer teilbesonnenen, regengeschützten Stelle gezogen. Etwa alle drei Tage hielt ich das jeweilige Häutungsstadium bei der Reinigung der Gefäße fest.

Alle Tiere wurden nach der obligatorischen Diapausehäutung in den Gläsern mit Moos und Zellstoff unter annähernden Freilandtemperaturen in einer Garage überwintert. Das Diapausestadium wird durch das Anhängen eines tiefgestellten „D“ an die Stadienbezeichnung verdeutlicht (vgl. HOFMANN 1994, NAUMANN *et al.* 1999). Im Frühjahr wurde ein Teil der Tiere aus der Garage direkt ins Zimmer zurückgeholt und die Zeit bis zur Häutung aus dem Diapausestadium sowie die weitere Entwicklung festgehalten. Die anderen Tiere wurden unter unterschiedlichen Temperaturbedingungen teils im Freiland in Gläsern an einer leicht beschatteten Stelle und teils in gazebespannten Blumentöpfe mit eingetopfter Nahrungspflanze auf einer sonnigen Terrasse gehalten, wobei ebenfalls die Zeit bis zur Häutung verfolgt wurde.

Witterungsablauf

Hier sei nur die für die Ontogenese und damit auch Phänologie wichtige Temperatur betrachtet. Niederschläge und die für das Mikroklima bedeutsame Sonnenscheindauer verhielten sich ähnlich und können hier aus Platzgründen nicht dargestellt werden.

Alle vier Jahre wiesen eine etwas höhere Temperatur als das langjährige Mittel auf (Tabelle 1). Dabei war das Frühjahr 1998 und 2000 aber deutlich wärmer als 1999 und 2001. Der Hochsommer hingegen war 2001 und 1998 am wärmsten und 2000 am kältesten.

Das noch zur Raupensuche genutzte Frühjahr 2002 war nach eigenen Beobachtungen recht warm und insofern mit 1998 und 2000 vergleichbar.

Ergebnisse

Phänologie

Im Untersuchungsgebiet erschienen frühe Arten von Juni bis Ende Juli, mittelspäte von Anfang Juli bis Mitte August und späte von Mitte Juli bis in den September.

Insgesamt dauerte die Flugzeit einer Art an einem bestimmten Fundort umso länger, je individuenreicher die dortige Population war. War diese sehr schwach, wurden nur an wenigen Tagen, meist zu Beginn der Gesamtflugzeit, Individuen angetroffen.

Z. (M.) minos und *Z. (M.) purpuralis*

Da die Frage einer phänologischen Trennung der beiden als Falter äußerlich nicht unterscheidbaren, nahe verwandten Arten bei syntopem Vorkommen bislang sehr kontrovers diskutiert wurde (vgl. HOFMANN 1994), erfolgt hierzu eine ausführliche Darstellung der Ergebnisse von der Ostalb.

1999 lagen nur wenige genitalüberprüfte Nachweise von *Z. (M.) minos* von Ende Juni und Anfang Juli vor (WAGNER 1999). Während an zwei Fundorten zu diesem Zeitpunkt noch keine *Z. (M.) purpuralis* gefunden wurden, waren an einem dritten neben einem abgeflogenen *Z. (M.) minos*-♂ auch bereits erste ganz frische *Z. (M.) purpuralis*-♂♂ zu beobachten (genitalüberprüft). Letztere Art flog dann anschließend bis Mitte August. Aus den Jahren 2000–2002 liegen dank der Erweiterung der Untersuchungsgebiete nun umfangreiche Daten auch zu den Präimaginalstadien vor, die diese Flugzeitentrennung aufgrund eines früheren Erscheinens von *Z. (M.) minos* bestätigen.

Z. (M.) minos

Überwinterte, fressaktive Raupen von *Z. (M.) minos* wurden vom 13.III.2002 über den 8.IV.2001 bis Ende Mai beobachtet (Abb. 1a). Dabei waren sie zu jedem Zeitpunkt deutlich größer als die parallel gefundenen Larven des Thymian-Widderchens (Abb. 8–9). So maßen *Z. (M.) minos*-Raupen am 13.III.02 circa 5–5,5 Millimeter gegenüber 2,5–4 bei *Z. (M.) purpuralis*, wobei sich alle Tiere im ersten Stadium nach der Diapause befanden. Die *Z. (M.) minos*-Larven waren dabei bereits seit einer gewissen Zeit aktiv. Am 8.IV.01 waren Raupen von *Z. (M.) minos* acht Millimeter lang und von *Z. (M.) purpuralis* im gleichen Gebiet vier bis fünf Millimeter. Ab Anfang Mai befanden sich die *Z. (M.) minos*-Larven im letzten oder zumindest vorletzten Häutungsstadium. Das Maximum verpuppungsreifer Raupen lag insgesamt bereits in der zweiten Maiwoche (letzte Beobachtung: 24.V.01). Raupen vor

der Überwinterung wurden nicht beobachtet.

Die Imagines (Abb. 10) erschienen 2000 bereits am 10.VI. und flogen bis in die erste Juli-Woche (nur mehr abgeflogene Falter) mit größter Abundanz vom 20.–25.VI. (Abb. 2a). 2001 dagegen waren erst am 20.VI. erste ♂ an den xerothermsten Fundstellen anzutreffen. Dafür zog sich die Flugzeit in diesem Jahr bis nach Mitte Juli (letzter Fund: 22.VII.01, stark abgeflogen), wobei die höchste Abundanz erst um den 1.VII. erreicht wurde. Insgesamt war *Z. (M.) minos* das im Gebiet am frühesten erscheinende Widderchen und fand sich meist bereits einige Tage vor *Z. (Z.) loti* am selben Fundort.

Beim nur 2001 (in Stichproben auch 2002) untersuchten, sehr xerothermen und rein südexponierten Fundort Steinenfeld (Gerstetten), der einzigen Stelle, an der *Z. (M.) minos* häufiger als *Z. (M.) purpuralis* war, fand ich erste Falter bereits am 13.VI.01, also eine Woche früher als an den anderen Fundorten (Abb. 3a). Hier waren am 11.V.01 einige verpuppungsreife Raupen zu beobachten. Das Abundanzmaximum lag im letzten Junidrittel. Letzte abgeflogene Tiere wurden am 12. Juli registriert. 2002 wurden hier infolge des warmen Frühjahrs erste ♂♂ bereits am 1.VI. beobachtet, was den frühesten *Zygaena*-Imaginalfund im Untersuchungsgebiet darstellt. Die Art wird somit durch die Frühjahrswitterung, die Xerothermie des Standorts und wohl auch das Makroklima der jeweiligen Region stark in ihrer Erscheinungszeit beeinflusst.

Die Flugzeit dauerte im jeweiligen Biotop meist nur maximal vier Wochen, bei hoher Abundanz (Steinenfeld) bis fünf Wochen.

Z. (M.) purpuralis

Auch beim Thymian-Widderchen wurden die ersten überwinterten, wieder aktiven Raupen ab März (10.III.2002: drei bis vier Millimeter Länge) gefunden (Abb. 1b). Sie befanden sich Mitte März kurz nach der Häutung aus der Diapause und am 2. und 3.IV.01 am Ende des ersten Nachdiapausestadiums mit gelblich-weißgrauer Färbung. Am 6. April hatten sie bereits das zweite Nachüberwinterungsstadium erreicht bei dunkelgrauer Färbung kurz nach der Häutung. Auch am 8. April konnte noch eine dunkle, frisch gehäutete Raupe gefunden werden, während die anderen bereits etwas

gewachsen (5,5 mm) und heller waren. Die Raupen waren aber stets deutlich kleiner als die von *Z. (M.) minos* zum jeweils gleichen Zeitpunkt. Erste ganz ausgewachsene Tiere wurden mit einmonatigem Versatz im Vergleich zu *Z. (M.) minos* nicht vor Anfang Juni beobachtet. Besonders häufig waren sie gegen Mitte des Monats. Letzte Larven fanden sich bis Mitte Juli (17.VII.01). Ein Einzelfund einer ausgewachsenen Raupe datiert vom 9.VIII.01. Jungraupen vor der Überwinterung fanden sich Ende August (21.VIII.01) und besonders Mitte September bis Anfang Oktober. Der Flugzeitbeginn lag 2000 bereits Ende Juni (27.VI., 28.VI.), während 1999 und 2001 erst ab Juli (4.VII.00, 9.VII.00) Falter auftraten. Die Abundanzmaxima wurden dann in der zweiten Julihälfte bis Anfang August erreicht (Abb. 2b). Das absolute Flugzeitende wird durch zwei letzte Weibchen am 1.IX.00 markiert. Die Verschiebung zwischen den Jahren 1998 und 2000 einerseits und 1999 und 2001 andererseits beträgt rund eine Woche, ist also etwas geringer als bei *Z. (M.) minos*. Die Flugzeit dauerte meist fünf bis sechs Wochen in einem Biotop.

Die Überschneidung in der Flugzeit der beiden Schwesterarten betrug insgesamt etwa zwei bis drei Wochen (Abb. 3c). Betrachtet man nur einen einzelnen Fundort, so war diese Periode kürzer (Abb. 3b). Dabei flog zunächst für ca. drei Wochen nur *Z. (M.) minos*, dann folgte die ein- bis zweiwöchige Überschneidungsphase und danach flog *Z. (M.) purpuralis* für vier oder fünf Wochen alleine. Die Überschneidungszeit war geprägt durch alte, mehr oder weniger stark abgeflogene *Z. (M.) minos* (häufig ♀) und frische *Z. (M.) purpuralis*-♂. Der Zeitraum vom Erscheinen ausgewachsener Raupen bis zum Flugzeitbeginn betrug wie bei *Z. (M.) minos* rund vier Wochen. Insgesamt wies *Z. (M.) minos* eine geringere Streuung in der Entwicklung auf als *Z. (M.) purpuralis*. So waren die Raupen bei ersterer Art zur selben Zeit weitgehend einheitlich groß (z.B. am 9.IV.02, Steinenfeld) und im ausgewachsenen Zustand nur etwa 14 Tage lang nachweisbar.

Z. (Z.) loti

In Jahren mit warmem Frühjahr (1998, 2000) erschien die Art bereits zu Beginn des zweiten Junidrittels, andernfalls gut 10 Tage später (Abb. 2c). Die Abundanzmaxima wurden im ersten Fall bereits Ende Juni/Anfang Juli erreicht, im zweiten um

Tabelle 1. Mitteltemperaturen im Frühjahr und Frühsommer (Februar bis Juni) und Hochsommer (Juli bis August) im Untersuchungszeitraum im Vergleich mit dem langjährigen Mittel, auf eine Nachkommastelle gerundet. Nach DEUTSCHER WETTERDIENST 1998–2000, Station Heidenheim/Brenz.

Durchschnittstemperatur	1998	1999	2000	2001	langjähriges Mittel 1961–1990
Februar–Juni	12,2	9,8	11,1	10,3	8,3
Juli–August	17,0	16,5	15,8	17,5	15,7

Mitte Juli. Die letzten Funde datieren von der ersten Augustwoche (abgeflogen). 2001 konnte aber am 9.VIII. (ganz frisch) und 17.VIII. (mäßig abgeflogen) je ein ♂ beobachtet werden. Die Flugdauer war mit gut sechs Wochen in einem Jahr an individuenreicheren Fundorten recht lang. Insgesamt war die Art im Untersuchungsgebiet acht bis neun Wochen lang zu beobachten.

