

Ressourcenverfügbarkeit als Ursache phänologischer Einnischung bei Rotwiddern (Lepidoptera: Zygaenidae) auf Magerrasen der Schwäbischen Alb (Baden-Württemberg)

● WOLFGANG WAGNER

Abstract. The mechanisms of phenological and spatial enrichment of burnet moths (Lepidoptera: Zygaenidae) on limestone habitats in the Suebian Alb mts. (Baden-Württemberg, southern Germany) have already been described in this magazine (WAGNER 2003). This paper deals with the question, to what extent the availability of resources (especially of nectar plants) controls the phenology of burnets. In the research area most individuals of *Zygaena* (FABRICIUS, 1775) are on the wing between mid-July and mid-August. The phenology of the most important nectar plants such as *Scabiosa columbaria* (Dipsacaceae), *Centaurea jacea*, thistles of the genus *Cirsium* and *Carduus* (Asteraceae) or *Origanum vulgare* (Lamiaceae) is also late compared to other regions and correlates nearly perfectly with the phenology of the burnet moths. Thus the delayed flight time of several species such as *Zygaena* (*Zygaena*) *filipendulae* (LINNAEUS, 1758) and *Zygaena* (*Zygaena*) *transalpina* (ESPER, 1779) which is mainly caused by late termination of diapause represents to a great extent an adaption to the availability of resources. An earlier flourishing time, for example in wet habitats in the northern pre-Alps, should be the reason for the earlier flight period of the burnets *Z. (Z.) transalpina* and *Z. (Z.) filipendulae*. The larval host-plants are of much less importance for the phenology of the moths because of their continuous availability during the vegetation period. But the extent of the limitation of the moths through other factors such as microclimate can be estimated very well by correlating the availability of host-plant resources with the real distribution and abundance of the species, provided that the sites are not too isolated.

Zusammenfassung. Aufbauend auf der Beschreibung von Mechanismen räumlicher und phänologischer Einnischungsphänomene bei Rotwiddern (Lepidoptera: Zygaenidae) auf Magerrasen der Schwäbischen Alb (Baden-Württemberg) in dieser Zeitschrift (WAGNER 2003) geht vorliegende Arbeit der Frage nach, inwieweit die Ressourcenverfügbarkeit (besonders von Nektarpflanzen) als steuernder Faktor für die Flugzeit der Widdern wirkt. Insgesamt fliegen die meisten Widdern-Imagines im Untersuchungsgebiet von Mitte Juli bis Mitte August. Dabei liegt eine im Vergleich zu anderen Gegenden Mitteleuropas eher späte Blühphänologie der relevanten Arten (insbesondere *Scabiosa columbaria* [Dipsacaceae], *Centaurea jacea*, Disteln der Gattungen *Cirsium* und *Carduus* [Asteraceae], *Origanum vulgare* [Lamiaceae]) vor, die nahezu vollständig mit der Widdernphänologie korreliert. Somit kann die Verzögerung der Flugzeit bei manchen Arten, wie *Zygaena* (*Zygaena*) *filipendulae* (LINNAEUS, 1758) und *Zygaena* (*Zygaena*) *transalpina* (ESPER, 1779), durch späte Beendigung der Diapause weitgehend als Anpassung an die Ressourcenverfügbarkeit gewertet werden. Eine frühere Blühphänologie, etwa an Feuchtstandorten im Voralpenland, dürfte bei *Z. (Z.) transalpina* oder *Z. (Z.) filipendulae* die Ursache der früheren Flugzeit der hier vorkommenden Populationen sein. Die Raupenfraßpflanzen sind durch ihre ständige Verfügbarkeit während der Vegetationsperiode dagegen von geringerer Bedeutung für die Phänologie. Eine Betrachtung der Korrelation von Ressourcenangebot, Verbreitung und Abundanz der Widdern hilft allerdings, das Ausmaß der Limitierung durch andere, besonders abiotische Faktoren (Mikroklima) abzuschätzen, vorausgesetzt, die potenziellen Fundorte sind von anderen nicht zu isoliert.

Key words. Lepidoptera, Zygaenidae, larval host-plants, nectar resources, limitation factors, adaption to the phenology of nectar plants.

Einleitung

Bei WAGNER (2003, in dieser Zeitschrift) wurden Mechanismen der phänologischen und räumlichen Einnischung von Rotwiddern-Arten auf Magerrasen der Schwäbischen Alb beschrieben. Bisher weitgehend offen gelassen wurde jedoch die Frage nach der möglichen Ursache der phänologisch eher späten Konzentration der

Gattung *Zygaena* FABRICIUS, 1775, Ende Juli bis Mitte August im Untersuchungsgebiet. Diese kommt ja auch dadurch zustande, dass Arten wie *Zygaena* (*Zygaena*) *filipendulae* (LINNAEUS, 1758) ihre Flugzeit durch späte Diapauseterminierung aktiv nach hinten verlagern. Denkbar wären hier zum einen thermobiologische Aspekte. So werden zu dieser Hochsommerzeit

die höchsten Temperaturen gemessen, was unter anderem für die Nachreifung von Eiern günstig sein könnte. Andererseits herrscht dann auch die größte Trockenheit, die in Verbindung mit Hitzeperioden zu verminderter Aktivität und geringerer Lebenserwartung führen dürfte (eigene Beobachtungen). An mikroklimatisch deutlich ungünstigeren Standorten in anderen

Gegenden (etwa im Alpenvorland) kann die Flugzeit einiger Arten wie *Z. (Z.) filipendulae* und *Zygaena (Zygaena) transalpina* (ESPER, 1779) jedoch deutlich früher liegen, so dass thermobiologische Gründe keine hauptsächliche Rolle spielen. Prinzipiell einen wichtigen Einfluss könnte hingegen die Ressourcenverteilung ausüben. Nektarpflanzen haben bei Widderchen beispielsweise eine große Bedeutung für die Fitness (Lebenserwartung, Fekundität) der Individuen (z.B. NAUMANN *et al.* 1999).

In vorliegender Arbeit wird über eine Betrachtung der Verfügbarkeit der Ressourcen und ihre artspezifische Nutzung auf Kalkmagerrasen der östlichen Schwäbischen Alb bei Heidenheim die Möglichkeit einer phänologischen Koppelung der Widderchen an die Hauptblütezeit der wichtigeren Nektarpflanzen sowie einer artlichen nahrungsspezifischen Einnischung überprüft. Weiterhin werden die Raupennahrungspflanzen der neun Widderchenarten *Zygaena (Mesembrynus) purpuralis* (BRÜNNICH, 1763), *Zygaena (Mesembrynus) minos* ([DENIS & SCHIFFERMÜLLER], 1775), *Zygaena (Agrumenia) carniolica* (SCOPOLI, 1763), *Zygaena (Zygaena) loti* ([DENIS & SCHIFFERMÜLLER], 1775), *Zygaena (Zygaena) viciae* ([DENIS & SCHIFFERMÜLLER], 1775), *Zygaena (Zygaena) ephialtes* (LINNAEUS, 1767), *Z. (Z.) transalpina hippocrepidis* (HÜBNER, [1799]), *Z. (Z.) filipendulae* und *Zygaena (Zygaena) lonicerae* (SCHEVEN, 1777) auf ihre Bedeutung als limitierende Faktoren für die einzelnen Arten im Vergleich zu abiotischen Einflüssen wie dem Mikroklima untersucht. Hier sind auch Konkurrenzsituationen etwa zwischen Arten mit prinzipiell gleichen Futterpflanzen denkbar, die sich durch unterschiedliche Phänologien oder einen Wechsel einer Art auf andere Nahrungspflanzen lösen ließen.

Material und Methoden

Bei den wöchentlichen Begehungen zur Imaginalphänologie und Abundanz auf 60 weitgehend homogenen Teilflächen von insgesamt 31 unterschiedlichen Magerrasenkomplexen im Landkreis Heidenheim (WAGNER 2003) wurden auch die Blütenbesuche notiert. Dabei wurde bei den „widercherentypischen“ Gattungen (z.B. HOFMANN 1994, NAUMANN *et al.* 1999, KREUSEL & BÖHMER 1998, Sbn 1997, WAGNER 1999) *Scabiosa columbaria*, *Knautia arvensis* (beide Dipsacaceae),

Centaurea spp., *Carduus* spp., *Cirsium* spp. (alle Asteraceae), *Echium vulgare* (Boraginaceae), *Dianthus carthusianorum* (Caryophyllaceae) und *Origanum vulgare* (Lamiaceae) ein bloßes Sitzen der Tiere auf (nicht unter oder neben) der Blüte als Blütenbesuch gewertet. Bei den anderen Blütenpflanzengattungen musste ein Saugen mit dem Rüssel nachgewiesen sein. Zur zusätzlichen Beurteilung des Euryantehiegrades der Widderchenarten wurde der Diversitätsindex nach SHANNON-WEAVER in Bezug auf die jeweiligen Nektarpflanzen nach der Formel $-\sum p_i \ln p_i$ ($p_i = n_i/N$: relativer Anteil einer Pflanzenart an allen Blütenbesuchen) berechnet.

Zusätzlich erfolgte mittels wöchentlicher Vergabe eines relativen Blütenindex von 0 bis 4 für die widercherrelevanten Nektarpflanzen der einzelnen Teilflächen eine Abschätzung der Blühphänologie und Blütenverteilung in den Einzelgebieten und der Gesamtphänologie der Pflanzenarten allgemein. Dabei bedeutet ein Index von eins ein Vorhandensein weniger Blüten (bis etwa fünf) auf der Fläche von etwa einem Hektar. Eine zwei wurde bei spärlicher Blüte (10–20 Blütenstände) vergeben. Die Kategorie drei bedeutet eine größere Blütendichte von mindestens 100 Infloreszenzen pro Hektar. Die vier schließlich indiziert eine überdurchschnittliche Blüte, also

eine Massenblüte von bis zu mehreren tausend Infloreszenzen auf einem Hektar. Hierbei fasste ich die Gattungen *Cirsium* und *Carduus* aus praktischen Erwägungen zu einem Distelindex zusammen. Gezählt wurden meist keine Einzelblüten (nur *D. carthusianorum*), sondern Infloreszenzen wie Köpfchen/Körbchen bei Dipsacaceen und Asteraceen, Trauben (*Onobrychis viciaefolia*, Fabaceae) oder blühende Triebe (*Echium vulgare*, *Origanum vulgare*). Über eine Korrelation des Blühverlaufs mit der Widderchenphänologie wurde anschließend der Zusammenhang zwischen Ressourcenbasis und -nutzung untersucht (Rangkorrelationskoeffizient nach SPEARMAN).

