

# Untersuchungen zur Ökologie des Apollofalters

(*Parnassius apollo vinningensis*

Stichel 1899, Lepidoptera, Papilionidae) im

Weinbaugebiet der unteren Mosel

von

N. Richarz, D. Neumann, W. Wipking

## 1. Einleitung

Die genaue Untersuchung der Lebensweise und der Biotopbindung einer einzelnen Tierart ist immer dann eine herausfordernde Aufgabe, wenn (1.) interessante Anpassungen an einen extremen Lebensraum vorliegen oder wenn (2.) eine von uns hocheingeschätzte Spezies in unserer durch vielfältige Nutzungen umgestalteten Landschaft gefährdet ist und erfolgreiche Ansätze zu ihrem langfristigen Schutz gefunden werden sollten. Für den Apollofalter treffen beide Begründungen zu. Hinsichtlich seiner ökologischen Anpassungen wissen wir: die Art bevorzugt sonnenexponierte und blütenreiche steile Felsfluren, die Larven sind auf *Sedum album* als Futterpflanze spezialisiert, und der Lebenszyklus ist streng einjährig mit enger sommerlicher Flugperiode. Hinsichtlich seiner ökologischen Bewertung gilt: die Art ist durch Beeinträchtigung oder Verdrängung ihres Lebensraumes in Mitteleuropa stark gefährdet; als farbenprächtiger und vielbewunderter Großschmetterling hat sie Symbolcharakter für alle einheimischen Lepidopteren, so daß der "Apollo" bei den früheren Entomologen begehrtes Sammelobjekt war.

Der starke Rückgang der Art wird im außeralpinen, mittel- und nordeuropäischen Verbreitungsraum seit einigen Jahrzehnten verzeichnet. Die Vorkommen einiger geographischer Rassen, wie der aus dem Fichtelgebirge, dem Schwarzwald, dem Donau- und Saaleetal, des Hohentwiels, aus Böhmen und aus Mähren sind nach CAPDEVILLE (1978) und KINKLER (1986) als erloschen anzusehen.

Auch die Bestände der an der Untermosel vorkommenden Rasse von *Parnassius apollo*, die nach STICHEL (1899) als "*vinningensis*" bezeichnet wird, sind rückläufig. LÖSER & REHNELT (1983) geben an, daß zwischen 1981 und 1983 nur noch 14 der 30 aus Literatur und Sammlungen bekannten Moselstandorte von *P. apollo* besiedelt waren. Entsprechend den aufgeführten Tendenzen ist *P. apollo* auf der Roten Liste der BRD (PRETSCHER 1978) unter der Kategorie A2 (stark gefährdet) aufgeführt, auf der Roten Liste der bestandsgefährdeten Schmetterlinge in Rheinland-Pfalz (BLÄSIUS et al., 1987) sogar unter der Kategorie 1 (vom Aussterben bedroht).

Die Situation an der Untermosel ist gekennzeichnet durch eine enge Vernetzung der Apollo-Biotope mit dem Weinbau. Die vorliegende Arbeit entstand auf Anregung der Landes-Lehr- und Versuchsanstalt für Landwirtschaft, Weinbau und Gartenbau in Trier, die, vertreten durch Herrn Dr. Bourquin, ein Interesse an der Erhaltung ursprünglicher Flora und Fauna im Bereich des modernen Weinbaus bekundet. Hierbei ist der Apollofalter gleichsam zur herausragenden Indikator-Art für eine Kompatibilität zwischen den Bedingungen eines intensiv betriebenen Weinbaus und den Erfordernissen von Natur- und Umweltschutz geworden.

Bei der Mehrzahl der bisher über *P. apollo* vorliegenden Arbeiten standen taxonomische Gesichtspunkte im Vordergrund, die sich aus der

Verbreitung und der hohen Variabilität des Flügelmusters ergaben (z.B. bei STICHEL 1899, bei PAGENSTECHER 1909, BRYK 1935, EISNER 1955, CAPDEVILLE 1978). Ausführungen zur Ökologie und zum Verhalten von *P. apollo* finden sich dagegen nur bei LEDERER (1937), CAPDEVILLE (1978), PALIK (1980) und WEIDEMANN (1986).

Ziel der vorliegenden Arbeit mußte daher sein, die bisherigen Kenntnisse über die Biologie von *P. apollo* in einer Kombination von Freilandmessungen und Laborexperimenten zu vertiefen und zu erweitern. Nur durch eine genaue Prüfung der ökologischen Ansprüche einer Art können Ursachen für ihre Gefährdung und damit Ansätze zu ihrem Schutz gefunden werden. Desweiteren ist eine möglichst genaue Erfassung der aktuellen Situation, besonders der Populationsdichten, eine Voraussetzung zur Beurteilung von Gefährdung und zukünftiger Entwicklung der Moselpopulation.

An dieser Stelle sei denjenigen Personen gedankt, die die vorliegende Arbeit unterstützt haben. An ersten Stelle sind Herr Dr. H. D. Bourquin und Herr M. Weitzel zu nennen, die die Untersuchung an uns herantrugen und geeignete Standorte vorführten. Herr Dr. Löser stellte Literatur und eine von Herrn H. Kinkler zusammengestellte Beobachtungsserie der Arbeitsgemeinschaft der Rheinisch-Westfälischen Lepidopterologen aus dem Jahre 1985 zur Verfügung. Herrn Dr. I. Nikusch danken wir für die Überlassung von Eigelegten einer italienischen Population und für Anregungen zur Zucht. Herr Treis war hilfreich als Rebschutzberater bei Informationen über Rebschutzmaßnahmen, Herr Gärtnermeister Weber pflegte die Futterpflanzen. Mitarbeiter des III. Lehrstuhls, insbesondere die Dipl. Biol. A. Anlauf und J. Borcharding halfen bei methodischen Fragen.

Die vorliegenden Untersuchungen wurden vom Mi-

nisterium für Landwirtschaft, Weinbau und Forsten des Landes Rheinland-Pfalz durch eine Sachbeihilfe gefördert, die Herrn Dr. Bourquin zur Verfügung gestellt worden war.

## 2. Untersuchungsgebiete und Methoden

### 2.1 Charakterisierung der Untersuchungsgebiete

Die betrachteten Standorte des Apollofalters liegen am Unterlauf der Mosel zwischen den Ortschaften Bremm und Winnigen. An den Hängen entlang des Flußlaufs sind ca. 14 in unterschiedlichem Maße voneinander isolierte, lokale Vorkommen des Falters feststellbar. Verbindendes Merkmal dieser Lebensräume ist das Vorhandensein besonnter, offener Felsfluren, an die *Parnassius apollo* gebunden ist. Nur in diesen Biotopen erreicht der weiße Mauerpfeffer (*Sedum album*), die Futterpflanze der Apollo-Larven, eine hohe Dominanz. Die Felsfluren werden aus freiliegendem silikatischen Gestein des Unterdevons gebildet; eine Bodenbildung hat hier infolge der starken Hangneigung und der damit verbundenen Erosion von Verwitterungsprodukten, Laubstreu und Humus nur in geringem Umfang stattfinden können. Der Höhenunterschied zwischen der Sohle des Moseltals und den obersten Abbruchkanten der Steilhänge beläuft sich auf etwa 130 m.

Als Haupt-Untersuchungsgebiete wurden der Standort in Winnigen, ein Lebensraum mit enger Verflechtung mit dem Weinbau, und das weitgehend von anthropogenen Einflüssen freie Naturschutzgebiet Ausoniusstein bei Kattenes ausgewählt.

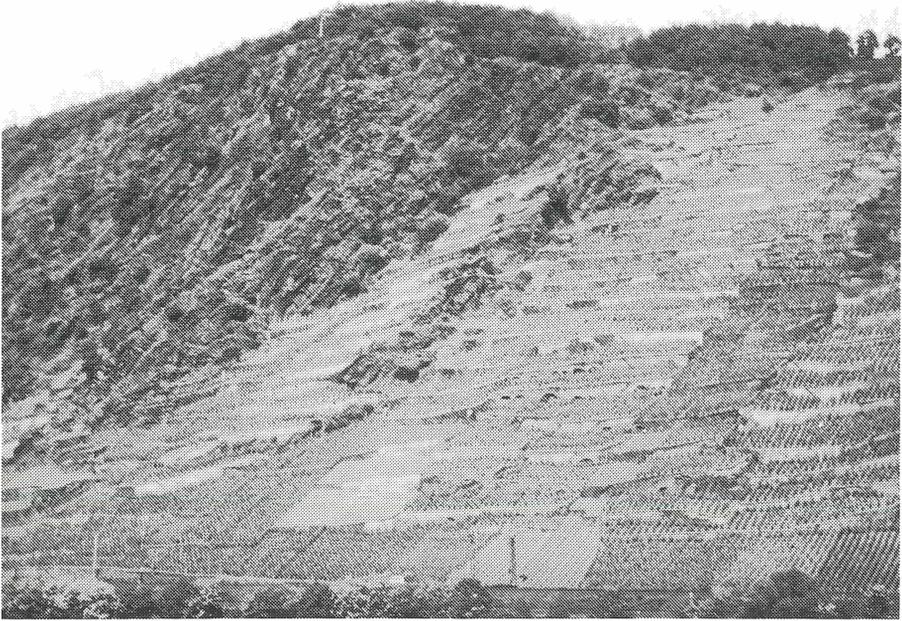


Abb. 1:  
Blick vom gegenüberliegenden Moselufer auf den Standort Winningen. Das Foto wurde im Frühjahr 1986 aufgenommen.

Die Abb. 1 vermittelt einen Eindruck des Biotops in Winningen, der für die Mehrzahl der Standorte, die in traditionellen Weinbergen liegen, typisch ist. Er zeigt eine starke Gliederung. Besonders in den unteren und mittleren Hanglagen herrscht weinbauliche Nutzung vor. Die einzelnen Rebflächen sind über Weinbergmauern terrassenförmig übereinander angeordnet. Sie werden von einzelnen Felsformationen und aufgelassenen Rebflächen durchbrochen. Weiter oben am Hang schließen sich ausgedehntere, sehr steile Felsfluren an, die bis zur Abbruchkante reichen. Die Hochfläche darüber ist oft bewaldet.

Der Standort Winningen ist durchschnittlich

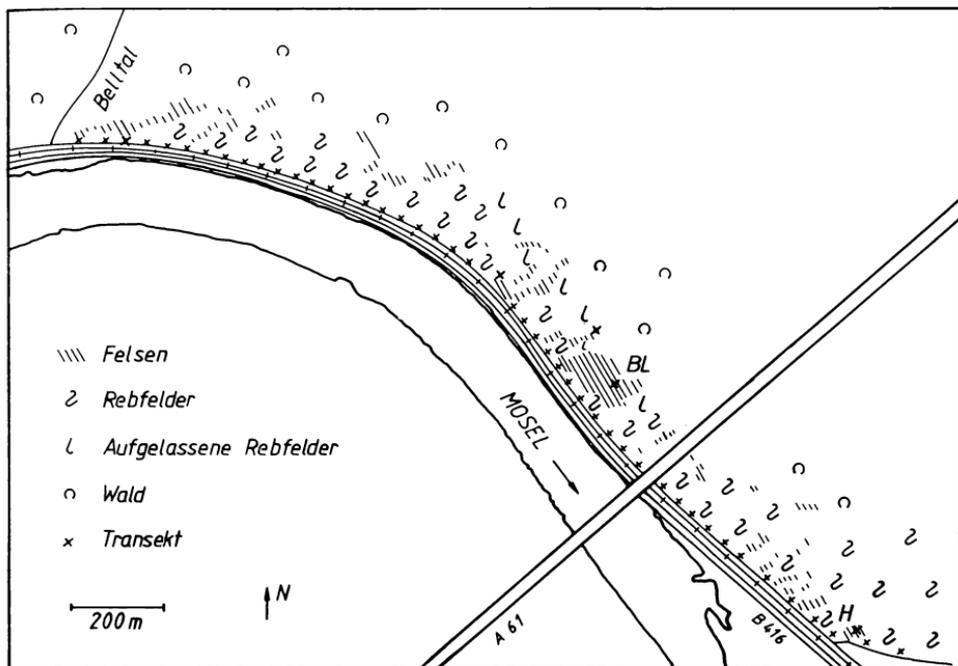


Abb. 2:  
 Skizze des Untersuchungsgebietes in Winningen.  
 Der beim Fang der Falter benutzte Transekt ist  
 besonders gekennzeichnet, große Kreuze markieren  
 Orte mit besonders guter Fängigkeit; BL =  
 Winningen-Blumslay; H = Winninger-Hamm.

nach Südwesten hin exponiert und erstreckt sich über ca. 2,1 km entlang des linken Talhangs. Seine untere Grenze im Verlauf der Talsohle wird durch den dort verlaufenden Weinbergweg, die Bundesbahnstrecke, die Bundesstraße und die Mosel gebildet. Von der Talsohle, die ca. 70 m über dem Meeresspiegel liegt, reicht der potentielle Lebensraum bis zum Waldrand an der oberen Abbruchkante bei ca. 200 m NN. Im Westen wird das Gebiet durch das tief eingeschnittene, dicht bewaldete Belltal von dem moselaufwärts liegenden Vorkommen des Apollofalters am Koberner Rosenberg getrennt. Die Grenze im Osten ergibt sich aus dem Fehlen jeglicher Felsstrukturen oder sonstiger Ressourcen im dortigen flurbereinigten Weinbaugebiet.

Abb. 2 zeigt stark vereinfacht das Untersuchungsgebiet in Winnigen und die Verteilung der Biotopstrukturen Fels, Rebflächen, aufgelassene Rebfelder und sonstige Flächen.

Die Vegetation des eigentlichen Lebensraumes von *P. apollo* kann nach DAHMEN (1955) als Felsheide bezeichnet werden. Diese wird vom Verband des *Sedetum montani* (BRAUN-BLANQUET 1949) dominiert, der im Bereich der Untermosel besonders gut ausgeprägt ist. Zu diesem Verband gehören außer der Hauptfutterpflanze der Apollolarven, *Sedum album*, noch folgende weitere Charakterarten:

*Sedum mite* ( $\hat{=}$  *S. sexangulare*)

(Milder Mauerpfeffer)

*Sedum acre*

(Scharfer Mauerpfeffer)

*Sedum reflexum* ( $\hat{=}$  *S. rupestre*)

(Felsen-Mauerpfeffer)

*Allium senescens* ( $\hat{=}$  *A. montanum*)

(Berg-Lauch)

*Sempervivum arachnoidum*

(Spinnweben-Hauswurz)

Die Gattungen *Allium* und *Sempervivum* sind im Gebiet allerdings nur durch andere Arten wie z.B. *Sempervivum tectorum* (Echte Hauswurz) vertreten. Das *Sedetum montani* wird von BRAUN-BLANQUET charakterisiert als: "Xerophytengesellschaften auf Mauerkronen, flachgründigen, vegetationsarmen Rundhöckern, trockenen Kiesflächen, Gesteinsblöcken, kalkmeidend."

In enger räumlicher Nachbarschaft zur Fetthenne-Felsheide finden sich oft Felsspaltengesellschaften und der Verband der Felssteppe, das *Stipetum joannis* (BRAUN-BLANQUET, 1949). In manchen Fällen stellen sich auch die Sedum-Polster als von Gräsern durchsetzt dar. Außer *Stipa joannis* (Echtes Federgras) kommen z.B. *Melica ciliate* (Wimper-Perlgras), *Melica nutens* (Nicken-des Perlgras), *Poa angustifolia* (Schmalblättriges Rispengras), *Phleum phleoides* (Glanz-Lieschgras) und *Festuca rubra* (Rot-Schwingel) vor. Auf etwas tiefgründigeren Böden gedeihen auch wärmeliebende Sträucher und Bäume, wie *Prunus spinosa* (Schlehe), *Sorbus torminalis* (Elsbeere), *Rosa pimpinellifolia* (Stachelige oder Bibernell-Rose), *Amelanchier ovalis* (Gemeine Felsenbirne), *Prunus avium* (Vogel-Kirsche), *Prunus padus* (Traubenkirsche), *Prunus mahaleb* (Weichsel-Kirsche), *Berberis vulgaris* (Berberitze), *Acer monspessulanum* (Felsen-Ahorn), *Rhamnus catharticus* (Purgier-Kreuzdorn), *Rubus fruticosus* (Echte Brombeere), *Buxus sempervirens* (Buchsbaum) und *Ligustrum vulgare* (Liguster).