Raupen wurden ab dem 23.III.02 gefunden (Abb. 1c) und waren noch im ersten Stadium nach der Diapause (3,2–4,5 mm Länge). 2001 wurden die ersten Tiere ab April (8.IV.01, 4–6 mm) beobachtet. Sie waren meist bereits Mitte bis Ende Mai ausgewachsen (Abb. 7). Letzte Tiere wurden bis etwa Mitte Juni gefunden (15.VI.01). Sie sind im ausgewachsenen Zustand somit gut vier Wochen nachweisbar, was doppelt so lange ist wie bei *Z. (M.) minos*. Dies korreliert gut mit der vergleichsweise längeren Flugzeit von *Z. (Z.) loti*.

Z. (A.) carniolica

Das Esparsetten-Widderchen erschien um Mitte Juli, nur in heißen Jahren (2000) bereits in wenigen Exemplaren Anfang des Monats (5.VII.). Die größten Abundanzen wurden Ende Juli bis Anfang oder Mitte August erreicht (Abb. 2d). Letzte abgeflogene Falter flogen 2000 noch an den ersten Septembertagen. Zwischen den Jahren sind kaum Unterschiede erkennbar, abgesehen von den besonders frühen und späten Tieren Anfang Juli und September 2000.

Bereits am 23.III.02 und 31.III.02 fanden sich an einer xerothermen und sehr lückig bewachsenen Böschung erste, überwinterte Raupen kurz nach der Diapausehäutung (3–4 mm Länge). 2001 wurden Larven in ähnlicher Größe (3–4,5 mm) erst ab Mitte April (17.IV.01) gefunden. Ab Anfang Mai

beobachtete ich keine frisch aus der Diapause gehäuteten Tiere mehr. Ausgewachsen waren die Larven (Abb. 46) dann ab Ende Mai und besonders im Juni (Abb. 1d). Letzte Tiere wurden am 4. und 10.VII.01 registriert. Ein Einzelfund einer fast ausgewachsenen Raupe datiert vom 5.IX.98. Kokons fanden sich vereinzelt, aber regelmäßig, von Juni bis Ende Juli mit Maximum Anfang bis Mitte Juli an Halmen. Die Frühjahrswitterung beeinflusst somit den Aktivitätsbeginn im Frühjahr, was sich aber aufgrund der langsamen, bis Mitte Juli dauernden Entwicklung kaum auf die Flugzeit der Imagines auswirkt. Raupen vor der Überwinterung wurden vom 13.IX.01 (L1–L3) bis 26.IX.01 (9 L3 mit 4,5 mm Länge, 4 vermutliche L3 mit gut 3 mm) gefunden.

Z. (Z.) transalpina

Die Flugzeit des Hufeisenklee-Widderchens begann meist nach Mitte Juli (16.–23.VII.). Nur von 2000 liegen zwei frühere Falterfunde vor (27.VI., 5.VII.). Die maximalen Individuenzahlen wurden Mitte August beobachtet (Abb. 2e). Mitte September registrierte ich die letzten Tiere (17.IX.99). Besonders 2001 kam es Anfang September zu einem starken Einbruch, so dass in der zweiten Septemberwoche kein einziges Individuum mehr gefunden wurde, obwohl die Art ein bis zwei Wochen vorher noch häufig war. In der Hauptflugzeit waren die Schwankungen zwischen den Jahren sehr gering.

Eine erste überwinterte, wieder aktive Jungraupe (gut 4,5 mm) wurde am 24.IV.01 aus *Hippocrepis comosa* (Fabaceae) geschüttelt. Weitere Junglarven fanden sich den ganzen Mai (12.V.01: 6 mm, 20.V.01: 7–8 mm) und besonders Juni. Ab Mitte Juni kamen dann auch größere über einen Zentimeter Länge hinzu. Die Hauptzeit verpuppungsreifer Larven war der Juli

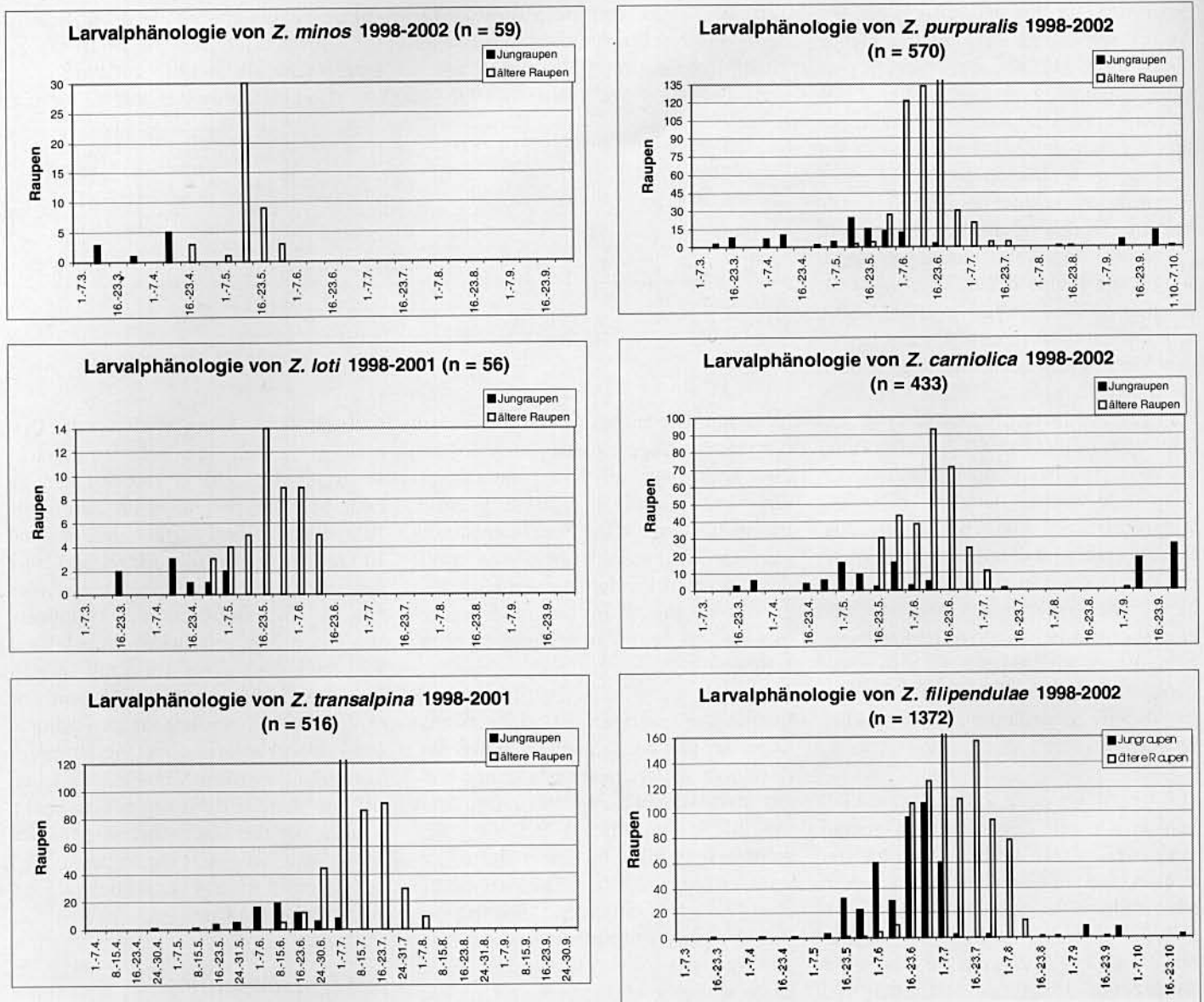


Abb. 1a–f. Freiland-Larvalphänologie der intensiver untersuchten *Zygaena*-Arten im Untersuchungsgebiet auf der östlichen Schwäbischen Alb. Bei *Z. filipendulae* ist zu beachten, dass sich das einzelne Tier in der Woche vom 24.–30.IV. noch in Diapause befand.

(Abb. 1e). Letzte Tiere wurden zusammen mit Faltern Anfang August registriert (2.VIII.00, 3.VIII.00, 2.VIII.01).

Kokons an Grashalmen, *Anthericum*-Stängeln, niedrigen Sträuchern und ähnlichem beobachtete ich sehr häufig von Ende Juni bis Ende August, mit starkem Schwerpunkt um die Monatswende Juli/August.

Z. (Z.) filipendulae

Die Phänologie von *Z. (Z.) filipendulae* war ähnlich der von *Z. (Z.) transalpina*. Meist erschienen die ersten Falter Mitte

Juli (1998, 1999, 2001). Die größten Abundanzen wurden auch hier Mitte August ohne Schwankungen zwischen den Jahren erreicht (Abb. 2f). Das absolute Flugzeitende war aber im Vergleich zu *Z. (Z.) transalpina* nach hinten verschoben, die Gesamtflugzeit ausgedehnter. So flog die Art 1998–2001 bis Ende September. Noch am 14.X.00 entdeckte ich einen frischen Falter (nicht in Abb. 2f enthalten). 2001 kam es im September allerdings zu einem starken Einbruch bei den Individuenzahlen (kalte, regnerische Witterung). Septemberfalter treten anscheinend nur in xerothermen Biotopen mit hohen Abundanzen häu-

figer auf und waren beispielsweise bei Stichproben im Jahr 2002, in dem *Z. (Z.) filipendulae* im Vergleich zu 1999 und 2000 weiter zurückgegangen war, nur mehr ganz vereinzelt anzutreffen. Im warmen Jahr 2000 waren ähnlich wie bei *Z. (Z.) transalpina* einzelne Falter schon ab Ende Juni unterwegs (28.VI., 30.VI., 1.VII., 6.VII.). Diese frühen Falterfunde stammen interessanterweise ausschließlich aus dem kühleren Norden des Kreises Heidenheim und da teils aus mesophileren Lebensräumen.

Raupen fand ich meist erst ab Mai (Abb. 1f). Das früheste Datum ist der 23.III.02 (eine knapp 4 mm lange Larve im xerothermsten Bereich). 2001 wurde die erste Raupe erst am 14.IV.01 registriert. Dabei handelte es sich um eine relativ große (6 mm lang), frisch aus der Diapause gehäutete Larve (noch glasig-gelblich), die auf Moos herumkroch. Am 24.IV.01 wurde aus Moos an der Basis eines Esparsettenhorstes eine noch in Diapause befindliche Larve geschüttelt, die knapp 6 mm lang war. Sie häutete sich am 28. April, um nach nur einem Fressstadium in der Zucht am 11. Mai wieder in Diapause zu gehen.

Die nächsten, teils frisch aus der Diapause gehäuteten Tiere wurden dann erst ab dem 10. Mai gefunden. Diese waren mit etwa vier bis knapp sechs Millimetern deutlich kleiner und besonders auch dünner, also mindestens ein Fressstadium vor den anderen beiden. Gleichzeitig waren seltener auch einzelne Raupen von ca. 8 mm Länge zu beobachten, die in der Größe mit den beiden Aprilfunden korrelierten. Kleine, grüne Raupen von etwa sechs Millimeter Länge wurden bis Mitte Juni (18.VI.00) registriert, zusammen mit Tieren von 7–12 mm Größe.

Erste Raupen waren besonders 2000 bereits bis Mitte Juni verpuppungsreif (7.VI.00, 16.VI.00: bereits im Kokon). Häufiger waren Tiere im letzten Stadium dann von den letzten Junitagen bis zur ersten Augustwoche mit großer Streuung. Einzelfunde ausgewachsener Tiere stammen noch vom 18.VIII.00, 25.VIII.00 und 19.IX.00. Kokons beobachtete ich sehr zahlreich von Ende Juni bis Ende September mit einem Maximum Mitte Juli bis Mitte August. Junglarven vor der Überwinterung wurden von Mitte September (13.IX.01: mehrere L1 und L2 von bis drei Millimeter Länge) über Ende September (26.IX.01: mehrere Ende L1, 2 mm) bis Ende Oktober (27.X.01: L1, 2 mm, aus *L. corniculatus* geschüttelt) nachgewiesen.