Weiterhin wurde das Vorkommen von Raupennahrungspflanzen (*Hippocrepis comosa*, *Coronilla varia*, *Lotus corniculatus*, *Onobrychis viciaefolia*, *Lathyrus/Vicia/Trifolium* [alle Fabaceae], *Thymus* sp. [Lamiaceae], *Pimpinella saxifraga* [Apiaceae]) für die 31 Gesamtgebiete in einer Skala von 0 (Art fehlt) bis 4 (sehr abundant) erhoben. Diese Ergebnisse wurden ähnlich der Gebietsanalyse (WAGNER 2003) mit dem Vorkommen der jeweiligen Widderchenart korreliert (SPEARMAN) und auf signifikante Unterschiede zwischen besiedelten und unbesiedelten Gebieten hin untersucht (U-Test).

Tabelle 1. Festgestellte Freiland-Raupennahrungspflanzen der Widderchen im Untersuchungsgebiet. Arten/Gattungen großer Bedeutung (viele Nachweise) sind mit XX bezeichnet, möglicherweise schwach genutzte ohne bisherige Nachweise mit X?. Aus der Literatur (HOFMANN 1994, KEIL 1993, WEIDEMANN 1996) bekannte und mit großer Wahrscheinlichkeit auch im Untersuchungsgebiet genutzte Arten ohne bisherige Nachweise sind in Klammern gesetzt.

	<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>
<i>Pimpinella saxifraga</i>		XX							
<i>Hippocrepis</i>				XX			XX		
<i>Lotus corniculatus</i>			XX	X?	XX		X?	XX	X
<i>Thymus</i> sp.	XX								
<i>Coronilla varia</i>				XX		XX	X		
<i>Onobrychis</i>			X	X	X				(X)
<i>Trifolium</i>					X				X
<i>Lathyrus</i>					XX				(X)
<i>Vicia</i>					XX				(X)

Ergebnisse

Abhängigkeit der Verbreitung und Abundanz von der Raupennahrungspflanze

Nahrungspflanzenspektrum

Die vorkommenden neun Rotwidderchenarten leben hauptsächlich an Fabaceen, von denen allein der Hornklee (*L. corniculatus*) von vier Arten genutzt wird. Nur die beiden Vertreter der Untergattung *Mesembrynus*, nämlich *Z. (M.) minos* und *Z. (M.) purpuralis*, befressen Apiaceen bzw. Lamiaceen (Tabelle 1).

Z. (M.) purpuralis ernährt sich von den nahe verwandten Feldthymian-Kleinarten *Thymus pulegioides* und *T. froelichianus*, *Z. (M.) minos* hingegen von Kleiner Bibernelle (*P. saxifraga*). Die jeweils andere Art wurde im Zuchtversuch verweigert (vgl. auch HOFMANN 1994).

Z. (A.) carniolica frisst sowohl Hornklee als auch Esparsette (*O. viciaefolia*). Obwohl letztere in der Zucht bevorzugt wurde, kommt dem Hornklee im Untersuchungsgebiet die weitaus größere Bedeu-

tung zu, da die Esparsette nur in wenigen Habitaten und in kleinen Beständen vorkommt. Insgesamt wurden dann auch über 90% der 433 Raupen an *L. corniculatus* registriert.

Für *Z. (Z.) loti* stellte ich den Hufeisenklee als wichtigste Nahrungspflanze fest. Daneben liegen noch mehrere Nachweise von der Bunten Kronwicke und der Esparsette vor. Am Hornklee konnte keine Freilandraupe beobachtet werden. Da diese Art aber in der Zucht gefressen wurde, könnte sie auch im Freiland eine – wenn auch geringe – Rolle spielen. Bei gleichzeitigem Vorliegen von Hornklee und Esparsette fraßen Raupen in der Zucht allerdings ausschließlich Esparsette. Die Bedeutung des Hufeisenklees wurde neben vielen Raupenfunden durch die Verteilung von *Z. (Z.) loti* in vielen Gebieten deutlich, wo sie sich mit der von *H. comosa* deckte, obwohl *L. corniculatus* überall häufig war. Der Hufeisenklee ist in den Allgäuer Alpen ebenfalls die wichtigste Raupennährpflanze (eigene Beobachtungen).

Z. (Z.) viciae ist wenig wählerisch. In abnehmender Häufigkeit wurde sie im Untersuchungsgebiet an den Fabaceen Hornklee, Wiesen-Platterbse (*Lathyrus pratense*),

Esparsette, Vogel-Wicke (*Vicia cracca*), *Vicia tenuifolia*, Berg-Klee (*Trifolium montanum*) und Sichel-Klee (*Medicago falcata*) festgestellt.

Z. (Z.) ephialtes nutzt ausschließlich *C. varia*. Bei *Z. (Z.) transalpina hippocrepidis* stellte ich im Untersuchungsgebiet hingegen fast ausschließlich den Hufeisenklee (*H. comosa*) als Raupennahrung fest. Nur wenige Beobachtungen liegen von der Bunten Kronwicke (*C. varia*) vor. An *L. corniculatus* konnte bislang trotz der großen Zahl an beobachteten Raupen in keinem Fall ein Fraß im Freiland festgestellt werden. Da die Larven diese Art aber unter Zuchtbedingungen annahmen, könnte sie unter Umständen auch im Freiland gelegentlich gefressen werden. Bei gleichzeitigem Angebot an Horn- und Hufeisenklee wurde letzterer jedoch in der Zucht eindeutig bevorzugt, so dass *L. corniculatus* im Untersuchungsgebiet insgesamt kaum eine Rolle spielen dürfte.

Z. (Z.) filipendulae ernährt sich im Gebiet ausschließlich von Hornklee. Im Fütterungsversuch wurde außer *Lotus* keine weitere Fabaceen-Gattung akzeptiert, so weder *Anthyllis* noch *Onobrychis*.

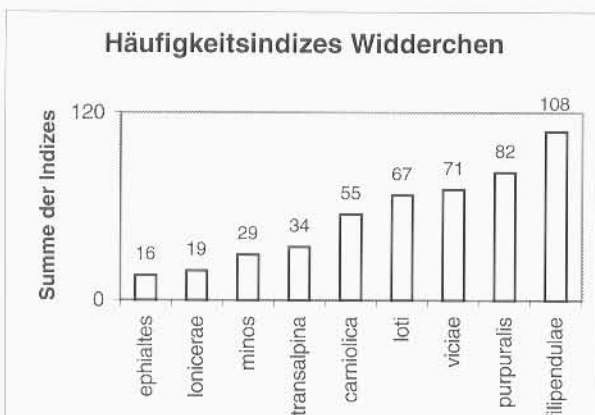
Z. (Z.) loniceræ weist dagegen ein weiteres Nahrungspflanzenspektrum auf. Neben den aus dem Untersuchungsgebiet belegten Funden an Hornklee und Rotklee (*Trifolium pratense*) sind in der Literatur (HOFMANN 1994) weitere Arten aus den Gattungen *Lathyrus*, *Trifolium*, *Onobrychis* und *Vicia* bekannt.

Korrelation von Raupennahrungspflanzen und Widderchenvorkommen

Beim Vergleich der Häufigkeit der Raupennahrungspflanzen mit der der Widderchen (Abb. 1) fällt auf, dass *L. corniculatus* und *T. pulegioides* agg. sowie die sich davon jeweils ausschließlich ernährenden Arten *Z. (Z.) filipendulae* und *Z. (M.) purpuralis* am häufigsten waren. *P. saxifraga* war hingegen beispielsweise deutlich verbreiteter als *Z. (M.) minos*. Die Korrelationskoeffizienten (Tabelle 2) sind immer größer als Null, da jegliches Vorkommen der Widderchen von der Raupennahrungspflanze abhängt. Je größer aber dieser Koeffizient, desto stärker könnte bei weniger verbreiteten Widderchenarten die Verbreitung eben durch die Nahrungspflanze limitiert worden sein. Je kleiner der Koeffi-



Abb. 1a–b: Häufigkeitsindizes (Summe der Einzelindizes der 31 Gesamtgebiete) der Raupennahrungspflanzen und der neun Rotwidderchenarten.



zient, desto stärker sind wahrscheinlich andere Faktoren für die Verbreitungseinschränkung ursächlich. In diesem Fall war das Angebot an Nahrungspflanzen deutlich größer als die Verbreitung der entsprechenden Widderchen.

Die Verbreitung und die Abundanz von *Z. (Z.) transalpina* waren deutlich mit dem Vorkommen von *H. comosa* korreliert (Tabelle 2). So wiesen die Gebiete mit einem Vorkommen der Art einen *Hippocrepis*-Index von durchschnittlich 3,4 und solche mit starken Populationen von 3,7 auf, was in beiden Fällen signifikant von allen Gebieten mit dem Mittel 2,4 abweicht. Flächen ohne das Widderchen kamen hingegen nur auf einen Wert von 1,8 und solche ohne starke Populationen auf 2,0. Interessanterweise fehlte *Z. (Z.) transalpina* im gesamten Lindetal. Die Magerrasen dieses Gebiets hatten den geringsten *Hippocrepis*-Durchschnittsindex von nur 1,3. Der Korrelationskoeffizient deutet mit 0,8 stark signifikant auf einen positiven Zusammenhang der Widderchenverbreitung und -abundanz mit der des Hufeisenklee hin.

Bei der an *C. varia* monophagen *Z. (Z.) ephialtes* verhält es sich ähnlich. Flächen mit dem Widderchen wiesen einen *Coronilla*-Index von signifikanten 2,6 im Vergleich zu 1,9 bei allen Gebieten auf, solche ohne von nur 1,5. Etwas besser besiedelte Fundorte waren mit 2,9 noch *Coronilla*-reicher. Der Korrelationskoeffizient ist mit 0,6 zwar etwas geringer als bei *Z. (Z.) transalpina*, zeigt aber immer noch einen stark signifikanten Zusammenhang an.

Z. (M.) minos stellte ich wesentlich seltener fest als *P. saxifraga*. Gleichzeitig sind die Unterschiede zwischen besiedelten und unbesiedelten Flächen weniger signifikant. Der Mittelwert aller unbesiedelter Flächen liegt bei 2,6, was immer noch einer ziemlich großen Abundanz von *P. saxifraga* entspricht. Der Korrelationskoeffizient ist mit 0,5 aber noch relativ hoch. Populationen des Widderchens fanden sich somit nur in sehr *Pimpinella*-reichen Habitaten. Umgekehrt waren aber solche Flächen nicht immer vom Widderchen besiedelt.

Z. (M.) purpurealis und *Z. (Z.) loti* kamen in 28 der 31 Gebiete vor und *Z. (Z.) filipendulae* sogar in allen, so dass die Verbreitung dieser Arten vermutlich weder durch die Nahrungspflanzen noch durch das Mikroklima stark beeinflusst wurde. Starke Populationen fanden sich dagegen

Tabelle 2. Korrelation des Vorkommens der Widderchen mit dem der Raupennährpflanzen (SPEARMAN'sche Rangkorrelation R) sowie Unterschiede der Raupenpflanzenhäufigkeit zwischen besiedelten und allen sowie besiedelten und unbesiedelten Gebieten (U-Test). In der ersten Zeile ist die Anzahl der von der Widderchenart besiedelten Gebiete angegeben, in der zweiten der Mittelwert der Abundanzindizes der Nahrungspflanze in allen Gebieten. Die dritte Zeile zeigt den Koeffizienten einer Korrelation der Abundanzindizes von Widderchen und Nahrungspflanze und die vierte den p-Wert in Prozent. In den letzten vier Zeilen wurden einmal alle besiedelten Gebiete und einmal alle unbesiedelten in ihren Nahrungspflanzen-Indizes jeweils mit allen 31 Gebieten mittels des U-Tests verglichen. Dabei sind zusätzlich die jeweiligen Mittelwerte der Nahrungspflanzen-Indizes angegeben. Signifikante Korrelationskoeffizienten bzw. Unterschiede beim U-Test sind unterstrichen.

