

Zur Ökologie des Alpenapollo (*Parnassius phoebus* Fabricius 1793)

Von Eberhard Pfeuffer

Pflanzen und Tiere haben sich durch einen Jahrtausende währenden Entwicklungsprozeß den Bedingungen ihrer Lebensräume angepaßt. Nur die Arten, die in ihr Ökosystem „passen“, können sich im „Kampf um's Überleben“ (DARWIN 1859) auf Dauer behaupten.

Dieser Prozeß der Anpassung hinterläßt deutliche Zeichen. Sie treten besonders auffällig bei Arten in Erscheinung, die unter extremen Umweltbedingungen leben. Bei Pflanzen und Tieren der Hochalpen lassen sich deshalb verschiedene Überlebensstrategien besonders gut erkennen. Ebenso wird bei alpinen Arten sehr deutlich, daß sich jede Art auf ihre Weise ihren Umweltbedingungen anpaßt und dadurch spezifische Merkmale entwickelt. Ganz allgemein ist dieser Entwicklungsprozeß wesentlichste

Grundlage sowohl für die Einmaligkeit jeder einzelnen Art als auch für die Vielfalt der Arten insgesamt.

Dies soll am Beispiel des Alpenapollo (*Parnassius phoebus* F.) aufgezeigt werden. Bei dem Versuch, die Ökologie dieses Tagfalters der Hochalpen wenigstens in den Grundzügen zu verstehen, wird auch deutlich, wie komplex und wie spezifisch Anpassungsmechanismen an einen extremen Lebensraum sein müssen. Ebenso wird deutlich, daß Arten und ihre Ökosysteme einmalige und unwiederholbare Ergebnisse der Evolution sind.

Für den Naturschutz ergibt sich aus dieser (nicht neuen) Erkenntnis eine wesentliche Konsequenz: Spezialisierte Arten sind nur durch den Schutz ihres Ökosystems zu erhalten.

1. Einleitung

Ein grundlegendes Merkmal allen Lebens ist die Anpassung von Organismen an spezifische Lebensräume. Dabei ist für die Überlebensfähigkeit einer Art der Grad der Anpassung entscheidend. Nur die Art, die in ihr Ökosystem „paßt“, kann sich auf Dauer im „Kampf um's Dasein“ (DARWIN 1859) behaupten.

Die einzelnen Faktoren, die Pflanzen und Tieren eine erfolgreiche Einnischung in ihr Ökosystem ermöglichen, sind äußerst komplex und in ihrer Gesamtheit kaum erfaßbar. Bei einigen Arten treten jedoch wesentliche Merkmale und Verhaltensweisen als sehr augenfällige Zeichen einer Anpassung in Erscheinung. Der Versuch, sie aus evolutionären Gesichtspunkten zu verstehen, ermöglicht eine besonders faszinierende Betrachtung der Natur.

Deshalb soll hier vor allem unter diesem Aspekt über den Alpenapollo (*Parnassius phoebus* F.), eine bekannte und leicht zu beobachtende Schmetterlingsart, berichtet werden. Dabei soll deutlich werden, wie diese Art durch Anpassung an ihren Lebensraum ihre ökologische Nische gefunden hat.

2. Der Alpenapollo (*Parnassius phoebus* Fabricius 1793)¹⁾

2.1. *Parnassius phoebus* F. – ein Apollofalter

Apollofalter sind Bergschmetterlinge. Diese Unterfamilie *Parnassiinae* aus der Familie der Ritterfalter (*Papilionidae*) erreicht ihre größte Artenvielfalt in Zentralasien. Hier fliegen einzelne Arten oft nur in eng begrenzten Bereichen bis in Höhen über 5500 m NN, also an der oberen Grenze möglichen Insektenlebens (DIERL 1969, SBORDONI u. FORESTIERO 1984).

Apollofalter gelten als ursprüngliche Gruppe, da sich bei ihnen noch Merkmale aus einer früheren Entwicklungsstufe, z.B. die Verpuppung in einem Gespinnst am Boden, erhalten haben (DIERL 1969). Eine weitere Besonderheit ist eine sog. Begattungstasche (Sphragis) aus Chitin, die vom Männchen während der Paarung produziert und ans Hinterleibsende des Weibchens an-

geheftet wird. Dieses nur bei Apollofaltern vorkommende Gebilde verhindert eine weitere Kopula. Die Raupen haben, wie alle Raupen der Ritterfalter, auf dem vordersten Brustsegment eine ausstülpbare Nackengabel (Osmaterium), aus der sie ätherisch riechende Substanzen freigegeben können.

2.2 Alpenapollo (*Parnassius phoebus* F.) und Apollo (*Parnassius apollo* L.) – zwei sehr ähnliche Arten²⁾

In Mitteleuropa kommen neben dem Alpenapollo nur zwei weitere Apollo-Arten vor: der Apollo (*Parnassius apollo* LINNAEUS 1758) und der Schwarze Apollo (*Parnassius mnemosyne* LINNAEUS 1758). Während der Schwarze Apollo sich schon durch das Fehlen der roten Augen und Flecken deutlich unterscheidet, sind sich Apollo und Alpenapollo sehr ähnlich, auch im Verhalten. Deutlichste Unterscheidungsmerkmale

2) Beide Schmetterlinge imponieren als besonders prächtige Arten. Dies deuten schon ihre Namen an. Die Unterfamilie benannte Linne nach dem griechischen Gebirge Parnaß, auf dem die Musen unter der Führung des Lichtgottes Apollo tanzen und singen (HUNGER 1969). Apollo selbst stand Pate für die Namensgebung des heute allgemein als „Apollo“ bekannten Falters *Parnassius apollo*. Phoibos, „der Leuchtende“ (ein Beiwort Apollos als Sonnengott (GEMOLL 1959)), nannte der Erstbeschreiber FABRICIUS den Alpenapollo.

Apollofalter haben auch Schriftsteller und Dichter fasziniert: „Auf den seidenen, weißen Flügeln traten dunklere Adern in zarten Linien mit metallischem Glanze hervor, und mitten auf dem weißen, seidenen Grunde glänzten hellblutrot die prachtvollen Augen“ (H. HESSE 1901); oder: „Mein Apollo vom Fränkischen Jura ist ein Märchenschmetterling nach dem Motiv: weiß wie Schnee, rot wie Blut, schwarz wie Ebenholz“ (F. SCHNACK 1928). Selbst in der lyrischen Verfremdung, wie in den Gedichten „Das Seelchen“ von C. F. MEYER und „Der Schmetterling“ von H. HESSE ist unschwer die charakteristische Flügelzeichnung des Apollo (oder des Alpenapollo?) zu erkennen. (Da C. F. MEYER sein Gedicht im Juli 1871 in Davos schrieb, dürfte wohl der Anblick eines Alpenapollo ihn inspiriert haben). Auch J.-H. FABRE, Entomologe und Schriftsteller, schreibt in seinem Bericht „Eine Besteigung des Mont Ventoux“ (1865) begeistert von der Begegnung mit dem Apollo: „Sobald die Sonne mehr Kraft hat, werden wir einen prächtigen Schmetterling mit weißen Flügeln, mit vier lebhaften karminroten, schwarz eingerahmten Flecken darauf, von einem Blütenbüschel zum anderen taumeln sehen. Das ist der Parnassius Apollo, ein zierlicher Gast aus fernen Alpen und Gletschern“.

Natürlich fehlen Apollofalter auch nicht in den berühmten kolorierten Stichen früher Künstler und Forscher. So finden wir beispielsweise *P. apollo* L. in den „Insecten-Belustigungen“ von JOHANN AUGUST RÖSEL VON ROSENHOF (1705-1759) und – besonders naturgetreu – bei JACOB HÜBNER: „Geschichte europäischer Schmetterlinge“ (1793-1818). *P. phoebus* F. (anerkannte Erstbeschreibung 1793!) wird hier allerdings noch nicht aufgeführt, obwohl von HÜBNER circa 4200 (!) Schmetterlingsarten bearbeitet wurden. (Dies spricht für einen sehr geringen Bekanntheitsgrad des Alpenapollo als eigene Art zu dieser Zeit).

1) Die hier aufgeführten eigenen Beobachtungen wurden in den Lechtaler Alpen von 1982 bis 1998 gemacht.

zwischen diesen zwei Arten sind folgende: Der Alpenapollo ist kleiner; sein Fühlerschaft ist schwarz gerin-gelt; an seinem Vorderflügel findet sich meist ein roter Fleck, der beim Apollo fast immer schwarz ist.

Auffallend ist die individuelle Variabilität innerhalb einer Population bei beiden Arten: kein Schmetterling gleicht genau dem anderen.

Die Habitate des Apollo liegen in der Regel unterhalb, die des Alpenapollo oberhalb der Baumgrenze (SBN 1987). Dies trifft weitgehend auch für die Lechtaler Alpen zu ³⁾. Einzelne kleine Populationen des Alpenapollo leben hier allerdings knapp unter der Baumgrenze.