Z. (Z.) viciae*, *Z. (Z.) loniceræ* und *Z. (Z.) ephialtes

Diese nicht als Phänogramm dargestellten Arten wiesen eine mittelspäte Phänologie von Juli bis Mitte August auf. Besonders die teils abundante *Z. (Z.) viciae* erschien bereits in den letzten Junitagen und erreichte Mitte bis Ende Juli das Maximum. Die Larven (n = 236) letzterer Art fanden sich von Ende April (4,5–9 mm) bis Ende

Juni. Ausgewachsen waren sie besonders in der ersten Junihälfte. Von den anderen Arten liegen nur wenige Einzelfunde von Raupen im Mai (halberwachsen) und Juni (erwachsen) vor.

Zuchtergebnisse

Die Zuchtergebnisse sind aufgrund nicht exakter Freilandbedingungen nur eingeschränkt auf das Freiland übertragbar. Sie dürften aber vor allem zusammen mit der erhobenen Freilandphänologie der Raupen trotzdem Hinweise auf die realen Verhältnisse liefern.

Z. (M.) minos*, *Z. (M.) purpuralis* und *Z. (A.) carniolica

Bei *Z. (M.) minos* wurde 2001 ein Eigelege bis zur Diapause gezüchtet. Von der Ablage am 21.VI.01 schlüpften die Räupchen am 1. Juli. Nachdem sie im Abstand von je gut einer Woche zwei normale Häutungen durchführten, erreichten 20 der 24 Tiere mit der dritten Häutung vom 25.–27. Juli das Diapausestadium L4_D und wurden großteils wieder ausgesetzt. Die restlichen vier Raupen gingen ab 31. Juli in L5_D. Auch einige der im Vorjahr bis zur Diapause determinationshalber gezüchtete Tiere erreichten meist das Stadium L4_D und in einem Fall L5_D. Eine repetitive Diapause kommt hier nach einigen Beobachtungen ebenfalls vor, betrifft aber vermutlich wie bei den anderen Arten nur maximal 10–20% der Tiere. Zwei der am 13.III.02 gefundenen Raupen (höchstwahrscheinlich nach L4_D) benötigten bei Zimmerzucht nur zwei weitere Häutungen bis zur Verpuppung, ebenso eine von drei als L4_D überwinterte Tiere der Eiablage vom 21.VI.01. Die anderen beiden machten drei Häutungen (vier Fressstadien) nach der Häutung aus der Diapause durch.

Von *Z. (M.) purpuralis* wurden ebenfalls 2001 Eigelege zweier ♀ bis zur Überwinterung gezogen. Nach acht bis neun Tagen (heiße Sommerwitterung) schlüpften ca. 40 Larven am 25. und 28. Juli. Nachdem 38 Tiere im Abstand von etwa eineinhalb Wochen zwei normale Wachstumshäutungen absolvierten, gingen sie als L4_D ab dem 25. August in Diapause. Am 9. September fanden sich wieder 10 Larvenhäute im Gefäß, ohne dass es zu einer Nahrungsaufnahme gekommen wäre. Nur zwei Raupen aus einem Gelege überwinterten als L3_D. Insgesamt waren die Tiere in L4_D mit gut 3 bis 3,5 Millimetern Länge kleiner als die von *Z. (M.) minos* im gleichen

Stadium (einheitlich 4 mm). Auch hier kommt eine repetitive Diapause vor.

Bei *Z. (A.) carniolica* schlüpften die 20 Larven von einer Eiablage am 20.VIII.00 nach 16 Tagen um den 5. September. Bis 20. des Monats waren alle in L2 gehäutet und bis 26. September in L3. Von den 25 Tieren überwinterten ab 2. Oktober fünf als braune L4_D, der Rest fraß weiter. Bis Mitte November erreichten diese Tiere teils die Stadien L5_D oder L6_D und in einem Fall sogar L7_D und waren in diesem Fall nicht braun, sondern grün. Die Überwinterung verlief erfolgreich.

Einige der im April 2001 im Freiland gefundenen Larven häuteten sich in eine repetitive Diapause und waren dann ebenfalls grün. Von der Größe zum Fundzeitpunkt her zu schließen, hatten sie wie die fünf braunen Tiere in der Zucht zuerst als L4_D überwintert. Die im März 2002 gefundenen Tiere bestätigten diese Annahme.

Z. (Z.) loti

Aus Eiern vom 13. VII. 2000 schlüpften die Larven nach neun Tagen am 22. Juli. Nach drei Fressstadien erreichten die 52 Tiere ab dem 9. August das L4_D-Stadium. Nur zwei Tiere überwinterten als L5_D. Nach acht Tagen häuteten sich 15 der L4_D-Tiere erneut, verblieben dabei aber im fressinaktiven Ruhestadium.

Im Frühjahr (Winterverluste über 60%) war bei allen Raupen im Vergleich zu den anderen Arten eine stärkere Größenzunahme durch Wasseraufnahme von knapp drei Millimetern Länge auf bis 4,5 Millimeter noch im Diapausestadium sehr auffallend. Im ungeheizten Zimmer (ab 5. April) waren nach mindestens vier bis höchstens 18 Tagen alle acht Larven fressaktiv.

Im Freiland häuteten sich fünf von acht Tieren nach 28 Tagen am 3. Mai synchron zur gleichen Zeit. Die anderen drei gingen ein. Nach zwei fressaktiven Stadien ging ein Tier in repetitive Diapause, die anderen verpuppten sich Mitte bis Ende Juni, also fast einen Monat später als durchschnittlich im Freiland.

Neun am 12. März auf eingetopftes *Hippocrepis comosa* (Hufeisenklee) gegebene Larven waren bis 19. April gehäutet und verpuppten sich Ende Mai bis Mitte Juni. Sechs Larven wurden erst ab dem 10. April in einem weiteren Blumentopf gehalten. Hier waren die Tiere ebenfalls ab dem 19.

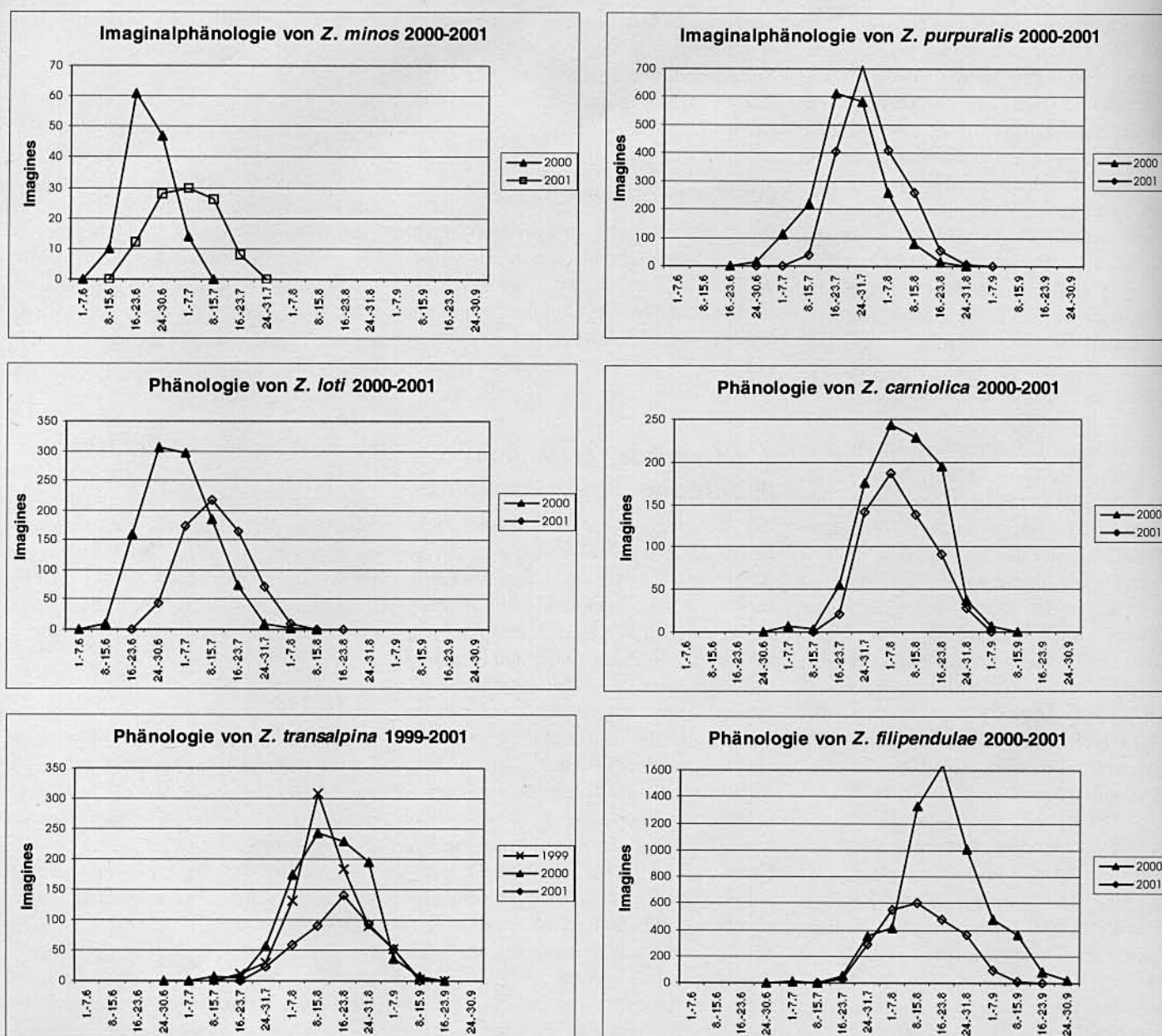


Abb. 2a–f. Imaginalphänologie der *Zygaena*-Arten im Untersuchungsgebiet. Aus Gründen der Übersichtlichkeit werden die meist nur die Jahre 2000 und 2001 angegeben. Die Phänologie war 1998 und 1999 ähnlich (vgl. Witterungsablauf). Diagramme hierzu in WAGNER (2002c).

April fressaktiv und verpuppten sich im Juni.

2002 setzte ich bereits am 1. Februar 20 als L4_D überwinterte Larven auf die besonnte Terrasse an eingetopften Hufeisenklee. Nach einigen Tagen warmer, sonniger Witterung bis über 20° Celsius häuteten sich sechs Raupen bereits bis zum

11.III., die restlichen bis zum 16.III., also wesentlich früher als die im Vorjahr erst später aus der kühleren Garage auf die Terrasse geholten Tiere.

Als L4_D überwinterte Tiere brauchten im Frühjahr drei (n = 7) bis teils vier (n = 5) Fressstadien bis zur Verpuppung, eine als L5_D überwinterte drei Stadien.

Insgesamt zeigen die Daten von *Z. (Z.) loti* bei gleicher Behandlung keine sehr große Streuung im Aktivitätsbeginn im Frühjahr. Dieser lag zudem mit Mitte März bis Mitte April (Anfang Mai) durchschnittlich deutlich früher als bei *Z. (Z.) transalpina* und *Z. (Z.) filipendulae*.