	<i>Z. transalpina:</i> <i>Hippocrepis</i>	<i>Z. ephialtes:</i> <i>Coronilla</i>	<i>Z. minos:</i> <i>Pimpinella</i>
Anzahl Gebiete besiedelt	12	9	14
Mittelwert aller Gebiete	2,4	1,9	2,9
Korrelationskoeffizient	<u>0,8</u>	<u>0,6</u>	<u>0,5</u>
p [%] (Korrelation)	0	0,1	0,8
Mittelwert besiedelte	3,4	2,6	3,2
p [%] (U-Test)	<u>1</u>	<u>2,1</u>	18,6
Mittelwert unbesiedelte	1,8	1,5	2,6
p [%] (U-Test)	<u>0</u>	<u>0,2</u>	<u>3,2</u>
	<i>Z. purpurealis:</i> <i>Thymus</i>	<i>Z. carniolica:</i> <i>Lotus</i>	<i>Z. loti: Hippocr./</i> <i>Onobr./Coronilla</i>
Anzahl Gebiete besiedelt	28	24	28
Mittelwert aller Gebiete	3,4	3,6	4,9
Korrelationskoeffizient	<u>0,4</u>	<u>0,5</u>	<u>0,5</u>
p [%] (Korrelation)	1,8	0,4	0,5
Mittelwert besiedelte	3,4	3,8	5,1
p [%] (U-Test)	/	/	/
Mittelwert unbesiedelte	3,7	3,1	3
p [%] (U-Test)	/	<u>4,7</u>	10,9

nur an besonders futterpflanzenreichen Stellen. Folglich bestimmt die Raupennahrung erwartungsgemäß besonders die maximal erreichbare Abundanz dieser Widderchenarten. Trotzdem deckte sich aber das sehr kleinflächige Vorkommen von *Z. (Z.) loti* in manchen Gebieten mit dem der wichtigsten Art *H. comosa*.

Für *Z. (A.) carniolica* spielt *O. viciaefolia* im Untersuchungsgebiet nur eine geringe Rolle, da die Art zwar bevorzugt gefressen wird, aber meist nur in wenigen Einzelexemplaren und nur an einigen Fundorten vorkommt. Insgesamt ist der Mittelwert aller besiedelter Gebiete von allen unbesiedelten zwar in der *Lotus*-Häufigkeit signifikant verschieden, was besonders an einer geringen Streuung der konstant ho-

hen Werte dieser Pflanze liegt. Dennoch ist selbst in den unbesiedelten Gebieten die *Lotus*-Abundanz mit einem mittleren Index von 3,1 immer noch sehr hoch. Zudem ist der Mittelwert aller überhaupt besiedelten Gebiete kaum größer als der aller stark besiedelten, so dass andere Faktoren wie etwa das Mikroklima Vorkommen und Abundanz limitieren (WAGNER 2003).

Auch *Z. (Z.) viciae* war in ihrer Verbreitung nicht von den Nahrungspflanzen determiniert, da sie mit dem oft befressenen Hornklee auch an den xerothermsten und beweidetsten Stellen vorkommen könnte. Ein signifikanter Unterschied (Tabelle 2) ist nur bei starken Vorkommen gegeben. Dabei spielt aber nicht der *Lotus*-Anteil des Summenindex die entscheidende Rol-

le, sondern derjenige von *Lathyrus/Vicia/Trifolium*. Die hier zusammengefassten Arten haben ihren Schwerpunkt in Magerasen ähnlich wie das Widderchen eher in mesophilen Säumen, so dass nicht die Futterpflanzen an sich, sondern die Standortbedingungen derselben die entscheidende Rolle spielen dürften.

Die im UG seltene *Z. (Z.) loniceræ* war mit ziemlicher Sicherheit ebenfalls nicht von der Nahrungspflanze limitiert, da *L. corniculatus* und *Vicia/Lathyrus/Trifolium* deutlich häufiger waren und zumindest einige der Arten in jedem Magerrasen zahlreich vorkommen.

Zusammenfassend waren das Verbreitungsbild und die Abundanz von *Z. (M.) minos* und *Z. (A.) carniolica* mehr mit abiotischen Faktoren wie Exposition und Hängigkeit (WAGNER 2003) korreliert, während besonders bei *Z. (Z.) transalpina*, aber auch bei *Z. (Z.) ephialtes* ein stärkerer Zusammenhang mit dem selteneren und im Untersuchungsgebiet teils lokalen Vorkommen der Raupennahrung bestand.

Blühphänologie im Untersuchungsgebiet

Der Blühaspekt der Kalkmagerrasen im Untersuchungsgebiet wies ein deutliches

Maximum im Hochsommer zwischen Juli und August auf. Insgesamt waren frühe Nektarpflanzenarten (Juni bis Juli) und eher späte (Juli bis September/Okttober) zu unterscheiden. In mageren, xerothermen Biotopen erreichte *S. columbaria* die mit Abstand größte Blütendichte Ende Juli und im August, während *K. arvensis* (Juni bis Anfang August) und *O. vulgare* (Juli bis Anfang August) den Schwerpunkt ihres Vorkommens in Säumen oder mehr mesophilen Bereichen hatten. In vielen Gebieten herrschte somit von Mitte Juli bis Mitte August das insgesamt größte Blütenangebot.

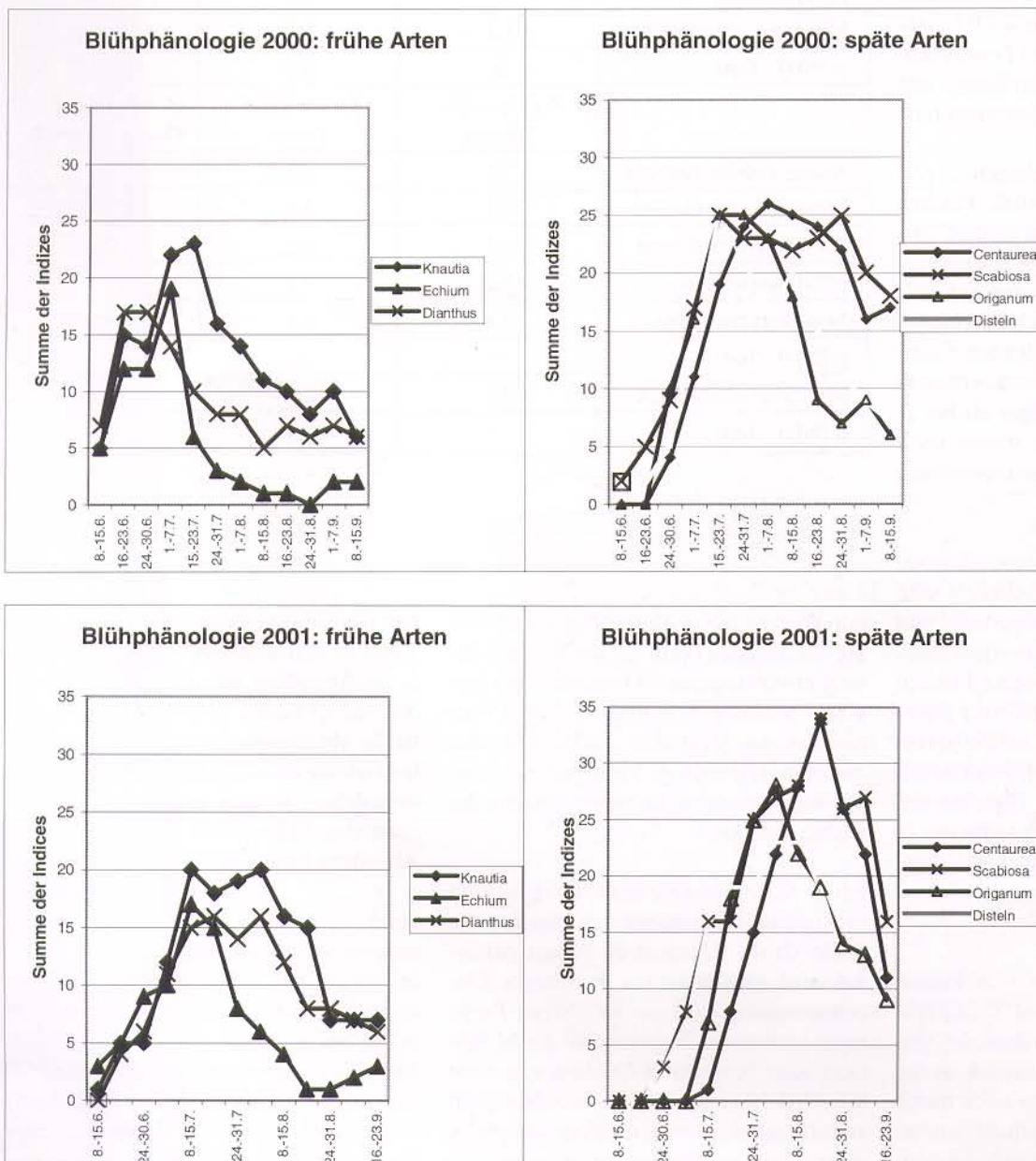


Abb. 2a–d: Blühphänologie (Summe der Indizes der Einzelgebiete) 2000/2001 der wichtigsten Nektarpflanzen (*Knautia arvensis*, *Echium vulgare*, *Dianthus carthusianorum*, *Centaurea jacea*, *Scabiosa columbaria*, *Origanum vulgare*, Disteln als Sammelindex der Arten *Cirsium erio-phorum*, *C. vulgare*, *C. arvense*, *C. palustre*, *Carduus nutans* und *C. acanthoides*) in 13 repräsentativen Gebieten.

Die ersten wichtigen Widderschensaugpflanzen begannen kaum vor Juni zu blühen. Nur die im Untersuchungsgebiet relativ selten und nur in manchen Gebieten auftretende Esparsette (*Z. (Z.) loti*!) blühte besonders von Mitte Mai bis in den Juli, nach Verbiß auch bis September. 2000 öffneten sich erste Knautien, Karthäusernelken und Natternkopf-Infloreszenzen zur Monatswende Mai–Juni. Im Jahr darauf war etwa eine einwöchige Verzögerung festzustellen (Abb. 2). *K. arvensis* hatte dann in beiden Jahren eine längere, stärkere Blühphase von Ende Juni bis in den August mit Maximum im Juli. Nachblühende Pflanzen waren noch bis Oktober in größerer Zahl festzustellen.