Als potentielle Nektarpflanzen für den Apollofalter kommen *Centaurea scabiosa* (Skabiosen-Flockenblume), *Knautia arvensis* (Acker-Witwenblume) und *Dianthus carthusianorum* (Karthäuser-Nelke) vor. Distelarten wie z.B. *Cirsium vulgare* (Gemeine Kratzdistel) und *Cirsium arvense* (Acker-Kratzdistel) wachsen im Gebiet nur stellenweise, vornehmlich auf "gestörten" Standorten.

Bei dem zweiten Hauptuntersuchungsstandort, dem Ausoniussteinbruch bei Kattenes, handelt es sich um ein ehemaliges Schieferbergwerk, das heute unter Naturschutz steht. Dieser Standort gliedert sich in einen etwas landeinwärts versetzten Kessel, der sich über einen engen Taleinschnitt zur Mosel hin öffnet und in ebenfalls unbewirtschaftete Steilhänge, die sich in nordöstlicher Richtung von diesem Taleinschnitt aus ca. 200 m weit parallel der Mosel erstrecken. Das vom gegenüberliegenden Moselufer aus aufgenommene Foto (Abb. 3) und die Skizze (Abb. 4) verdeutlichen diese Gliederung. Die Steilhänge und der von *P. apollo* besiedelte Teil des Kessels sind nach Südosten exponiert. Typisch für diesen Biotop sind die Schotterterrassen und Geröllhalden, die sowohl im Kessel als auch an den Talhängen relativ große Flächen einnehmen. Hier hat sich der weiße Mauerpfeffer angesiedelt, der einerseits auf diesem sonnenexponierten, aber bodenarmen Substrat sehr konkurrenzfähig ist und andererseits nach immer wieder auftretenden Verschiebungen und Abrutschungen innerhalb der Geröllhalden als Pionierbesiedler auftritt.

Auch hier betragen die Reliefunterschiede vom Boden des "Kessels" bis zur oberen Abbruchkante ca. 130 m. Der Standort wird im Südosten von der Bundesbahnstrecke, der Bundesstraße und der Mosel begrenzt; hinter der oberen Abbruchkante bilden Wald bzw. schließlich Feldfluren den Abschluß. Während auch die bewaldete Südseite des Kessels und die südlichen Talhänge an der Mosel mit Rebfeldern und stark verbuschten Flächen eine scharfe Trennlinie ziehen, ist die Grenze an den moselabwärts vom Taleinschnitt liegenden Steilhängen etwas verschwommener (wegen der hier oberhalb der Rebflächen vorkommenden Felsfluren). Hinsichtlich der Vegetation gilt auch für den Ausoniussteinbruch das schon bei der Beschreibung des Standortes in Winnigen gesagte. Im Unterschied dazu tritt hier aber *Rubus*

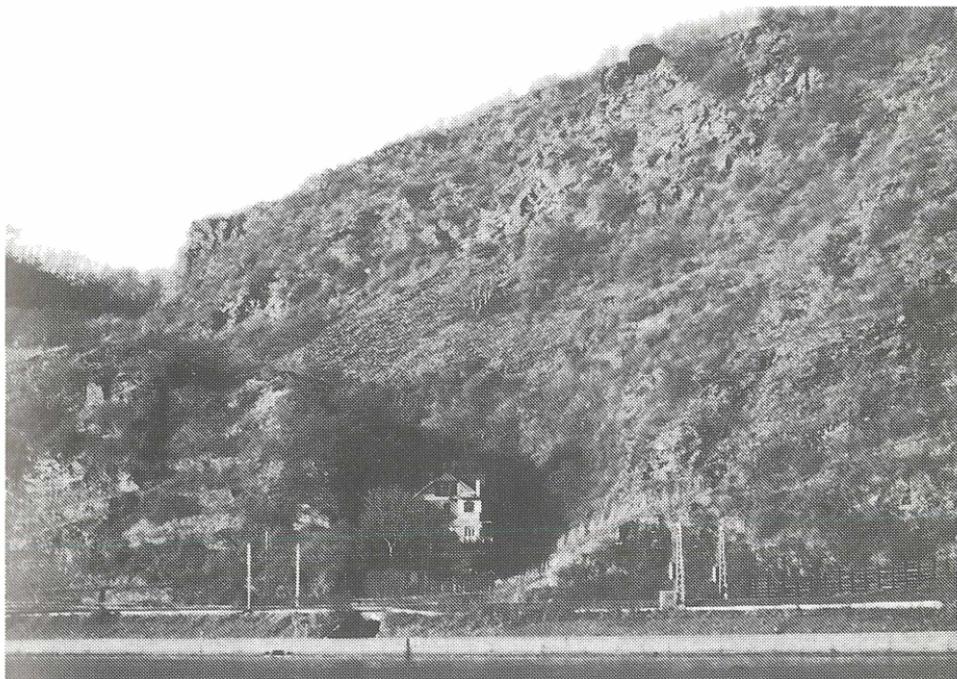
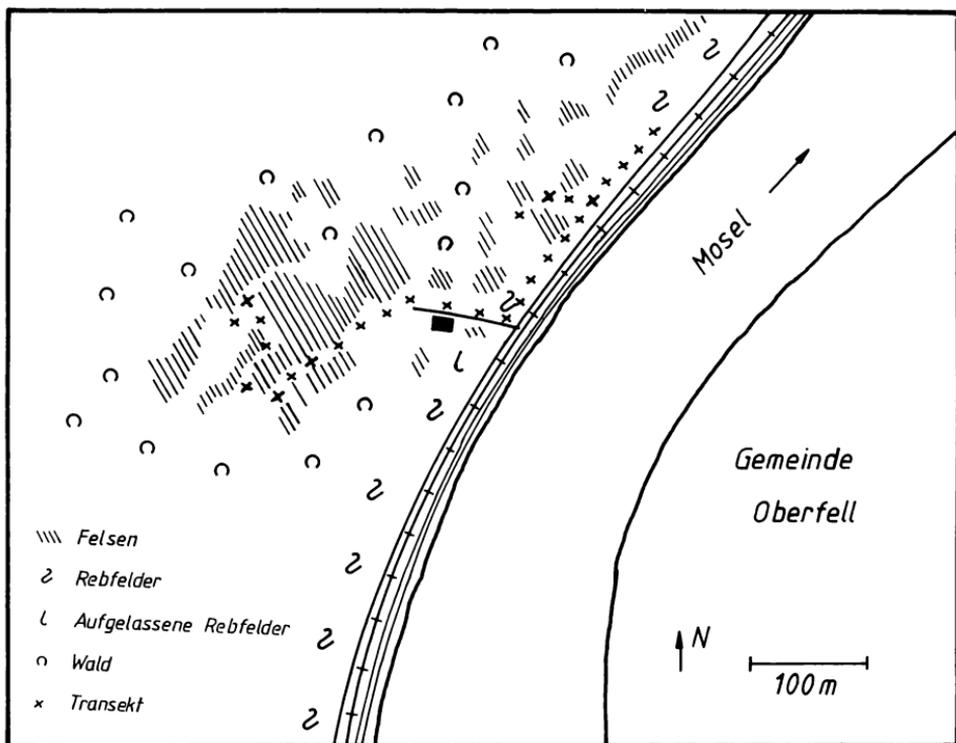


Abb. 3:  
Blick vom gegenüberliegenden Moselufer auf den  
Ausoniussteinbruch. Das Foto wurde im Winter  
1986/87 aufgenommen.



**Abb. 4:**  
 Skizze des gesamten Untersuchungsgebietes Ausoniussteinbruch. Für weitere Erläuterungen vgl. Abb. 2

*fruticosus* (Echte Brombeere) vermehrt auf; viele Sedum-Polster sind von *Rumex scutatus* (Schildampfer) durchsetzt. Außerdem zergliedern einzelne, größere Büsche von *Quercus robur* (Stieleiche) den Kessel des Steinbruchs. Insgesamt dominiert hier der Buschwald stärker als an der sehr steilen, felsigen Blumslay-Felswand in Winnigen. Wichtig ist ferner, daß bei den Nektarpflanzen die Skabiosen zurücktreten, dafür aber stellenweise (besonders am zur Mosel exponierten Hang) ausgedehnte Bestände von *Origanum vulgare* (Wilder Dost) vorhanden sind.

## 2.2 Klimatische Bedingungen

Die bearbeiteten Gebiete liegen im subatlantischen Klimaraum, wo der Einfluß von maritimen Luftmassen den der kontinentalen überwiegt. Entsprechend herrschen das ganze Jahr über Windrichtungen mit einer Westkomponente vor. Diese Bedingungen ergeben ein feuchtgemäßigtes wintermildes Klima.

Gegenüber den benachbarten Naturräumen der Eifel und des Hunsrücks nimmt das Moseltal aber eine deutlich begünstigte Stellung ein, so daß ein Vergleich nur mit geographisch viel weiter südlich gelegenen Standorten möglich ist. Während in den umgrenzenden Mittelgebirgen die mittlere Jahrestemperatur auf 5 - 6° C absinkt, beträgt sie im Mittelrhein- und Moseltal 9 - 10° C. Dabei nehmen die Jahrestemperaturmittel infolge der Reliefunterschiede moselabwärts zu. Die langjährigen mittleren Temperaturen für die Monate Mai - Juli liegen um 16° C, wobei diese Werte an den SW - SO exponierten Steilhängen des linken Moselufers sicherlich noch erheblich höher sind. Hierbei ist auch die mittlere tägliche Sonnenscheindauer von Bedeutung; auch in dieser Hinsicht ist das untere Moseltal mit im Durchschnitt knapp 8 Stunden

Sonnenschein je Tag (für Juni) begünstigt (KLIMA-ATLAS RH.-PFALZ 1957). Das im Lee der südlichen Eifel liegende untere Moseltal zeichnet sich ferner durch relativ geringe Jahresniederschlagsmengen aus (550 - 600 mm).

Der trockene und warmgetönte Charakter des Moseltals äußert sich auch in dem hohen Anteil xerothermer Pflanzengesellschaften. DAHMEN (1955) stellte neben einem Anteil von 33,8 % eurasischen Arten 23 % mediterrane fest. Auch die Futterpflanze der Larven des Apollofalters, *Sedum album*, stellt ein submediterran-subatlantisches, wärmeliebendes Florenelement dar. Um aktuelle Daten des für die Tiere erheblichen Temperaturspektrums und für einen Vergleich der beiden Hauptuntersuchungsgebiete Ausoniusstein und Winnigen zur Verfügung zu haben, wurden mit Minimum-Maximum-Thermometern und Evaporimetern nach PICHE (Verdunstungsmesser) eigene Klimamessungen durchgeführt. Dabei waren die Thermometer 10 cm hoch über dem Boden hängend nach Norden ausgerichtet. Auch die Evaporimeter schwebten in ca. 10 cm Höhe frei über dem Boden. Entsprechend dem weitgehend fehlenden Kronenschluß an den Standorten der Tiere wurden zwar die Hg-Säulen vor direkter Sonnenstrahlung geschützt, die Standorte der Meßinstrumente selbst aber waren sonnenexponiert. Die Meßgeräte wurden von Mitte Mai bis Ende Juli alle 2 - 3 Tage abends gegen 18.00 Uhr abgelesen.

Die Abbildungen 5 und 6 sowie die Tabelle 1 enthalten die Ergebnisse dieser Messungen, die im Ausoniussteinbruch und an zwei Standorten in Winnigen vorgenommen wurden. Die Werte der Abb. 5 bestätigen die Erwartung, daß es sich bei den untersuchten Gebieten um sehr warmgetönte Standorte handelt. Oftmals wurden Temperaturen von weit über 40° C erreicht. Im einzelnen lassen sich ausgesprochene Schönwetter-Perioden zwischen dem 20. und 25. Mai und besonders von Mitte Juni bis Anfang Juli erken-

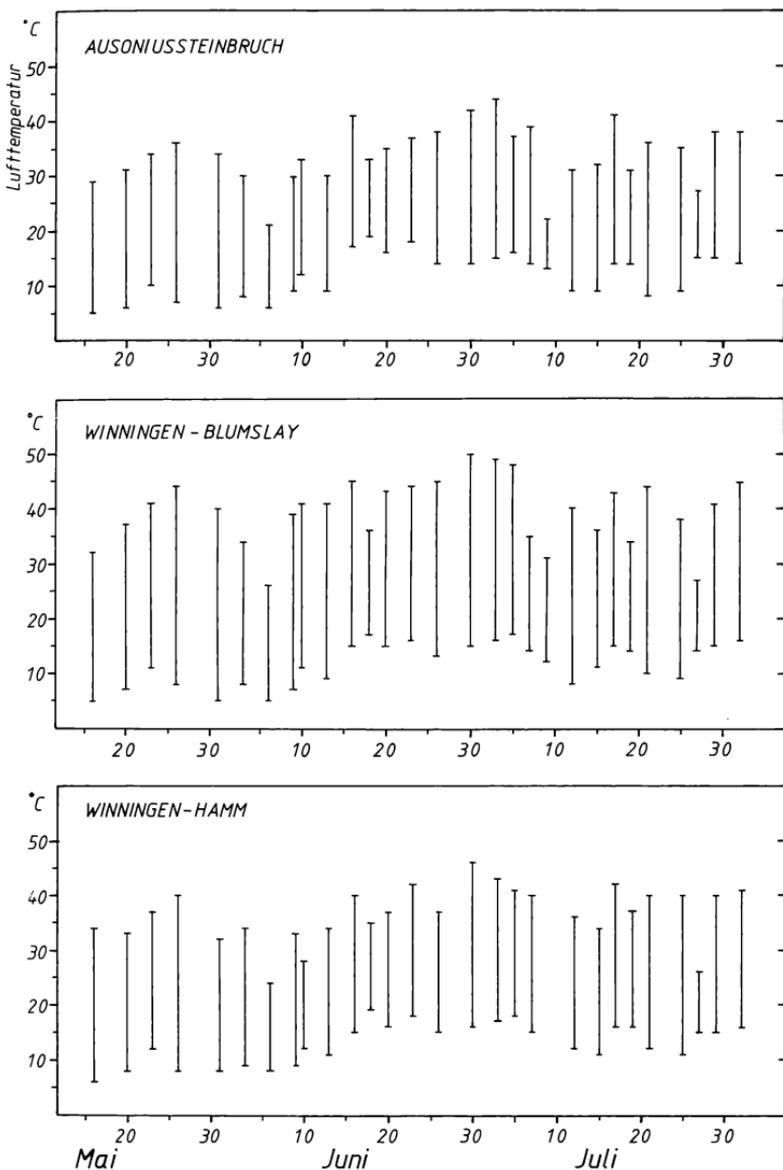


Abb. 5:  
 Extremwerte der Lufttemperatur an den drei Standorten in den beiden Untersuchungsbioten. Dargestellt ist die nach einer Periode von 1 - 4 Tagen zum Zeitpunkt der Ablesung festgestellte Minimum- bzw. Maximumtemperatur; die Balken kennzeichnen den dazwischenliegenden Temperaturbereich.