2.3 Verbreitung und Habitat

Die Gesamtverbreitung des Alpenapollo erstreckt sich über den Mittel- und Nord-Ural, über Gebirgszüge in Altai, Tienschan, Süd- und Mittel-Sibirien, Jakutien, Magadan, Kamtschatka, und Nord-Amerika. In Europa fliegt er nur in den Alpen ⁴⁾ (in Frankreich: Alpes-Maritimes bis Haute-Savoie; in Italien: Alpi Marittime bis Ostalpen; in der Süd-Schweiz: Wallis bis Engadin; in Österreich: Tirol bis Steiermark und Kärnten (TOLMAN u. LEWINGTON 1997); in Bayern: Hochlagen der Allgäuer Alpen, des Wettersteingebirges und der Berchtesgadener Alpen (GEYER u. BÜCKER 1992)). Diese Aufsplitterung des Verbreitungsgebietes führte, wie beim Apollofalter, zu einer Vielzahl von Unterarten (ROSE 1995).

In den Alpen lebt *Parnassius phoebus* L. an Gebirgsbächen und auf Quellfluren in Höhen von 1200m NN bis über 2500m NN (SBN 1987). In den Lechtaler Alpen fand ich ihn weit verbreitet an Bächen, seltener auf überrieseltem Steinschutt oder in sickernassen Senken zwischen 1300m NN und 2000m NN, – und zwar nur dort, wo der Bach-Steinbrech, seine Raupenwirtspflanze, wächst. ⁵⁾

3) Hier ist mir allerdings nur eine kleine Population des Apollo (*Parnassius apollo* L.) bekannt.

4) Die Alpen liegen extrem entfernt (und isoliert) von seinem Hauptverbreitungsgebiet in Asien. Bei Berücksichtigung seiner Ansprüche an Kältezonen ist eine Zuwanderung nur während eiszeitlicher Epochen denkbar. Wie bei vielen arktisch-alpinen Arten erfolgte durch die auf die Eiszeit folgende Erwärmung eine Isolation auf die Hochtäler der Alpen. Die Pyrenäen scheint er nicht erreicht zu haben. Dort wurde er trotz Vorkommen des Bach-Steinbrechs nie nachgewiesen.

2.4 Die Raupenwirtspflanze: Der Bach-Steinbrech (*Saxifraga aizoides* L.):

In den Lechtaler Alpen konnte ich Raupen nur auf dem Bach-Steinbrech entdecken. Dies stimmt mit den allgemeinen Angaben zur Futterpflanze von FORSTER u. WOHLFAHRT (1984) und TOLMAN u. LEWINGTON (1997) überein. Hinweise auf eine weitere – vielleicht nur unter Zuchtbedingungen akzeptierte – Raupenwirtspflanze, die Berg-Hauswurz (*Sempervivum montanum* L.) (CARTER u. HARGREAVES 1987 u. SBN 1987), ließen sich hier nicht bestätigen. So sah ich an den trockenen (!) Hängen, wo die Berg-Hauswurz häufig wächst, nie einen Falter des Alpenapollo und nie die zugehörige Raupe auf den Pflanzen.

Der Bach-Steinbrech, auch Fetthennen-Steinbrech oder Bewimperter Steinbrech genannt, ist eine arktisch-alpine Art. In den Alpen besiedelt er humus- und feinerdearme Areale vorwiegend auf steinig-kiesigem Grund bis in Höhen von 2470 mNN (OBERDORFER 1994). Auffällig ist, daß er nur dort wächst, wo es naß oder zumindest feucht ist. Er folgt den Bächen und Flüssen von der alpinen Höhenstufe bis ins Tal (GAMERITH 1997). So ist er – durch Hochwasser angeschwemmt – entlang dealpiner Flüsse bis weit ins Alpenvorland zu finden. Sein nördlichstes und am weitesten von den Alpen entferntes Vorkommen liegt in der Lechaue bei Augsburg.

2.5 Entwicklung und Verhalten des Alpenapollo

2.5.1 Eiablage

Bei der Eiablage krabbelt das Weibchen in den Polstern oder in der unmittelbaren Umgebung des Bach-Steinbrechs umher und berührt immer wieder mit den Fühlern Teile der Wirtspflanze. Häufig betritt es auch Blätter mit den Vorderbeinen. Die Eier wurden nach meinen Beobachtungen fast immer an abgestor-

5) HELWEGER („Die Großschmetterlinge Nordtirols“ (1914)) fand den Alpenapollo nur selten: „Scheint den nördlichen Kalkalpen fast ganz zu fehlen, nur auf der Alpe Stein b. Zams u. an einer sehr beschränkten Stelle über der Höttingeralpe getroffen“ (zitiert nach OSTHELDER 1925). OSTHELDER (1925) gibt für Tirol nach einem Gewährsmann an: „oberes Lechtal und Seitentäler“. GAMERITH (1997) findet ihn im Lechtal „regelmäßig bis in Höhen über 2000 m“.

bene Pflanzenteile, seltener an Gestein und nur ausnahmsweise direkt an Stiel- oder Blatteile der Wirtspflanze einzeln und fest angeheftet. Bestimmte Steinbrech-Polster werden als Eiablageplatz offensichtlich bevorzugt. Besonders exponierte Lage für Sonnenbestrahlung, kiesiger Untergrund und lückiges Wachstum der umgebenden Vegetation dürften dafür wesentliche Gründe sein.

Andere beschriebene Methoden der Eiablage (SBN 1987) konnte ich nicht beobachten.

2.5.2 Raupe

Die Raupe überwintert vollentwickelt teils in der Eihülle, teils auch außerhalb zwischen den Wurzeln der Wirtspflanze (SBN 1987, TOLMAN und LEWINGTON 1997, CARTER u. HARGREAVES 1979). Die Raupenentwicklung dauert von Ende April bis spätestens Mitte Juli (SBN 1987).

An sonnig-warmen Tagen fressen die Raupen auf den Polstern des Bach-Steinbrechs vorwiegend Blütenknospen. Dabei vergrößern sie besonders bei hohen Temperaturen mit blitzschnell hackenden Bewegungen die Fraßspuren sehr schnell. Immer wieder verlassen die Raupen nach unterschiedlich langen Freßperioden vorübergehend die Wirtspflanzen, um kurz auf benachbarten Steinen in der Sonne zu ruhen. Bei Berührung bewegen sie sich mit schnellen schlängelnden Bewegungen, wobei sie sich oft von der Futterpflanze wegschnellen. Bei trüb-kaltem Wetter fand ich nie Raupen.

2.5.3 Puppenstadium

Die Puppenruhe dauert zwischen zehn Tagen und mehreren Wochen. Dabei liegt die Puppe zwischen Stengeln der Wirtspflanze oder zwischen Pflanzenteilen und Steinen am Boden in einem Gespinst (SBN 1987)⁶.

2.5.4 Imaginalstadium

Wie alle Apollofalter fliegt der Alpenapollo nur in einer langgestreckten Generation: von Ende Juni bis Ende August (TOLMAN u. LEWINGTON 1997).

Diese Flugzeit trifft nach meinen Beobachtungen auch für die Lechtaler Alpen zu. Gegen Ende der Flugzeit überwiegen die Männchen. Nach einer längeren trocken-heißen Periode fand ich bereits am 8.8. und 9.8.98 an verschiedenen Stellen nur noch Männchen, die noch immer mit verschlissenen und „abgeflogenen“ Flügeln erfolglos nach Weibchen suchten.

Die Größe der einzelnen Populationen ist sehr unterschiedlich. Die Dichte größerer Populationen variiert von Jahr zu Jahr sehr. Zehn Jahre lang, von 1988–1998, konnte ich eine sehr kleine Population (vier bis fünf fliegende Männchen) in einem von anderen Populationen weit abgeschiedenen Tälchen beobachten.

An warmen Tagen fliegen die Männchen bei Sonnenschein unermüdlich teils flatternd-schwirrend, teils gleitend-gaukelnd ein ziemlich exakt begrenztes Areal ab. Bächen jeder Größe scheint als Leitstruktur bei diesen Patrouillenflügen eine wesentliche Funktion zuzukommen, da die Falter entlang der Bäche besonders häufig ihr „Revier“ absuchen. Bodenstrukturen wie steinige Areale mit lückiger Vegetation, kleinere Felsareale und Senken sowie wallartige Erhebungen werden besonders häufig angefliegen.⁷⁾

Die Männchen rasten nur kurz, um Nektar zu saugen. An einem besonders heißen Tag sah ich, wie ein Männchen sich mehrmals in feuchtem Moos am Bachufer niederließ, um hier lange Wasser zu saugen. Wird die Sonne von einer Wolke verdeckt, so unterbrechen die Falter jäh ihren Flug und lassen sich ohne sorgfältige Auswahl des Ruheortes in der Vegetation oder auf dem Boden nieder. Die Weibchen fliegen weit weniger und nur kurze Strecken. Sie sitzen gerne mit zur Sonne ausgebreiteten Flügeln auf steinigem Grund, aber auch auf exponierten Stellen in der Vegetation. Von überfliegenden Männchen werden sie sofort entdeckt. Die Männchen stürzen geradeweg auf die Weibchen herab. Das Balzspiel ist kurz: Betasten mit den Fühlern unter Flügelschlagen und Umrunden des Weibchens.⁸⁾ Be-

7) WEIDEMANN (1995) beschreibt ein ähnliches Verhalten beim Patrouillenflug des Apollofalters mit Bevorzugung von „u-förmigen Senken im Gelände, deren Struktur den „Schneetälchen“-Habitaten des Hochalpen-Apollo entspricht“.