Z. (Z.) *transalpina*

Beim Hufeisenklee-Widderchen wurden Mitte August 2000 zwei ♀ zur Ablage gebracht. Die etwa 120 Larven schlüpften am 7. September und erreichten zum größeren Teil (90 Tiere) Anfang Oktober das L₄-Stadium und zum anderen zwei Wochen später das L₅-Stadium. Nur eine überwinterte als L₃.

Im Frühjahr teilte ich die Tiere wie bei *Z. (Z.) filipendulae* beschrieben auf. Im geheizten Zimmer waren alle acht Tiere (Hereinnahme 11. April) nach vier bis neun Tagen gehäutet. Nach zwei Fressstadien gingen vier Tiere wieder in eine repetitive Diapause, drei fraßen bis zur Verpuppung Ende Juni durch. Eine Raupe ging ein.

Von sieben am 5. April in ein ungeheiztes Zimmer gebrachten Larven, häuteten sich vier nach vier Tagen und drei nach 15 bis 20 Tagen. Zwischen Ende April und Ende Mai häuteten sich alle Tiere wieder in eine repetitive Diapause. Dabei hatten vier nur während eines Stadiums gefressen, zwei in zwei Stadien und eine während dreier. Letztere Raupe maß dabei über einen Zentimeter Länge und war im L₈-Stadium.

Bereits am 12.III.01 wurden 12 Raupen in einen Blumentopf auf die Terrasse überführt. Am 9. April wurden erstmals vier gehäutete neben einer ungehäuteten Larve beobachtet. Bis zum 19. April schienen alle gehäutet zu sein. Ausgewachsen waren die Tiere dann etwa Mitte Juni.

Am 10. April verbrachte ich schließlich 16 Raupen in einen weiteren Blumentopf. Bis 3. Mai waren alle beobachteten Tiere aus der Diapause gehäutet (insgesamt 5–23 Tage). Die Verpuppung fand hier Ende Juni bis Anfang Juli statt. Einige wenige Raupen legten jeweils eine weitere Diapause ein.

47 ab dem 11.IV. im Freiland gehaltenen Tiere brauchten zwischen acht und 40 Tagen zur Häutung, die von Mitte April bis 20. Mai stattfand. Auch hier gab es Unterschiede zwischen den Nachkommen der beiden ♀. In einem Fall häuteten sich die Tiere früher und weniger streuend (8–20 Tage). Insgesamt führten 15% der Tiere eine weitere Diapausehäutung durch. Bei sieben versuchsweise in einem schwarzen Filmdöschen unter Lichtausschluss gehaltenen Tieren legten allerdings alle Tiere eine weitere Diapause ein, was einen Einfluss der Tageslänge auf die repetitive Diapause wahrscheinlich macht.

Insgesamt liegt bei *Z. (Z.) transalpina* eine große Variabilität im Aktivitätsbeginn im Frühjahr vor, die aber zeitlich nach hinten etwas weniger ausgedehnt war als bei *Z. (Z.) filipendulae*. So streute der Entwicklungsbeginn der Tiere in der Zucht im Frühjahr stark, sie wurden aber durchschnittlich früher aktiv mit Maximum Ende April und Anfang Mai.

Z. (Z.) *filipendulae*

Bei *Z. (Z.) filipendulae* wurden 2000 Zuchten mit Eiablagen mehrerer ♀ vom 3. (Gruppe 1) und 25. August (Gruppe 2) sowie 19. September (Gruppe 3) begonnen, die bis zur Diapause in Schnappdeckelgläsern durchgeführt wurden. Dabei hielt ich die ersten beiden Gruppen im unbeheizten Zimmer an einer Fensterbank und letztere im Freiland an einer regengeschützten Stelle. Die Eidauer betrug bei der ersten Gruppe 10–11 Tage, bei der zweiten 16 Tage und bei der dritten bei bereits kühleren Herbsttemperaturen 26 bis 35 Tage.

Die Larven der Gruppe 1 erreichten nach drei bis vier Wochen meist das Diapausestadium L₄ (wenige L₃/L₅) und diejenigen der Gruppe 2 dasselbe Stadium (95 von 110 Raupen, einige wenige auch L₃).

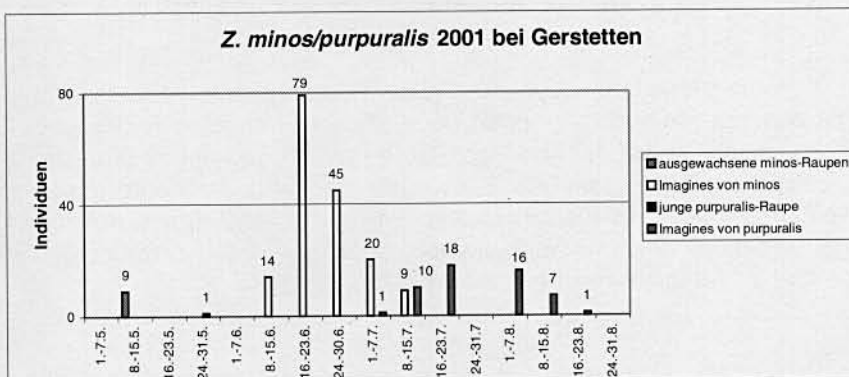
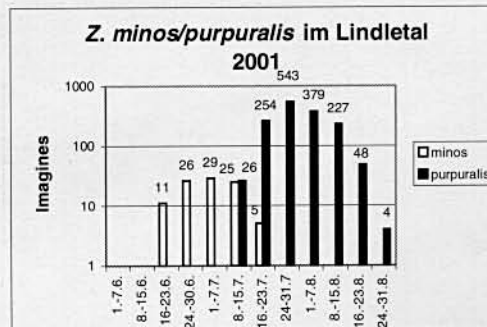
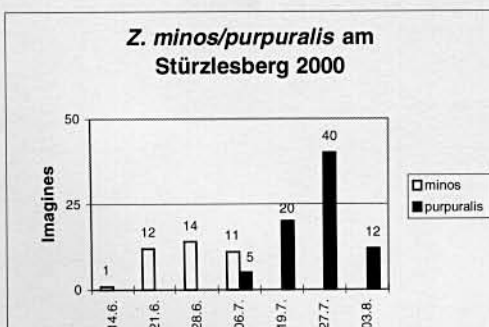


Abb. 3a–c. Vergleich der Phänologie von *Z. minos* und *Z. purpuralis* bei Gerstetten (Steinenfeld; a), an einem Einzelfundort im Lindetal (b) und mehreren benachbarten Standorten (c). Bei b und c ist jeweils das genaue Begehungsdatum angegeben.



oder L5_p) ab dem 29. September und besonders in der ersten Oktoberhälfte, einigte wenige erst Ende Oktober.

Die im Freiland gehaltenen Tiere der Gruppe 3, die erst vom 16. bis 25. Oktober aus dem Ei schlüpften, entwickelten sich sehr langsam. Ohne dass sie sich zuvor bereits gehäutet hätten, führten etwa 30 Tiere um den 23. November die Diapausehäutung zu L2_p durch.

Am 5. und 12. April 2001 wurden noch in Diapause befindliche L4_p-Larven (aus Gruppe 1 und 2) zum einen in ein geheiztes Zimmer, zum anderen in ein ungeheiztes Zimmer und schließlich noch zum Teil an eine halbschattige Stelle im Freien verbracht. Am 10. April setzte ich weitere Larven in Diapause auf eine besonnte Terrasse in Gazetöpfe. Im geheizten Zimmer vergingen zwischen 10 und 25 Tage bis zum Abstreifen der Diapausehaut, im ungeheizten im Fall der Nachkommen eines ♀ drei bis sieben Tage und bei denen eines anderen Tieres 10 bis 23. Im Freiland waren in einem Fall (5 Larven vom 5.IV.) nach fünf bis 20 Tagen alle Tiere gehäutet, in zwei anderen (insgesamt 28 Tiere vom 12.IV.) erst nach 21 bis 43 mit leichtem Maximum der Häutungen bei 30 Tagen. Diese Larven beendeten die fressinaktive Überwinterungsphase erst um Mitte Mai. In den Blumentöpfen auf der Terrasse war die erste von 30 Larven (Gruppe vom 10. April) nach 10 Tagen gehäutet, der Großteil aber erst nach 30 und die letzten beiden nach 45 Tagen.

Der Anteil der Tiere, die eine repetitive Diapause eingingen, lag bei etwa 10 bis 20%. Hier gab es ebenfalls Unterschiede zwischen den einzelnen Gelegen. Diese Raupen hatten zuvor ein bis maximal zwei fressaktive Stadien hinter sich. Auch eine dritte Diapause scheint vorzukommen.

2001 wurde weiterhin eine Zucht (Fensterbank) mit nicht aus dem Untersuchungsgebiet stammendem Material aus einem Moorkomplex bei Füssen durchgeführt (Flugzeit hier Juni bis Mitte August). Nach der Ablage vom 8./9.VII.01 schlüpften 26 Larven bereits am 16. Juli (warme Temperaturen aufgrund hochsommerlicher Witterung). Ein Tier ging bereits ab dem 23. Juli als L2_p in Diapause, die Mehrzahl ab dem 29. Juli als L3_p. Nur sechs Tiere fraßen ein Stadium weiter und häuteten sich bis 6. August in L4_p. Interessanterweise waren am 20. August sieben Tiere gehäutet, sechs davon aber weiter in Diapau-

se. Nur ein Tier nahm Nahrung auf. Bis Mitte September häuteten sich weitere 14 Tiere, von denen acht (ursprünglich L3_p) zu fressen begannen. Am 23. September befanden sich wieder alle Tiere in Diapause. Somit bedeutet eine Diapausehäutung nicht unbedingt eine nachfolgende Überwinterung. Weiterhin können mehrere Diapausehäutungen durchgeführt werden, ohne dass es zur Nahrungsaufnahme dazwischen kommt. Dies deutet auf eine noch geringe Stabilität der hormonalen Kontrolle des Dormanzregimes bei dieser Art hin.

Ergänzend wurden im Frühjahr 2002 20 als L4_p überwinterte Tiere aus dem Untersuchungsgebiet (Eier vom Juli 2001) bereits ab dem 1.II. auf der Terrasse gehalten. Bis zum 1.IV. waren erst zwei Tiere fressaktiv. Der große Rest häutete sich Mitte April bis Anfang (einige erst Mitte) Mai.

Zusammenfassend lässt sich festhalten, dass bei *Z. (Z.) filipendulae* eine große Variabilität im Überwinterungsverhalten bestand. Die Tiere gingen in verschiedenen Stadien (Abb. 11) ab der ersten Häutung in Diapause, wobei die Entwicklungszeit im Herbst (Eiablagen im September) sehr lange bis Ende November dauerte und die Diapause sich zu jüngeren Stadien verschob. Aus früh im Juli abgelegten Eiern schlüpfende Larven waren dagegen bereits ab August in Diapause. Im Frühjahr war eine große Streuung innerhalb der Tiere

eines Geleges und zwischen den Nachkommen verschiedener ♀ festzustellen, was die Beendigung der Diapause betrifft. Insgesamt lag der Aktivitätsbeginn in der Zucht eher spät zwischen Mitte April und Ende Mai.

Insgesamt ist auffällig, dass Nachkommen von früh fliegenden Arten in späteren Stadien in die erste Diapause gingen als solche spät fliegender. Besonders bei *Z. (Z.) filipendulae* manifestierten sich diese Unterschiede auch innerhalb einer Art.