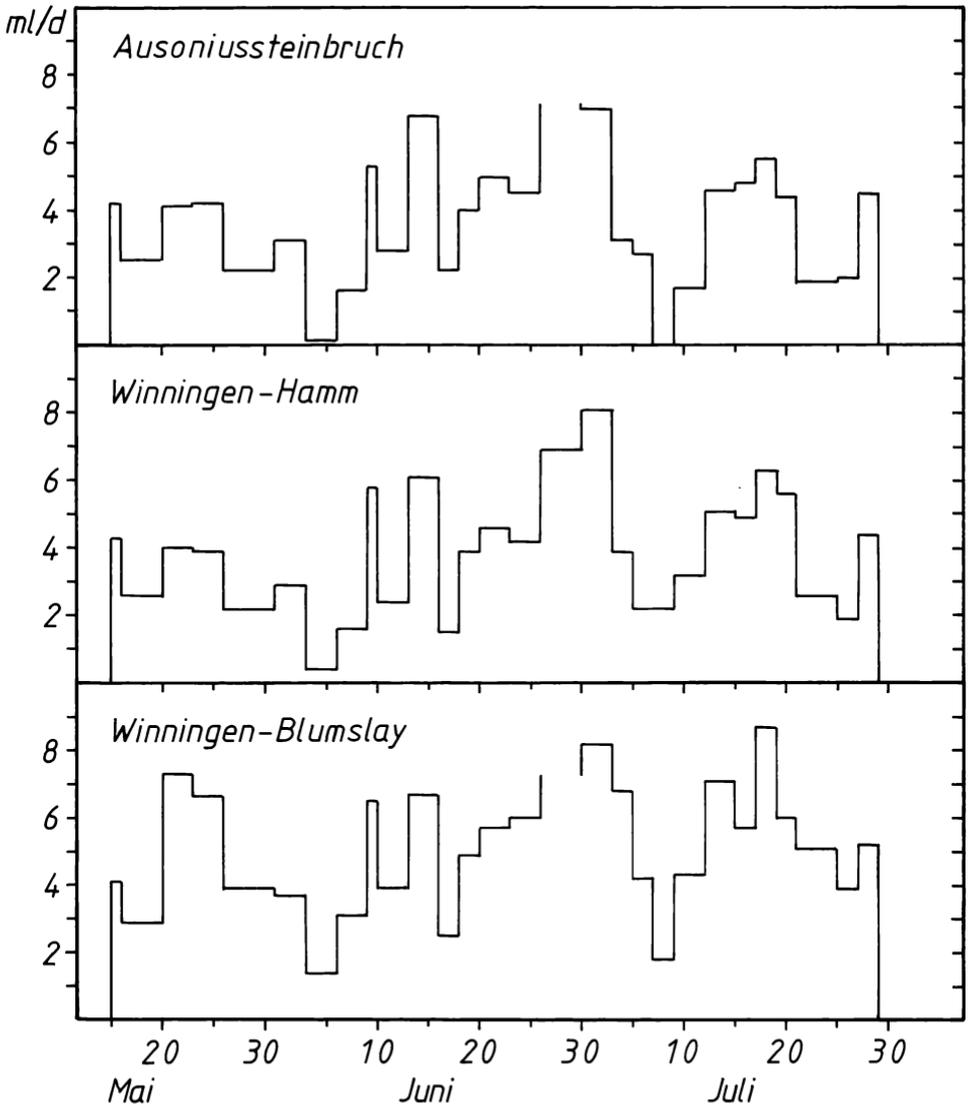


Abb. 6:  
 Evaporation an drei Standorten in den beiden Untersuchungsgebieten (nach PICHE). Aufgetragen wurden ml  $H_2O$ , die während der zwischen 2 Ableisungen gelegenen Zeitperiode ( $\hat{=}$  Plateau) durchschnittlich pro Tag verdunstet sind.

nen. Dazwischen lagen Temperatureinbrüche, z.B. um den 5. Juni herum; auch für einige Tage nach dem 6. Juli lagen die Temperaturen erheblich niedriger, was auch Auswirkungen auf die Falterpopulationen hatte.

Dieser grob skizzierte Wetterverlauf spiegelt sich auch an den in Abb. 6 dargestellten Evaporationswerten wider. Aufgetragen sind hier die ml H<sub>2</sub>O, die während der zwischen zwei Ableisungen gelegenen Zeitperiode durchschnittlich pro Tag verdunsteten.

| Standorte<br>Temp./Evaporation       | Ausonius | Winnigen<br>- Hamm | Winnigen<br>- Blumslay |
|--------------------------------------|----------|--------------------|------------------------|
| Mittlere Minimum-<br>temperatur [°C] |          |                    |                        |
| im Juni                              | 12,9     | 13,5               | 11,9                   |
| im Juli                              | 12,6     | 13,5               | 12,9                   |
| Mittlere Maximum-<br>temperatur [°C] |          |                    |                        |
| im Juni                              | 33,6     | 35,5               | 40,4                   |
| im Juli                              | 34,4     | 38,1               | 38,8                   |
| Mittlere Evaporation<br>[ml/Tag]     |          |                    |                        |
| im Juni                              | 3,5      | 3,3                | 4,4                    |
| im Juli                              | 3,5      | 4,4                | 5,6                    |

Tab. 1:  
Durchschnittliche Minimum- und Maximumtemperaturen, sowie die mittlere Evaporation an den drei Standorten in den Untersuchungsgebieten.

Obwohl die Klimakurven aufgrund der eng beieinanderliegenden Standorte und der daher gleichen Großwetterlagen sehr gleichsinnig verliefen, machen sich doch Unterschiede bemerkbar (s. auch Tab. 1): Die beiden Standorte in Winningen waren insgesamt wärmer, besonders an der steilen, vegetationsarmen und nach Südwesten ausgerichteten Blumslay-Felswand wurden sehr hohe Maximumtemperaturen erreicht. Hier zeigt sich auch in den großen Temperaturamplituden die starke Exponiertheit dieses relativ hoch gelegenen Standortes (Instrumente ca. 160 m über NN). Da hier zusätzlich hohe Windgeschwindigkeiten anzunehmen sind, war an der Blumslay-Felswand auch die Evaporation am stärksten.

Die Winninger Hamm, wo sich die Meßinstrumente auf einer "Felsinsel" innerhalb des Weinbergs befanden, nahm bei fast allen Klimadaten eine Mittelstellung ein. Eventuell spielt hier die relative Nähe zur Mosel eine Rolle.

Gegenüber den beiden weiter moselabwärts gelegenen Standorten in Winningen wurden im Ausoniussteinbruch weniger hohe Temperaturen und geringere Evaporationsraten erreicht. Dies ist wohl darauf zurückzuführen, daß der "Kessel" des Steinbruchs relativ weit aus dem klimatisch begünstigten Moseltal landeinwärts ausgegliedert ist.

Weitere Temperaturmessungen, die von Oktober 1986 bis April 1987 im Ausoniussteinbruch durchgeführt wurden, ergaben als niedrigsten Wert eine Temperatur von  $-12^{\circ}$  C. Im Zusammenhang mit Überwinterung und Ei-Diapause des Apollos ist interessant, daß sowohl in der zweiten Hälfte des Noyembers als auch im März Temperaturen von  $+16^{\circ}$  C erreicht wurden. Diese Temperatur würde nach eigener Zuchterfahrung prinzipiell zum Schlupf der Larven ausreichen können, soweit das Ausschlüpfverhalten aus dem Ei nicht durch die Diapause und neuro-endokrine

Kontrollmechanismen gehemmt ist.

Außer diesen längerfristigen Messungen wurden im Zusammenhang mit Beobachtungsreihen zum Verhalten (s. Abschnitte 3.3.1 und 3.5.1) auch Tagessgänge der Temperatur und der Luftfeuchtigkeit aufgenommen.

## 2.3 Untersuchungszeitraum

Die Untersuchungen im Freiland wurden am 18.03.1986 begonnen; dabei wurden die schon im Vorjahr in Augenschein genommenen Standorte zunächst sporadisch nach Larven abgesucht. Ab Mitte April wurden die Standorte Ausoniussteinbruch und Winnigen ca. drei- bis viermal in der Woche begangen, ab Mitte Mai bis zum Ende der Flugzeit im Juli konnte die Präsenz an den Hauptuntersuchungsstandorten durch das Anmieten einer Unterkunft in Winnigen auf 4 - 5 Tage in der Woche gesteigert werden. Gleichzeitig erfolgte in dieser Zeit die Einrichtung einer Laborzucht von *P. apollo vinningensis*. Mit den aus dieser Zucht stammenden Tieren wurden ab Herbst 1986 die Laborversuche durchgeführt. Die Standorte an der Mosel wurden weiterhin ab Ende August 1986 bis Anfang April 1987 zunächst alle 14 Tage, später monatlich kontrolliert.

## 2.4 Zuchtmethode

Zur Anlage einer Laborzucht von *P. apollo* wurden im Sommer 1986 drei begattete Weibchen aus dem Freiland entnommen (mit Genehmigung der Bezirksregierung Koblenz unter der inzwischen erfüllten Auflage, entnommene Tiere später wieder auszusetzen). Die Eiablage der Weibchen erfolgte ohne Schwierigkeiten in mit Filterpapier

allseitig ausgelegten Kunststoffaquarien. Die Eier wurden sodann in geschlossene Petri-Schalen überführt, wo sie auf einem Zwischenboden aus Gaze über einer NaCl-Sole aufbewahrt wurden. Diese Anordnung gewährleistete bei allen Temperaturen eine gleichbleibende Luftfeuchtigkeit von 75 %. Die Eier wurden im folgenden innerhalb der Versuche zur Überwinterung und zur Diapause unterschiedlichen Temperaturen und Photoperioden ausgesetzt (s. Abschnitt 3.6). Sowohl die Aufbewahrung der Eier als auch die Zucht der späteren Stadien erfolgte unter kontrollierten Bedingungen in Klimaschränken der Firmen Rumed und Schütt. Der Großteil der Larven und der Imagines wurde unter Langtagbedingungen (LD 16/8) und einer Temperatur von 25° C gehalten. Um die Entwicklungsmöglichkeiten bei anderen Temperaturen zu prüfen, wurde darüber hinaus bei jeweils 6 - 12 Larven die Entwicklungsdauer und der Gewichtsverlauf bei 15°, 20°, 25° und 30° C (ebenfalls LD 16/8) protokolliert. In einem Zuchttagbuch wurden die Zeitpunkte des Schlüpfens aus dem Ei, der Larvalhäutungen, der Verpuppung, des Schlüpfens aus der Puppe und das Geschlecht des Falters vermerkt.

Die Larven wurden zum Schutz vor Infektionen möglichst einzeln, höchstens aber zu 2 - 3 Tieren in durchsichtigen, geschlossenen Kunststoffdosen gehältert. Die Raupen wurden dabei im Verlaufe ihres Wachstums aus kleinen Dosen (55 x 55 x 35 mm) zunächst in mittlere (80 x 120 x 30 mm) und bei Erreichen des L<sub>5</sub>-Stadiums schließlich in Behälter mit den Maßen 200 x 200 x 45 mm umgesetzt. Hier erfolgte auch die Verpuppung der Tiere, entweder unter zugegebenen Papierschnitzeln, oder unter Laubstreu, Steinen oder Sedum (s. Wahlversuch zum Verpuppungssubstrat). Die erhärteten Puppen wurden dann vorsichtig in Gaze-Flugkäfige oder Kunststoffaquarien überführt, die für den späteren Schlupf der Falter mit Filterpapierstreifen

versehen wurden.

Auch der Boden der Larvenzuchtbehälter wurde mit Filterpapier ausgelegt. Die Larven erhielten alle 2 - 3 Tage frisch abgeschnittenes *Sedum album*, wobei die Behältnisse gesäubert wurden. Das an die Larven verfütterte Sedum wurde in unregelmäßigen Abständen vom Oberlauf der Mosel oder aus dem Ahrtal herangeholt und im Garten des Entwicklungsphysiologischen Institutes in Kunststoffschalen zwischengelagert. Auch im Winter wurden die Sedumpolster aus dem Freiland geholt, dann aber in beglaste Frühbeete verbracht; im Gewächshaus getriebenes Futter verursachte bei den Larven sehr schnell tödlich verlaufende Darmerkrankungen.

Die Fütterung der Imagines erfolgte mit einem etwa 20-%igen Gemisch aus in Wasser aufgelöstem Honig und Zucker. Diese Lösung wurde in die zahlreichen Einzelvertiefungen einer Microtiter-Schale pipettiert. Diese Anordnung wurde sodann mit blauem Papier unterlegt und mit einer Duftmarke versehen. Mit dieser Methode, die dem Nahrungssuchverhalten der Falter entsprechend den im Freiland genutzten Compositen entgegenkam, konnte nach einigen Zwangsfütterungen (Entrollen des Saugrüssels mit einer Insektennadel und Hineintauchen in den Nektar) eine eigenständige, gleichzeitige Nahrungsaufnahme mehrerer Falter erreicht werden.

Zur Weiterzucht wurden die Tiere mit der Hand verpaart (FRIEDRICH 1983) und die so erhaltenen Kopulae für kurze Zeit in abgedunkelte Kunststoffaquarien verbracht. Die begatteten Weibchen begannen meist schon nach einem Tag mit der Eiablage.

## 2.5 Phänologische Methoden

Um das zeitliche Auftreten und die räumliche Verteilung der verschiedenen Stadien von *P. apollo* festzustellen, wurden die beiden Hauptuntersuchungsgebiete regelmäßig begangen (s. Abschnitt 2.3 Untersuchungszeitraum), wobei die Beobachtungen sofort protokolliert wurden. Um die räumliche Verteilung speziell im Weinberg zu prüfen, wurden in Winnigen im Mai 1986 bei geeignetem Wetter auch Rebfelder, Weinbergmauern und angrenzende Felsfluren nach Larven abgesucht. Als Bezugssystem bei der Kartierung wurde hier die Entfernung zwischen einer gefundenen Larve und der nächstgelegenen Weinbergmauer (mit dahinterliegendem Rebfeld) vermessen (mit Maßband oder Schnittbild-Entfernungsmesser). Verstärkt wurde dabei auf den Übergangsbereich Rebfeld-Felsflur geachtet.

Zur Unterscheidung der verschiedenen Larvenstadien ( $L_1$  -  $L_5$ ) wurden folgende Kriterien angewandt: Messung der Länge, Beurteilung des Durchmessers, Frische der Cuticula-Färbung, spezifisches Häutungsverhalten, Stellung der Kopfkapsel, Qualität der Trichome. Die Tiere des ersten Larvenstadiums lassen sich durch eine dunklere Grundzeichnung, das Fehlen der seitlichen gelborangen Punkte und eine völlig andere Beborstung deutlich von den übrigen vier Larvenstadien unterscheiden. Genauere Angaben ließen sich ferner über einige aus dem Freiland in die Zucht überführte Tiere machen (Zurückrechnen über Zuchttagebuch). Außerdem wurden im Freiland gefundene Kopfkapseln im Labor mit dem Meßokular ausgemessen und durch Vergleich mit den aus der Zucht anfallenden Kopfkapseln dem jeweiligen Larvenstadium zugeordnet. Insgesamt wurden im Ausoniussteinbruch 138 Larvenbeobachtungen registriert, in Winnigen 56; davon stellen ca. 35 % Wiederfunde dar (bereits einmal zu einem früheren Zeitpunkt auf dem jeweils

markierten Sedum-Polster protokollierte Larven).

Da im Freiland trotz intensiver Suche leider keine der vermutlich in Spalten gut versteckten Puppen gefunden werden konnten, ließ sich der Zeitpunkt der Verpuppung und die Dauer dieses Stadiums nur indirekt aus dem Verschwinden der ausgewachsenen  $L_5$ -Larven (Länge ca. 50 mm) und dem Schlüpfen der Falter bestimmen.

Die Flugzeiten der lokalen Populationen ließen sich naturgemäß wieder genauer erfassen. Hier konnten über den Lebendfang und die Markierung der Tiere auch quantitative Angaben gemacht werden. In den entsprechenden Abbildungen (Nr. 7 und 8) über die Phänologie der Tiere ist der Zeitpunkt der ersten und der letzten Falterbeobachtungen eingetragen; außerdem die Zahl der in 8,5 Stunden auf einem definierten Transekt bei gutem "Flugwetter" mit dem Netz gefangenen Tiere. Die erhaltenen Werte stellen damit die mindestens vorhandene Individuenzahl dar und vermitteln einen Eindruck von der Populationsentwicklung (s. genauer: Abschnitt 3.5.2).

Bei den im Freiland durchgeführten Verhaltensexperimenten verblieben die Tiere ungestört an ihrem jeweiligen Aufenthaltsort. Im Falle der Larven erfolgte für die Dauer eines Versuchstages eine individuelle Kennzeichnung der einbezogenen Tiere mit Hilfe von Schildern, die in das jeweilige Sedum-Polster gesteckt waren. Das allgemeine Prinzip der Verhaltensversuche bestand in einer Einordnung der Verhaltensweisen in bestimmte Kategorien und die Wahl eines räumlichen und zeitlichen Bezugssystems. Parallel zum Verhalten wurden die herrschenden Temperaturverhältnisse registriert. Die bei den Freilandversuchen und bei den Laborexperimenten angewandten Methoden werden in den entsprechenden Abschnitten eingehender beschrieben werden. Mit Ausnahme der drei für die Zucht benötigten

Tiere wurden alle mit dem Netz gefangenen Falter nach schonender Markierung, Begutachtung und kurzer Zwischenhälterung am Standort wieder freigelassen.