8) Nach WEIDEMANN (1995) dauert die Kopulation beim Apollofalter (*Parnassius apollo* L.) viel länger als bei anderen Faltern; bei ungünstigem Wetter oft mehrere Tage. Derartig langdauernde Beobachtungen konnte ich beim Alpenapollo nicht machen und entsprechende Angaben in der Literatur nicht finden.

6) Keine eigenen Beobachtungen.

reits begattete und mit der charakteristischen Begattungstasche „versiegelte“ Weibchen schließen beim Überflug eines Männchens sehr schnell die Flügel. Häufig werden sie dennoch vom Männchen erkannt und angefliegen. Nicht selten versuchen sich die Männchen – natürlich erfolglos – mit diesen Weibchen zu paaren, was von den Weibchen mit heftigem Flügelschlagen abgewehrt wird.

Bei der Wahl der Nektarpflanzen scheint der Alpenapollo nicht so wählerisch zu sein wie der Apollo. Große blauviolette Blüten bevorzugt auch er besonders. Daneben sucht er gelbe und seltener weiße Blüten auf. So saugt er an Compositen wie Disteln, Flockenblumen, verschiedenen Habichtskraut- sowie Wucherblumenarten und seltener auch an Orchidaceen⁹⁾. Mit seinem relativ kurzen Rüssel rüsselt er mit sehr heftig nickenden Kopfbewegungen intensiv und an geeigneten Blüten auch sehr lange.¹⁰⁾

Selbst bei warmer Witterung ist der Alpenapollo ohne Sonnenbestrahlung weitgehend flugunfähig. Bei Störung zeigt er in diesem Zustand das gleiche Schreckverhalten wie der Apollo: Ruckartig spreizt er die Vorder- und Hinterflügel möglichst weit auseinander, sodaß die Flügelzeichnung mit den charakteristischen Augen schlagartig sichtbar wird. Gleichzeitig entsteht ein deutlich hörbares Knistern durch Reiben des zweiten und dritten Beinpaars an der Flügelwurzel der Hinterflügel (SBN 1987). In dieser Schreckstellung verharrt der Schmetterling besonders bei kühler Witterung sehr lange (nach meiner Beobachtung bis zu einer halben Stunde).

2.6 Gefährdung

Im Gegensatz zum Apollo, der in Deutschland mancherorts schon früh durch „rücksichtsloses Treiben der gewerbsmäßigen Apollojäger und -händler“ (WERNER 1926) und bis in jüngste Zeit durch die Vernichtung seiner Habitate (WEIDEMANN 1989, EBERT u. RENNWALD 1991) bis auf wenige Restpopulatio-

nen ausgerottet wurde, steht es um die Bestände des Alpenapollo wesentlich besser. Zwar wird der Alpenapollo in der *Roten Liste der gefährdeten Tiere Bayerns* als eine vom Aussterben bedrohte Art (Gefährdungsstufe 1) geführt (GEYER u. BÜCKER 1992). Abgesehen von den Populationen in den Bayerischen Alpen, einem Grenzbereich seiner Verbreitung, ist sein Vorkommen in anderen Teilen der Alpen nicht oder nur lokal gefährdet (SBN 1987, HUEMER et al. 1994). Dies gilt nach meiner Einschätzung auch für die derzeitige Bestandssituation in den Lechtaler Alpen.

3. Die ökologische Nische des Alpenapollo

3.1 Zum Begriff der ökologischen Nische

Unter ökologischer Nische versteht man die funktionale Beziehung, in der eine Art zum Ökosystem steht (HEINRICH u. HERGT 1991)¹¹⁾. Der Begriff ökologische Nische steht gleichbedeutend für die Nutzung aller biotischen und abiotischen Ressourcen (CAMPBELL 1997). Bei optimaler Nutzung dieser Ressourcen spricht man von einer fundamentalen Nische. Vor allem wegen Interaktionen mit anderen Arten, insbesondere wegen Konkurrenz und Raub, ist fast immer nur ein Teil dieser fundamentalen Nische verwertbar. Die Ressourcen, die eine Art tatsächlich nutzen kann, nennt man realisierte Nische.

Evolutionär entstehende Anpassungsmechanismen, die eine möglichst schnelle und große Annäherung an eine fundamentale Nische ermöglichen, verbessern die Überlebenschance einer Art. Dabei können zwei Arten mit überlappenden ökologischen Nischen nicht langfristig im gleichen Biotop leben. Entweder stirbt eine der beiden Arten aus oder sie ändert evolutionär ihre ökologische Nische (HALBACH 1981). Letzteres wird bei Alpenapollo und Apollo deutlich: Diese sehr ähnlichen Arten besetzen zwei unterschiedliche ökologische Nischen. So haben sie sich verschiedenen Klimabedingungen und verschiedenen Nahrungsressourcen angepaßt. Ihr Abwehrverhalten gegenüber Freßfeinden ist dagegen gleich.

9) Dabei rüsselt er nach meinen Beobachtungen nicht in der Blüte, sondern nur auf der Vorderlippe. Dieses Verhalten läßt sich auch bei anderen Schmetterlingen, besonders häufig beim Geissklebläuling (*Plebejus argus* L.), beobachten.

10) Der Nahrungsbedarf ist beim Apollo nach Zuchtexperimenten (WEIDEMANN 1995) sehr groß. Dies dürfte bei Berücksichtigung des sehr ausgeprägten Blütenbesuchs auch für den Alpenapollo zutreffen.

11) Der Biologe E. ODUM führt einen Vergleich an, der zum Verständnis dieses Konzeptes beiträgt: Wenn der Standort eines Organismus seine Adresse ist, ist die ökologische Nische sein Beruf. Anders ausgedrückt bedeutet dies, die ökologische Nische einer Art ist ihre ökologische Rolle (zitiert nach CAMPBELL 1997).

3.2. Anpassung an Klima und Habitat

Der Alpenapollo besiedelt supalpine und alpine Zonen. Das Klima dieser Region ist geprägt von langen schneereichen Wintern und kurzen Sommern mit häufigen Niederschlägen, wobei selbst im Sommer kurze Kälteperioden mit Schneefall möglich sind. Außerdem sind hohe Temperaturgegensätze sowohl makro- wie mikroklimatisch typisch.¹²⁾

Bezüglich seines Habitats nimmt der Alpenapollo unter den alpinen Schmetterlingsarten eine Sonderstellung ein (BLAB u. KUDRNA 1982). Das Larvalhabitat, geprägt von dichten Polstern des Bach-Steinbrechs, liegt fast ausschließlich im Überschwemmungsbereich von Quellfluren und Bächen. Periodische Hochwasser führen diese Uferzonen immer wieder in ein frühes Sukzessionsstadium und schaffen damit auf freien Kies- und Steinflächen günstige Standortbedingungen für den Bach-Steinbrech. Auf ihm sind besonders dann Raupen des Alpenapollo zu finden, wenn sich blütenreiche Areale in unmittelbarer Nähe befinden.

Die Entwicklung und das Verhalten des Alpenapollo hat sich diesen differenzierten und teils extremen Klima- und Standortbedingungen in allen Stadien angepasst.¹³⁾

3.2.1 Angepaßte Entwicklung

Die Art der Eiablage (2.5.1) mindert ebenso wie die Methode der Überwinterung (2.5.2) das Risiko einer Gesamtvernichtung durch Überflutung zur Zeit der Schneeschmelze (Risikostreuung). Auch später können die Raupen, die immer im potentiellen Überschwemmungsbereich leben (FORSTER u. WOHLFAHRT 1984), offensichtlich ebenso wie die Puppen eine gewisse Zeit unter Wasser überleben.¹⁴⁾

12) Beispielsweise wurden an einem sonnigen Augusttag in 2200 m NN an den Blättern einer Berg-Hauswurz (*Sepervivum montanum*) zwischen 6-7 Uhr 5 Grad C, zwischen 13-14 Uhr 51 Grad C gemessen (nach HEINRICH u. HERGT 1990).

13) Die enge Anpassung an sein Ökosystem bindet ihn jedoch an einen sehr begrenzten Lebensraum. So fliegt der Alpenapollo ausschließlich an Gewässern subalpiner und alpiner Regionen. Er kann in keine anderen Bereiche „ausweichen“. Nie besiedelt er als alpine Art die Talsohle des Oberen Lechtales oder die Isar- und Lechauen, auch dann nicht, wenn hier seine Raupenwirtspflanze und seine Nektarpflanzen als „Schwemmlinge“ zu finden sind.