D. carthusianorum wies 2000 ein Maximum Ende Juni bis Anfang Juli auf (Abb. 2a) und nahm danach allmählich ab, blühte aber in geringerer Dichte bis in den Oktober. 2001 wurde das Maximum erst Mitte Juli bis Anfang August erreicht (Abb. 2c). Danach sank der Summenindex bis Oktober wieder auf ähnliche Werte wie im Vorjahr. *E. vulgare* besaß in beiden Jahren einen deutlichen Blühgipfel, der 2000 Ende Juni bis Anfang Juli und ein Jahr später bei insgesamt geringerer Häufigkeit mehr um Mitte Juli lag. Danach ging die Blühintensität rasch zurück, so dass die Art ab August bedeutungslos wurde.

O. vulgare begann als mittelspäte Art 2000 bereits Ende Juni zu blühen und erreichte schnell ein Maximum Mitte Juli bis Anfang August (Abb. 2b). Danach erfolgte ein rascher Rückgang. Nachblühende Pflanzen waren besonders an frischeren Stellen bis weit in den September anzutreffen. Im Jahr darauf begann die Blütezeit erst in der zweiten Juliwoche und das Maximum lag von Ende Juli bis Mitte August. Eine vergleichbare Phänologie hatten auch die Disteln (Sammelindex *Cirsium* und *Carduus*). Sie begannen in beiden Jahren noch Ende Juni zu blühen und erreichten ihr Maximum jeweils zusammen mit dem Dost. Auch hier fand ich nachblühende Individuen bis Ende September und sehr vereinzelt noch im Oktober. Innerhalb dieser Gruppe erblühte als früheste Art *Carduus nutans*. Mittelspät waren *C. acanthoides*, *Cirsium eriophorum* und *C. arvense* mit Maximum im Juli. *Cirsium vulgare* fand sich besonders Ende Juli und im August.

Als späte Art begann *S. columbaria* jeweils zwar sehr vereinzelt bereits Ende Juni zu blühen, hohe Dichten wurden aber erst ab

Mitte Juli und besonders im August erreicht. Im September war die Art dann zusammen mit der insgesamt kaum vor Juli erscheinenden und ebenfalls erst im August kulminierenden *Centaurea jacea* die einzige noch in größerer Menge vorhandene Nektarpflanze für Widderschens. Letzte Individuen blühten bis zu den ersten stärkeren Nachtfrösten teils noch im November. 2000 war insgesamt kein deutliches Maximum ausgebildet, sondern eher eine längere Plateauphase. 2001 lag dagegen ein Gipfel um Mitte August vor, der auch einen höheren Summenindex (34 gegen 25) aufwies als im Jahr zuvor.

Blütenspektrum der Widderschens

Während für früh fliegende Arten im Juni und Juli *E. vulgare*, *D. carthusianorum*, *K. arvensis* und *O. vulgare* die wichtigsten Nektarpflanzenarten waren, nahm bei spät fliegenden Widderschens die Bedeutung von *S. columbaria* ab Mitte Juli sprunghaft zu, so dass diese Art beispielsweise bei *Z. (Z.) transalpina* 71% aller beobachteten Blütenbesuche ausmacht. Daneben wiesen *Z. (Z.) loti* und *Z. (Z.) filipendulae* mit über 35 festgestellten Nektarpflanzen ein weites Spektrum auf, während etwa *Z. (Z.) transalpina* mit nur 12 Arten als stenanth im Untersuchungsgebiet und -zeitraum bezeichnet werden kann.

Für *Z. (M.) minos* hatten drei Arten große Bedeutung als Nektarsaugpflanzen (Abb. 3a), die zusammen 91% ausmachten. Die meisten Beobachtungen liegen von *K. arvensis* vor, gefolgt von *D. carthusianorum* und *E. vulgare*. Dabei hing es vom Angebot des Fundortes ab, welche Art jeweils wichtig war. Unter den sonstigen Arten sind die gelbe Asteraceae *Leontodon hispidus* (11 Nachweise), die blaue Lamiaceae Wiesen-Salbei (*Salvia pratensis*; fünf Besuche), die Tauben-Skabiose (*S. columbaria*; sechs Besuche) und die weiße Margerite (Asteraceae: *Leucanthemum adustum*; zwei Besuche) erwähnenswert. Mit insgesamt 11 nachgewiesenen Nektarpflanzenarten und einem Diversitätsindex von 1,4 (Tabelle 3) ist *Z. (M.) minos* als relativ stenanth im Untersuchungsgebiet zu charakterisieren.

Die Schwesterart *Z. (M.) purpuralis* wies ein deutlich anderes Spektrum auf (Abb. 3b). Die mit Abstand wichtigsten Arten waren *O. vulgare* und *S. columbaria* mit jeweils knapp 40%. Daneben wurden noch *K. arvensis*, *D. carthusianorum*, *C. jacea*

und Disteln in nennenswertem Umfang besucht. Bei hoher Populationsdichte besaugten die Falter gelegentlich eher untypische Pflanzen wie Schafgarbe (Asteraceae: *Achillea millefolium*; ein Besuch) oder Wilde Möhre (Apiaceae: *Daucus carota*; zwei Besuche). Seltener wurden gelbe Blüten angefliegen, so besonders *Senecio jacobaeae* (Asteraceae). Mit 28 registrierten Saugpflanzen und einem Index von 1,6 war das Thymian-Widderschens euryanther als seine Schwesterart.

Bei *Z. (Z.) loti* war *K. arvensis* mit 34% die beliebteste Saugpflanze (Abb. 3c). Daneben waren *O. vulgare*, *S. columbaria*, *O. viciaefolia*, *E. vulgare* und *D. carthusianorum* bedeutsam, abnehmend in der Reihenfolge ihrer Aufzählung. Gelbe Blüten wurden ebenfalls gelegentlich besucht, so *S. jacobaeae*, *Ranunculus bulbosus* (Ranunculaceae), *Erysimum odoratum* (Brassicaceae), *H. comosa*, *L. corniculatus* oder *Medicago falcata* (Fabaceae). Mit 36 festgestellten Arten, darunter auch beispielsweise *Plantago media* (Plantaginaceae), wies *Z. (Z.) loti* im Gebiet ein weites Nektarpflanzenspektrum auf. Ein hoher Diversitätsindex von 2,1 (Tabelle 3) deutet ebenfalls auf einen höheren Grad an Euryantherie hin.

Z. (Z.) viciae bevorzugte *O. vulgare* und *K. arvensis* (je um 40%). Daneben war nur mehr *S. columbaria* wichtiger (Abb. 3d). Diese drei Arten machten 92% des gesamten beobachteten Blütenbesuchs aus. Unter den sonstigen Arten sind Disteln (*Cirsium* und *Carduus*), Flockenblumen (*Centaurea*), Wicken (*Vicia cracca* und *V. tenuifolia*, Fabaceae) sowie sehr vereinzelt auch gelbe Infloreszenzen (*M. falcata*, Crassulaceae: *Sedum reflexum*, Asteraceae: *Buphthalmum salicifolium*) zusammengefasst. Trotz der immerhin insgesamt 21 besaugten Pflanzenarten ist *Z. (Z.) viciae* noch als stenanth zu bezeichnen, da nur von 10 Arten mehr als zwei Nachweise vorliegen und der SHANNON-WEAVER-Index mit 1,3 recht niedrig liegt.

Bei *Z. (Z.) ephialtes* und *Z. (Z.) loniceriae* liegen nur relativ wenige Beobachtungen vor. Letztere bevorzugte die Knautie, wobei andere widderschentypische Arten wie Skabiose, Dost und Wiesen-Flockenblume ebenfalls besucht wurden (insgesamt sechs Arten). *Z. (Z.) ephialtes* verteilte ihre Blütenbesuche auf Dost, Tauben-Skabiose, Acker-Witwenblume sowie Disteln und Wiesen-Flockenblume (insgesamt sieben Arten).

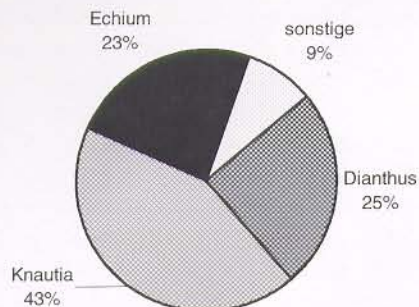
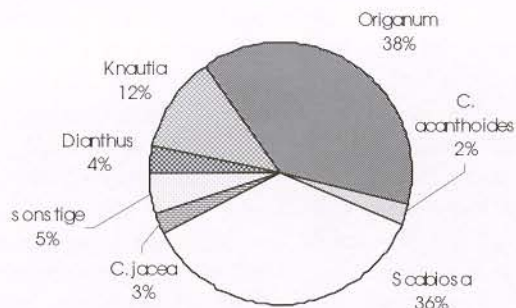
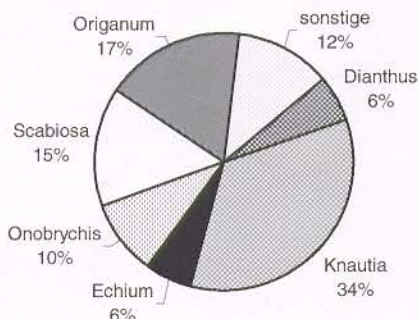
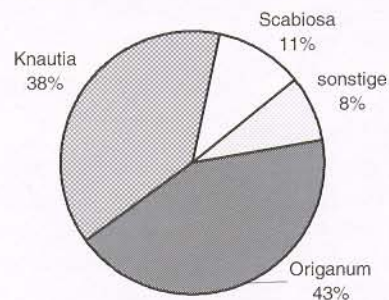
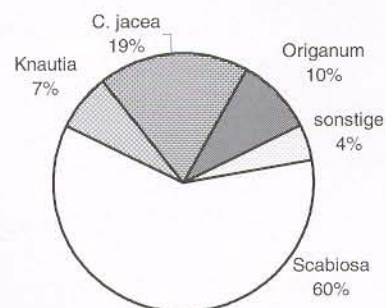
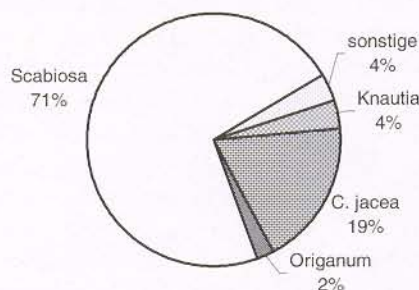
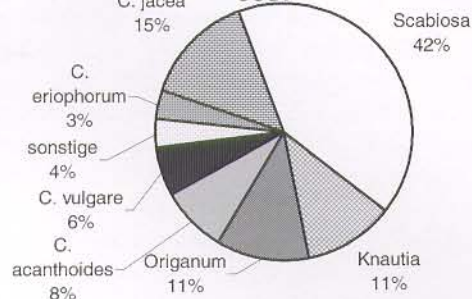
Blütenbesuch *Z. minos* n = 447**Blütenbesuch *Z. purpuralis* n = 4189****Blütenbesuch *Z. loti* n = 1487****Blütenbesuch *Z. viciae* n = 1249****Blütenbesuch *Z. carniolica* n = 2401****Blütenbesuch *Z. transalpina* n = 1598****Blütenbesuch *Z. filipendulae* n = 9557**

Abb. 3a–g: Blütenbesuch der Rotwidderchenarten im Untersuchungsgebiet. Als Abkürzungen wurden verwendet: *C. jacea* (*Centaurea jacea*), *C. acanthoides* (*Carduus acanthoides*), *C. eriophorum* und *C. vulgare* (*Cirsium eriophorum*, *Cirsium vulgare*) *Knautia* (*Knautia arvensis*), *Scabiosa* (*Scabiosa columbaria*), *Origanum* (*Origanum vulgare*), *Dianthus* (*Dianthus carthusianorum*), *Echium* (*Echium vulgare*) und *Onobrychis* (*Onobrychis viciaefolia*).