Auch der Beginn des Eistadiums konnte durch die Beobachtung von Weibchen bei der Eiablage ermittelt werden; dabei wurden einzelne Eier im Freiland gefunden. Die weitere Kontrolle der Überwinterung erfolgte zum einen im Herbst und Winter 14-tägig durch Absuchen der geeigneten Sedum-Polster nach etwaig vorhandenen  $L_1$ -Larven und zum anderen mit Hilfe von Zuchteiern, die an den Standorten in Plastikdosen ausgelegt wurden (s. hierzu auch Abschnitt 3.6).

### 3. Hauptteil

#### 3.1 Entwicklungszyklus von *P. apollo*

Im Freiland wurden die ersten Larven am 15. und 16. April im Ausoniussteinbruch gefunden, unter denen sich auch schon einzelne Tiere im  $L_2$ -Stadium befanden. Daher ist als Schlüpftermin für die Raupen Anfang April anzunehmen. Die weitere Entwicklung der Larven verlief relativ gleichmäßig, wobei die Zeitdauer, die die Tiere zum Durchlaufen der aufeinanderfolgenden Stadien benötigten, mit ca. 13 Tagen etwa gleichlang war.

Besonders bei den älteren Larvenstadien zeigte sich aber, daß die Larvalentwicklung in Winnigen gegenüber der im Ausoniussteinbruch um etwa 10 Tage weiter vorangeschritten war. Diese Beobachtung wurde von Herrn Weitzel, Trier (mdl. Mitteilung), auch in früheren Jahren gemacht. Sie dürfte auf die stärkere Erwärmung

des Standortes Winnigen zurückzuführen sein (vergl. Klimadaten in Abschnitt 2.2). Erwachsene  $L_5$ -Larven wurden im Ausoniussteinbruch bis zum 16. Juni, in Winnigen nur bis zum 3. Juni beobachtet. Danach beträgt die Entwicklungszeit der Raupen im Freiland ca. 60 - 70 Tage.

Die ersten Imagines flogen in Winnigen am 20., im Ausoniussteinbruch am 24. Juni. Vermutlich hatte der kühle Witterungsverlauf Anfang Juni und die darauf ab Mitte Juni folgende Schönwetterphase eine gewisse Synchronisierung bewirkt, so daß die Falter an beiden Standorten etwa gleichzeitig schlüpften. Die zeitliche Einbindung der Entwicklungsstadien von *P. apollo* ist in den Abbildungen 7 und 8 zusammenfassend dargestellt.

Zu Beginn der Flugperiode waren zunächst nur männliche Falter anzutreffen (vergl. Abschnitt 3.5.2). Die einige Tage darauf erscheinenden Weibchen wurden sehr bald begattet und begannen meist am Morgen nach der Kopulation mit der Eiblage. Schon Ende Juni konnten in Winnigen Weibchen bei der Ablage der Eier beobachtet werden, im Ausoniussteinbruch ab 1. Juli. Ca. 10 Tage nach der Ablage lagen ausdifferenzierte  $L_1$ -Larven in den Eiern vor, die sodann noch in der Eihülle bis zum Frühjahr des folgenden Jahres überwinterten. Ein vorzeitiges Schlüpfen der Larven im Herbst und ein Überwintern der freien  $L_1$ -Larven scheint eine seltene Ausnahme zu sein und wurde von uns weder im Freiland noch im Labor beobachtet (vergl. auch Abschnitt 3.6).

Die letzten Imagines wurden 1986 an beiden Untersuchungsstandorten am 28. Juli beobachtet.

Eine Verschiebung im zeitlichen Auftreten der einzelnen Stadien ist je nach den klimatischen Bedingungen des Standortes wie auch in aufeinander folgenden Jahren möglich (um ca. 7 Tage).

Ausoniussteinbruch

■ Beobachtete Larven / gefangene Falter  
(n = 138) (n = 129)

□ In Zucht überführt

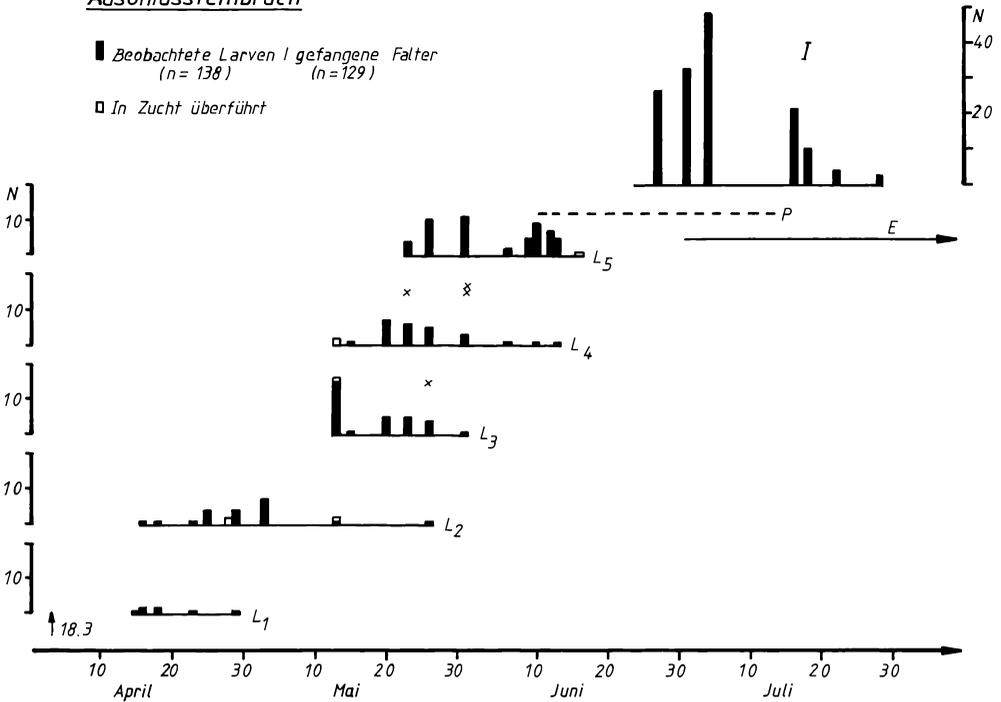


Abb. 7:

Zeitliches Auftreten der verschiedenen Stadien von *P. apollo* im Biotop Ausoniusstein; dargestellt ist die Zahl (N) der an einem Tag beobachteten Larven (Stadien L<sub>1</sub> - L<sub>5</sub>) bzw. die Anzahl (N) Falter (I), die bei optimaler Flugaktivität in 8,5 Std. auf dem Transekt mit dem Netz gefangen werden konnten; 05.-15.07.: keine Angaben wegen ungünstiger Witterung. X = Häute; P = Puppenstadium; E = Eistadium; 18.03. Untersuchungsbeginn.

# Winnigen

■ Beobachtete Larven / gefangene Falter  
 (n=56) (n=103)

□ In Zucht überführt

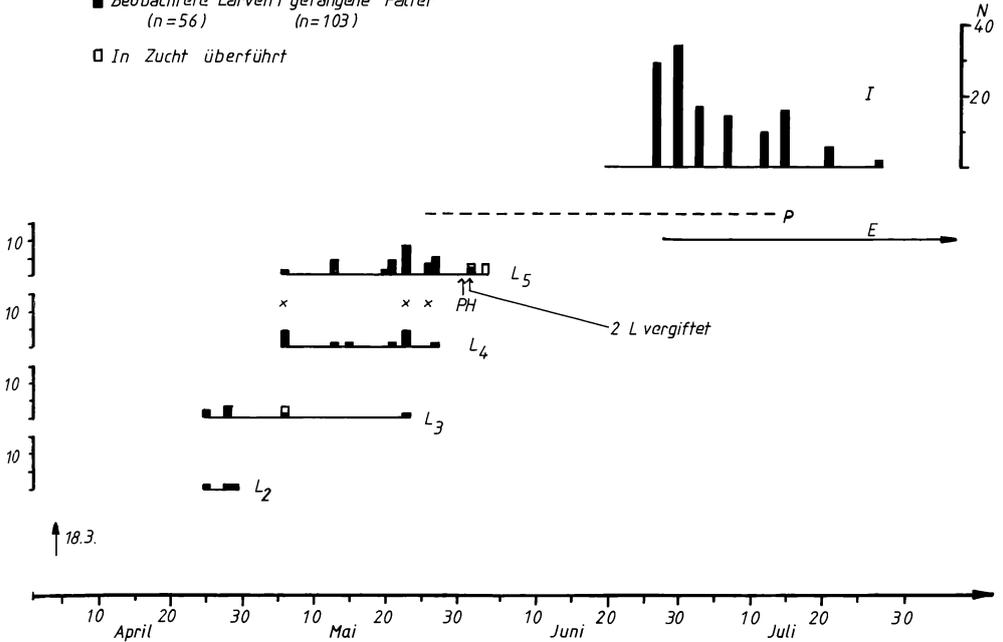


Abb. 8:

Zeitliches Auftreten der verschiedenen Stadien von *P. apollo* im Biotop Winnigen; zusätzlich eingetragen ist hier das Ausbringen des Insektizids (Rubitox) sowie verschiedener Fungizide am 30. und 31.05. mit dem Fund von zwei vergifteten Larven. PH = Pestizidanwendung. Für weitere Erläuterungen vergl. Abb. 7.

Da die klimatischen Verhältnisse im Beobachtungsjahr 1986 relativ günstig waren, entwickelten sich die Falter im Vergleich zu den Beobachtungen im Vorjahr relativ früh (Kinkler et al. 1985).

### 3.2 Verbreitung der Raupenfutterpflanzen

In der Freßperiode der Larven wurde am 05. und 06.06.1986 der Deckungsgrad der wichtigsten larvalen Futterpflanze, *Sedum album*, im Ausoniussteinbruch und in Winningen festgestellt. Geachtet wurde dabei auch auf die Verbreitung von *Sedum reflexum*, einer weiteren, von den Larven als Nahrung angenommenen Art. Ferner wurde der Einfluß der Qualität der Sedum-Polster (z.B. Durchdringung mit Gräsern) auf die Verteilung der Larven auf entsprechenden Polstern abgeschätzt.

Im Mittelpunkt standen folgende Fragen: Stellt das Nahrungsangebot einen limitierenden Faktor dar? Wie wirkt sich die Verteilung von *S. album* auf den verschiedenen Flächen innerhalb einer traditionellen Weinbergkultur in bezug auf Eiablagepräferenz und eine mögliche Gefährdung der Larven durch Pestizideinsätze aus? Welchen Einfluß hat die Verbuschung aufgelassener Rebfelder und sonstiger Flächen auf die Bestände von *S. album*?

**Methode:** Am Standort Winningen wurde der Deckungsgrad beider Sedumarten auf einem Großteil der Fläche von der Winninger Hamm im Osten bis zum Belltal nach einer normierten Skala (Dominanz der Blattfläche) protokolliert (EHRENDORFER 1983 in STRASBURGER, Lehrbuch der Botanik; Skaleneinteilung s. Abb. 10). Im Ausoniussteinbruch wurden der Talkessel selbst und die Hänge an der Bundesstraße untersucht (vergl. Skizzen der Untersuchungsgebiete, Abbildun-

gen 2 und 4). Bei der Aufnahme in den Untersuchungsgebieten wurde zunächst nach der Qualität der Probefläche unterschieden. Jedes einzelne Rebfeld, dessen begrenzende "Weinbergmauern", Felsen und Felsnasen, aufgelassene, ehemalige Rebfelder, deren begrenzende "Weinbergmauern", Ödflächen und sonstiges wurden jeweils als eine Probefläche angesehen. Dadurch konnte die durch die Struktur des Weinbergs gegebene Gliederung ausgenutzt werden. In Winningen wurde die Dominanz auf 430 Probeflächen abgeschätzt, die von den Wirtschaftswegen aus eingesehen werden konnten. Dies entspricht ungefähr einem Viertel der Gesamtfläche. Jeder Flächenart konnte somit ein bestimmter Deckungsgrad von *S. album* zugeordnet werden. Obwohl die Probeflächen unterschiedlich groß waren und daher keine absoluten Angaben gemacht werden können, ist der wichtige Vergleich zwischen bewirtschafteten und aufgelassenen Rebflächen sowie den dazugehörigen Mauern aber sehr wohl möglich.



Abb. 9:  
Larve von *P. apollo* auf *Sedum reflexum*. Das Foto entstand im Ausoniussteinbruch, wo trotz Vorhandensein von *S. album* mehrere Larven von *S. reflexum* fraßen.

Nach den vorliegenden **Ergebnissen** ist *Sedum album* (Weißer Mauerpfeffer) an der Untermosel die häufigste Crassulaceae und gleichzeitig auch die wichtigste Futterpflanze der Apollarven. Als weitere Vertreter der Crassulaceae kommen noch *Sedum acre* (Scharfer Mauerpfeffer), *Sedum reflexum* (= *S. rupestre* - Felsen-Mauerpfeffer) und *Sempervivum tectorum* (Echte Hauswurz) vor. Diese erreichen aber bei weitem nicht den Deckungsgrad von *Sedum album*.

Als weitere Futterpflanze der Apolloraupen konnte im Freiland nur noch *Sedum reflexum* (Felsen-Mauerpfeffer) festgestellt werden (s. Abb. 9).

Bei der in Abbildung 10 dargestellten Aufnahme des Deckungsgrades erfolgte eine Beschränkung auf *Sedum album*, da *Sedum reflexum* insgesamt nur einen unbedeutenden Anteil der Nahrungsressourcen darstellte.

Die für das Weinbaugebiet in Winnigen geltenden Verhältnisse zeigten zunächst eine hohe Dominanz von *Sedum album* auf den Felsfluren (über 50 % der Flächen mit Deckungsgrad 2). Dies galt sowohl für die Mehrzahl der im Weinberg verstreut liegenden Felsformationen als auch für das größere Felsmassiv unterhalb des Blumslay-Aussichtspunktes (letzteres wies Deckungsgrade zwischen 5 und 25 % auf). Dagegen kam in über 70 % der Rebflächen überhaupt kein *Sedum album* vor, der Anteil von Flächen mit höheren Dominanzgraden (mind. Do.-Kl. 1) war mit 15 % gering. Auf den die Rebfelder umgrenzenden Mauern war der Weiße Mauerpfeffer etwas häufiger. Wichtig dabei ist, daß die offenen Felsfluren nur einen relativ geringen Anteil an der Gesamtfläche haben (weniger als 15 %) und die Menge des verfügbaren *Sedum album* damit beschränkt ist.

Zwischen bewirtschafteten und aufgelassenen

Rebfeldern bestanden im Hinblick auf die Verbreitung von *Sedum album* kaum Unterschiede. Die geringen Dominanzen sind zum einen auf das Entfernen von *Sedum album* durch Herausharken oder Herbizideinsatz auf den genutzten Flächen zurückzuführen, zum anderen auf die Vergrasung oder Verbuschung der aufgegebenen Rebflächen. Weinbergmauern, die innerhalb aufgelassener Weinberge lagen, zeichneten sich auch gegenüber ihren Gegenstücken auf bewirtschafteten Flächen durch einen etwas höheren Deckungsgrad aus: Hier fällt der Einfluß der Bewirtschaftung weg, außerdem handelte es sich meist um geschichtete und nicht verfugte Natursteinmauern. Zu beachten ist auch, daß die Dominanz von *Sedum album* auf den Rebflächen infolge der fortschreitenden Bewirtschaftung vom zeitigen Frühjahr zum Sommer hin abnimmt.

Im Bereich des Ausoniussteinbruchs waren die *Sedum*-Polster dagegen sehr inhomogen verteilt: Der Deckungsgrad der Blattfläche schwankte hier kleinflächig von unter 5 % bis zu 50 %.

Die oft zu beobachtende Durchsetzung der Mauerpfeffer-Polster mit Moosen oder Gräsern scheint die Entwicklung von Larven in diesen Kleinräumen nicht zu behindern. Auf längere Sicht ist *Sedum album* allerdings nur auf Flächen mit geringer oder fehlender Bodenkrume gegenüber anderen Pflanzen konkurrenzfähig.