Die Entwicklungszeit der Raupe, immer wieder durch klimatisch bedingte Diapausen¹⁵⁾ unterbrochen, dauert circa 60 Tage. Sie ist damit mehr als doppelt so lang wie beispielsweise die etwa 25-tägige Larvalzeit des Schwarzen Apollo (BINK, zitiert nach WEIDEMANN 1995). Wesentliche Bedingung ist deshalb eine relativ lange Vegetationszeit der Raupenwirtspflanze, – und dies in einer Klimazone, in der die Vegetationsperiode allgemein kurz ist.¹⁶⁾ Diese Bedingung erfüllt der Bach-Steinbrech als immergrüne Pflanze. Ohne Verzögerung kann die Raupenentwicklung im Frühling beginnen, sobald es die klimatischen Verhältnisse erlauben: Die Wirtspflanze bietet schon zu diesem Zeitpunkt reichlich Nahrung; die Raupe, bereits im Vorjahr entwickelt, ist „startbereit“. Ab Juni wachsen die von der Raupe bevorzugten Blütenknospen besonders üppig. Dies ist gerade auch die Zeit, in der die Raupen bei steigenden Temperaturen besonders viel Nahrung benötigen. Das Raupenwachstum ist also mit der Entwicklung der Raupenwirtspflanze „synchronisiert“ (Begriff geprägt von WEIDEMANN 1995).

Der Platz der Puppenruhe unter Steinen bietet gerade unter alpinen Bedingungen ein wesentlich ausgeglicheneres Mikroklima als die sonst bei Ritterfaltern übliche Verpuppung an oberirdischen Pflanzenteilen. Dadurch können die komplexen Stoffwechselvorgänge in der Puppe kontinuierlicher und damit bezogen auf die Gesamtdauer der Metamorphose schneller ablaufen. So wird auch unter den rauen makroklimatischen Verhältnissen eine sehr kurze Puppenzeit möglich.¹⁷⁾ Der Falter kann genau dann schlüpfen, wenn „seine“ Nektarpflanzen zu blühen beginnen.

3.2.2 Angepaßtes Verhalten

Während der seltenen Warmwetterperioden müssen die Raupen in kurzer Zeit erhebliche Nahrungsmen-

14) „Die Puppen ertragen es, längere Zeit untergetaucht zu sein.“ (CARTER u. HARGREAVES 1987)

15) Entwicklungshemmung durch äußere Faktoren.

16) Der vorwiegend in der montanen Zone lebende Schwarze Apollo kann bei günstigeren Klimabedingungen Raupenwirtspflanzen, verschiedene Lerchensporenarten, mit nur kurzer Vegetationszeit nutzen.

17) Alle anderen europäischen Ritterfalter überwintern als Puppe. Auch viele andere alpine Schmetterlingsarten überwintern als halberwachsene Raupe oder als Puppe, wobei sie Jahre überdauern („überliegen“) können.

gen zu sich nehmen und verwerten. Deshalb fressen sie bei günstiger Witterung extrem schnell. Die dabei immer wieder eingelegten „Ruhepausen“ (vgl. 2.5.2) auf besonnten und im Vergleich zu den kühl-feuchten Polstern der Wirtspflanze deutlich wärmeren Steinen dienen wohl zur Aufwärmung der Körpertemperatur.¹⁸⁾ Als wechselwarme Tiere können sie so den Stoffwechsel der Nahrungsverwertung beschleunigen. Die Raupen fressen, wann immer die Witterung es erlaubt, den ganzen Tag, auch in den frühen Morgenstunden. Vermutlich ist dies möglich, weil die Raupe analog dem Flugverhalten des Falters (s.u.) schon bei relativ niedrigen Körpertemperaturen aktiv sein kann. Zusätzlich wirken sich wohl mikroklimatische Vorteile des Raupenhabitats günstig aus. Die Ausbildung von Polstern durch die Wirtspflanze und die Nähe zum Wasser schwächen Temperaturschwankungen, insbesondere durch nächtliche Abkühlung bis zu Nachtfrösten, erheblich ab.

Für Partnerfindung, Paarung und Eiablage ist ebenfalls eine möglichst rasche Nutzung günstiger Wetterbedingungen wesentlich. Deshalb suchen die Falter innerhalb ihres Habitats Standorte mit günstigem Mikroklima auf, vorzugsweise besonnte Steine und windgeschützte Stellen. Hier erreichen sie mit ihren gegen die Sonne ausgebreiteten Flügeln schneller und häufiger die für die Flugfähigkeit erforderliche Körpertemperatur. Diese liegt mit 17-18 Grad C (CHAPLIN u. WELLS, zitiert nach KUDRNA 1990) auffallend niedrig.¹⁹⁾ So können die Männchen auch bei relativ kühler Witterung Weibchen finden. Diese sind bereits unmittelbar nach dem Schlüpfen zur Paarung bereit, da sie bereits in diesem Stadium voll ausgereifte Eier besitzen (BROS u. RUCKSTUHL 1988). Geeignete Nektarpflanzen fliegen die Falter gezielt an und rüsseln hier ebenso hektisch, wie sie als Raupen gefressen haben. So können auch sie in kurzer Zeit ihren hohen Nahrungsbedarf (vgl. 2.5.4) stillen. Andererseits sparen die Falter Energie: Die Weibchen fliegen insgesamt nur wenig, die Männchen nur bei Sonnenlicht. Die Begattungstasche ermöglicht den befruchteten Weib-

chen eine wirksame Abwehr paarungswilliger Männchen ohne großen Energieaufwand.

3.3 Schutz vor Feinden

Auf den ersten Blick scheint der Alpenapollo eine leichte Beute für Freßfeinde zu sein: Die grell gefärbten Raupen sind ebenso wie die großen und leuchtend weißen Falter sehr auffällig. Beim Rüsseln auf Blüten könnte man die Falter sogar mit der Hand leicht fangen. Sie fliegen besonders im Gleitflug langsam. Ohne Sonnenbestrahlung sind sie weitgehend flug- und damit auch fluchtunfähig. Die Populationen leben in einem eng begrenzten Habitat, das die Falter fast nie verlassen.

Trotz dieser ungünstig erscheinenden Umstände hat der Alpenapollo überlebt. Dies belegt, daß er effektive Schutzstrategien entwickelt hat.

3.3.1 Tarnung (Mimese)

Ruhende Alpenapollofalter sind nicht leicht zu finden. Beim Aufwärmen sitzen sie vorwiegend auf hellen Steinen mit weit ausgebreiteten Flügeln. Bei nachlassender Sonnenbestrahlung (und damit abnehmender Flugfähigkeit!) überdecken sie die auffällige Zeichnung der Hinterflügel mit den Vorderflügeln. Dadurch gleichen sie sich dem steinigen Untergrund an.²⁰⁾ Durch zeitweises Schließen der Flügel in bestimmten Situationen können zumindest die Weibchen den Grad der Tarnung noch verbessern (vgl. 2.5.4).

Besonders wichtig ist ein geeigneter Ruheplatz für die Nacht. Gezielt fliegen die Falter in den späten Nachmittagstunden immer wieder verschiedene weiße Blüten- und Fruchtstände an. Häufig wechseln sie ihren Standort, bis sie endgültig einen Schlafplatz gefunden haben. Hier sind sie auf hellem Untergrund mit geschlossenen Flügeln besonders aus der Aufsicht, d.h. aus der Vogel (!)-Perspektive, kaum zu entdecken.²¹⁾

18) Anders läßt sich dieses besonders bei mäßig warmer Witterung häufig zu beobachtende Verhalten nicht sinnvoll erklären.

19) Beim Schwalbenschwanz (*Papilio machaon* L.) liegt die erforderliche Körpertemperatur bei 28-30 Grad C (WASSERTHAL 1975, nach KUDRNA 1990).

20) Häufig fand ich die Falter in diesem Zustand auch dann nicht, wenn ich von einiger Entfernung ihre „Landung“ im Geröll beobachtet hatte. Erst wenn sie fluchtartig aufflogen, sah ich, daß sie oft unmittelbar vor mir auf hellem Gestein gesessen hatten.

21) Die Möglichkeit der Tarnung ist aber nicht immer gegeben. So kann der Alpenapollo bei plötzlichem Wetterwechsel keine geeigneten Ruheplätze mehr suchen. Jäh muß er bei Verschwinden der Sonne seinen Flug oder seine Nahrungsaufnahme abbrechen. Häufig sitzt er dann fluchtunfähig auf grünen Pflanzenteilen oder auf Blüten seiner Nektarpflanzen.

Auch das graue Gespinst der Puppe ist seiner Umgebung zwischen Steinen und Pflanzenteilen am Boden farblich sehr gut angepaßt. Außer einem thermischen und mechanischen Schutz bietet es damit die für die unbewegliche Puppe besonders wichtige Tarnung.

3.3.2 Warnung (Mimikry)

Das Vermögen der Tarnung ist beim Alpenapollfalter, verglichen mit vielen anderen Schmetterlingen, nicht sehr ausgeprägt. Abgesehen von den beschriebenen Sondersituationen dominieren bei ihm gerade sehr auffällige Farben: Gelb-Schwarz bei der Raupe ²²⁾ und Rot-Schwarz auf den weißen Flügeln des Falters.