Bei *Z. (A.) carniolica* war die Tauben-Skabiose mit 60% aller Besuche die mit Abstand wichtigste Art (Abb. 3e). Daneben waren besonders noch die Wiesen-Flockenblume (*C. jacea*), in zweiter Linie auch Dost und Knautie sowie Distelarten von Bedeutung. Bis auf einen einzigen Be-

such am gelben Sichelklee (*M. falcata*) wurden nur rosa-violette bis blaue Arten besaugt. Mit nur 15 registrierten Nektarpflanzenarten und einem Index von 1,3 (Tabelle 3) ist *Z. (A.) carniolica* als stenanth zu charakterisieren.

Z. (Z.) transalpina wies mit 71% die mit Abstand stärkste Nutzung von *S. columbaria* auf (Abb. 3f). Nur *C. jacea* war außerdem noch von größerer Bedeutung. Dabei wich der Falter bei einem Mangel an *Scabiosa*-Blüten auch gänzlich auf die Flockenblume aus, so beispielsweise an einem

Fundort außerhalb des Untersuchungsgebiets bei Oberkochen (Ostalbkreis). Daneben wurden noch vereinzelt Disteln, Berg-Aster (Asteraceae: *Aster amellus*), Dost, Knautie, das gelbe Ochsenauge (*B. salicifolium*) und die weiße Graslilie (Liliaceae: *Anthericum ramosum*) besucht. Mit 12 Arten und einem SHANNON-WEAVER-Index von 0,9 war das Blütenspektrum klein, das Widderchen somit im Untersuchungsgebiet sehr stenanth.

Z. (Z.) filipendulae nutzte ebenfalls mit 42% besonders die Skabiose (Abb. 3g). Daneben waren aber noch eine Reihe anderer Arten bedeutsam, so Knautie, Dost, Wiesen Flockenblume und Disteln. Insgesamt registrierte ich 34 Nektarpflanzenarten, darunter mehrfach Besenheide (Ericaceae: *Calluna vulgaris*), Später Zahntrost (Scrophulariaceae: *Odontites vulgaris*), Wegerich (*P. media*) oder Schafgarbe (*A. millefolium*). Das Widderchen war somit ziemlich euryanth (Index 1,9).

Korrelation von Blüh- und Widderchenphänologie

Die Widderchen korrelierten in ihrem Erscheinen in den jeweiligen Gebieten mit der Blühphänologie der typischen Nektarpflanzen (Abb. 4). So begann die Flugzeit früher Arten wie *Z. (M.) minos* und *Z. (Z.) loti* erst nach dem Aufblühen von *K. arvensis*, *D. carthusianorum* und *E. vulgare* im Juni.

Mitte Juli bis Mitte August wurden in vielen Gebieten die höchsten Widderchen- und Blütenzahlen erreicht. Großen Anteil an den Nektarressourcen hatte zu dieser Zeit *S. columbaria* und teils auch *C. jacea*. Ende August und im September nahm die Summe der Blütenzahlen der bevorzugten Arten allmählich, die der Widderchen sehr schnell ab. Ende September und Anfang Oktober waren zwar oft noch genauso viel oder mehr Blüten vorhanden als Mitte Juni, Widderchen traf ich aber außer wenigen *Z. (Z.) filipendulae* in manchen Jahren (2000) kaum noch an.

Am Stürzlesberg beispielsweise wurde das Maximum des Blütenindex in beiden Jahren von Mitte Juli bis Anfang August erreicht, wobei 2001 (Abb. 4b) eine etwa 50% höhere Blühdichte herrschte als im Vorjahr. Die Widderchenzahl folgte dieser Blühkurve ziemlich exakt. Ende August und im September ging die Blütenzahl langsamer zurück als die der Widderchen.

Tabelle 3. Diversitätsindizes nach SHANNON-WEAVER als Maß für die Euryanthie der einzelnen Widderchen-Arten.

Art	<i>purpur- alis</i>	<i>minos</i>	<i>carnio- lica</i>	<i>loti</i>	<i>viciae</i>	<i>ephial- tes</i>	<i>trans- alpina</i>	<i>filipen- dulae</i>	<i>loni- cerae</i>
Diver- sitäts- index	1,6	1,4	1,3	2,1	1,3	1,6	0,9	1,9	1,4

Am Ramenstein (Abb. 4c) war die dominierende Population von *Z. (M.) purpuralis* gut in das Blütenmaximum von *O. vulgare* und der Disteln von Mitte Juli bis Anfang August eingepasst. Die frühe *Z. (M.) minos* war hier Ende Juni und Anfang Juli fast ganz an die vergleichsweise deutlich selteneren *E. vulgare* und *D. carthusianorum* gebunden. Am Wartberg (Abb. 4a) war das Individuenmaximum im Vergleich zum Maximum des Blütenindex in der Zeitachse etwas nach hinten verschoben und lag um Mitte August. Zu dieser Zeit waren außer den sehr häufigen, aber nur mit maximal „vier“ bewertbaren Skabiosen und den Wiesen-Flockenblumen nur mehr wenige andere Blüten vorhanden, so dass der Gesamtindex absank. Gerade dann erreichten aber *Z. (Z.) filipendulae* und *Z. (Z.) transalpina* ihr Flugmaximum, überlagert noch von der langsam ausklingenden *Z. (A.) carnioica*.

Bei den anderen, rein von späten Widderchenarten dominierten Gebieten war diese Verschiebung noch ausgeprägter, so am Erbisberg (Abb. 4d). Aber auch hier sanken die Widderchenzahlen im Frühherbst dann deutlich schneller als die Summe der Blüten.

Die Korrelationskoeffizienten liegen bei von mehreren Arten in einigermaßen ausgewogenen Anteilen besiedelten Gebieten zwischen 0,6 und fast eins und zeigen somit einen starken Zusammenhang der Widderchenphänologie mit der ihrer wichtigsten Nektarpflanzen. Nur in Gebieten, in denen entweder nur eine oder zwei Widderchenarten stark dominierten oder die Widderchen im Vergleich zu den Nektarpflanzen aufgrund anderer, etwa das Larvalhabitat betreffender Faktoren, insgesamt selten waren, sind die Korrelationskoeffizienten niedriger (0,5–0,7), aber immer noch signifikant.

Diskussion

Ressourcenbasis und -nutzung

Neben der phänologischen und räumlichen Einnischung (WAGNER 2003) ist die Wahl der Raupen-Nahrungspflanze eine weitere Ebene der Nischentrennung. So sind Arten, die sich nach der Phänologie überschneiden, meist nahrungsbiologisch getrennt. Arten mit unterschiedlicher Phänologie können sich dagegen dieselbe Raupen-Nahrungspflanze teilen, beispielsweise *Z. (Z.) transalpina* und *Z. (Z.) loti*. Bei den Faltern war eine deutliche Einnischung in den allgemeinen Blühaspekt ihrer Habitate gegeben. Die größten Widderchendichten korrelierten mit der größten Blütendichte. Artliche Unterschiede bei den Nektarpflanzen beruhen allerdings vermutlich nicht auf Koexistenzstrategien, sondern auf Unterschieden in Phänologie und Habitatsansprüchen.

Z. (Z.) filipendulae frisst als Larve ausschließlich Hornklee, die syntope und synphäne *Z. (Z.) transalpina* vorwiegend Hufeisenklee. *Z. (Z.) loti* ernährt sich von Esparsette, Hufeisenklee und Bunter Kronwicke, *Z. (M.) minos* dagegen von Kleiner Bibernelle. *Z. (Z.) viciae* ist auf Fabaceen spezialisiert, *Z. (M.) purpuralis* wiederum auf den Lippenblütler Thymian.

Interessanterweise liegen vom transalpino-iden Stamm von *Z. (Z.) transalpina* Beobachtungen von Populationen mit *L. corniculatus* (HOFMANN 1994, Schwarzwald, Oberrhein) und sogar *Lotus uliginosus* (= *L. pedunculatus*) (WAGNER 2002a, Voralpenland) als alleiniger Nahrungspflanze vor. Die starke Fixierung der hippocrepidoiden Populationen des Untersuchungsgebiets auf Hufeisenklee könnte es der Art ermöglichen, mit den zahlreichen Raupen der synphänen *Z. (Z.) filipendulae* zurechtzu-