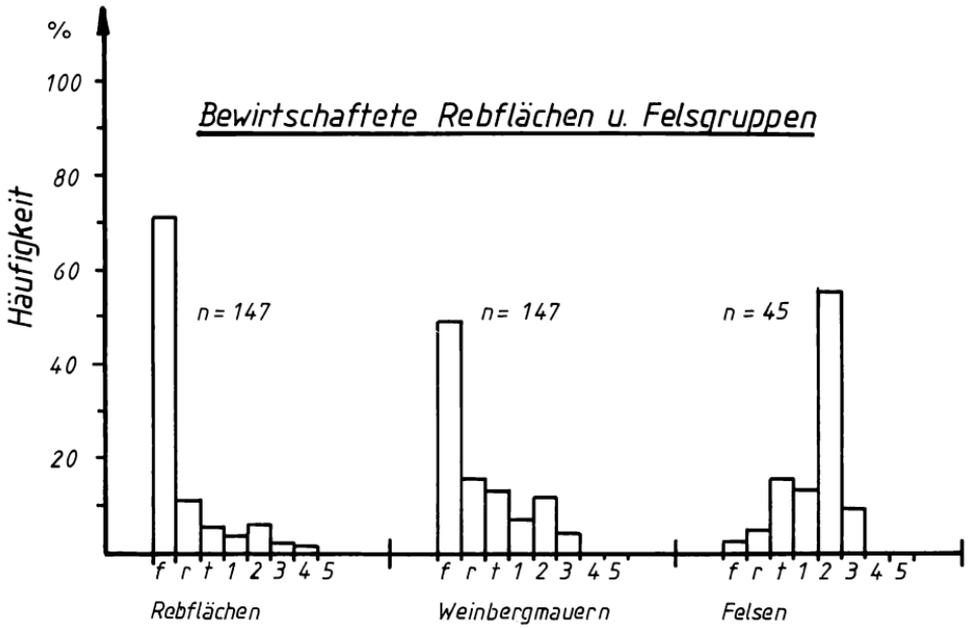
Ein flächendeckender Kahlfraß an *Sedum album* durch Apollolarven konnte nicht beobachtet werden; eine Limitierung der Larven durch die Nahrungsressource konnte zumindest augenscheinlich nicht festgestellt werden.

Abb. 10:

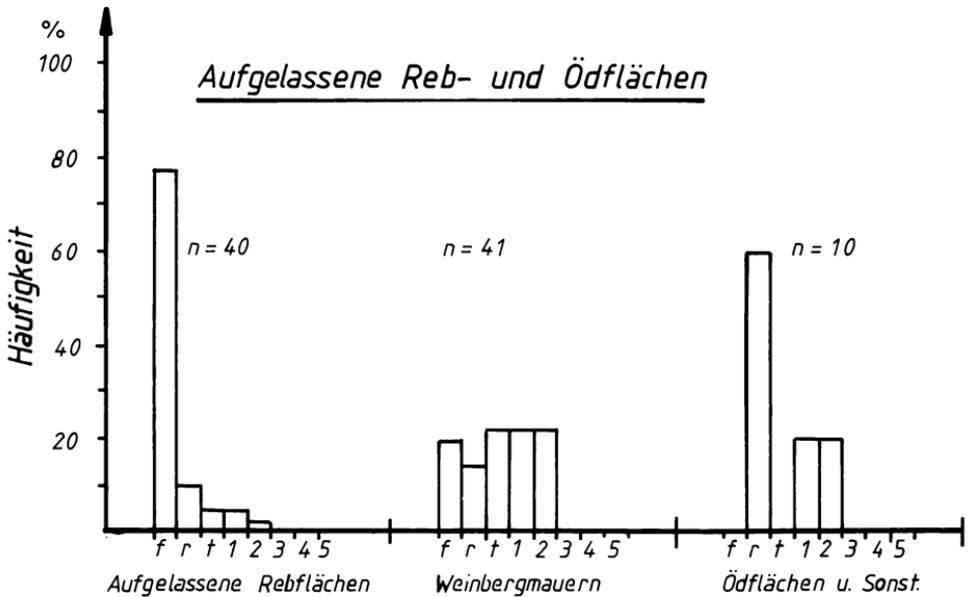
Dominanz von *Sedum album* auf verschiedenen Flächen innerhalb des Biotops in Winningen; dargestellt ist die prozentuale Verteilung der Flächen in Bezug auf die verschiedenen Dominanzklassen. Die Tabelle zeigt die zur Abschätzung der Dominanz nach dem Deckungsgrad der Blattfläche benutzten Klassen. Datum der Aufnahme 05. und 06.06.86.

|   |                             |   |         |
|---|-----------------------------|---|---------|
| f | fehlt                       | 4 | 50-75 % |
| r | ganz vereinzelt             | 5 | > 75 %  |
| t | spärlich                    |   |         |
| 1 | < 5 %, aber zahlreich       |   |         |
| 2 | 5-25 %, aber sehr zahlreich |   |         |
| 3 | 25-50 %                     |   |         |

Bewirtschaftete Rebflächen u. Felsgruppen



Aufgelassene Reb- und Ödflächen



### 3.3 Ökologie der Larven



Abb. 11:  
Larve von *Parnassius apollo* auf der Futter-  
pflanze *Sedum album*.

#### 3.3.1 Verhalten der Larven im Freiland

**Methoden:** Das Verhalten der Tiere wurde mit Hilfe eines systematischen Ansatzes in verschiedene Verhaltenskategorien gefaßt und quantitativ aufgenommen. Bei den Beobachtungsreihen wurde mit acht bis fünfzehn Larven gearbeitet, die ungestört an ihrem Original-Standort belassen wurden. Die Tiere wurden nach Möglichkeit am Abend vor dem Aufnahmetag gesucht und bis zum Zurückziehen in ihr "Nachtversteck" beobachtet. Diese Stelle wurde dann mit einer

Nummer versehen, so daß jede einzelne Larve individuell gekennzeichnet war und am frühen Morgen des Erfassungstages noch in ihrem Unterschlupf wiedergefunden werden konnte. Die Beobachtungen begannen in der Regel vor dem Beginn der Aktivität gegen 6.00 Uhr MEZ (=7.00 MESZ) und dauerten bis ca. 17.00 - 18.00 Uhr MEZ, wo sich alle Tiere wieder in einen nächtlichen Unterschlupf zurückgezogen hatten. Während dieser Zeitspanne wurde das Verhalten der Tiere alle 15 Minuten kontrolliert und in eine der fünf folgenden Kategorien eingeordnet:

- Tier in Ruhe, frei auf Sedum-Polster exponiert
- Tier in Ruhe, ins Sedum-Polster zurückgezogen
- Tier freßaktiv, dabei frei auf Sedum-Polster exponiert
- Tier freßaktiv, dabei ins Sedum-Polster zurückgezogen
- Tier mobil, ohne feste Position auf oder im Polster

Die 4 Beobachtungen in einer Stunde wurden bei der Auswertung zusammengefaßt und der prozentuale Anteil einer Verhaltenskategorie an den Gesamtbeobachtungen in dieser Zeit bestimmt. Während unbewölkter Abschnitte waren frei auf der Futterpflanze exponierte Tiere der direkten Sonneneinstrahlung ausgesetzt; Larven, die sich an geschützte Stellen in die Sedum-Polster zurückgezogen hatten, dagegen beschattet.

Parallel zum Verhalten wurde die Lufttemperatur mit Hilfe eines beschatteten Thermistors alle 30 Minuten in Höhe der Sedum-Polster (ca. 4 cm) gemessen. Um auch ein Maß für die relative Strahlungsintensität zu erhalten, wurde ferner der Temperaturverlauf in einer frei exponierten, aus schwarzem Kunststoff bestehenden Modelllarve (Simulacrum, Abb. 12) aufgezeichnet. Die Längsachse der Modelllarve wurde im rechten Winkel zur Sonneneinstrahlung ausgerichtet. Das Modell entsprach in Größe (45 mm), Gestalt und Färbung (schwarze Grundfarbe mit gelb-orangen-

Punkten) der erwachsenen L<sub>5</sub>-Larve. Sie wurde aus einer Kunststoff-Modelliermasse ("FIMO", Fa. Eberhard Faber) gefertigt und mit Wasser gefüllt; in die Mitte dieses Zylinders wurde ein ca. 4 cm langes, stabförmiges Widerstandsthermometer (Fa. Technoterm) eingesetzt.

An einem Aufnahmetag (am 10.06.86) wurde auch die Körpertemperatur einer lebenden L<sub>5</sub>-Larve gemessen. Hierzu wurde das Tier zunächst mit Äther betäubt und die Spitze eines Ni-CrNi Thermoelementes seitlich unter die Cuticula des Metathoracalsegmentes geschoben (Gerät der Fa. Technoterm Nr. 9400 mit zugehörigem Adapter), wobei darauf geachtet wurde, daß sich die Drähte des Thermoelementpaares bei stärkerer Mobilität des Tieres nicht in den dichten Sedumpolstern verfangen konnten.

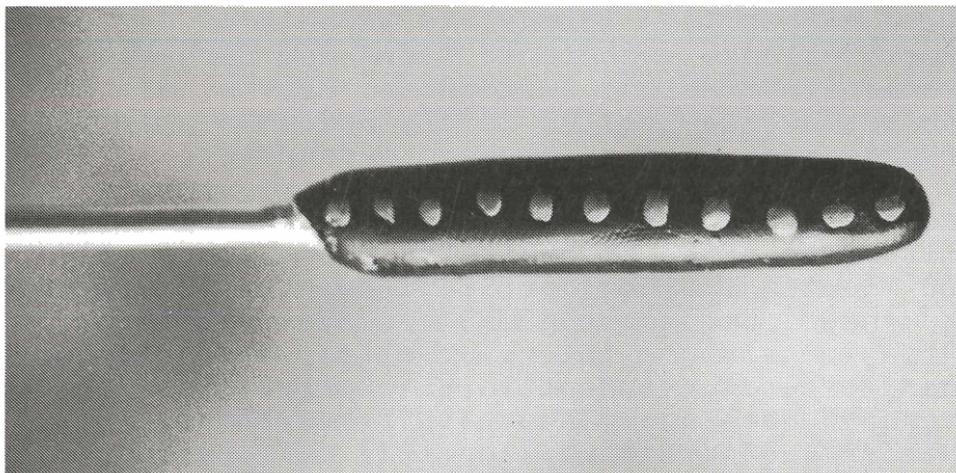


Abb. 12:  
Zu Temperaturmessungen benutzte Modellarve (Simulacrum).

Als Maß für die Mobilität und den Aktionsradius der Larven wurde unabhängig von den bisher erwähnten Verhaltensparametern untersucht, wie weit sich die Tiere im Laufe eines Tages vom Unterschlupf der vorherigen Nacht entfernen. Dazu wurde jede Stunde mit einem Maßband die direkte Strecke zwischen momentanem Aufenthaltsort und dem Versteck der vorherigen Nacht gemessen (was gleichzeitig dem Ausgangsort der Aktivität an diesem Tag entsprach). Aus den von mehreren Tieren erhaltenen Werten wurde der Median und die Spannweite ermittelt.

An einem Versuchstag konnte auch die Abfolge und absolute Dauer der verschiedenen Verhaltensweisen bei einzelnen Individuen verfolgt werden. Daraus ließ sich eine Häufigkeitsverteilung gegen die Zeit erstellen. Ferner konnte der Frage nachgegangen werden, ob etwa eine zeitliche Synchronisation der Aktivitäten verschiedener Larven erfolgt.

**Temperaturabhängiges Aktivitätsverhalten:** Die Aktivität der Tiere begann am frühen Morgen zwischen 6.00 und 7.00 Uhr (MEZ): Um diese Zeit bewegten sich die Larven bei ansteigenden Temperaturen aus ihren "Nachtlagern" heraus (Abb. 13 - 16). An unbewölkten Tagen exponierten sich die Raupen dann zunächst völlig offen der Sonne, wobei sie mit ihrer Körperlängsachse meist einen rechten Winkel zu den einfallenden Sonnenstrahlen einnahmen. Erst nach diesem Aufheizverhalten begann die Freßaktivität, die zunächst ausschließlich in der Sonne auf den Sedum-Polstern stattfand (vgl. Abb. 14). Der in Abbildung 13C dargestellte Temperaturverlauf in einer mit einem Thermoelement-Implantat versehenen Larve verdeutlicht die rasche Aufheizung der Tiere auf Temperaturen, die weit über der Lufttemperatur lagen. Zum Beispiel wurden um 7.30 Uhr bei einer Lufttemperatur von  $17^{\circ}\text{C}$  im Körperinnern der Larve schon  $32^{\circ}\text{C}$  gemessen. An sonnigen, warmen Tagen (Abb. 13 und 14) nahm

Abb. 13:

*Parnassius apollo*: Verhalten von  $L_5$ -Larven (y: % der Beobachtungen einer Stunde) in Abhängigkeit von Tageszeit (x: Mitteleurop. Zeit) und Temperatur (Teil C) an einem sehr warmen Früh-sommertag.

- A: Prozentsatz der mobilen Tiere (schraffierte Säulen) sowie der immobilen, auf *S. album* frei exponierten Tiere (helle Säulen)
- B: Prozentsatz der frei auf *S. album* exponiert (heller Teil der Säulen) bzw. der verborgen (dunkler Teil der Säulen) freßaktiven Larven (additive Darstellung)
- C: Tagesgänge der Temperatur: a) in der Luft (4 cm); b) in einer Modellarve (Simulacrum); c) in einer Larve, der eine Thermoelementspitze implantiert wurde (beide frei exponiert). Der Balken symbolisiert den Bewölkungszustand- hell: unbewölkt, direktes Sonnenlicht; schraffiert: wechselnd bewölkt bis dunstig; dunkel: bewölkt oder keine direkte Sonneneinstrahlung; Aufnahmetag: Ausoniussteinbruch, 10.06.86; n = 9 Tiere  $\hat{=}$  36 Beobachtungen/h