Räumliche Einnischung: Biotopfaktoren

Bei *Z. (M.) minos* und *Z. (A.) carniolica* wich die Exposition signifikant vom Durchschnitt aller Teilflächen dergestalt ab, dass fast ausschließlich Süd- und Südwestlagen von starken Populationen besiedelt waren (Tabelle 2). Beide Arten zeigten auch eine geringe Spannweite. So waren überhaupt keine individuenreichen Populationen in ebener oder nordwestexponierter Lage zu beobachten. Bei *Z. (M.) purpuralis* und *Z. (Z.) filipendulae* lag zumindest im Vergleich mit gar nicht oder schwach besiedelten Teilflächen eine Signifikanz in der gleichen Richtung vor. Das heißt, dass abundante Populationen dieser auf fast allen Flächen nachgewiesenen Arten trotz insgesamt sehr großer Spannweite bevorzugt in südlicher Exposition zu finden waren.

Tabelle 2. Vermutliche Limitierung von Verbreitung und Abundanz der Widerchenarten im Untersuchungsgebiet (XX = starker Einfluss; X = schwächerer Einfluss, mehr nur auf die Abundanz) aufgrund der Ergebnisse (Korrelationen, u-Test) der Gebietsanalyse. Ein vorgestelltes Minus bedeutet einen negativen Zusammenhang, Klammern einen vermutlichen Artefakt aufgrund zufälliger Verteilung der Untersuchungsgebiete. Hier wurden *Z. lonicerae*, *Z. viciae* und *Z. ephialtes* mit berücksichtigt.

Faktor	<i>purpur-</i> <i>alis</i>	<i>minos</i>	<i>carni-</i> <i>olica</i>	<i>loti</i>	<i>viciae</i>	<i>ephial-</i> <i>tes</i>	<i>trans-</i> <i>alpina</i>	<i>filipen-</i> <i>dulae</i>	<i>loni-</i> <i>cerae</i>
Exposition	x	xx	xx	x		x	x	x	
Hangneigung		x	xx				x		
Deckungsgrad	-x		-xx		-x				
Waldnähe	(x)	(x)	(-x)		(x)				xx
Verfilzungs-									
grad	-x		-x	x	xx				xx
Trockenheit			xx		-xx	x	x	x	-x
Moosbe-									
deckung	x	x		x				x	

Der Gesteins- und Felsanteil spielt besonders bei *Z. (A.) carniolica* eine Rolle. Die Art wurde nach dem Korrelationskoeffizienten und den Unterschieden der stark besiedelten Teilflächen zu den schwach oder nicht besiedelten oft an steinig-felsigen Hängen individuenreich angetroffen. Bei *Z. (Z.) filipendulae* ist nur eine leichte Tendenz zu steinig-feligem Gelände zu erkennen, das heißt hier wurden etwas häufiger individuenreiche Vorkommen beobachtet als an steinarmen Stellen.

In signifikant lückiger bewachsenen Habitaten waren starke Populationen von *Z. (A.) carniolica* häufiger. *Z. (Z.) filipendulae* und *Z. (M.) purpuralis* zeigten dieselbe Tendenz, wenn auch deutlich schwächer.

Steile Hänge besiedelten *Z. (A.) carniolica* und teils auch *Z. (M.) purpuralis* signifikant häufiger in großer Zahl. Während erstere überhaupt nicht individuenreich an ebenen Stellen vorkam, fanden sich bei *Z. (M.) purpuralis* doch einige Beispiele einer größeren Populationsdichte in kaum geneigten Biotopen. *Z. (Z.) filipendulae* war an weniger steilen Stellen seltener in großer Abundanz anzutreffen als in hängigem Gelände. Hier liegen aber noch mehr Beispiele für individuenreiche Populationen auf ebenen Flächen vor als bei *Z. (M.) purpuralis*. Bei *Z. (M.) minos* ist ebenfalls eine tendenzielle Bevorzugung stärker geneigter Hänge zu erkennen. An ebenen Stellen wurden überhaupt keine individuenreichen Bestände registriert. Das gleiche gilt für *Z. (Z.) transalpina*.

Größere Bestände von *Z. (M.) purpuralis* kamen häufiger in Waldnähe vor. Es finden sich aber Beispiele starker Populationen in Waldferne. Tendenziell walddah war die Verteilung *Z. (Z.) loti* und *Z. (M.) minos*. Auch hier ist die Spannweite recht groß, so dass sich individuenreichere Populationen ebenfalls walddah fanden. Die Waldnähe schien nur deswegen bevorzugt zu werden, da hier im Untersuchungsgebiet andere wichtige Faktoren der Habitat-ausstattung mit größerer Wahrscheinlichkeit erfüllt waren als an walddahen Standorten.

Signifikant gehölzarm zeigten sich die Vorkommen von *Z. (A.) carniolica* im Untersuchungsgebiet. Tendenziell gehölzreich waren dagegen die Fundorte von starken Populationen von *Z. (Z.) loti*. Hier wurden ebenfalls Ausnahmen beobachtet.

Bei der Beweidungsintensität weisen *Z. (Z.) transalpina* und *Z. (Z.) loti* eine tendenziell intensivere Besiedelung von schwächer beweideten Habitaten im Untersuchungsgebiet auf.

Z. (Z.) loti war gleichzeitig auch tendenziell zu weniger mageren Vegetationsbeständen hin orientiert. Signifikant magerere Bestände als der bereits im eher mageren Bereich liegende Mittelwert aller Flächen wurden von keiner Art besiedelt (tendenziell aber von *Z. (A.) carniolica*).

Signifikant trockener als im Schnitt waren die Habitate starker Populationen von *Z. (A.) carniolica*. Umgekehrt wurden mesophile Lebensräume gemieden. Eine wesentlich schwächere Tendenz in der selben Richtung zeigten *Z. (Z.) ephialtes* und *Z. (M.) purpuralis*. Bei *Z. (M.) minos* weist zumindest der Korrelationskoeffizient in diese Richtung. *Z. (Z.) filipendulae* bildete im Untersuchungsgebiet bei insgesamt allerdings sehr großen Spannweite häufiger in trockenen Habitaten individuenreiche Populationen aus als in mesophileren.

Viele Widderchenhabitate zeichneten sich durch eine gut entwickelte Moosschicht aus. Besonders für Arten mit signifikanter Besiedelung moosreicher Bereiche wie *Z. (M.) minos* oder noch immerhin tendenzieller wie *Z. (Z.) loti* oder *Z. (M.) purpuralis*, aber auch für viele starke Populationen von *Z. (Z.) filipendulae* und *Z. (A.) carniolica*, war eine umfangreiche Moosbedeckung (vor allem *Hypnum lacunosum*, *Abietinella abietina*, *Rhytidium rugosum*) zwischen offenen Bodenanteilen typisch. Auch Biotope mit schwach ausgebildeter Moosschicht besiedelten fast nur *Z. (Z.) ephialtes* und *Z. (Z.) transalpina*, die weitgehend als einzige Arten Rohböden mit den Fabaceen-Pionierarten *Coronilla varia* (Fabaceae) oder *H. comosa* nutzten.

Insgesamt ist der Zusammenhang individuenreicher Vorkommen von *Z. (A.) carniolica* mit der Exposition, dem Deckungsgrad, der Trockenheit und der Hängigkeit der Magerrasen besonders ausgeprägt. Bei *Z. (M.) minos* scheint der wichtigste Faktor die Südexposition zu sein, die die Gesamtverbreitung limitierte. Daneben waren gute Vorkommen eher an steileren Hängen und bei höherem Moosreichtum zu erwarten. *Z. (M.) purpuralis* war hingegen in der Verbreitung weit weniger stark von der Exposition beeinflusst, wenn auch eine Bevorzugung südlicher Exposition von individuenreichen Populationen zu beobach-

ten war. Auch hier wurden steile, dazu eher lückige Hänge bei allerdings größerer Spannweite oft individuenreicher besiedelt. *Z. (Z.) ephialtes* fand sich durchschnittlich häufiger in trockenen und weniger beweideten Teilflächen. Für *Z. (Z.) loti* schien eine geringere Beweidung und Magerkeit (beginnende Verfilzung) zumindest für individuenreiche Vorkommen von Bedeutung zu sein. Ansonsten war noch eine leichte Orientierung zu gehölz- und moosreicheren Habitaten zu beobachten. Starke *Z. (Z.) viciae*-Vorkommen waren im Untersuchungsgebiet negativ mit den Faktoren „lückig“ und besonders „beweidet“ korreliert. Dafür lagen sie oft in Waldnähe, was auch für *Z. (Z.) loniceriae* zutrifft. *Z. (Z.) transalpina* lag bei keinem Faktor signifikant außerhalb des Durchschnitts. Es war nur eine Tendenz zu (sommer-)troffenen Habitaten in ausschließlich hängiger, süd- bis westexponierter, aber nicht unbedingt sehr steiler Lage zu erkennen. Noch indifferenter gegenüber den erhobenen Faktoren verhielt sich *Z. (Z.) filipendulae*.

Diskussion

Notwendige Entwicklungszeit der Arten

Phänologie und Habitatsprüche müssen jeweils im Zusammenhang mit den potenziellen Möglichkeiten der Arten, besonders ihrer notwendigen Entwicklungsdauer, gesehen werden. Nach den Ergebnissen von Zuchtversuchen und Freiland-Phänologie insbesondere der Larven können die im Untersuchungsgebiet vorkommenden Widderchen eingeteilt werden in Arten, die weitgehend die ganze Vegetationsperiode zur Entwicklung ihrer einzigen Faltergeneration benötigen und solche, die zeitliche, inaktiv zugebrachte Reserven aufweisen.

Zu ersterer Gruppe gehört besonders *Z. (A.) carniolica*. Die Raupen beenden bereits Ende März bis Mitte April die Diapause, wenn zeitweilig noch Schnee fallen kann. Die aus der hieraus entstandenen Faltergeneration resultierenden Jungraupen erreichen im Herbst die Diapause von September bis Anfang oder Mitte Oktober (Tabelle 3). Wegen des relativ großen Wärmeanspruchs der Art, der aus der relativ südlichen Gesamtverbreitung mit Ausschluss der höheren Gebirge (Alpen) abgeleitet werden darf, ist im Gebiet eine frühere oder noch spätere Aktivität im langjährigen Mittel nicht möglich. Die Flugzeit des

Falters ist vergleichsweise kompakt.

Zur zweiten Gruppe gehören Arten wie *Z. (M.) minos*, *Z. (Z.) loti* und *Z. (Z.) filipendulae*, die aber eine jeweils unterschiedliche Strategie verfolgen. Bei *Z. (M.) minos* ist der Entwicklungszyklus jahreszeitlich soweit nach vorn verlagert wie irgend möglich. Die Raupen beenden die Diapause bereits bis Mitte März, fressen selbst in sonnigen Phasen zwischen Schneeschauern (Anfang IV.01), wachsen bei teils nur drei Fressstadien nach der Überwinterung rasch heran und sind nur während zwei bis drei Wochen im Mai ausgewachsen zu finden. Die Angabe der Anzahl der Fressstadien beruht allerdings auf Zuchtbeobachtungen und müsste im Freiland noch genauer untersucht werden. Die Nachkommen der von Juni bis Mitte Juli fliegenden Falter erreichen bereits im Juli bis Anfang August die Diapause, verbringen also im Spätsommer und Herbst mindestens acht bis zehn Wochen der Vegetationszeit inaktiv. Noch zeitiger im Jahr ist eine Aktivität nicht möglich, schon allein deshalb nicht, da die Futterpflanze nicht vor März auszutreiben beginnt.