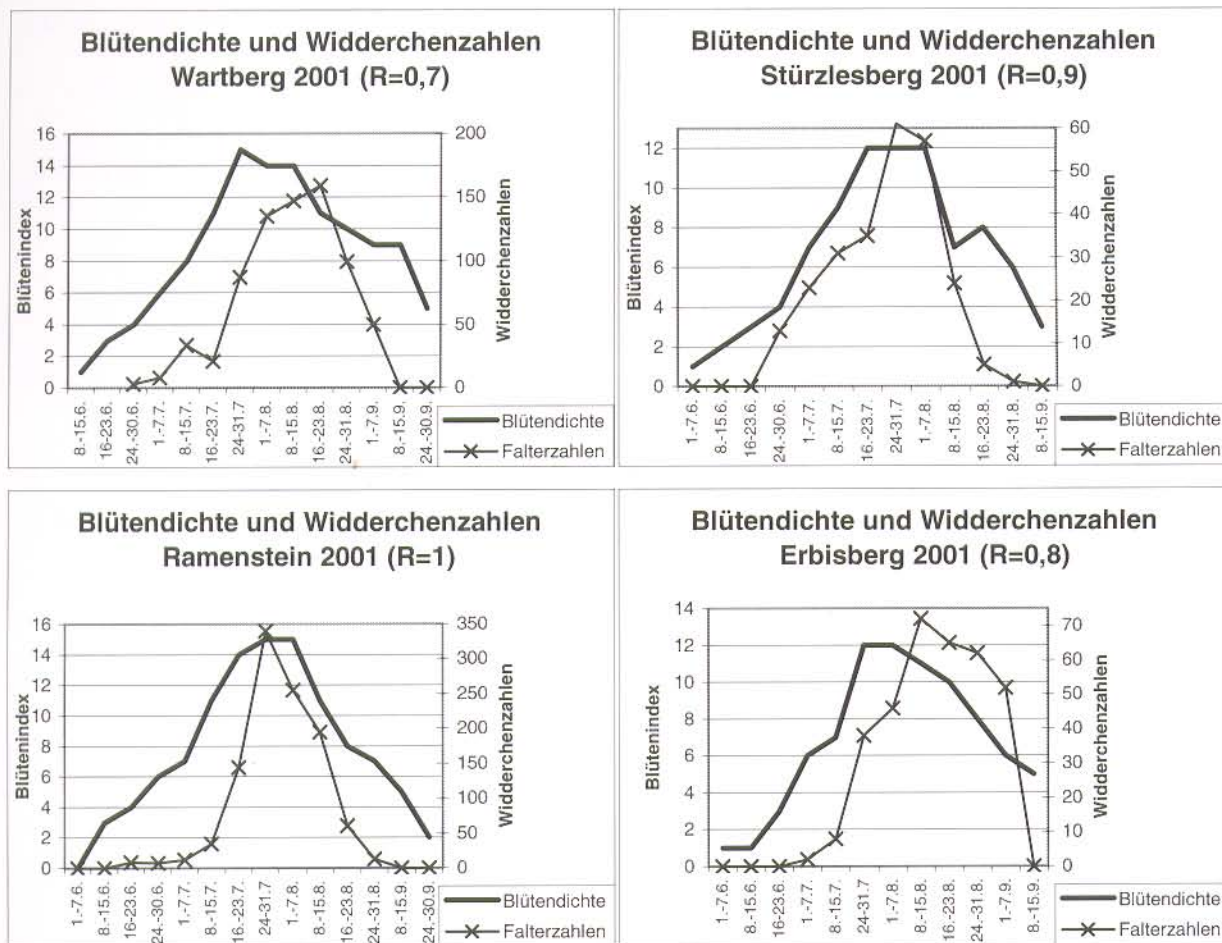


Abb. 4a–d: Phänologie der Widderchen (wöchentliche Individuensammlung) im direkten Vergleich zu der wichtigsten Nektarpflanzen (wöchentliche Indexsummen, Pflanzenarten wie in Abb. 2) in einigen repräsentativen Gebieten.

kommen. Ob sich diese Nahrungspflanzenwahl als aktive Koexistenzstrategie herausgebildet hat oder auf anderen Ursachen wie differierenden Bedingungen bei der glazialen Persistenz und der anschließenden Rückwanderung nach Mitteleuropa beruht, ist schwer zu klären. Da *Z. t. hippocrepidis* aber in der Zucht problemlos *L. corniculatus* fraß und die Art dennoch in ihrem Vorkommen stark von *H. comosa* limitiert war, liegt eine Koexistenzstrategie nahe. Bei einer Akzeptanz von *L. corniculatus* im Freiland stünden ihr nämlich wesentlich mehr geeignete Habitate zur Verfügung, sie müsste dafür aber mit *Z. (Z.) filipendulae* konkurrieren.

Bei *Z. (A.) carniolica* und *Z. (Z.) filipendulae* war aber eine phänologische Überschneidung an der gleichen Nahrungspflanze Hornklee unter denselben Habitat-

bedingungen gegeben. Die sich ergebende potenzielle Konkurrenz wurde jedoch dadurch gemildert, dass die Raupen von *Z. (A.) carniolica* bereits im Juni ausgewachsen waren (WAGNER 2003), die meisten Larven von *Z. (Z.) filipendulae* aber erst im Juli bis Anfang August. Hier liegt also ähnlich den Faltern von *Z. (M.) purpuralis* und *Z. (M.) minos* eine relative Trennung von etwa drei Wochen vor.

Individuenreiche Faltervorkommen sind nur bei großer Abundanz der jeweiligen Raupennahrungspflanzen möglich. Bei *Z. (Z.) transalpina* und *Z. (Z.) ephialtes* wurden begrenzte Fraßpflanzenreserven sogar als die wichtigsten limitierenden Faktoren der Verbreitung überhaupt erkannt. Wo beispielsweise *Thymus* sp. nur sehr vereinzelt vorkam, konnte auch keine starke Population von *Z. (M.) purpuralis* erwartet wer-

den. Wenn aber andere Bedingungen nicht erfüllt waren, fehlten die entsprechenden Arten auch bei großem Angebot an Raupennahrung. An der Schäfhalde fanden sich große Bestände an *L. corniculatus*, *Z. (A.) carniolica* fehlte aber trotzdem wegen des ungeeigneten Mikroklimas. Ähnlich verhält es sich mit *Z. (Z.) transalpina* und *H. comosa* an einigen nordexponierten Stellen.

Die Falter waren gut an die Blühphänologie in den Habitaten angepasst. Die frühen Arten erschienen gerade zu dem Zeitpunkt, wenn die ersten widderchentypischen Nektarpflanzen wie *E. vulgare*, *D. carthusianorum* und *K. arvensis* zu blühen begannen. Ein bis zwei Wochen vor Erscheinen der Falter waren im allgemeinen noch kaum Blüten dieser Arten vorhanden. Zu dieser Zeit blühten dafür beispielsweise *H.*

comosa und *Cerastium arvense* (Caryophyllaceae), die für Widderchen völlig uninteressant sind. Nur *Salvia pratensis* blühte bereits ab Mitte Mai und wurde auch gelegentlich von *Z. (M.) minos* im Juni besucht. Die meist geringere Abundanz der frühen Arten ist zum Teil auf Nektarpflanzenmangel zurückzuführen. So kam *D. carthusianorum* nicht in allen Biotopen und oft nur kleinflächig vor. Im Gebiet Wartberg deckte sich die Verbreitung dieser Pflanze beispielsweise mit der von *Z. (M.) minos* völlig und war auf den mittleren Südhang beschränkt. Fast sämtliche Nektarbesuche stammten hier von dieser Art. *K. arvensis* hingegen kam vermehrt nur an Säumen oder frischeren Stellen vor, die mit dem Larvalhabitat der Widderchen verzahnt sein müssen, um diesen eine Ernährungsgrundlage bieten zu können. Im Gebiet Steinenfeld fand sich *K. arvensis* besonders häufig am Fuß der Heide zur Straße hin, wo sich 2001 die Falter von *Z. (M.) minos* konzentrierten. Zusätzlich war auch *D. carthusianorum* nicht selten, was schließlich in Verbindung mit großflächig geeignetem Larvalhabitat die Häufigkeit des Widderchens an diesem Fundort erklärt. *E. vulgare* schließlich wuchs zahlreich nur an Stellen mit Offenbodenanteil und ist nach eigenen Beobachtungen im jungen Zustand (Juni) vergleichsweise beweidungsempfindlich. Vor allem in Teilen des östlichen Lindletals (Nattheim) war *Z. (M.) minos* auf diese Art angewiesen. *Z. (Z.) loti* reagierte weniger stark auf die Verteilung der Nektarpflanzen. Einmal flog sie etwas länger, bis Anfang August, und zum anderen korrelierten die am stärksten genutzten Larvalhabitate in Säumen oder zumindest in Kontakt zu solchen mit dem Vorkommen von *K. arvensis*, die dann auch mit 34 % die meistbesuchte Pflanzenart war. Darüber hinaus war *Z. (Z.) loti* weniger wählerisch und nutzte in verstärktem Ausmaß gelbe (sogar Fabaceen) und weiße Arten.

Mittelspäten Arten im Juli bis Anfang August standen deutlich mehr Nektarpflanzen zur Verfügung. Neben den bereits im Juni blühenden Arten waren dies ganz besonders *O. vulgare*, Disteln der Gattungen *Carduus* und *Cirsium* sowie auch bereits *S. columbaria* und *C. jacea*. Die Verteilung der wichtigsten Nektarpflanzen war bei den einzelnen Widderchenarten habitatbedingt. So waren für *Z. (Z.) viciae* und *Z. (Z.) lonicerae* *K. arvensis* und *O. vulgare* wichtig, für *Z. (M.) purpuralis* dagegen neben *O. vulgare* mehr *S. columbaria*.

Ende Juli bis in den September, also zur Flugzeit der späten Arten, wurden besonders große Blütendichten bei *S. columbaria* und *C. jacea* festgestellt. Dafür waren die anderen Pflanzen entweder fast ganz abgeblüht (*E. vulgare*) oder zumindest in nur mehr geringerer Zahl (*D. carthusianorum*, *K. arvensis*) vorhanden. Ab Mitte August verschwanden auch *O. vulgare* und die Disteln langsam. So verwundert es nicht, dass *C. jacea* und ganz besonders *S. columbaria* bei den spät fliegenden Widderchen die mit Abstand meistbesuchten Blütenpflanzen waren. Dabei waren aber *Z. (Z.) transalpina* und *Z. (A.) carniolica* deutlich stenanthier als *Z. (Z.) filipendulae*, die auch eine Vielzahl anderer, wenig widerchentypischer Arten wie zum Beispiel *Calluna vulgaris* oder *Odontites vulgaris* zur Nektaraufnahme nutzte und hierin mit der Frühsommerart *Z. (Z.) loti* vergleichbar war.

Die größte Blütendichte fiel somit mit der größten Falterdichte zusammen. Letztere resultierte Mitte Juli bis Mitte August aus einer phänologischen Überschneidung der mittelspäten Arten (*Z. (Z.) viciae*, *Z. (M.) purpuralis* u.a.) mit den späten Arten (*Z. (A.) carniolica*, *Z. (Z.) filipendulae*, *Z. (Z.) transalpina*).

Artliche Präferenzen innerhalb der widerchentypischen Nektarpflanzen beruhen zum großen Teil auf phänologischen Unterschieden und solchen in der Habitatwahl der Tiere und kaum auf Koexistenzmechanismen. In anderen Gegenden werden von Rotwiderchen ähnliche bzw. je nach Vorkommen die selben Arten präferiert (STEFFNY 1982, HOFMANN 1994, KREUSEL & BÖHMER 1998, NAUMANN *et al.* 1999, AISTLEITNER 1990, 1999 etc.). Die festgestellten Blütenpräferenzen spiegeln folglich das Angebot wider. So sind die Arten innerhalb der widerchentypischen Pflanzen, nicht aber atypische Arten, problemlos austauschbar. Die Tauben-Skabiose ist deswegen die wichtigste Art, weil sie gewöhnlich in großer Menge vorkommt. Dazu decken sich ihre Lebensraumansprüche, nämlich aufgrund ihrer Lichtbedürftigkeit (bodennahe „Blattrosette“, keine vegetative Vermehrung mittels Ausläufern) die Bedingung eines mageren, teils lückigen Standorts, mit denen vieler Widderchen außer *Z. (Z.) viciae* und *Z. (Z.) lonicerae*. Wäre an ihrer Stelle etwa *C. jacea* häufiger, wäre diese Pflanze vermutlich auch die meistbesuchte. Bei Oberkochen beispielsweise lebt eine starke *Z. (Z.) transalpina*-Population fast ausschließlich an *C.*

jacea (eigene Beobachtungen 2001), da *S. columbaria* hier selten ist. Der Grad der beobachteten Euryanthie dürfte auf zwei Faktoren zurückzuführen sein. Zum einen spiegelt er endogene Gegebenheiten wider, die sich vermutlich proportional zur allgemeinen ökologischen Valenz der Art verhalten. Zum anderen ist auch die Populationsdichte von Bedeutung. In Jahren bzw. an Standorten mit großer Falterdichte besuchten die jeweiligen Arten bei gleicher Ressourcengrundlage ein weiteres Spektrum an Nektarpflanzen als in individuenarmen.