Im Flug ist der Apollfalter als leuchtend weißer Schmetterling weithin sichtbar. Die weiße Grundfarbe teilt er mit einer Reihe anderer Schmetterlinge, die in seinem Lebensraum häufig vorkommen: Aurorafalter (*Anthocharis cardamines* L.), Großer Kohlweißling (*Pieris brassicae* L.), Kleiner Kohlweißling (*Pieris rapae* L.), Rapsweißling (*Pieris napi* L.) und Bergweißling (*Pieris bryoniae* HÜBNER). Diese Weißlinge (*Pieridae*), von WEIDEMANN (1995) als „Senfö-Weißlinge“ zusammengefaßt, speichern auch noch als Falter Senföle (Isothiocyanate), die aus ihren Raupenwirtspflanzen (verschiedene Kreuzblütler) stammen. Sie sind dadurch für Vögel wenig schmackhaft bzw. ungenießbar. Das Weiß ihrer Flügel signalisiert den Freßfeinden nach WEIDEMANN (1995) diese Ungenießbarkeit (sog. *Müllersche Mimikry*) ²³⁾. Vögel, abgeschreckt durch Freßversuche an diesen häufig vorkommenden Weißlingen, meiden im Sinne der *Bateschen Mimikry* ²⁴⁾ auch den weißflügeligen Alpenapollo. Er

ist damit gerade als großer und auffälliger „Schein-Weißling“ trotz seiner Genießbarkeit vor der Nachstellung durch Vögel geschützt. Bei seinem begrenzten Flugradius und seiner Art des intensiven und „unvorsichtigen“ Blütenbesuchs ist dies von existentieller Bedeutung.

Weiß wird als Warnfarbe nur von Schmetterlingen genutzt. Die bekannte Warnfärbung Gelb-Schwarz und Rot-Schwarz (WICKLER 1973, CURIO 1978, ZABKA 1990) ist im Tierreich dagegen weit verbreitet: von der Wespe über die Wespenspinne bis zum Salamander bzw. vom Widderchen über die Streifenwanze bis zum Bauch der Rotbauch-Unke. Die grelle und kontrastreiche Farbgebung ist als sog. aposematische Färbung ²⁵⁾ im Sinne der *Müllerschen Mimikry* gerade wegen ihrer Häufigkeit besonders erfolgreich.

Auch im Lebensraum des Alpenapollo verteidigen sich mit der gelb-schwarzen Warntracht eine Reihe von Insekten: vorwiegend Hautflügler wie Wespen, Bienen und Hummeln sowie die Raupen des Jakobskrautbärs (*Tyria jacobaeae* L.) ²⁶⁾ und verschiedener Widderchen ²⁷⁾. Die Raupen dieser Schmetterlinge, durch den Gehalt an Alkaloiden bzw. Blausäure sehr giftig und widerlich schmeckend, erreichen durch ihre Warntracht einen „trefflichen Schutz gegenüber Freßfeinden, wie z.B. Vögeln“ (EBERT 1997). Als Imagines demonstrieren Jakobskrautbär und Widderchen wiederum ihre Ungenießbarkeit, jetzt aber mit dem Farbkontrast Rot-Schwarz (EBERT 1997, HOFMANN 1994). Diese giftigen „Vorbilder“ ahmt der Apollfalter jeweils im Larval- und im Imaginalstadium nach. Er täuscht so mit seiner gelb-schwarzen Färbung als Raupe und seiner rot-schwarzen Flügelzeichnung die Ungenießbarkeit von Widderchen und Jakobskrautbär vor (Scheinwarntracht im Sinne der *Bateschen Mimikry*).

3.3.3 Schrecken

Vögel schrecken, wie Laborversuche (BLEST 1957) ergaben, regelmäßig zurück, wenn z. B. ein bedrohtes

22) Ich fand seltener auch Raupen mit mehr orangen Flecken.

23) Die *Müllersche Mimikry* ist nach dem deutschen Naturforscher Fritz Müller benannt. Er entdeckte am Beispiel tropischer Schmetterlinge 1879, daß eine gemeinsame Warntracht zweier oder mehrerer nicht eng verwandter Arten sehr vorteilhaft ist. Die Freßfeinde müssen anstelle von mehreren Warnsignalen nur eines lernen. Der Tribut, der beim Erlernen dieser Warntracht anfällt, teilt sich auf die Beteiligten der „Interessengemeinschaft“ (WICKLER 1973) auf.

24) Die *Batesche Mimikry* ist nach dem englischen Naturforscher Henry Walter Bates benannt. Er wies – wiederum am Beispiel tropischer Schmetterlinge – 1862 nach, daß genießbare Arten durch das Nachahmen ungenießbarer Arten gegenüber Freßfeinden einen Schutz erreichen. Allerdings müssen, wie auch später experimentell nachgewiesen wurde (BROWER 1960), die Vorbilder häufiger als die Nachahmer sein. (Diese Voraussetzung ist beim Häufigkeitsverhältnis Weißlinge - Alpenapollo erfüllt.)

25) Als Warnung für Feinde dienende gleichartige intensive Färbung von Tieren mit wirksamen chemischen oder physikalischen Abwehrmechanismen.

26) In den tiefer gelegenen Habitaten des Alpenapollo in den Lechtaler Alpen fand ich sie nicht selten.

27) vorwiegend des in den Lechtaler Alpen häufig vorkommenden Alpen-Widderchens (*Zygaena exulans* REINER u. HOHENWARTH 1792).

Tagpfauenauge (*Inachis io* L.) durch Aufklappen der Flügel plötzlich seine Augenflecke zeigt. Diesen Überraschungseffekt nutzen viele Schmetterlinge als letzte Möglichkeit der Verteidigung dann, wenn andere Methoden wie beispielsweise die Tarnung versagt haben. Auch der Alpenapollo kann bei unmittelbarer Bedrohung durch ruckartiges Spreizen seiner Vorder- und Hinterflügel schlagartig seine durch die Vorderflügel verdeckten „Augen“ auf den Hinterflügeln zeigen (vgl. 2.5.4).²⁸⁾ Diese roten Augenflecke sind auf den weißen Flügeln des Alpenapollo besonders auffällig. Sie sind etwas asymmetrisch rund, weiß gekernt und von einem schwarzen Ring umgeben. Sie kombinieren damit die Wartracht Rot-Schwarz mit einer von einem konzentrischen Ring umgebenen runden Form. Derartige Formen haben, wie BLEST (1957) experimentell nachweisen konnte, einen größeren Abschreckungseffekt als andere einfache Muster.²⁹⁾ Beim Alpenapollo wird dieser Überraschungseffekt möglicherweise noch durch das beschriebene akustische Signal (2.5.4) optimiert.

3.3.4 Zusammenwirken der Abwehrmechanismen

Die einzelnen Abwehrmechanismen (3.3.1, 3.3.2 und 3.3.3) sind in ihrer Gesamtheit so komplex, daß sie wie ein ausgedachter „Stufenplan der Verteidigung“ anmuten.

Während die Grundfarbe Weiß besonders aus größerer Distanz dominiert (besonders beim Flug und beim Blütenbesuch mit flatternden Flügelbewegungen), wirkt die kleinflächige rot-schwarze Zeichnung der Flügel wohl erst bei direkter Bedrohung. Versagt auch diese Abwehr, hat der Falter bei unmittelbarer Konfrontation mit einem Freßfeind als letzte Möglichkeit den Einsatz seiner „Schreck-Tracht“. Auch die Raupe schreckt bei unmittelbarer Gefahr durch unge-

wöhnliche Bewegungen und mit einer allen Ritterfaltern eigenen chemischen Abwehrmöglichkeit. Die aus der sehr schnell ausstülpbaren Nackengabel freigesetzten übelriechenden Substanzen dürften Freßfeinden eine Ungenießbarkeit des ganzen Körpers vortäuschen.

Die Kombination gestaffelt einsetzbarer Abwehrmechanismen bewährt sich wohl gerade auch dann besonders, wenn Freßfeinde aus Erfahrung den „Bluff“ einzelner Strategien bereits „erkannt“ haben.

4. Der „Kampf um's Dasein“

4.1 Anpassung durch „natürliche Auslese“ (Selektion)

Nach der Evolutionslehre Darwins (1859) sind die beschriebenen Anpassungen und Abwehrstrategien des Alpenapollo eine entwicklungsgeschichtliche Folge des Wettstreits der Arten um den größten Fortpflanzungserfolg. Darwin prägte für diesen Wettstreit den Begriff „struggle for existence“. Im deutschen Sprachraum hat sich dafür seit der ersten Übersetzung im Jahr 1860 bis heute die Wendung „Kampf um's Dasein“ erhalten. Der Begriff „Kampf“ suggeriert jedoch nur allzu leicht die Vorstellung einer mehr oder weniger gewaltsamen Auseinandersetzung. „Struggle for existence“ bedeutet dagegen überwiegend ein Sichbehaupten gegenüber Konkurrenten und Feinden mit äußerst subtilen und differenzierten Methoden.³⁰⁾ Nur die Art, die sich am schnellsten und effektivsten ihrer Umwelt anpaßt, gewinnt diesen Wettstreit. Sie kann ihre ökologische Nische besetzen und hat damit als die „tüchtigste“³¹⁾ Art die besten Überlebenschancen. Andere, weniger „tüchtige“ Arten sterben aus.

4.2 Der Alpenapollo – eine erfolgreiche Art

Der Alpenapollo existiert als ursprüngliche und entwicklungsgeschichtlich alte Art (2.1) noch immer.