Ähnlich verhält es sich mit *Z. (Z.) loti*. Auch hier wird teils bereits im März die Diapause beendet. Die Nachkommen der folgenden Faltergeneration sind dann ab Mitte August bis Anfang September in Diapause und verbringen so sechs bis acht

Tabelle 3. Ungefährer Aktivitätsbeginn der Widderchenraupen im Untersuchungsgebiet im Frühjahr (durchschnittliche Witterungsverhältnisse) nach Monaten (A, M, E: Anfang, Mitte, Ende) sowie Beginn der Diapause im Sommer/Herbst nach Zuchtergebnissen und Freilandfunden. In Klammern stehende Angaben sind nur Schätzungen ohne ausreichende Datengrundlage.

	<i>purpur- alis</i>	<i>minos</i>	<i>carni- olica</i>	<i>loti</i>	<i>viciae</i>	<i>ephial- tes</i>	<i>trans- alpina</i>	<i>filipen- dulae</i>	<i>loni- cerae</i>
Aktivitäts- beginn	A III – A IV	III	E III – M IV	M III – M IV	(E III – M IV)	(IV)	IV – E V	E III – A VI	(IV)
Maximum	M – E III	M III	A IV	(E III)	–	–	M IV – A V	E IV – V	–
Diapause- beginn	M VIII – A X	M VII – M VIII	IX – X	E VII – M IX	(M VIII – IX)	(IX)	IX – X	A VIII – XI	(IX)
Maximum	A – M IX	(A VIII)	(E IX – A X)	M – E III	–	–	(E IX – A X)	IX – X	–

Wochen der Vegetationszeit bis Ende Oktober inaktiv. Bei dieser Art liegt aber eine größere Streuung im Aktivitätsbeginn vor, welche unter anderem die größere mikroklimatische Spannweite der besiedelten Habitate widerspiegeln dürfte.

Den umgekehrten Weg beschreitet *Z. (Z.) filipendulae*, nämlich eine teilweise Aktivitätsverlagerung zeitlich nach hinten. Hier sind im Gebiet nur wenige Raupen, anscheinend besonders repetitive Überwinterer, schon vor Mitte April fressaktiv. Die allermeisten Tiere beenden die Diapause recht variabel erst Ende April und im Mai. Damit verbringen sie mindestens vier bis

acht Wochen der Vegetationszeit inaktiv in Diapause. Erwachsene Raupen streuen demzufolge sehr stark und sind im Gebiet über zehn Wochen lang nachzuweisen. Hier spielt auch die Überwinterung in verschiedenen, oft auch jüngeren (L2_D–L3_D) Larvalstadien sowie der Anteil an repetitiven Überwinterern eine Rolle, was aber bei anderen Arten teils ebenfalls zu erwarten ist. Die Nachkommen früh fliegender Tiere im Juli sind ab August in Diapause und verbringen so ebenfalls einige Wochen der Vegetationszeit inaktiv. Die Nachkommen der spät im September fliegenden Falter benötigen dann bis mindestens Ende Oktober (Freilandfunde), teils sicher bis weit

Abb. 4–11. Larvenzeichnungen ausgewählter *Zygaena*-Arten. 4: Typisch gezeichnete Raupe von *Z. (A.) carniolica* (SCOPULI, 1763) im letzten Stadium. Erkennbar sind schwarze Flecke in Dreiecksform. Eselsburger Tal (Herbrechtingen), 13.vi.1999; 5: Larve von *Z. (A.) carniolica* (SCOPULI, 1763) im letzten Stadium mit reduzierter schwarzer Zeichnung. Die Dreiecksflecken sind nur mehr schwächer und vereinzelt zu erkennen. Wartberg (Herbrechtingen), 17.vi.2000; 6: Larve von *Z. (A.) carniolica* (SCOPULI, 1763) im letzten Stadium mit stark reduzierter schwarzer Zeichnung. Anstelle der Dreiecksflecke sind nur mehr Doppelpunkte zu erkennen, so daß das Tier sehr ähnlich aussieht wie die Raupe von *Z. (Z.) loti* (7). Wartberg (Herbrechtingen), 15.vi.2001; 7: Typisch gefärbte, ausgewachsene Raupe von *Z. (Z.) loti* ([DENIS & SCHIFFERMÜLLER], 1775). Von schwach gezeichneten Larven von *Z. (A.) carniolica* (6) sind die Tiere ohne Übung nicht leicht zu trennen. Das beste Merkmal ist die Lage der Doppelpunkte. Während diese bei *Z. (Z.) loti* dicht nebeneinander in zwei verschiedenen Segmenten liegen, befinden sich die etwas weiter getrennten, die Doppelpunkte bildenden Flecke bei *Z. (A.) carniolica* im selben Segment. Bei letzterer ist der hintere Punkt eines Segments nach vorne in die Mitte des Rings gerückt. Wartberg (Herbrechtingen), 16.v.2001; 8: Phänologievergleich von *Z. (M.) minos* [DENIS & SCHIFFERMÜLLER], 1775) und *Z. (M.) purpuralis* (BRÜNNICH, 1762). Am 8.iv.2001 wurden am Ramenstein (Nattheim) zwei *Z. minos*-Larven von acht Millimeter Länge gefunden (rechtes Tier), während von acht Raupen von *Z. purpuralis* sieben nur vier bis fünf Millimeter und eine 5,5 (linkes Tier) lang waren. Besonders vor einer Häutung ist ein Teil der sonst in diesem Stadium mehr schwarzgrauen *Z. purpuralis*-Larven weißlich-gelb aufgehellte, aber dabei stets gelber als *Z. (M.) minos*; 9: Phänologievergleich von *Z. minos* und *Z. purpuralis*. Am 10.v.2001 waren von sechs gefundenen *Z. (M.) minos*-Raupen am Ramenstein bereits fünf im letzten Stadium mit gut 15–16 Millimetern (linkes Tier) und eine bei der letzten Häutung. Von drei am selben Tag gefundenen, schwefelgelben *Z. (M.) purpuralis* maßen zwei Tiere sieben Millimeter und eines neun (rechtes Tier); 10: Kopula von *Z. (M.) minos*. Steinfeld (Gerstetten), 20.vi.01; 11: Diapause-Larven (erste Überwinterung) von *Z. (Z.) filipendulae* in drei verschiedenen Stadien: L3_D, L4_D, L5_D (von rechts). Zucht, xi.2001.



in den November (Zuchtergebnis), um die Diapause bei den kalten Herbsttemperaturen (im UG oft Nebeltage im X. und XI.) noch zu erreichen. In manchen Jahren mit frühem Wintereinbruch dürfte zumindest ein Teil eingehen. Die Zeit zum Erreichen der Diapause stellt somit nach hinten die zeitliche Begrenzung der möglichen Widerchenflugzeit dar. Einzelne erwachsene Raupen im September und Kokons sowie Falter im Oktober sind neben einer möglichen erst spät im Juli erfolgenden Diapausetermination am ehesten dadurch zu erklären, dass einzelne bereits seit Mai in repetitiver Diapause befindliche Raupen diese im Lauf des Sommers auch ohne Überwinterung beenden, wie in der Zucht festgestellt. Dies ist in Südeuropa bei manchen Arten in der Literatur (z.B. NAUMANN *et al.* 1999) als „fakultative Sommerdiapause“ bekannt. Die Möglichkeit einer auch nur partiellen zweiten Generation im Untersuchungsgebiet möchte ich nach meiner Erfahrung ausschließen. Auf der Alb wie wohl im allergrößten Teil Mitteleuropas ist *Z. (Z.) filipendulae* stets monovoltin mit obligatorischer erster Diapause.

Eine Übergangsgruppe bilden *Z. (Z.) transalpina hippocrepidis* und *Z. (M.) purpuralis*. Bei *Z. (M.) purpuralis* beginnen die Raupen bereits im März bis Anfang April zu fressen, was aber im Durchschnitt ein bis drei Wochen später als bei *Z. (M.) minos* sein dürfte. Die meisten Nachkommen der resultierenden Falter erreichen die Diapause wiederum von Ende August bis Anfang Oktober und verbringen somit noch gut vier bis sechs Wochen bis zum Winter inaktiv. Von *Z. (M.) minos* unterscheidet sich die Art besonders in der langsameren Entwicklung, die sich auch in einer geringeren Überwinterungsgröße und vermutlich oft einer zusätzlichen Häutung im Frühjahr äußert. Deshalb hat die Frühjahrswitterung auch einen etwas geringeren Einfluss auf den Flugzeitbeginn als bei *Z. (M.) minos*. In diesem Zusammenhang wäre eventuell in höheren Lagen der Mittleren Alb etwa im Raum Münsingen eine stärkere Überschneidung der Phänologien der beiden Arten zu erwarten. Diese langsamere Entwicklung von *Z. (M.) purpuralis* dürfte neben potenziellen physiologischen Gründen daran liegen, dass Thymian allgemein weniger Nährstoffe enthält als die Kleine Bibernelle. Besonders ersichtlich ist das im Frühjahr, wenn *Z. (M.) minos* bereits ab März frisch austreibende Blätter zur Verfügung stehen, während *Z. (M.) purpuralis* zu dieser Zeit bis Mitte

April fast nur die alten, überwinterten Thymianblätter fressen kann. Die Bibernelle zieht nämlich im Herbst als Hemikryptophyt meist vollständig ein, wohingegen der Thymian als Chamaephyt grün überwintert, dafür aber erst spät frische Blätter bildet.

Bei *Z. (Z.) transalpina* dauert die Aktivitätsphase von April oder Anfang Mai mit der Häutung der meisten Raupen aus der Diapause bis vermutlich in den Oktober oder Anfang November. Bei dieser Art ist wie bei *Z. (Z.) filipendulae* eine größere Streuung erkennbar. So fanden sich erwachsene Raupen während etwa acht Wochen. Auch die Gesamtflugzeit war mit über zehn Wochen ausgedehnter, so dass ein einzelnes Tier schon nicht mehr die ganze Vegetationsperiode benötigt. Es werden also entweder im Herbst oder im Frühjahr einige, aber weniger als bei *Z. (Z.) filipendulae*, Wochen der Vegetationszeit inaktiv verbracht. Die Aktivität ist insgesamt wie bei *Z. (Z.) filipendulae* zumindest bei vielen Raupen nach hinten verlegt.

Vermutlich gehört im Untersuchungsgebiet von den weniger untersuchten Arten zumindest *Z. (Z.) viciae* zu den Arten, die ähnlich *Z. (M.) minos* und *Z. (Z.) loti* nicht die ganze Vegetationsperiode benötigen, aber relativ synchron und eher zeitig im Jahr (Ende März–Mitte April) mit der Aktivität beginnen. Auch die auf den untersuchten Flächen nicht vorkommende *Zygaena (Zygaena) osterodensis* (REISS, 1921) ist hier einzuordnen. Die Raupen dieser Art sind nämlich beispielsweise im Steigerwald (Nordbayern) ab Anfang Mai erwachsen (eigene Beobachtungen), müssen also ab März aktiv sein. Die Diapause dürfte nach der Flugzeit von Juni bis Mitte Juli bereits im August erreicht werden. *Z. (Z.) ephialtes* und die auf der Alb, aber nicht im Untersuchungsgebiet, vorkommende *Zygaena (Agrumenia) fausta* (LINNAEUS, 1767) könnten dagegen eher ähnlich *Z. (A.) carniolica* bei uns einen Großteil der Vegetationszeit für ihre Entwicklung benötigen.

Phänologische Folgen der unterschiedlichen Entwicklungszeit

Von dieser Grundlage ausgehend, können Arten, die im Untersuchungsgebiet nicht die ganze Vegetationsperiode benötigen, ihre Flugzeit je nach den genetischen Möglichkeiten (Variabilität) frei vom Zwang

der Entwicklungszeit wählen. Das heißt, die Phänologie könnte anderen Selektionsfaktoren folgen, beispielsweise dem Angebot an Nektarressourcen (WAGNER, im Druck).