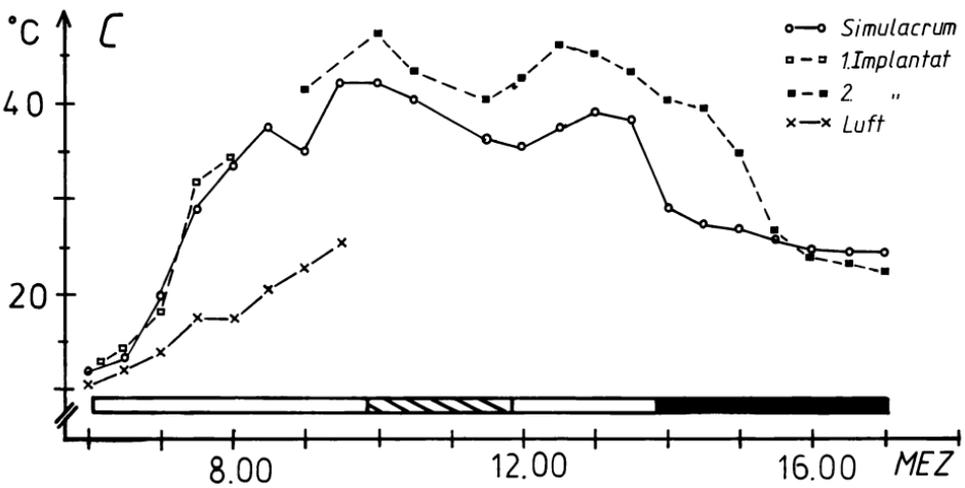
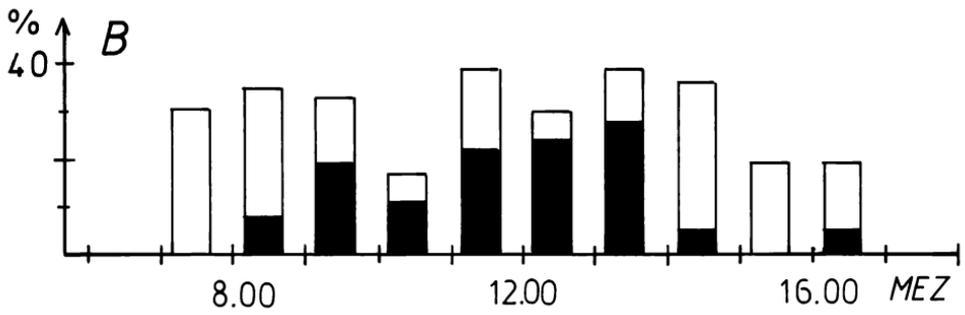
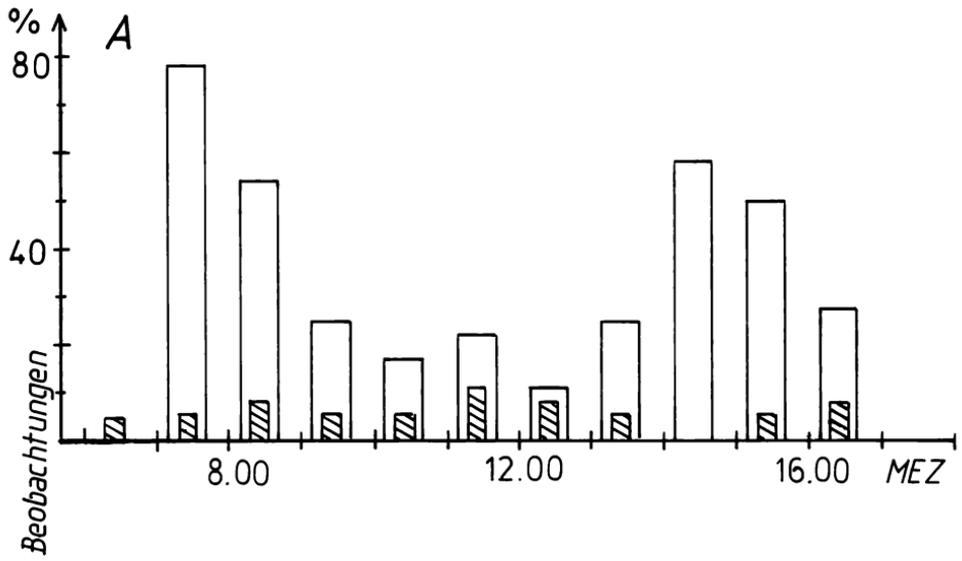
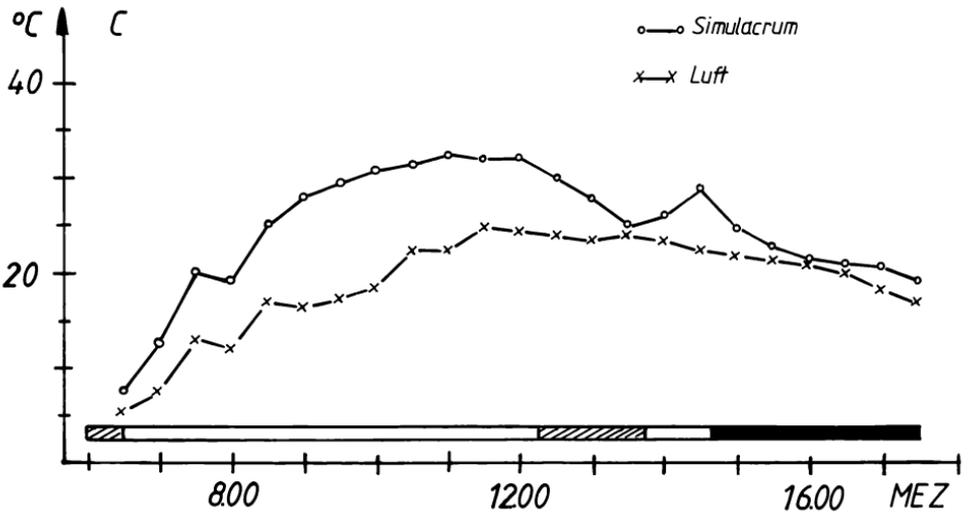
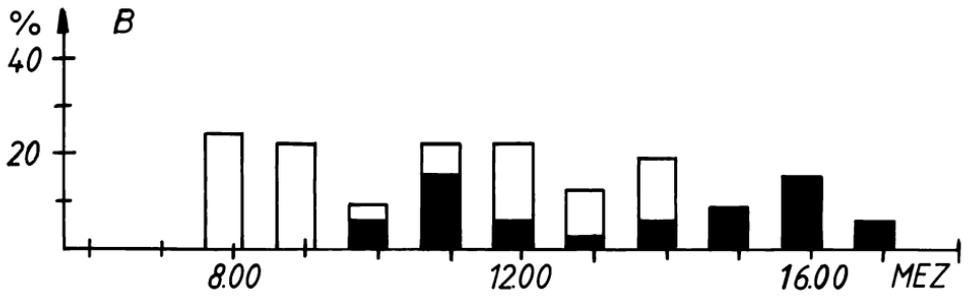
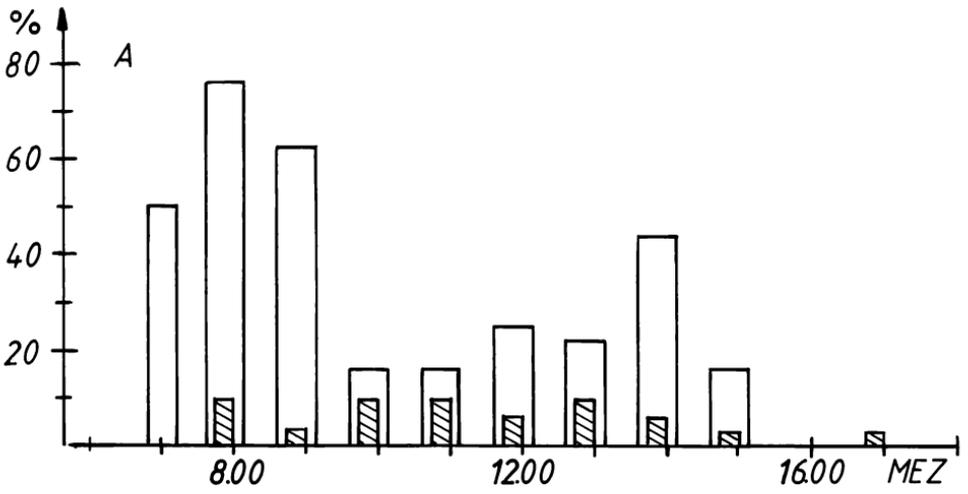


Abb. 14:

*Parnassius apollo*: Verhalten von L<sub>3</sub>- und L<sub>4</sub>-Larven (y: % der Beobachtungen einer Stunde) in Abhängigkeit von Tageszeit (x: Mitteleurop. Zeit) und Temperatur (Teil C) an einem warmen und sonnigen Tag.

- A: Prozentsatz der mobilen Tiere (schraffierte Säulen) sowie der immobilen, auf *S. album* frei exponierten Tiere (helle Säulen)
- B: Prozentsatz der frei auf *S. album* exponiert (heller Teil der Säulen) bzw. der verborgen (dunkler Teil der Säulen) freßaktiven Larven (additive Darstellung)
- C: Tagesgänge der Temperatur: a) in der Luft (4 cm); b) in einer Modelllarve (Simulacrum, frei exponiert). Der Balken symbolisiert den Bewölkungszustand- hell: unbewölkt, direktes Sonnenlicht; schraffiert: wechselnd bewölkt bis dunstig; dunkel: bewölkt oder keine direkte Sonneneinstrahlung; Aufnahmetag: Ausoniussteinbruch, 16.05.86; n = 8 Tiere  $\hat{=}$  32 Beobachtungen/h



der hohe Prozentsatz der frei auf den Futterpflanzen exponierten Raupen mit steigender Erwärmung im weiteren Verlaufe des Morgens rasch und drastisch ab. Gegen Mittag befanden sich an solchen Tagen nur noch 20 % der beobachteten Larven in der Sonne (gegenüber ca. 80 % am frühen Morgen; vgl. Abb. 13 und 14). Entsprechend vollzog sich zu dieser Tageszeit auch die Freßaktivität überwiegend im Schatten. Bei wieder abnehmenden Strahlungsintensitäten und Temperaturen kam es am frühen Nachmittag nochmals zu einer stärkeren freien Exposition der Tiere (vgl. Abb. 14A, ca. 14.00 Uhr; Abb. 13A, ca. 14.00 bis 16.00 Uhr); es wurde auch wieder offen auf den Sedum-Polstern liegend gefressen. Das weitere Verhalten am Nachmittag war aber durch die fortschreitende allgemeine Beschattung der Aufnahmeflächen überlagert. Im übrigen dauerte die Freßaktivität, abgesehen von der erwähnten kurzen Mobilitäts- und Aufwärmphase am frühen Morgen, den ganzen Tag über an, wobei auch der Anteil der jeweils fressenden Tiere (20 - 40 %) kaum variierte. Schon ab 16.00 Uhr (MEZ) zogen sich die Larven dann allmählich an geschützte Stellen zurück, wo sie die Nacht inaktiv überdauerten. Dabei krochen die Raupen im Verlaufe eines aktiven Suchverhaltens nach geeigneten Unterschlupfmöglichkeiten unter Steine, in die Laubstreu oder tief in die Sedum-Polster.

Abb. 15:

*Parnassius apollo*: Verhalten von  $L_4$ - und  $L_5$ -Larven (y: % der Beobachtungen einer Stunde) in Abhängigkeit von Tageszeit (x: Mitteleurop. Zeit) und Temperatur (Teil C) an einem Tag mit wechselhaftem Wetter. Ort und Datum der Aufnahme: Ausoniussteinbruch 31.05.86; n = 15 Tiere  $\hat{=}$  60 Beobachtungen/h. Für weitere Erläuterungen vgl. Abb 14.

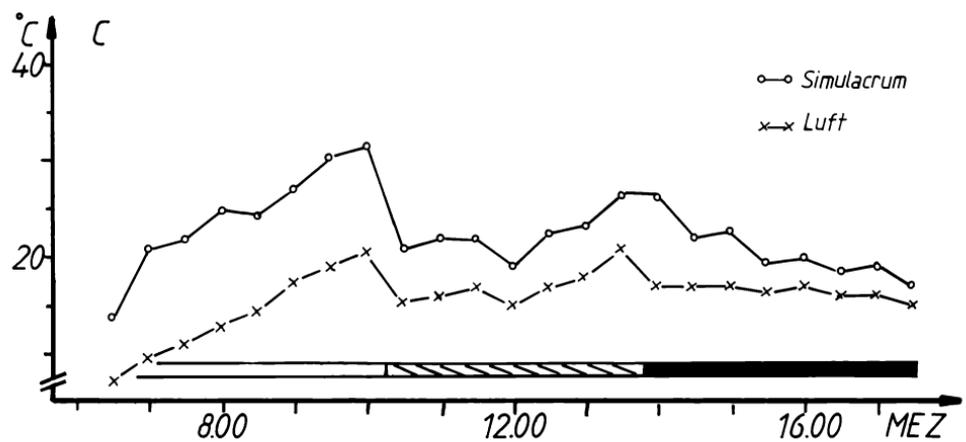
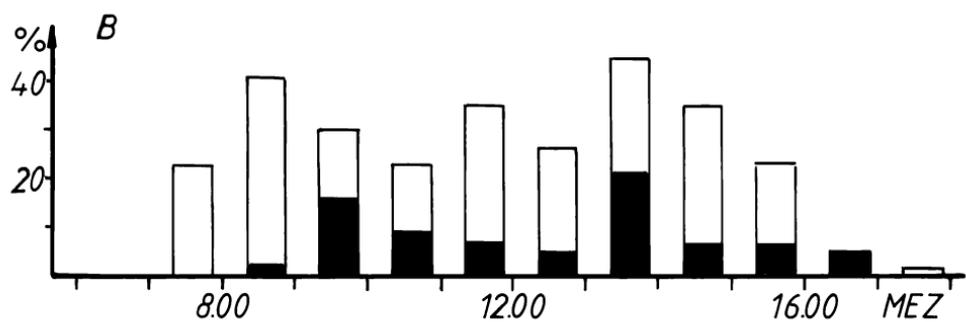
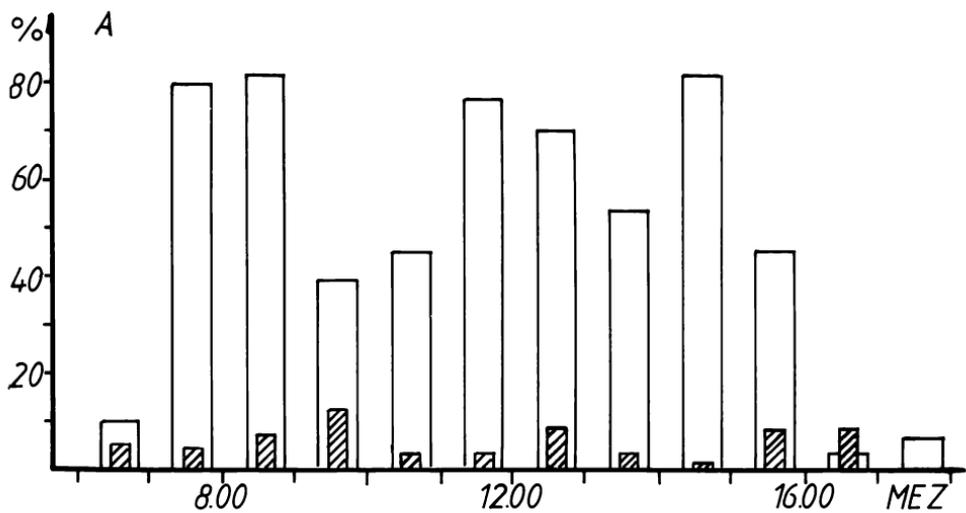
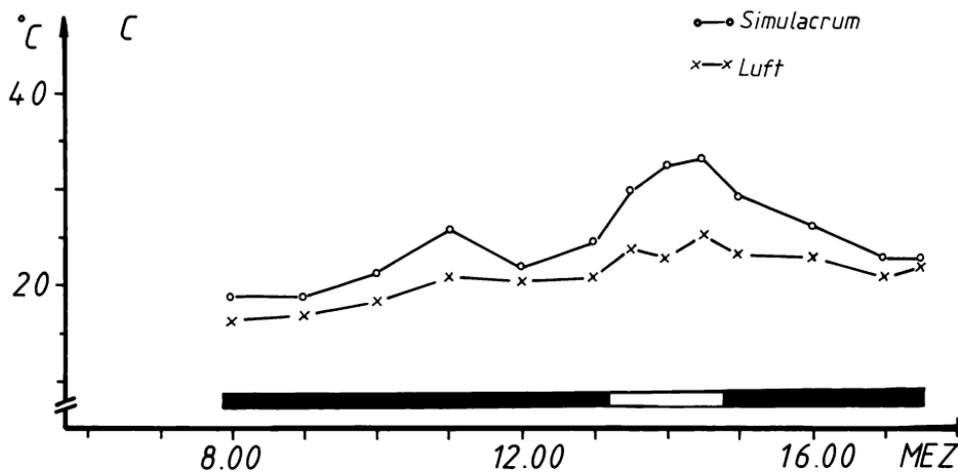
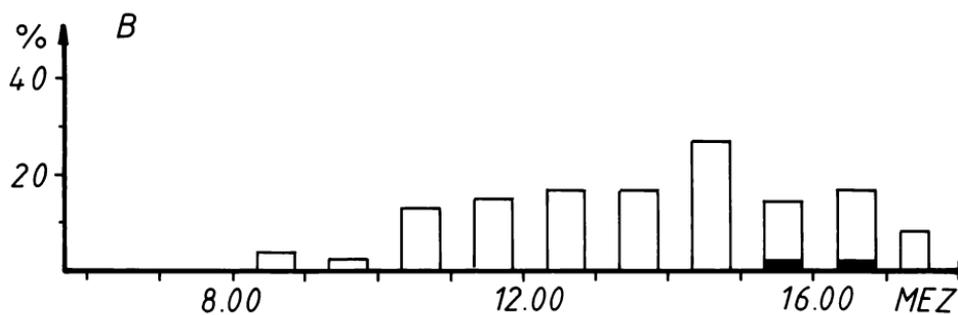
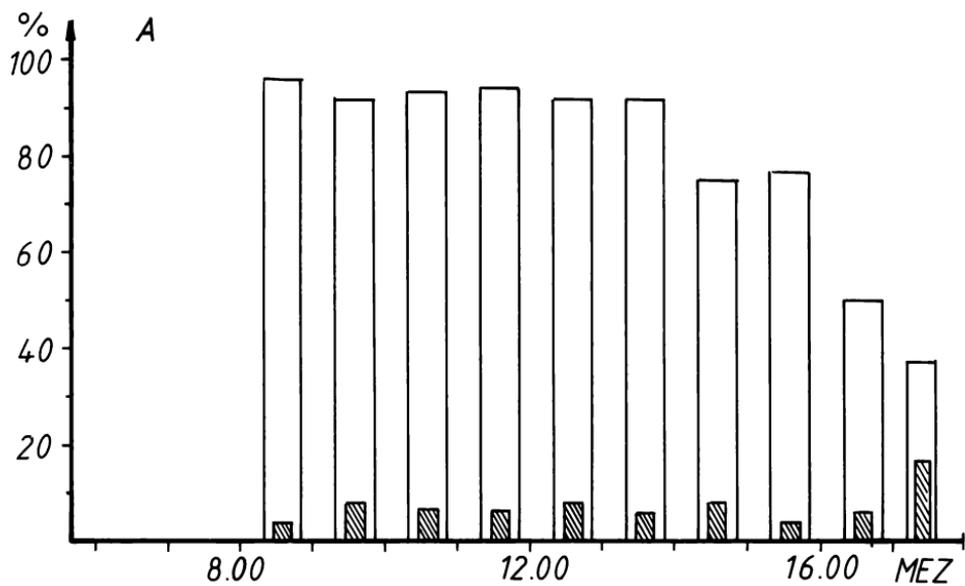


Abb. 16:

*Parnassius apollo*: Verhalten von L<sub>4</sub>-Larven (y: % der Beobachtungen einer Stunde) in Abhängigkeit von Tageszeit (x: Mitteleurop. Zeit) und Temperatur (Teil C) an einem bewölkten Tag. Ort und Datum der Aufnahme: Ausoniussteinbruch, 20.05.86; n = 12 Tiere  $\hat{=}$  48 Beobachtungen/h. Beginn der Beobachtungen: 8.00 Uhr MEZ. Für weitere Erläuterungen vgl. Abb. 14.