28) Diese Abschreckung durch eine „Ungewohnt-Tracht“ oder „Schrecktracht“ (SBN 1987) ist bei Schmetterlingen weit verbreitet. Die vom Alpenapollo dabei eingenommene „Schreckhaltung“ mit weit gespreizten Vorder- und Hinterflügeln wird zumindest bei europäischen Schmetterlingen außer den Vertretern der Ritterfalter nur von Nachfaltern – hier aber meist besonders perfekt – eingenommen.

29) Die „Augen“ auf den Flügeln entsprechen jedoch nicht der von BLEST ermittelten Form mit einem optimalen Abschreckungseffekt. Nach der Versuchsanordnung von BLEST wäre experimentell leicht zu klären, ob die rot-schwarze Farbgebung diesen Nachteil kompensiert.

30) Neben Merkmalen der Anpassung hinterläßt der „Kampf um's Dasein“ bei allen Arten auch mehr oder weniger deutlich sichtbare Zeichen der Abwehr von Feinden. Einige Schmetterlingsarten haben derartige Mechanismen so perfekt entwickelt, daß sie in der Literatur geradezu als Beweis für die Richtigkeit der Evolutionstheorie angeführt werden. Besonders trifft dies für Mimikse und Mimikry zu. (WICKLER 1973, CURIO 1978, ZABKA 1990). Der Alpenapollo wird in diesem Zusammenhang nie als typisches Beispiel erwähnt, da seine Strategien, einzeln betrachtet, nicht so spektakulär wie die einiger anderer Arten sind. In ihrer Gesamtheit (3.3.4) sind sie aber besonders eindrucksvoll.

31) Darwin (1859) benutzte dafür den Begriff „fittest“.

Dies beweist sein Durchsetzungsvermögen im „Kampf um's Dasein“. Er hat auf die komplexen Bedingungen seiner Umwelt mit einer Vielzahl unterschiedlichster Anpassungsmechanismen reagiert (3.2).³²⁾

Konkurrenten konnte der Alpenapello allein schon durch die „Wahl“ seines extremen Lebensraumes weitgehend ausschließen. Seine Anpassungsmechanismen sind nicht nur dem Klima der subalpinen und alpinen Region, sondern auch den extremen Bedingungen seines Larvalhabitates sehr spezifisch angepaßt. Keine andere Art kann in der eng begrenzten Zeitspanne des Bergfrühlings und Bergsommers einen derartig extremen Lebensraum so nützen wie er.

Seine Abwehrmechanismen gegen Freßfeinde (3.3) sind in ihrer Gesamtheit, insbesondere in ihrem „Zusammenspiel“, offensichtlich so wirksam, daß sie ihm selbst als großem und auffälligem Insekt ein Überleben in der offenen alpinen Landschaft ermöglichen.

5. Ausblick

Arten und ihre Ökosysteme sind einzigartige und unwiederholbare Ergebnisse einer Evolution, deren Zeitmaß außerhalb menschlicher Erfahrung liegt (GOULD 1995). Die enge Bindung einer Art an ihr

Ökosystem beruht vorwiegend auf einer in Jahrtausenden entstandenen Anpassung durch „natürliche Auslese“ (Selektion).

Wie differenziert die ökologische Nische einer Art ist, sollte hier am Beispiel des Alpenapello wenigstens in den Grundzügen aufgezeigt werden. Dabei wird sehr deutlich, daß vermutlich kein natürliches Ökosystem wegen seiner außerordentlichen Komplexität jemals in allen seinen Wechselbeziehungen vollständig erfaßt und dargestellt werden kann (BLAB 1993). Ebenso wird deutlich, wie verletzbar derartige Systeme sind. Durch Einzelbeispiele wissen wir, daß bereits der Verlust eines einzigen Faktors zum Erlöschen einer oder mehrerer Arten führen kann. Bezüglich eines umfassenden Kenntnisstandes gilt aber vielfach noch immer die Aussage Darwins von 1859: „Nichtsdestoweniger ist unsere Unwissenheit so tief und unsere Anmaßung so groß, daß wir uns wundern, wenn wir vom Aussterben eines organischen Wesens hören“.

Aus diesen Erkenntnissen ergibt sich für den Artenschutz als unabdingbare Konsequenz: Spezialisierte Arten sind nur durch den Schutz ihres Ökosystems zu erhalten.

32) Man sollte allerdings bedenken, daß nicht die gesamte Evolution aus der Entwicklung von Anpassungen durch die natürliche Selektion besteht. (Darauf hatte schon Darwin (1859) hingewiesen!). Viele andere Faktoren, wie z.B. Zufall, beeinflussen ebenfalls die Selektion (FUTUYMA 1990).

Schrifttum

- Blab, J. (1993): Grundlagen des Biotopschutzes für Tiere. (Kilda) Greven.
- Blab, J. u. O. Kudrna (1982): Hilfsprogramm für Schmetterlinge. (Kilda) Greven.
- Blest, A. D. (1957): The Function of Eyespot Patterns in the Lepidoptera. *Behaviour* 11: 209-255.
- Bros, E. u. Ruckstuhl, Th. (1988): Unsere Schmetterlinge. (Mondo) Lausanne.
- Brower, L. P. u. van Zandt Brower, J. (1964): Birds, Butterflies, and Plant Poisons. *Zoologica* 49: 137-159.
- Campbell, N. A. (1997): Biologie. (Spektrum) Heidelberg Berlin Oxford.
- Carter, D. J. u. Hargreaves, B. (1987): Raupen und Schmetterlinge Europas und ihre Futterpflanzen. (Parey) Hamburg u. Berlin.
- Curio, E. (1978): Wie Insekten ihre Feinde abwehren. In: *Evolution II* (Hrsg. H. v. Ditfurth) S. 85-105 (Hoffmann u. Campe) Hamburg.
- Darwin, Ch. (1859): Über die Entstehung der Arten durch natürliche Zuchtwahl. (Wiss. Buchgesellschaft, 1992) Darmstadt.
- Dierl, W. (1969): Die Schmetterlinge. In: *Enzyklopädie der Tiere* (Hrsg. Grzimek B.) Bd. II: 306-370 (Kindler) Zürich.
- Ebert, G. u. Rennwald, E. (1991): Die Schmetterlinge Baden-Württembergs. Bd. I: Tagfalter I. (Ulmer) Stuttgart.
- Ebert, G. (1997): *Tyria jacobaeae*. In: Die Schmetterlinge Baden-Württembergs (Hrsg: Ebert G.) Bd V: S 361-365. (Ulmer) Stuttgart.
- Fabre, J.-H. (1865): Die Besteigung des Mont Ventoux. In: *Das offenbare Geheimnis* (Hrsg. Guggenheim K. u. A. Portmann 1989). S 119-135. (Diogenes) Zürich.
- Forster, W. u. Wohlfahrt Th. A. (1984): Die Schmetterlinge Mitteleuropas. Bd. II. (Franckh) Stuttgart.
- Futuyma, D. J. (1990): *Evolutionsbiologie*. (Birkhäuser) Basel Boston Berlin.
- Gamerith, W. (1997): *Lechtal – Eine Landschaft erzählt ihre Geschichte*. (Tyrolia). Innsbruck Wien.
- Gemoll, W. (1959): *Griechisch-Deutsches Schulwörterbuch*. (Freitag) München.
- Geyer, A. u. Bücher, M. (1992): Rote Liste gefährdeter Tagfalter (Rhopalocera) Bayerns. *Schriften. Bayer. Landesamt f. Umweltschutz* 111: 206-213.
- Gould, St. J. (1995): Die Evolution des Lebens. *Spektrum der Wissenschaft. Spezial* 3: S. 52-60.
- Halbach, U. (1981): Einführung in die Ökologie. In: *Biologie: Eine Vorlesungsreihe für Mediziner und Naturwissenschaftler* (Hrsg. Starck D.) S. 693-763 (Chemie) Basel.
- Heinrich, D. u. Hergt, M. (1991): *dtv-Atlas zur Ökologie*. (Deutscher Taschenbuch Verlag) München.
- Hesse, H.: „Der Schmetterling“ und „Apollo“. In: Hermann Hesse: *Schmetterlinge* (1982). S.: 21 u. 40-43. (Insel – Suhrkamp) Frankfurt.
- Hofmann, A. (1994): *Zygaeninae*. In: *Die Schmetterlinge Baden-Württembergs* (Hrsg. Ebert, G.) Bd. III. S 197-335. (Ulmer) Stuttgart.
- Hübner, J. (1793-1818): *Geschichte europäischer Schmetterlinge*. Augsburg.
- Huemer, P., Reichl, E. R. u. Wieser, Ch. (1994): Rote Liste der gefährdeten Großschmetterlinge Österreichs (Macrolepidoptera) in: *Rote Liste gefährdeter Tiere Österreichs* (Moser) Graz.
- Hunger, H. (1974): *Lexikon der griechischen und römischen Mythologie* (Rowohlt) Reinbek.
- Kudrna, O. (1990): *Butterflies of Europe*. Bd. II (Aula) Wiesbaden.
- Meyer, C. F. (1871): „Das Seelchen“. In: Conrad Ferdinand Meyer – *Sämtliche Werke* Bd. II: S 57. (Winkler) München.
- Oberdorfer, E. (1994): *Pflanzensoziologische Exkursionsflora* (Ulmer) Stuttgart.
- Osthelder, L. (1925): Die Großschmetterlinge Südbayerns und der angrenzenden nördlichen Kalkalpen. I. Teil. Beilage zum 15. Jahrgang der Mitt. der Münchener Ent. Ges.
- Rose, K. (1995): Zur Unterarten-Inflation in der Gattung *Parnassius*. *Nachr. Ent. Ver. Apollo N.F.* 10: 243-252.
- Rösel von Rosenhof, A. J. (1740): *Insecten-Belustigung*. In: *Bibliophile Taschenbücher* (Nachdruck) (1979) (Harenberg) Dortmund.
- Sbordoni, V. u. Forestiero, S. (1984): *Weltencyklopädie der Schmetterlinge*. (Südwest) München.
- SBN (Schweizerischer Bund für Naturschutz) (1987): *Tagfalter und ihre Lebensräume*. Basel.
- Schnack, F. (1928): *Das Leben der Schmetterlinge*. (Hegner) Köln Olten.
- Tolman, T. u. Lewington, R. (1997): *Die Tagfalter Europas und Nordwestafrikas*. (Kosmos) Stuttgart.
- Weidemann, H. J. (1989): Die Bedeutung von Sukzession und „Störstellen“ für den Naturschutz. *Schr. R. f. Landschaftspflege u. Naturschutz* 29: S. 239-247.
- Ders. (1995): *Tagfalter beobachten, bestimmen*. (Weltbild) Augsburg.
- Werner, H. (1926): Schützet den Apollo! *Veröff. st. Stelle NatSchutz Württ.* 3: 134-144.
- Wickler, W. (1973): *Mimikry – Nachahmung und Täuschung in der Natur*. (Fischer) Frankfurt.
- Zabka, H. (1990): *Tarnung und Täuschung bei Pflanzen und Tieren*. (Landbuch) Hannover.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Eberhard Pfeuffer
Leisenmahl 10
86179 Augsburg