Bei *Z. (M.) minos* scheint eine Flugzeit vor der stets syntopen und meist individuenreicheren *Z. (M.) purpuralis* vorteilhaft zu sein. Es konnte bei einem Kreuzungsversuch zwar keine Kopula zwischen den Arten direkt beobachtet werden. Eine solche ist aber nicht unwahrscheinlich, da zwei ♀ in kurzer Zeit größere Eimengen ablegten, während nicht verpaarte Tiere nur zögernd wenige Eier über einen größeren Zeitraum legen. Selbst wenn es nicht zur Paarung kommen sollte, dürfte durch die identische Zeichnungsanlage und weitere Faktoren bei exakt simultaner Flugzeit zumindest eine den Fortpflanzungserfolg gefährdende „prägame Verwirrung“ gestiftet werden. Widerchen orientieren sich beim Partnerfindungsverhalten nämlich auch optisch (HEINE & NAUMANN 1993, für *Zygaena (Zygaena) trifolii* (ESPER, 1783) nachgewiesen).

Bei *Z. (Z.) loti* dürften andere, bislang nur teils verstandene Gründe für die frühe Flugzeit vorliegen. Zum einen nutzt sie dadurch heute im Untersuchungsgebiet eine vergleichsweise widerchen- und somit konkurrenzarme Zeit. Zum anderen liegt in den oft präferierten Säumen die Blütezeit mit *Knautia arvensis* (Dipsacaceae) und *Origanum vulgare* (Lamiaceae) etwas früher als in den mageren Bereichen mit *Scabiosa columbaria* (Dipsacaceae). Anscheinend hat die Art im Untersuchungsgebiet die genetische Variabilität in Bezug auf die Diapause teilweise eingebüßt. Es liegen von hier nur wenige späte Funde frischer Falter Mitte August vor. Diese sind mit einiger Wahrscheinlichkeit auf erst spät im Mai die Diapause beendende Raupen zurückzuführen. Die teils lange und verschiedene Flugzeit mit gelegentlich zwei Maxima in anderen Teilen Mitteleuropas (AISTLEITNER 1999, HOFMANN 1994, SBN 1997) dürfte dagegen durch teils erst spät die Diapause beendende Larven bedingt sein, ermöglicht durch kürzere Entwicklungszeit als der Vegetationsperiode. Möglicherweise spielen auch vorzeitig sich aus repetitiver Diapause weiterentwickelnde Larven eine Rolle.

Z. (M.) purpuralis verhält sich im Untersuchungsgebiet ähnlich wie *Z. (M.) minos*, wenn auch abgeschwächt durch die längere

Entwicklungszeit. In anderen, wärmeren Gebieten wie am Kaiserstuhl dürften die Raupen im Freiland bereits Ende Februar wieder aktiv werden. Hier sind sie Ende April und Anfang Mai erwachsen (HOFMANN 1994), also sechs Wochen vor denen im Untersuchungsgebiet. Möglicherweise liegen dort zudem andere, ältere Überwinterungsstadien vor, was aber vor Ort untersucht werden muss. Auf der Ostalb sind die beiden Arten jedenfalls phänologisch deutlich getrennt. Ähnliches wird auch von manchen anderen Gegenden mit sympatrischen Vorkommen berichtet, so bei AISTLEITNER (1998) für Vorarlberg oder NAUMANN *et al.* (1983) für Ostdeutschland und westliche Teile der Schwäbischen Alb. Nach HOFMANN (1994) scheint dies aber für manche Teile Baden-Württembergs so nicht zu gelten (Kaiserstuhl, Neckar-Tauberland). Es sind aber auch Gegenden in SE-Europa bekannt (Wiener Becken, Griechenland), wo die Verhältnisse umgekehrt liegen und *Z. (M.) purpuralis* die frühere Art ist (NAUMANN *et al.* 1983). Interessant wären hier jeweils Untersuchungen zur Freiland-Larvalphänologie, dem Ressourcenangebot und dem Abundanzverhältnis der Imagines, um die jeweiligen Anpassungen (Koexistenzstrategien?) zu erklären.

Z. (Z.) filipendulae wiederum wird wohl besonders durch den größeren Blütenreichtum an den bevorzugten, *Lotus*-reichen, mageren Flächen im August (siehe Folgeartikel in dieser Zeitschrift) zu einer Verlagerung der Flugzeit nach hinten durch späteren Aktivitätsbeginn im Frühjahr veranlasst. Die starke, genetisch bedingte Variabilität im Aktivitätsbeginn, verbunden mit anscheinend früher aktiven repetitiven Überwinterern, führt zu einer ausgedehnten Flugzeit bis an die maximale Grenze Ende September/Anfang Oktober, die für eine Auslese durch Ausmerzungen der wegen des Wintereinbruchs Ende Oktober oder im November die Diapause nicht mehr erreichenden Larven maßgeblich sein dürfte. Diese Variabilität ist wohl gleichfalls für die unterschiedliche, teils deutlich frühere Flugzeit in anderen Teilen Mitteleuropas hauptverantwortlich (AISTLEITNER 1999, HOFMANN 1994, SBN 1997). Ausgehend von anderen Blühphänologien oder weiteren Selektionsfaktoren und einer teils noch längeren Vegetationsperiode (Oberrhein) kann der Entwicklungszyklus prinzipiell anders oder noch variabler sein als im Untersuchungsgebiet. Als Erklärung für die Zweigipfligkeit der Flugzeit in warmen Gebieten wie dem

Oberrhein ist die Möglichkeit in Betracht zu ziehen, dass früh aktiv werdende Larven (auch repetitive Überwinterer) hier noch deutlich zeitiger als im Untersuchungsgebiet fliegende Falter ergeben können, während spät erwachende von der in solchen Warmgebieten früher beginnenden Vegetationsperiode nicht profitieren können. Es liegt hier somit unter Umständen ein durch die lange Vegetationsperiode und ausgedehntere Blütezeiten ermöglichter Entzerrungseffekt vor, wie er sich im Untersuchungsgebiet zwischen frühen und späten Arten in Jahren mit besonders warmem Frühjahr zeigte.

Würde der Großteil der Raupen im Untersuchungsgebiet nämlich wie die von *Z. (A.) carniolica* an der gleichen Nahrungspflanze bereits im März oder Anfang April aktiv, läge bei der schnelleren Entwicklungszeit von *Z. (Z.) filipendulae* deren Flugzeit um etwa fünf Wochen früher um Mitte Juni bis Juli, also zu einer Zeit, die für manche Populationen Mitteleuropas üblich ist. In einer solchen Feuchtgebiets-Population (Südbayern: Ludenhausen/Ammersee, 700 m NN) wurden nach eigenen Beobachtungen 2002 die Larven trotz kühlerem Mikroklima als im Untersuchungsgebiet tatsächlich allgemein bereits Ende März aktiv und hatten zudem vermutlich etwas größer als solche im UG überwintert. Ausgewachsene Raupen sind hier ab Mai zu beobachten, was ähnlich früh wie bei *Z. (M.) minos* auf der Ostalb ist.

Die längere Entwicklungszeit von *Z. (A.) carniolica* dürfte auf den größeren Wärmebedarf ihres Enzymsystems wegen südlicher Herkunft und die langsamere Entwicklung im kühlen April zurückzuführen sein, was noch nachzuprüfen wäre. So starten die Raupen im insgesamt kühleren Frühjahr mit durchschnittlich vier bis sechs Wochen Vorsprung vor *Z. (Z.) filipendulae*, während bei den erwachsenen Raupen im Juni nur zwei bis vier Wochen übrig bleiben. Diesen Restvorsprung scheint dann noch eine etwas längere Kokonphase bei *Z. (A.) carniolica* weiter zu reduzieren.

Eine Mischung aus längerer Entwicklungszeit und einer Verlagerung der Aktivität nach hinten liegt bei *Z. (Z.) transalpina hippocrepidis* vor. Auch hier ermöglicht die Variabilität im Entwicklungsbeginn – neben einer bei allen Arten mehr oder weniger vorhandenen individuellen Variabilität in der Entwicklungsgeschwindigkeit

– eine ausgedehnte Flugzeit. Die Grenze im Herbst ist aber etwa 14 Tage früher als bei *Z. (Z.) filipendulae* um Mitte September erreicht. Gleichzeitig liegt der Aktivitätsbeginn im Frühjahr mit April bis Mitte Mai etwas früher. Bei manchen Populationen des vor allem in den Alpen weit verbreiteten transalpinoiden Stammes ist vermutlich sowohl die Entwicklungszeit vergleichsweise kürzer als auch der Aktivitätsbeginn relativ früher, so dass eine frühere Flugzeit erreicht wird. Bei einer feuchte Kahlschläge besiedelnden Population bei Memmingen (WAGNER 2002b) lag diese trotz wesentlich kühlerem Mikroklima 2001 von Ende Juni bis Anfang August. Bereits am 11. IV. 02 fand ich hier 15 Raupen (5–7 mm Länge) an *Lotus uliginosus* (= *L. pedunculatus*, Fabaceae), von denen die größeren bereits am Ende des vermutlich ersten Stadiums nach der Diapause waren. Der Aktivitätsbeginn ist somit auf Ende März bis Anfang oder Mitte April anzusetzen. Interessanterweise hatten alle 15 Raupen der Größe nach zu schließen zum ersten Mal überwintert.

Insgesamt ist die Flugzeit von Arten, die im Frühjahr zeitig und stärker synchron die Diapause beenden, insgesamt kompakter als bei Arten mit variablem und teils verschobenem Aktivitätsbeginn. So lag die Gesamtflugzeit von *Z. (M.) minos*, *Z. (M.) purpuralis* oder *Z. (A.) carniolica* in einem Jahr im Untersuchungsgebiet (alle Fundorte zusammen) bei insgesamt maximal sechs bis acht Wochen, während *Z. (Z.) transalpina* bis zu 10 und *Z. (Z.) filipendulae* bis über 13 Wochen flog.

In anderen Regionen dürfte der unterschiedlichen Entwicklungszeit im Vergleich zur Vegetationszeit ebenfalls eine Schlüsselrolle bei den Möglichkeiten zur zeitlichen Verteilung der Widderchenarten (z.B. auch echtem Bivoltinismus) zukommen, wenn auch hier weitere theoretisch mögliche Faktoren wie ein wechselnder Anteil mehrjähriger Raupen in Betracht gezogen und vor Ort überprüft werden müssen. Dadurch ist auch eine lokale Anpassung von Arten wie *Z. (Z.) filipendulae* und *Z. (Z.) loti* an Mahdhythmen (AISTLEITNER 1999) denkbar.