Gemeinsame Merkmale der sogenannten „widerchentypischen“ Blüten können wie folgt zusammengefasst werden: Sie erreichen meist eine gewisse Höhe über dem Boden (ca. 0,3–1 m). Direkt in Bodennähe blühende Arten waren dagegen weit weniger interessant, so beispielsweise *Cirsium acaule* oder *Thymus pulegioides* agg. Weiterhin bestehen sie entweder aus umfangreicheren Infloreszenzen vom Scheiben- und Körbchentyp (Asteraceae, Dipsacaceae) oder zumindest aus dicht gedrängten Blütenständen mit mehreren bis vielen Einzelblüten (*E. vulgare*, *D. carthusianorum*, *O. vulgare*, *O. viciaefolia*). Hier können die Tiere gut landen und überdies steht ihnen so ein größerer Nektarvorrat zur Verfügung. Dieser wurde bei langen Verweilzeiten auf einem Blütenstand, besonders abends und morgens, insofern gut ausgenutzt, als dass die Tiere immer wieder sämtliche Einzelblüten nach und nach besaugten. Kleine, einzeln stehende Blüten wurden dagegen kaum beachtet, so die Nelke *Petrorhagia prolifera*. Schließlich wurde die Blütenfarbe blau bis violett stark bevorzugt und machte bei den meisten Arten mehr als 95% aller Besuche aus. Nach PRINZ & NAUMANN (1988) haben die Facettenaugen der Art *Zygaena (Zygaena) trifolii* (ESPER, 1783) ein Empfindlichkeitsmaximum bei 460 nm, was ultramarinblau entspricht. Zusätzlich wurden in einer Studie an derselben Widderchenart (NAUMANN *et al.* 1991) in Blütenextrakten von *K. arvensis* Stoffe nachgewiesen, die Rezeptoren in den Antennen des Widderchens zu stimulieren vermögen und große Ähnlichkeit mit dem männlichen Pheromonbouquet von *Z. (Z.) trifolii* aufweisen. Die ebenfalls starke Bevorzugung der nahe verwandten Gattung *Scabiosa* (HOFMANN 1994, NAUMANN *et al.* 1999) lässt darauf schließen, dass es sich bei den anderen heimischen *Zygaena*-Arten ähnlich verhalten könnte.

Insgesamt war die Widderchenphänologie auch in den einzelnen Gebieten stark an die Blühphänologie gebunden. Wo spät blühende Pflanzen von Mitte August bis September selten waren, waren die Widderchen insgesamt früher unterwegs. Dass in Gebieten mit großem Anteil spät fliegender Arten der Höhepunkt der Widderchenflugzeit scheinbar etwas nach dem der Blüten lag, ist teilweise auf einen methodischen Artefakt zurückzuführen, da die an solchen Stellen oft sehr häufig vorkommende Tauben-Skabiose nur mit maximal „4“ zu bewerten war. Andere Phänologien der Widderchen in anderen Gebieten dürften mit einiger Wahrscheinlichkeit mit dem dortigen Blühaspekt zusammenhängen. So liegt die Hauptblüte widderchentypischer Pflanzen sowohl in den Mesobrometen am warmen Oberrhein (HOFMANN 1994) als auch in kühleren Tieflagen am Alpennordrand (AISTLEITNER 1999, eigene Beobachtungen) früher. Bereits in der ersten Junihälfte 2000 fliegende *Z. (Z.) loti* an einem 1000 m NN hoch gelegenen Fundort im Montafon (Österreich) waren genau in die dortige Hauptblüte von *K. arvensis* eingepasst. Vier Wochen später waren kaum Blüten und keine Falter mehr zu sehen. Bei *Z. (Z.) filipendulae* folgt die Gesamtflugzeit in Gebieten mit anderer Blühphänologie wie im Juni/Juli (*K. arvensis*, *Betonica officinalis* [Lamiaceae] u.a.) auf feuchten Wiesen im bayerischen Alpenvorland (eigene Beobachtungen) dieser ebenfalls. Die im Vergleich zu den hippocrepidoiden Populationen des Untersuchungsgebiets um einen Monat früher, nämlich von Ende Juni bis Anfang August fliegende transalpinoide Population von *Z. (Z.) transalpina* bei Memmingen im Alpenvorland war in ihrer Phänologie stark an die Blüte von *Cirsium palustre* (Asteraceae) angepasst (WAGNER 2002a). Anfang bis Mitte August, wenn auf der Schwäbischen Alb die höchsten Individuenzahlen notiert wurden, waren Falter und Blütenpflanzen auf den bei Memmingen besiedelten Kahlschlägen bereits stark zurückgegangen.

Eine interessante Frage ist die Steuerung der eher späten Blühphänologie im Untersuchungsgebiet. Die Tauben-Skabiosen an den trockensten und magersten Stellen im Schnitt um etwa drei Wochen später zu blühen als an etwas mesophileren. Gerade von diesen mesophileren Gebieten sind auch die frühesten Funde Ende Juni von *Z. (Z.) filipendulae* zu vermelden, die als Anpassung an die frühere Blüte gedeutet werden müssen. Gänzlich anders

noch als in diesen Gebieten stellte sich die Blüte der Tauben-Skabiose im Langen Feld dar, einem Niedermoorstandort mit Quellkalkbuckeln. Ein um etwa fünf Wochen früheres Blühmaximum Mitte Juni und Anfang Juli 2000 (Abundanzstufe 3) dürfte in Zusammenhang mit der besseren Wasserversorgung auf dem in der Brenzaue gelegenen, ehemaligen Niedermoor zusammenhängen. Auch die allerdings seltener vertretene *C. jacea* blühte hier bereits ab Ende Juni. Leider war *Z. (Z.) filipendulae* aufgrund der geringen Dichte der Raupennährpflanze *L. corniculatus* dort selten, so dass etwaige Auswirkungen einer Anpassung an diese Blühphänologie nicht erkennbar werden können. Interessanterweise blühte auch eine andere, allerdings nicht als Saugpflanze relevante Art, nämlich *P. saxifraga* hier um gut fünf Wochen früher als an Trockenhängen, nämlich im Juni bis Anfang Juli. Ob allein Feuchtigkeitsunterschiede ausschlaggebend sind oder ob eher eine Besiedelung durch unterschiedliche Genotypen unter den Pflanzen vorliegt, muss offenbleiben. Jedenfalls zeigen Feuchtstandorte in anderen Gebieten (Alpenvorland) oft ebenfalls eine etwas frühere Blühphänologie von Juni bis Anfang August, gefolgt von einer entsprechenden Widderchenphänologie aus *Z. (Z.) viciae*, *Z. (Z.) trifolii* und *Z. (Z.) filipendulae*.

Konkurrenz

Die Nektarpflanzen waren zur Hauptflugzeit der Gattung *Zygaena* im Untersuchungsgebiet aber oft sehr häufig vorhanden, so dass ihnen unter Normalbedingungen keine sehr große Rolle als Konkurrenzfaktor zukommen dürfte. Sie erlangen besonders dann eine Bedeutung, wenn von den sonstigen Faktoren her mehrere synphäre Arten in individuenreichen Populationen vorkommen könnten, in Jahren mit sehr hoher Populationsdichte einer Art oder zu Beginn der Gesamtflugzeit der Widderchen im Juni (*Z. minos*!). Die Beobachtung, dass manche Arten bei in gewissen Jahren sehr häufigem Vorkommen auch nicht widderchentypische Pflanzenarten nutzen, kann dann bereits als Manifestierung des limitierenden Faktors Nektarpflanzen interpretiert werden. Die durch andere günstige Faktorkonstellationen wie geringe Parasitierung und zuträgliche Witterung stark angestiegene Populationsdichte ist bereits höher als es die Ressource Nektarpflanze langfristig erlauben würde. Beispiele lassen sich 1999 bei *Z. (Z.) filipendulae* im eher blütenarmen Gebiet Arp-

halde anführen, wo etwa *Plantago media* besucht wurde oder 1998 bei *Z. (Z.) loti* am Moldenberg (ebenfalls *P. media*). Auch von *Z. (Z.) loti* waren 1999 Falter bei großer Populationsdichte an Pflanzen wie *Helianthemum nummularium* (Cistaceae) und *Veronica teucrium* (Scrophulariaceae) verhältnismäßig häufig zu beobachten. Solche als suboptimal zu charakterisierende Arten werden bei ausreichendem Vorhandensein „widderchentypischer“ Pflanzen völlig gemieden. Auch bei anderen Arten ließen sich hierzu Beispiele finden, so bei *Z. (M.) purpuralis* 2001 am Ramenstein (*P. saxifraga*, *Daucus carota*), wo in dem Jahr ein Massenvorkommen anzutreffen war. In allen bisher im Folgejahr untersuchten Fällen waren die Populationen dann teils sehr deutlich individuen schwächer. Die Nutzung atypischer Arten ist somit ein Zeichen für eine im Verhältnis zum Nektarpflanzenangebot zu hohe Populationsdichte. Vermutlich auch durch geringeren Reproduktionserfolg infolge der suboptimalen Ernährung gehen die Individuenzahlen dann in der Folge zurück, wobei aber Überlagerungen mit Faktoren wie Parasitierung derart stark sein dürften, dass keine absolute Bedeutung des Nektarpflanzenmangels angegeben werden kann.