Abb. 1: Der Lebensraum des Alpenapollon: an Gebirgsbächen und auf Quellfluren der Alpen in Höhen zwischen 1200 m NN bis über 2000 m NN. Hier: ein Hochtal in den Lechtaler Alpen.

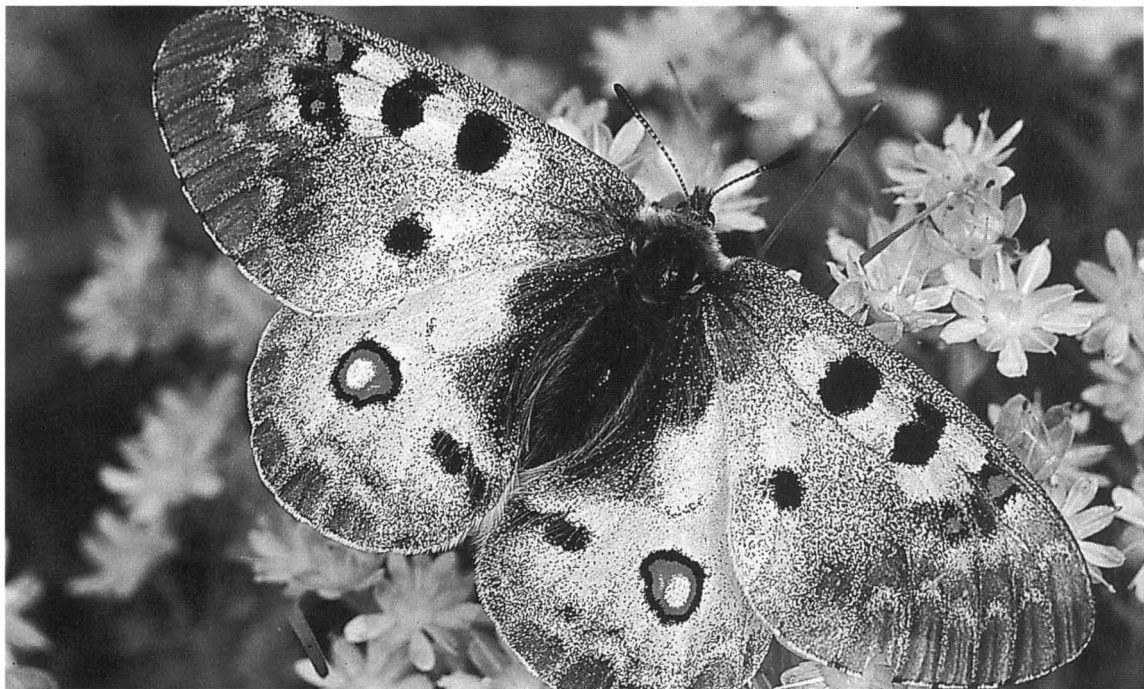


Abb. 2: Alpenapollo (*Parnassius phoebus* F.) und ...



Abb. 3: ... Apollo (*Parnassius apollo* L.): zwei besonders prächtige und nahverwandte Schmetterlinge. Die sehr ähnlichen Arten besetzen unterschiedliche ökologische Nischen. Sie haben sich verschiedenen Klimabedingungen angepaßt und nutzen verschiedene Nahrungsressourcen. Ihr Abwehrverhalten gegenüber Freßfeinden ist dagegen gleich.



Abb. 4: Die Raupenwirtspflanze des Alpenapollo, der Bach-Steinbrech, besiedelt humus- und feinerdearme Areale vorwiegend an Gebirgsbächen, vielerorts im Überflutungsbereich.



Abb. 5: Bei der Eiablage sind die Weibchen sehr wählerisch. Ausgiebig betriellern sie Teile der späteren Raupenwirtspflanze, bevor sie die Eier einzeln und sehr fest an (vorwiegend abgestorbene) Pflanzenteile anheften. (Ei mit Pfeil gekennzeichnet)



Abb. 6: Die Raupen fressen, wann immer die Witterung es erlaubt, den ganzen Tag, auch in den frühen Morgenstunden. Bevorzugte Nahrung sind die (energiereichen) Blütenknospen, die die Wirtspflanze genau dann bietet, wenn die Raupen am schnellsten wachsen.



Abb. 7: Vorwiegend dort, wo in der alpinen Höhenstufe Wildbäche durch blütenreiche und lückig bewachsene Bereiche fließen, fliegt der Alpenapollo. Hier findet er seine Nektarpflanzen ebenso wie Balz- und Ruheplätze.

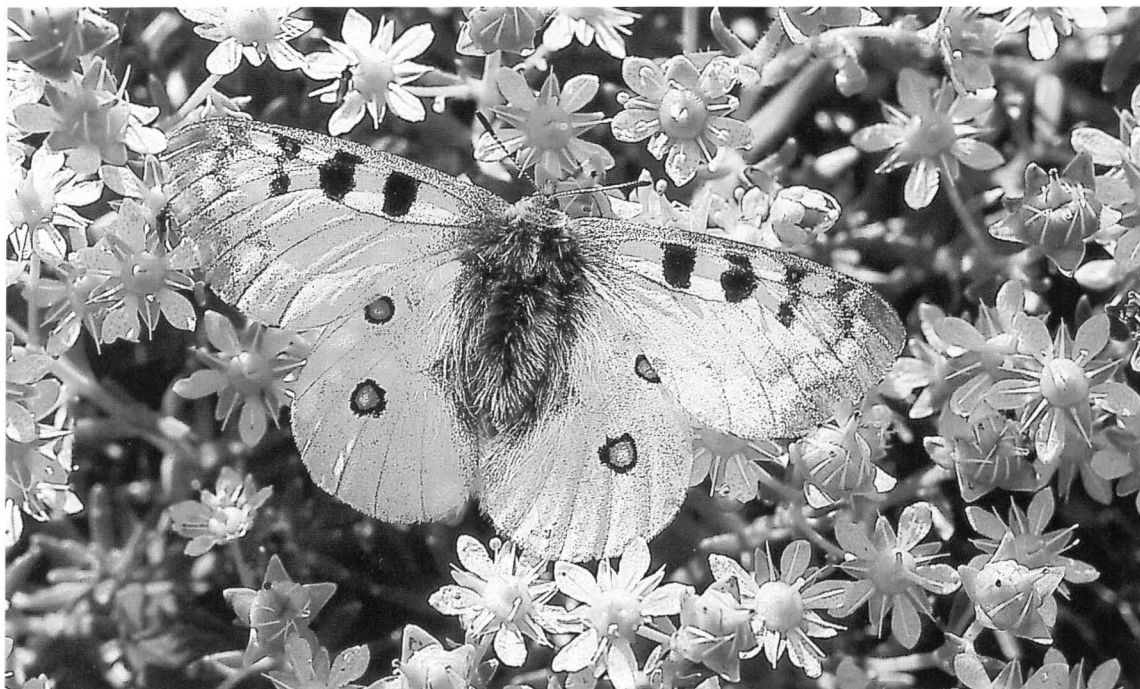


Abb. 8: Hier ruht ein Männchen des Alpenapollo auf einem Bach-Steinbrech-Polster. (Die Flugzeit des Alpenapollo deckt sich weitgehend mit der Blütezeit des Bach-Steinbrechs und damit mit der Hauptblütezeit in der alpinen Höhenstufe.)