Wie kommt aber die unterschiedliche Terminierung der Diapause im Frühjahr zustande? Eine mögliche Erklärung hierzu sieht folgendermaßen aus: Raupen, die früh in Diapause gehen, haben im Spätwinter bereits längere Zeit in Diapause verbracht als solche, die diese erst im Septem-

ber oder noch später erreichen. Nun kann die Diapause nach WIPKING (1995) bei der untersuchten *Z. (Z.) trifolii* in die Teile DEP (*diapause ending process*), Quieszenz und PDD (*post-diapause development*) geschieden werden. Mit der Häutung in das Dormanzstadium beginnt die DEP, die dann kontinuierlich, also nach bestimmter Zeit, und nach Durchlaufen gewisser Voraussetzungen, beispielsweise Frosterlebnisse, zur Aufhebung der physiologischen Entwicklungssperre führt. In der Quieszenz hängt es dann nur noch von der Temperatur ab, ob die PDD beginnen kann, die zur Häutung aus dem Diapausestadium führt. Das bedeutet, dass früh im Jahr unter Langtagbedingungen in Diapause gegangene Raupen im nächsten Frühjahr eher in die Quieszenz gelangen dürften und so bereits früher die besonders durch die hängige Lage verstärkte Sonnenwärme zur PDD ausnutzen können. Im Umkehrschluss sind also überwinterte *Z. (Z.) filipendulae*-Raupen eventuell noch im April in der DEP. Ein Indiz dafür ist die Tatsache, dass bereits im April oder Anfang Mai gefundene aktive Raupen dieser Art meist durch die Größe nach der Diapausehäutung mit großer Wahrscheinlichkeit den repetitiven Überwinterern zugeordnet werden können. Diese sind ja allgemein bereits seit Mai oder Juni des Vorjahres in Diapause. Zusätzlich sind genetisch fixierte Unterschiede in der Dauer der DEP zwischen Arten und auch einzelnen Populationen in verschiedenen Lebensräumen und Regionen sehr wahrscheinlich.

Weiterhin interessant ist, dass nach WIPKING (1995) eine langsame Entwicklungsgeschwindigkeit vor der Diapause zu jüngeren Dormanzstadien bei *Z. (Z.) trifolii* führte. Im Juli und August in vorliegender Arbeit gezüchtete *Z. (Z.) filipendulae* überwinterten meist als L₄, während von Eiern Mitte September abstammende Tiere nach langsamer Entwicklung bei kühler Temperatur im Oktober und November als L₂ in Diapause gingen. Ähnliches ließ sich bei *Z. (M.) minos* (Entwicklung der Junglarven im Juli) und *Z. (M.) purpuralis* (August/September) feststellen.

Auswirkungen der Entwicklungszeit auf die räumliche Verteilung

Die notwendige Dauer der Entwicklung hat auch Auswirkungen auf die Biotopbindung, also räumliche Verteilung der Widderchen. Arten, die im Untersuchungsge-

biet einen „Leerlauf“ in Form von in Dormanz ungenutzter Zeit während der Vegetationsperiode aufweisen, sind zumindest von dem Faktor Entwicklungszeit her nicht ausschließlich auf xerotherme Südhänge angewiesen, da sie ihren Entwicklungsablauf auch unter kühleren Gesamtbedingungen abschließen können. So sind *Z. (M.) purpuralis*, *Z. (Z.) loti*, *Z. (Z.) viciae* und *Z. (Z.) filipendulae* an West- und Nordwesthängen anzutreffen. Auch außerhalb des Untersuchungsgebietes weisen sie eine relativ große Standortsamplitude auf, was etwa Feuchtgebiete oder Hochlagen der Gebirge anbetrifft. Neben einer sicherlich in gewissem – aber wohl teils überschätztem – Umfang vorhandenen physiologischen Trockenheits- und/oder Wärmebindung wird deren Verbreitung hauptsächlich vom Vorkommen der Raupennahrungspflanze unter mechanisch (Nutzung, Pflege) für die Entwicklung verträglichen Rahmenbedingungen und der Verfügbarkeit von Nektarquellen bestimmt.

Z. (A.) carniolica zeigt mit ihrer langen notwendigen Entwicklungszeit trotz der „nährstoffreichen“ Raupennahrungspflanzen *Lotus corniculatus* und *Onobrychis viciaefolia* (Fabaceae) im Untersuchungsgebiet eine starke Bindung individuenreicher Populationen an mikroklimatisch begünstigte Standorte, etwa an felsigsteinerige Südhänge. Nur hier kann wohl im langjährigen Mittel eine ausreichende Entwicklungszeit gewährleistet werden. Diese Feststellung wird u.a. unterstützt von den Ergebnissen von SMOLIS & GERKEN (1987), die in Nordrhein-Westfalen (Oberes Weserbergland), also an der nordwestlichen Arealperipherie von *Z. (A.) carniolica*, unter anderem das Vorkommen von Widderchen auf verschiedenen Probeflächen eines Kalkmagerrasens untersuchten. Dabei fehlte die Art nur an einer zwar mager-lückigen, aber WNW-exponierten Probefläche, während die übrigen, SW-geneigten Flächen besiedelt waren, und zwar mit Schwerpunkt im offenen, mageren Bereich. *Z. (M.) purpuralis* hingegen war in ersterer Fläche gut vertreten.

Z. (M.) minos ist die einzige Art, die trotz vergleichsweise deutlich kürzerer Entwicklungszeit als der Vegetationsperiode ebenfalls eine starke Bindung an Biotope mit sehr xerothermem Mikroklima aufweist. In diesem Falle könnte hierfür die Notwendigkeit verantwortlich sein, vor *Z. (M.) purpuralis* zu fliegen. Die frühe Aktivität

der Raupen im Untersuchungsgebiet ist nur an warmen, geneigten Stellen denkbar, die durch Verstärkung der Sonneneinstrahlung einen sehr zeitigen Austrieb der Nahrungspflanze ermöglichen.

Danksagung

Dem Regierungspräsidium Stuttgart danke ich für die Erteilung der für die Untersuchung notwendigen Ausnahmegenehmigungen und Herrn Prof. Dr. C. M. NAUMANN (Bonn) für die Durchsicht des Manuskripts. Frau Prof. Dr. E. KALKO und Dr. M. TSCHAPKA (beide Ulm) möchte ich für die Betreuung der Dissertation danken.

Literatur

- AISTLEITNER, E. 1990. Die Widderchen oder Blutströpfchen Vorarlbergs (Lepidoptera, Zygaenidae). *Z. ArbGem. Österr. Ent.* 42: 77–92.
- AISTLEITNER, E. 1999. Die Schmetterlinge Vorarlbergs 1. *Vorarlberger Naturschau* 5: 1–390.
- DEUTSCHER WETTERDIENST 1998–2001. Monatlicher Witterungsbericht der Wetterstation Heidenheim/Brenz.
- FRANZL, S., NAHRSTEDT, A. & NAUMANN, C. M. 1986. Evidence for site of biosynthesis and transport of the cyanoglucosides linamarin and lotaustralin in larvae of *Zygaena trifolii* (Insecta, Lepidoptera). *J. Ins. Physiol.* 32: 705–709.
- HEINE, S. & NAUMANN, C. M. 1993. Sexuelle Selektion und die Evolution tageszeitlich variierender Partnerfindungsmechanismen bei *Zygaena trifolii* (ESPER 1783) (Insecta, Lepidoptera). *Mitt. dt. Ges. allg. ang. Ent.* 8: 649–658.
- HOFMANN, A. 1994. *Zygaeninae*. In: EBERT, G. (ed.): *Die Schmetterlinge Baden-Württembergs* 3. Nachfalter I. Stuttgart (Ulmer), pp. 196–335.
- KEIL, T. 1993. Beiträge zur Insektenfauna Ostdeutschlands: Lepidoptera – Zygaenidae. *Entomol. Nachr. Ber.* 37 (3): 145–198.
- NAUMANN, C. M., RICHTER, G. & WEBER, U. 1983. *Spezifität und Variabilität im Zygaena-purpuralis-Komplex*. Braunschweig (J. Cramer), 263 pp.
- NAUMANN, C. M., TARMANN, G. M. & TREMEWAN, W. G. 1999. *The western palaearctic Zygaenidae*. Stenstrup (Apollo Books), 304 pp.
- POLLARD, E. 1977. A method for assessing changes in the abundance of butterflies. *Biol. Cons.* 12: 115–134.
- RAMMERT, U. 1992. The reaction of birds to the larval defensive system of *Zygaena trifolii* (ESPER 1783) (Lepidoptera, Zygaenidae). In: DUTREIX, C., NAUMANN, C. M. & TREMEWAN, W. G. 1992. Proceedings of the 4th Symposium on Zygaenidae Nantes 11.–13. September 1987. Recent advances in burnet moth research (Lepidoptera, Zygaenidae). *Theses Zoologicae* 19: 38–52.
- SMOLIS, M. & GERKEN, B. 1987. Zur Frage der Populationsgröße und der intrapopularen Mobilität von tagfliegenden Schmetterlingen, un-

- tersucht am Beispiel der Zygaenidenarten (Lepidoptera, Zygaenidae) eines Halbtrockenrasens. *Decheniana* **140**: 102–117.
- TARMANN, G. 1975. Die Zygaeniden Nordtirols (Insecta Lepidoptera). *Veröff. Tiroler Landesmus. Ferdinandeum* **55**: 113–251.
- THOMAS, J. A. 1983. A quick method for estimating butterfly numbers during surveys. *Biol. Cons.* **27**: 195–211.
- TREMEWAN, W. G. 1985. *Zygaenidae*. In: HEATH, J., EMMET, A. M. (eds.) *The moths and butterflies of Great Britain and Ireland 2*. Colchester, pp. 74–123.
- WAGNER, W. 1999a. Bioökologische Untersuchungen an sieben Halbtrockenrasenkomplexen im Raum Heidenheim (Baden-Württemberg). Diplomarbeit, Universität Ulm, Abteilung für systematische Botanik und Ökologie (Bio V) (unveröffentlicht), 125 pp + Anhang.
- WAGNER, W. 2002a. Notizen zur Ökologie einer Population von *Z. transalpina* (ESPER 1803) im Feuchtbereich (Lepidoptera, Zygaenidae). *Nachr. ent. Ver. Apollo* **22**: 193–196.
- WAGNER, W. 2002b. Einnischungsmechanismen bei Rotwiddern (Lepidoptera, Zygaenidae) auf Kalkmagerrasen der Schwäbischen Alb (Baden-Württemberg). Dissertation, Universität Ulm, Abteilung für experimentelle Ökologie (Bio III) (unveröffentlicht), 135 pp. + Anhang.
- WAGNER, W. 2002c. Untersuchungen zur regionalen Einnischung der Rotwiddern (Lepidoptera, Zygaenidae) auf sieben Halbtrockenrasenkomplexen auf der östlichen Schwäbischen Alb bei Heidenheim (Baden-Württemberg). *Carolinea* **59**: 103–124.
- WAGNER, W. im Druck. Ressourcenverfügbarkeit als Ursache phänologischer Einnischung bei Rotwiddern (Lepidoptera: Zygaenidae) auf Magerrasen der Schwäbischen Alb (Baden-Württemberg).
- WIPKING, W. 1988. Repeated larval diapause and diapause-free development in geographic strains of the burnet moth *Zygaena trifolii* ESP. (Insecta, Lepidoptera). *Oecologia* **77**: 557–564.
- WIPKING, W. 1990. Facultative and obligatory diapause responses in three species of burnet moth: a characterization of life-cycle phenologies by field observations and laboratory experiments. In: GILBERT, F. (ed.): *Genetics, evolution and coordination of insect life cycles*. Berlin, Heidelberg, New York (Springer), pp. 229–241.
- WIPKING, W. 1995. Influences of daylength and temperature on the period of diapause and its ending process in dormant larvae of burnet moths (Lepidoptera, Zygaenidae). *Oecologia* **102**: 202–210.
- WIPKING, W. & KURTZ, J. 2000. Genetic variability in the diapause response of the burnet moth *Zygaena trifolii* (Lepidoptera, Zygaenidae). *J. Insect. Physiol.* **46**: 127–134.

● Dr. WOLFGANG WAGNER,
Anton-Hohl-Str. 21a, 87758 Kronburg;
E-mail: wagner.kronburg@web.de