Im Gegensatz zu den Verhältnissen an sonnigen Tagen blieb der Anteil offen exponierter Larven an überwiegend stark bewölkten, kühleren Tagen über die gesamte Aktivitätsphase hinweg sehr hoch. Die Freßaktivität war hier meist gering und nahm erst bei Lufttemperaturen über 20° C leicht zu, wobei sich der Anteil fressender Larven besonders während kurzer sonniger Abschnitte erhöhte (vgl. Abb. 16).

Bei Regen oder kalter Witterung (unterhalb Lufttemperaturen von ca. 15° C) blieben die Tiere verborgen bzw. zogen sich an geschützte Stellen zurück; falls nach einem Regenschauer aber wieder die Sonne schien, kamen die Larven sehr bald wieder hervor und fraßen dann oft sogar noch feuchtes *Sedum album*.

An Tagen mit wechselhaftem Wetter (vgl. Abb. 15) wurde deutlich, daß die Larven auf die sich rasch ändernden Klimabedingungen reagieren: Wie für einen unbewölkten Morgen typisch, befanden sich an diesem Aufnahmetag zunächst ca. 80 % der Tiere in der Sonne, auch die Freßaktivität fand ausschließlich an besonnten Plätzen statt. Mit zunehmender Erwärmung war dann zwischen 9.00 und 10.00 Uhr deutlich die Tendenz zum Zurückziehen aus der Sonne und zur Verlagerung der Freßaktivität in den Schatten zu erkennen. Als Reaktion auf die ab 10.00 Uhr zunehmende Bewölkung und die damit sinkenden Temperaturen verließen die Larven wieder ihre schattig/geschützten Aufenthaltsorte. Eine ähnliche Beobachtung war auch in der Mittagszeit möglich, wo bei allmählich zunehmenden Temperaturen der Prozentsatz der offen exponierten Tiere zurückging. Ab ca. 14.00 Uhr wurde diese Tendenz im Verhalten der Larven durch die einsetzende Beschattung des Standortes wieder unterbrochen.

Den Zusammenhang zwischen Lufttemperatur und dem Anteil der frei bzw. zur Sonne exponierten Tiere verdeutlicht Abbildung 17. Bei relativ

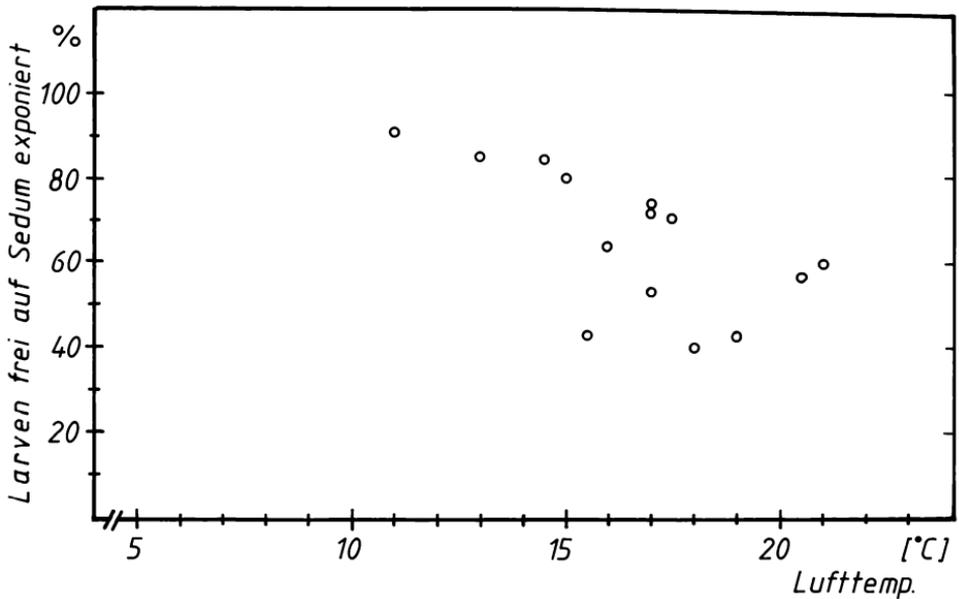


Abb. 17:

*Parnassius apollo*: Abhängigkeit des Anteils der frei auf Sedum exponierten Larven (y: %) von der Lufttemperatur (x: °C; in 4 cm Höhe). Daten vom 31.05.86, Ausoniussteinbruch. Jede Messung (O) stellt den %-Anteil der zur Sonne oder frei exponierten Larven dar (N = 15). Die Messungen erfolgten zwischen 7.30 und 14.00 Uhr in der Hauptaktivitätsphase der Tiere.

niedrigen Lufttemperaturen zwischen  $11^{\circ}$  und  $15^{\circ}$  C war der Anteil frei exponierter Larven hoch (80 %). Bei Temperaturen über  $15^{\circ}$  C setzte sich die auch schon vorher erkennbare Tendenz fort, nach der der Prozentsatz der sonnenexponierten Tiere mit steigender Temperatur abnahm. Im höheren Temperaturbereich trat zudem eine starke Streuung der Werte auf, wobei oberhalb von  $15^{\circ}$  C mehrfach weniger als die Hälfte der Larven zur Sonne ausgerichtet waren. Bei Betrachtung der Temperaturkurven in Abbildung 15 fällt auf, daß bei Lufttemperaturen über  $15^{\circ}$  C in der Modelllarve schon Werte um  $25^{\circ}$  C und darüber gemessen werden konnten. Wie die späteren Laborexperimente zeigen werden, liegt bei  $25^{\circ}$  C die Schwelle zur optimalen Freßaktivität.

Abb. 18:

*Parnassius apollo*: Aktionsradius von  $L_4$ - und  $L_5$ -Larven (y: cm) an zwei verschiedenen Tagen (x: Mitteleurop. Zeit) A: 20.05.86;  $L_4$ -Larven (N = 7); B: 31.05.86;  $L_4$ - und  $L_5$ -Larven (n = 6); Ausoniussteinbruch. Aufgetragen sind die Medianwerte (●) der Entfernung zum morgendlichen Ausgangspunkt der Aktivität und ihre Spannweiten (▲). Für Temperatur- und Witterungsangaben siehe Abb. 15 und 16.

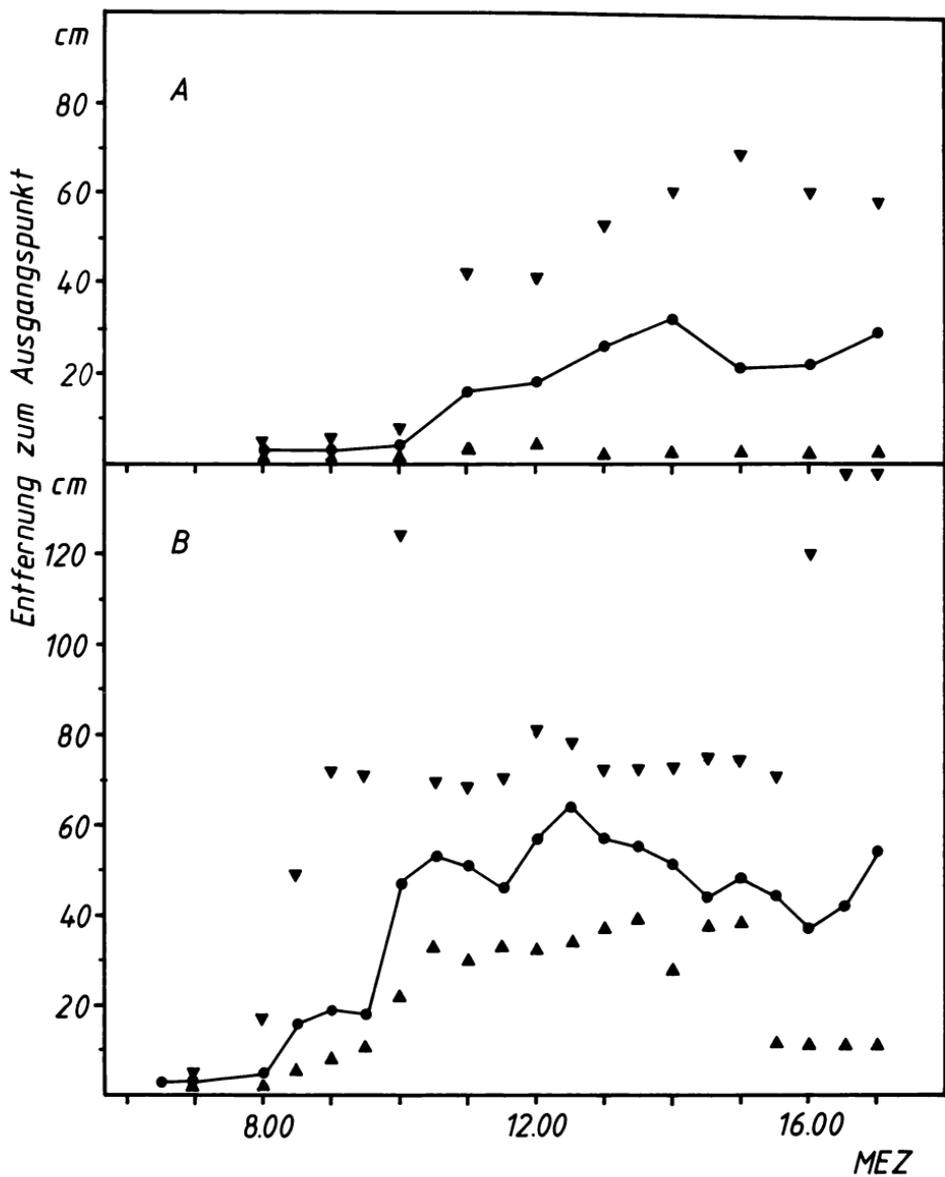


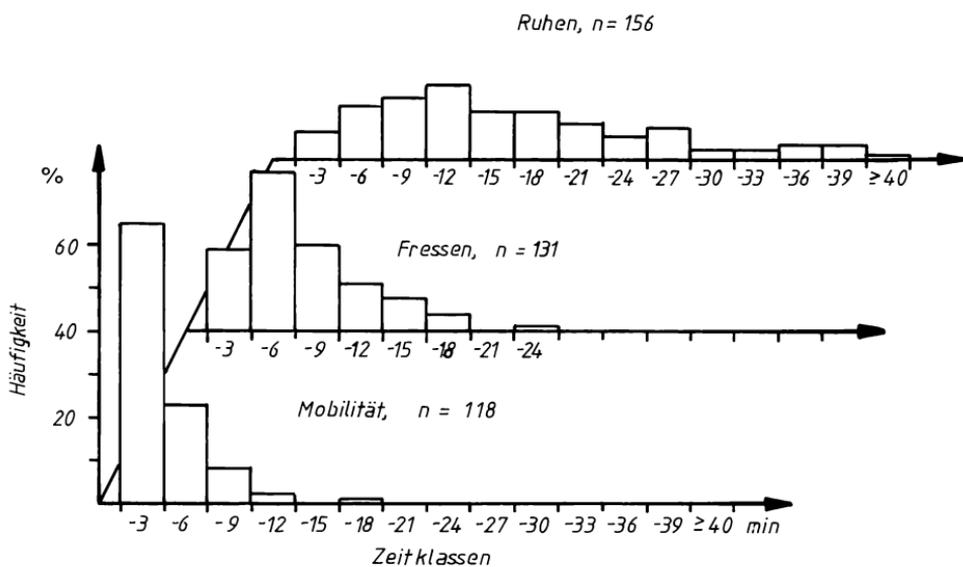
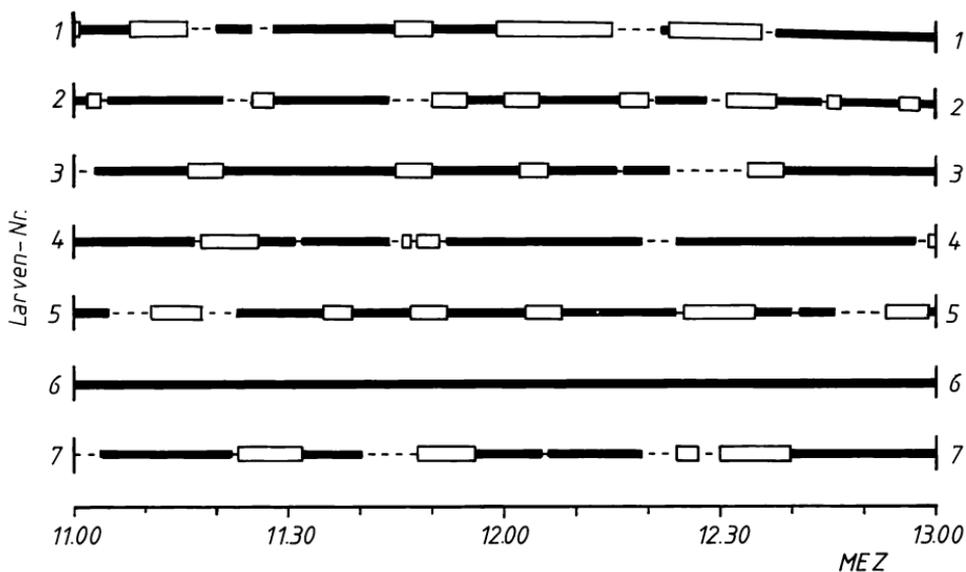
Abb. 19:

*Parnassius apollo*: Zeitliches Muster des Verhaltens (x: Mitteleurop. Zeit) von 7 einzelnen L<sub>4</sub>-Larven im Ausoniussteinbruch am 20.05.86 (y: Nr. des Individuums). Aufgetragen wurden die Zeitabschnitte, die eine einzelne Verhaltensauuerung angedauert hat.