Dieser Mangel betrifft dann alle Arten im fraglichen Zeitraum, so dass nun die Konkurrenz ins Spiel kommen könnte. Die Bedeutung von Konkurrenz bei der Limitierung von Abundanz und Verbreitung von Arten wurde und wird sehr kontrovers diskutiert (z.B. SLATKIN 1974, SCHOENER 1983, GUTIÉRREZ *et al.* 2001). Bei den Widderchen liegt offensichtlich keinerlei territoriale Konkurrenz vor, da sie ganz im Gegenteil zu geselligem Verhalten auf engstem Raum tendieren. Nachdem auch „chemische Konkurrenz“ kaum wahrscheinlich ist, bleibt als einzige mögliche Konkurrenzform diejenige um die Ressourcen Raupennährpflanze und Nektar. Ein eindeutiger Einfluss von Konkurrenz wäre somit nur möglich, wenn alle Arten bei unterschiedlicher Konkurrenzkraft gleich von der Nektarpflanzenlimitierung getroffen würden. Hier kommt der Grad der Stenanthie bzw. die genetische Variabilität ins Spiel. Arten mit hoher Anzahl an genutzten Pflanzen können besser auf zwar suboptimale, aber immerhin etwas Nektar liefernde Ersatzpflanzen ausweichen als sehr stenanthie Widderchen. Dazu passt sehr gut, dass *Z. (Z.) loti* als euryanthe Art deutlich häufiger ist als die gleichzeitig fliegende, stenanthie *Z. (M.) minos* zu den frühen Zeiten mit noch ge-

ringerer Nektarpflanzenhäufigkeit. *Z. (Z.) filipendulae* ist dagegen als ebenfalls sehr euryanthe Art im Hoch- und Spätsommer bei weitem das individuenreichste Widderchen. Hierbei spielt allerdings die gesamte ökologische Valenz eine Rolle, von der der Grad der Euryanthie aber ein wohl repräsentativer Ausschnitt sein dürfte. Betroffen sind gleichfalls Blütenbesucher anderer taxonomischer Gruppen, die nach eigenen Ergebnissen mindestens zwei Drittel aller Blütenbesucher in den Untersuchungsgebieten stellen. So können beispielsweise Hummeln auch auf von Widderchen wenig beachtete Lamiaceen oder Fabaceen ausweichen. Von klassischer Konkurrenz, bei der eine Ressource einer Art wegen Nutzung durch eine konkurrenzstärkere andere Art ersterer nicht mehr zur Verfügung steht (SCHOENER 1983), kann aber gleichfalls nicht ohne Probleme gesprochen werden. Weiter liegt keine negative Koppelung der Individuenhäufigkeit der Widderchen mit der der Nektarpflanzen vor, wie es bei Populationen von Räubern und noch mehr von Parasitoiden und ihrer Ressource Beute bzw. Wirt zu erwarten ist. Unterschiedliche Konkurrenzkraft in Bezug auf die Blüten müsste sich ferner in einer Vertreibung unterlegener Arten und/oder einer effizienteren Ausbeutung des Nektars manifestieren. Eine Vertreibung wurde nur selten beobachtet (vgl. WAGNER 1999), etwa wenn „agilere“ Arten durch ungestümes Verhalten ruhigere vertreiben. Dies kommt allerdings wegen meist viel größerer Blüten- als Widderchenzahl zu selten vor, um wirklich relevant zu sein. Unterschiede in der Effizienz sind allerdings möglich. So verbringen besonders *Z. (M.) purpuralis* und *Z. (A.) carniolica*, aber auch andere, sowohl schlechtere Witterungsphasen als auch Randzeiten abends und morgens auf den Blüten, wobei es immer wieder zur Nektaraufnahme kommt. Dies könnte ihnen einen Konkurrenzvorteil verschaffen vor Widderchen, die kaum auf Blüten ruhen wie *Z. (Z.) transalpina* und *Z. (Z.) viciae* sowie vor anderen Insekten außer den im Blütenbesuch vergleichbaren Hummeln.

Bei den Raupennahrungspflanzen ist das Vorliegen einer Konkurrenz nicht leichter zu beurteilen. Prinzipiell sollte die Konkurrenz bei kleinen Tieren und auf unteren trophischen Ebenen wie Pflanzenfressern eher gering sein, besonders, wenn sie wie die Widderchen stark von Prädation bzw. Parasitismus beeinflusst sind (SCHOENER 1983). Des weiteren ist die Konkurrenz

abhängig vom Grad der Überlappung in der Ressourcennutzung (z.B. ABRAMSKY *et al.* 1979). Schließlich ist vermutlich der Effekt von Konkurrenz auf seltene Arten geringer oder zumindest schwerer nachweisbar (SCHOENER 1983). Folglich wäre für die Widderchen die stärkste Konkurrenz zwischen den phänologisch und nahrungsbiologisch ähnlichen *Z. (Z.) filipendulae* und *Z. (A.) carniolica* zu erwarten, zumal sie ein Optimum unter den gleichen abiotischen Lebensraumbedingungen aufweisen. Beide Arten sind mit einem signifikanten SPEARMAN-Koeffizienten von 0,5 stark positiv miteinander korreliert. Die Paarungen der ähnlich weit verbreiteten *Z. (A.) carniolica* und *Z. (Z.) loti* oder *Z. (Z.) filipendulae* und *Z. (Z.) loti* kommen nur auf etwas geringere Werte unter 0,4. Beide zuerst genannten Widderchen sind an den gleichen Fundorten sehr häufig (Hirschhalde, Wartberg, Eselsburger Tal, Bopfingen). Eine starke Konkurrenzsituation ist somit sehr unwahrscheinlich. Eine Ursache könnte allerdings die aufgedeckte relative phänologische Trennung der Larven spielen, die die Überschneidung etwas abmildert. Diese ist in diesem Fall auf die unterschiedliche Mindestentwicklungszeit und verschiedenen Aktivitätsbeginn im Frühjahr zurückzuführen und somit wohl weniger eine Koexistenzstrategie zweier Arten als eine Anpassung von *Z. (Z.) filipendulae* an die Blühphänologie. Bei der Auftrennung der exakt synphänen *Z. (Z.) filipendulae* und *Z. (Z.) transalpina* auf *L. corniculatus* und *H. comosa* ist eine Koexistenzstrategie dagegen nicht auszuschließen. Nicht unbedeutend dürfte hierbei aber auch der Aspekt einer räumlichen Ausdünnung der Raupen sein, da so die Ressourcendichte für Parasitoide sinkt. Es ist demnach nicht nachgewiesen, dass *L. corniculatus* bei einer gleichzeitigen Nutzung durch diese zwei Arten so stark ausgebeutet würde, dass die konkurrenzwächere der beiden Widderchen seltener würde. Bei einer Untersuchung an vier *L. corniculatus*-Fressern unter den Lepidopteren (GUTIÉRREZ *et al.* 2001) konnte kein wechselseitiger Einfluss auf die Verbreitung und Abundanz der Arten *Z. (Z.) filipendulae*, *Polyommatus icarus* (ROTEMBURG, 1775), *Plebejus argus* (LINNAEUS, 1758) und *Erynnis tages* (LINNAEUS, 1758) nachgewiesen werden. Oft waren gerade die individuenreichsten Vorkommen zumindest zweier Arten auf der gleichen Fläche gelegen, weshalb die Autoren Konkurrenz als wichtigen Faktor für unwahrscheinlich halten. Allerdings muss betont werden, dass die Arten unterschied-

lichen taxonomischen Gruppen entstammen, die abgesehen von vielen anderen Faktoren eine unterschiedliche Detailphänologie an der gemeinsamen Nahrungspflanze aufweisen dürften, so ganz besonders *E. tages*. Immerhin liegen auch aus dem Untersuchungsgebiet kaum Anhaltspunkte auf eine Konkurrenz der Widderchen mit Vertretern anderer taxonomischer Gruppen um Fraßpflanzen vor, vielleicht mit Ausnahme von *Polyommatus coridon* (PODA, 1761) in wenigen Gebieten mit eher spärlichem *Hippocrepis*-Vorkommen.

Literatur

- ABRAMSKY, A., DYER, M. I., HARRISON, P. D. 1979. Competition among small mammals in experimentally perturbed areas of the shortgrass prairie. *Ecology* **63**: 1242–1247.
- AISTLEITNER, E. 1999. Die Schmetterlinge Vorarlbergs 1. *Vorarlberger Naturschau* **5**: 1–390.
- GUTIÉRREZ, D., LÉON-CORTÉS, J. L., MENÉNDEZ, R., WILSON, R. J., COWLEY, M. J. R. & THOMAS, C. D. 2001. Metapopulations of four lepidopteran herbivores on a single hostplant, *Lotus corniculatus*. *Ecology* **82**: 1371–1386.
- HOFMANN, A. 1994. *Zygaeninae*. In: EBERT, G. (ed.): *Die Schmetterlinge Baden-Württembergs* **3**. Nachtfalter I. Stuttgart (Ulmer), pp. 196–335.
- KREUSEL, B., BÖHMER, J. 1998. Populationsökologische Untersuchungen an Widderchen-Populationen der Schwäbischen Alb bei Blaubeuren (Lepidoptera, Zygaenidae). *Nachr. entomol. Ver. Apollo*, NF **18** (4): 341–372.
- NAUMANN, C. M., TARMANN, G. M. & TREMEWAN, W. G. 1999. *The western palaearctic Zygaenidae*. Stenstrup (Apollo Books), 304 pp.
- NAUMANN, C. M., OCKENFELS, P., SCHMITZ, J., SCHMIDT, F. & FRANCKE, W. 1991. Reactions of *Zygaena* Moths to Volatile Compounds of *Knautia arvensis* (Lepidoptera, Zygaenidae). *Entomol. Gen.* **15**: 255–264.
- PRINZ, J. & NAUMANN, C. M. 1988. Optische Parameter bei der Partnerfindung von *Zygaena trifolii* (ESPER 1783) (Insecta, Lepidoptera). *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* **81**: 258.
- SBN – SCHWEIZERISCHER BUND FÜR NATURSCHUTZ (ed.) 1997. *Schmetterlinge und ihre Lebensräume – Arten, Gefährdung, Schutz*. Egg (Fotorotar), 679 pp.
- SCHOENER, T.W. 1983. Field experiments on interspecific competition. *The American Naturalist* **122**: 240–285.
- SLATKIN, M. 1974. Competition and regional coexistence. *Ecology* **55**: 128–134.
- STEFFNY, H. 1982. Biotopansprüche, Biotopbindung und Populationsstudien an tagfliegenden Schmetterlingen am Schönbühl bei Freiburg. Diplomarbeit, Universität Freiburg, Institut für Biologie I (unveröffentlicht), 174 pp.
- WAGNER, W. 1999. Bioökologische Untersuchungen an sieben Halbtrockenrasenkomplexen im Raum Heidenheim (Baden-Württemberg). Diplomarbeit, Universität Ulm, Abteilung für sy-

- stematische 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 Rotwiderchen (Lepidoptera, Zygaenidae) auf Kalkmagerrasen der Schwäbischen Alb (Baden-Württemberg). Dissertation, Universität Ulm, Abteilung für experimentelle Ökologie (Bio III) (unveröffentlicht), 135 pp. + Anhang.
- WAGNER, W. 2003. Mechanismen der phänologischen und räumlichen Einnischung bei Rotwiderchen (Lepidoptera, Zygaenidae) auf Kalkmagerrasen der Schwäbischen Alb (Baden-Württemberg). *Ent. Z., Frankfurt a. M.* ...
- Dr. WOLFGANG WAGNER,
Anton-Hohl-Str. 21a, 87758 Kronburg;
E-mail: wagner.kronburg@web.de