Abb. 9: Kurz nach dem Schlüpfen wurde dieses Weibchen begattet. Es kann bereits die befruchteten Eier ablegen (deutlich ist am Hinterleibsende die Begattungstasche (Sphragis) zu erkennen).

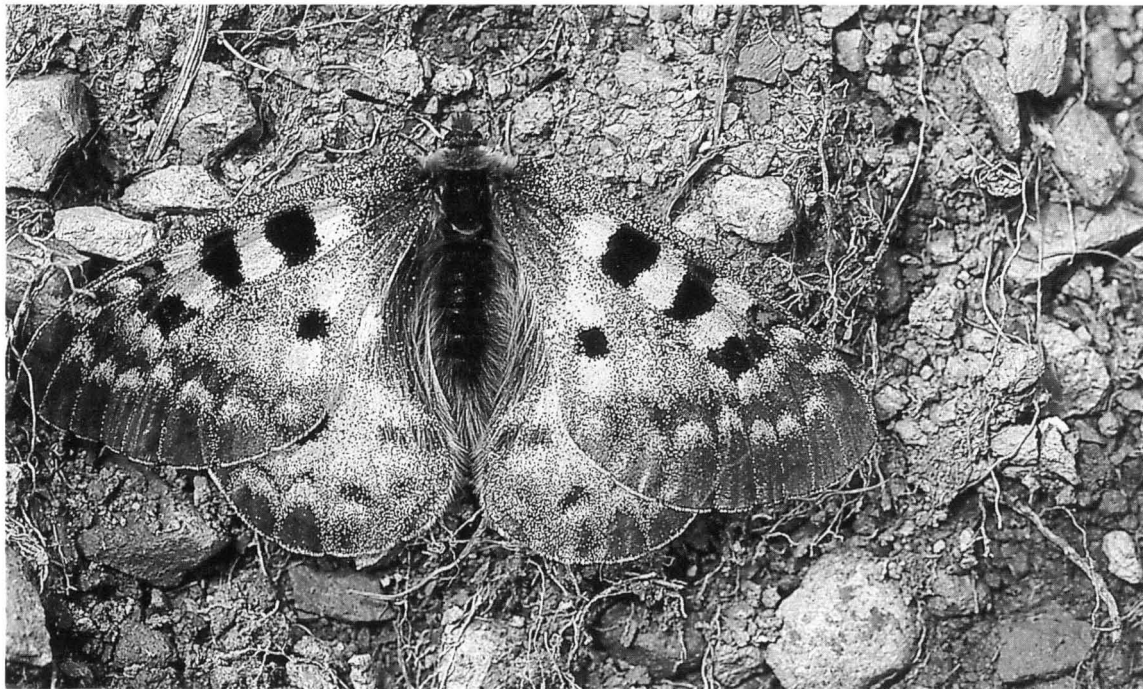


Abb. 10: Ruhende Apollofalter sind nicht leicht zu finden. Wenn die Falter mit den Vorderflügeln die „Augen“ auf den Hinterflügeln bedecken, gleichen sie sich dem Untergrund besonders gut an.

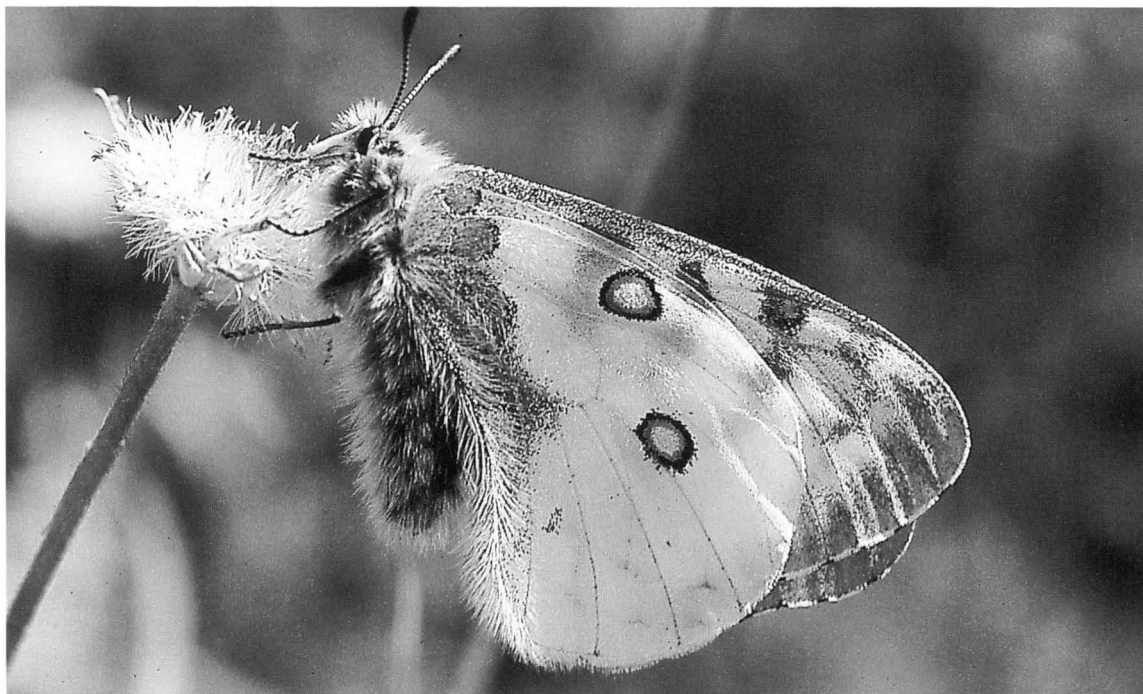


Abb. 11: Besonders wichtig ist ein geeigneter Ruheplatz für die Nacht. Gezielt fliegen die Falter verschiedene weiße Blüten und Fruchtsstände an. Hier sind sie, insbesondere aus der Vogel(!)-Perspektive, kaum zu entdecken.

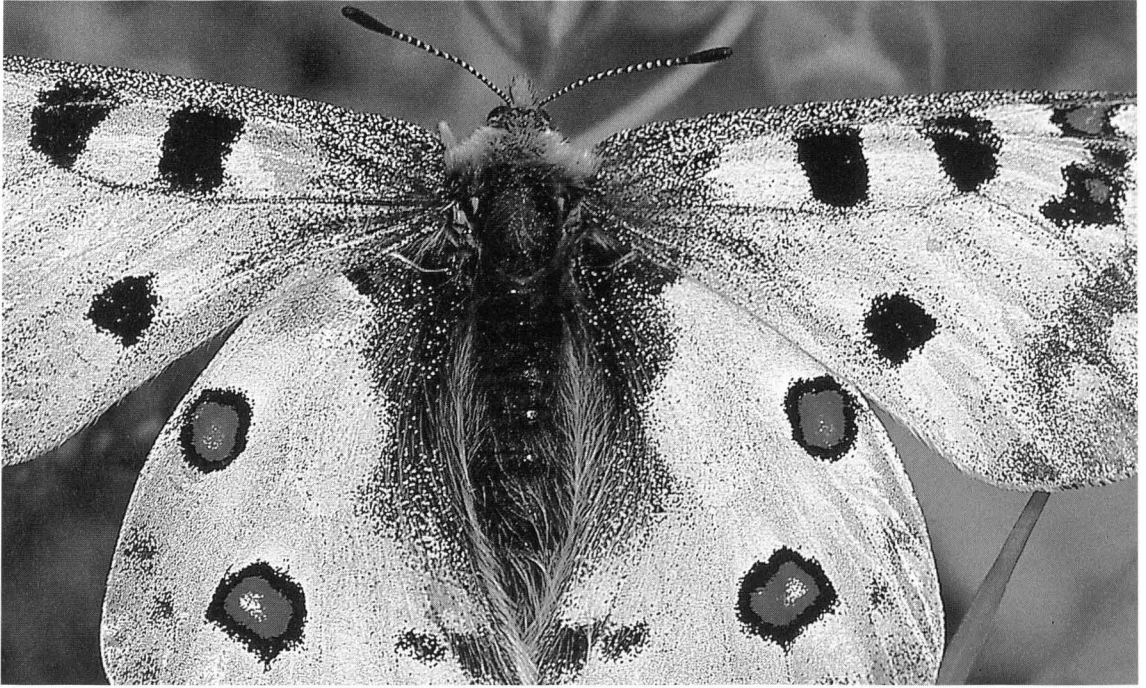


Abb. 12: Durch ruckartiges Spreizen seiner Vorder- und Hinterflügel kann der Alpenapollo schlagartig seine roten Augenflecken auf den Hinterflügeln zeigen. Dieses Verhalten schreckt, wie BLEST 1957 an Modellen experimentell beweisen konnte, Freßfeinde – vorwiegend Vögel – wirkungsvoll ab.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jahrbuch des Vereins zum Schutz der Bergwelt](#)

Jahr/Year: 1999

Band/Volume: [64_1999](#)

Autor(en)/Author(s): Pfeuffer Eberhard

Artikel/Article: [Zur Ökologie des Alpenapollo \(Parnassius phoebus Fabricius 1793\)
137-154](#)