Helle Abschnitte: Fressen; dunkel: Ruhen; gestrichelt: Mobilitat

Abb. 20:

*Parnassius apollo*: Verteilung (y: %) der Dauer (x: Intervalle v. 3 Min.) von Fre- und Ruhephasen sowie der Mobilitat; n = Gesamtzahl der in einer Kategorie ausgewerteten Phasen. Die Daten stammen von 9 L<sub>4</sub>-Larven in der Zeit zwischen 10.00 - 17.00 Uhr; Ausoniussteinbruch, 20.05.86



Nach dem Aufheizen auf diesen Vorzugsbereich genügt den Larven eine zeitlich oder räumlich verringerte Exposition zur Sonne, um ihre Körpertemperatur in diesem optimalen Bereich zu halten. Den Larven kommt bei diesem Verhalten die kleinräumliche Verteilung besonnener Flächen (auf Felsen und Sedum-Polstern) und beschatteten, kühleren Stellen innerhalb der dicht gewachsenen Futterpflanzen entgegen.

Im tageszeitlichen Verhaltensmuster scheint es zwischen jüngeren und älteren Larven keine Unterschiede zu geben. Der bei den jüngeren Raupen festgestellte geringere Anteil freßaktiver Tiere könnte auch durch niedrigere Temperaturen bedingt gewesen sein (vgl. Abb. 14 - L<sub>3</sub>-Larven, Abb. 13 - L<sub>5</sub>-Larven).

Der Anteil mobiler Tiere blieb über den ganzen Tag relativ gering; an einigen Tagen wurde die bei Beginn und Ende der Tagesaktivität zwangsläufig hohe Mobilität sichtbar (vgl. Abb. 13, 15 und 16). Die Bestimmung des täglichen Aktionsradius der Larven vom "Nachtversteck" aus ist in Abbildung 18a,b dargestellt. An beiden Tagen zeigte sich, daß mit steigenden Lufttemperaturen auch die Mobilität der Larven zunahm. Im Mittel entfernten sich die Larven aber nur 30 - 60 cm vom "Versteck" der vorherigen Nacht - maximale Werte einzelner Tiere lagen bei 140 cm. Eine Bevorzugung einer bestimmten Richtung oder etwa ein erneutes Aufsuchen des Unterschlupfes der vorherigen Nacht konnte nicht beobachtet werden.

Bei der Abfolge der Verhaltensweisen (Abb. 19) ließ sich keine festgelegte Reihenfolge erkennen; auffallend war aber, daß die Freßaktivität immer wieder von ausgedehnten Ruheperioden unterbrochen wurde. Wie die Abb. 20 zeigt, wurde häufig nur wenige Minuten kontinuierlich gefressen; die dazwischen liegenden Ruhephasen waren meist länger, verteilten sich aber über

einen breiten Zeitraum. Das Aufsuchen neuer geeigneter Freßplätze oder anderer Positionen, das sich in der dargestellten Mobilität äußert, nahm nur kurze Zeit in Anspruch. Zumindest für diesen Versuchstag ergibt sich damit die Feststellung, daß die Freßaktivität nur etwa ein Viertel der zur Verfügung stehenden Zeit in Anspruch nimmt. Dies stimmt aber gut mit den Ergebnissen der übrigen Verhaltensexperimente überein (s. Abb. 13 - 16), bei denen jeweils auch nur ca. 20 - 40 % der Larven fressend vorgefunden wurden.

**Weitere Verhaltensweisen:** Die bei der Laborzucht von uns gemachte Beobachtung, daß junge Apollolarven (besonders im  $L_1$ -Stadium) gesellig leben, wird von manchen Autoren (z.B. Lederer 1937) auch für den natürlichen Lebensraum angegeben. Eine strenge Synchronisation der Freßaktivität zwischen den Tieren oder gar eine festgelegte Rhythmik wurde bei den eigenen Beobachtungsreihen, die mit  $L_4$ -Larven durchgeführt wurden, aber nicht gefunden. Ein von Zeit zu Zeit auftretender Anstieg der Zahl der gleichzeitig fressenden Larven könnte auf Witterungseinflüsse und auf die oben erwähnte Abfolge von zeitlich begrenzten Freß- und Ruhepausen zurückzuführen gewesen sein. Bei der Frage eines eventuell anzunehmenden "sozialen Verhaltens" könnte also einerseits das Alter der Larven eine Rolle spielen, andererseits muß dies in Zusammenhang mit der relativ geringen Dichte der Larvalpopulationen (am 20.05.86 im Ausoniussteinbruch nachweisbar 2,6  $L_3$ - und  $L_4$ -Larven /10 m<sup>2</sup>, ermittelt auf einer 72 m<sup>2</sup> großen, gut abgesuchten Fläche mit 25 % Bodenbedeckung durch Sedum) und der verstreuten Ei-Ablage durch die weiblichen Falter gesehen werden.

Auch in bezug auf das Freßverhalten zeigten sich Unterschiede zwischen früheren und späteren Larvenstadien: Während junge Larven ( $L_1$  -  $L_3$ ) fast ausschließlich die jungen Triebe am

Sproßvegetationspunkt benagen, fressen L<sub>4</sub>- und L<sub>5</sub>-Raupen auch größere Blätter, wobei sie von deren Spitze zur Basis vorgehen. Das Fressen wird in jedem Fall nach nur wenigen Minuten unterbrochen; die Tiere kriechen dann meist einige Zentimeter weiter zum nächsten Sproß, ohne daß der vorherige völlig kahl gefressen worden wäre.

Wie bei vielen Schmetterlingslarven erfolgen bei der Suche nach Nahrung langsame Pendelbewegungen mit aufgerichteten Vorderkörper. Bei Futtermangel ist eine stark erhöhte Mobilität zu beobachten; dies trifft auch für frisch geschlüpfte L<sub>1</sub>-Larven zu.

Zur Abschätzung des Prädationsdrucks, dem die Larven ausgesetzt sind, können keine konkreten Angaben gemacht werden. Ein Teil der in Frage kommenden Räuber, wie Spitzmäuse oder die im Gebiet vorkommenden Eidechsen (*Lacerta muralis* - Mauereidechse, *L. agilis* - Zauneidechse, *L. viridis* - Smaragdeidechse) und Meisen sind zu scheu, als daß ein unmittelbares "Beutegreifen" beobachtbar wäre. Als weitere potentielle Prädatoren wurden in den Sedum-Polstern Formiciden, Arachniden und auch Reduviiden (Raubwanzen), wie z.B. *Rhinocoris iracundus* gefunden. Im Zusammenhang mit dem Weinbau stehende Prädatoren konnten nicht festgestellt werden, auch parasitierte Raupen wurden nicht beobachtet (auch nicht von WEITZEL, 1986 pers. Mitt.). In Übereinstimmung mit den eigenen Beobachtungen gibt LEDERER (1937) an, daß die Larven selten von Parasiten befallen werden, aber leicht zu Darmkrankheiten neigen (letzteres besonders bei "getriebenem" Futter). PALIK (1980) bezeichnet Ameisen als die Hauptfeinde der Apolloraupen.

In diesem Zusammenhang ist die Ausstattung der Larven mit einer fleischigen, am ersten Thoraxsegment sitzenden Nackengabel (Osmaterium) von Bedeutung. Bei Gefahr zeigen die Raupen eine

Schreckreaktion, bei der diese Nackengabel durch inneren Druck vorgestülpt wird und einen unangenehmen Geruch ausströmt (s. Abb. 40). Gleichzeitig schlagen die Tiere dabei mit dem ganzen Körper heftig hin und her, daraufhin schließt sich ein Fluchtverhalten an. Hierbei ist ferner die oftmals offene Exposition der Larven auf den Sedum-Polstern, ihre Färbung (orange-gelbe Punkte auf schwarzem Grund - Warnfärbung) und der relativ hohe Alkaloid-Gehalt der Futterpflanze zu beachten (nach FRANCK und HARTMANN 1963: 30 mg Rohalkaloid/kg).

Gegen Ende des Larvenstadiums ist bei den ausgewachsenen L<sub>5</sub>-Larven eine stark erhöhte Mobilität festzustellen; die anschließende Verpupung findet in einem lockeren Gespinst am Boden statt.

### 3.3.2 Laborversuch zur Feststellung der Aktivitätsgrenzen

Mit diesem Versuch sollte geklärt werden, ab welcher Temperatur die Tiere freßaktiv werden können, bis zu welcher oberen Temperaturschwelle diese Aktivität beibehalten wird und ob bevorzugte Temperaturbereiche mit erhöhter Freßaktivität erkennbar werden.

**Methode:** Es wurden 44 aus der Laborzucht stammende L<sub>3</sub>-Larven am Abend vor dem Versuchstag aus der Stammzucht bei 25° C und LD 16/8 in einen für das Experiment vorgesehenen, auf 10° C gekühlten Klimaschrank überführt. Die Tiere befanden sich dabei einzeln in durchnummerierten, geschlossenen Kunststoffbehältern (80 x 120 x 30 mm) und waren reichlich mit frischem Sedum versorgt. Zur Erfassung der tatsächlichen Körpertemperatur wurde einer toten L<sub>3</sub>-Larve die Spitze eines Ni-CrNi Thermoelementes (Auflösung 0,1° C) implantiert. Auch dieses Tier befand

sich, genau wie die Versuchstiere, in einem geschlossenen Kunststoffbehälter. Zur Kontrolle wurden mit Hilfe eines HG-Thermometers, eines Temperaturschreibers und des Wärmefühlers des Klimaschranks weitere Temperaturmeßwerte mitprotokolliert. Als Bezugstemperatur wurde aber allein die in der implantierten Larve (im geschlossenen Behälter) gemessene Temperatur verwendet. Der Klimaschrank war mit einem Lüfter versehen, als Lichtquelle diente eine Neonröhre, die im Zentrum des Schrankes senkrecht von oben nach unten verlief und gegen Aufheizung zusätzlich durch einen Plexiglaszylinder vom Innenraum des Schrankes isoliert war. Um eine gleich starke Ausleuchtung der Tiere zu gewährleisten, wurden die Kunststoffbehälter in einem Halbkreis um die Lichtquelle angeordnet, wobei ein Abstand von ca. 20 cm eingehalten wurde. Die Kontrolle des Verhaltens der Tiere erfolgte in festgelegter Reihenfolge durch eine Plexiglasscheibe hindurch, so daß der Innenraum des Schrankes stets geschlossen blieb.

Die Temperatur des Klimaschranks wurde von  $10^{\circ}\text{C}$  ausgehend in  $1,5^{\circ}$ -Schritten erhöht. Nach Erreichen der nächst höheren Soll-Temperatur, was 10 - 15 Minuten in Anspruch nahm, wurde jeweils 15 Minuten gewartet, damit eine Äquilibrierung der Tiere in ihren Kunststoffgefäßen stattfinden konnte. Daraufhin wurde das Verhalten der Tiere in einem Abstand von zwei Minuten dreimal protokolliert.

Bei der Auswertung wurde die mittlere Temperatur der mit dem Thermoelement versehenen Larve für die jeweilige "Temperaturstufe" berechnet. Die Schwankungen betragen im Mittel  $s = 0,4^{\circ}\text{C}$  zwischen den 3 dazu vorgenommenen Ablesungen. Aus der Zahl der bei einer bestimmten Temperatur aktiven Larven, wurde deren prozentualer Anteil an der Gesamtzahl ( $n = 44$ ) errechnet. Aus den Ergebnissen der drei Meßreihen einer "Temperaturstufe" wurden Mittelwert und Stan-

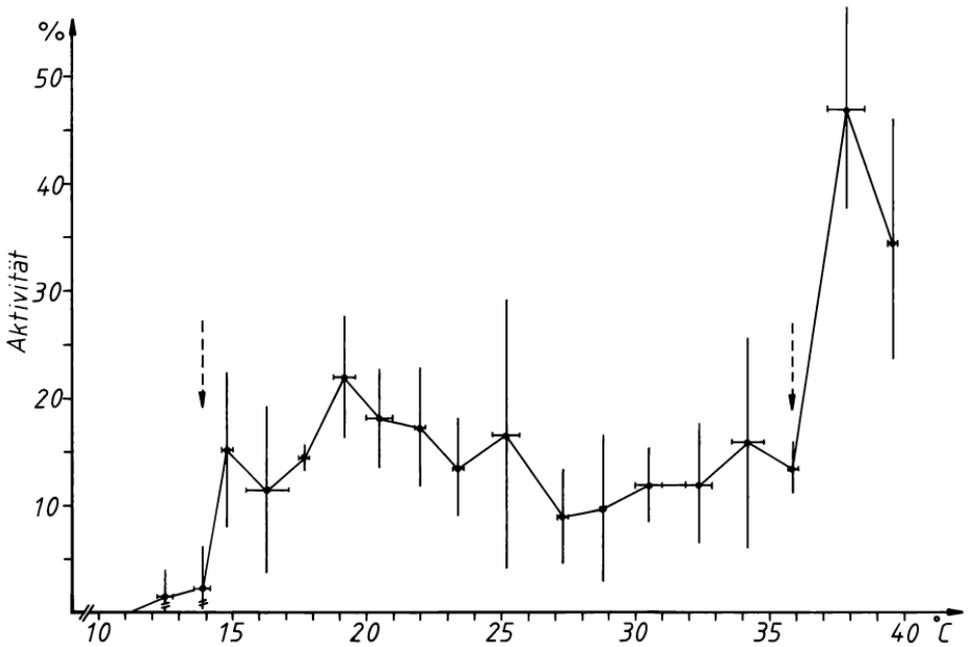


Abb. 21:  
*Parnassius apollo*: Aktivität der Larven (y: %) in Abhängigkeit von der Temperatur (x: °C). Dargestellt ist der mittlere Prozentsatz aktiver Tiere in einem Laborversuch mit einzeln gehälterten Larven, der aus drei aufeinanderfolgenden Serien mit jeweils 44 ( $L_3$ ) Larven errechnet wurde. Aktivität = Fressen + Mobilität. Temperaturerhöhung in  $1,5^\circ\text{C}$ -Schritten von  $10^\circ$  nach  $40^\circ\text{C}$ . Senkrechte Balken: Standardabweichung der Aktivität; waagerechte Balken: Standardabweichung der Temperaturschwankung. Pfeile: Temperaturgrenzen unterhalb und oberhalb derer die Larven nicht mehr fraßen.

dardabweichung berechnet und in Beziehung zur mittleren Temperatur dieser Stufe gesetzt.

Die **Ergebnisse** dieses Laborversuchs sind in Abbildung 21 dargestellt. Bei einer Temperatur von  $12,5^{\circ}$  C wurden erste vereinzelt Larven aktiv, aber erst oberhalb von  $14^{\circ}$  C war ein deutlicher Anstieg der Aktivität zu beobachten. Der Temperaturbereich, in dem Freßaktivität vorkam, reichte von  $14^{\circ}$  -  $36^{\circ}$  C. Oberhalb von  $36^{\circ}$  C setzte eine Fluchtreaktion ein, bei der die Tiere eine stark erhöhte Mobilität und ein abnormes Freßverhalten zeigten. Diese Reaktion ging dann bei noch höheren Temperaturen in eine Hitzestarre über. Der Anteil der Mobilität an der Gesamtaktivität lag bei etwa 30 %.

Eine klare Bevorzugung eines bestimmten, engeren Temperaturbereichs ist hier nicht zu erkennen. Nach dem durchgeführten U-Test (MANN und WHITNEY 1947) gehören die ermittelten Werte auch praktisch alle der gleichen Grundgesamtheit an (auf 10 %-Niveau), sind also nicht signifikant voneinander zu trennen. Ausnahmen davon ergeben sich nur beim Vergleich von Werten zwischen  $15^{\circ}$  C und  $36^{\circ}$  C mit denen bei  $14^{\circ}$  C und bei  $38^{\circ}$  C, ansonsten entstammen nur noch die "Stichproben" bei  $19^{\circ}$  C und bei  $27^{\circ}$  C verschiedenen Grundgesamtheiten.

Wie im Freiland (vergl. Abschnitt 3.3.1) wurde auch hier immer nur ein geringer Prozentsatz der Larven fressend angetroffen. Die Aktivitätsunterschiede zwischen verschiedenen Temperaturen beruhen damit absolut gesehen auf geringen Differenzen.

### 3.3.3 Laborversuch zur Bestimmung der Freßrate in Abhängigkeit von der Temperatur

Mit diesem Versuch wurde geklärt, wie die Freß-

rate innerhalb des Temperaturbereichs, in dem Freßaktivität vorkommt, variiert.

**Methode:** Es wurden 8 verschiedene Temperaturen zwischen 15° C und 35° C geprüft. Bei jeder Temperatur wurden 7 einzeln gehälterte L<sub>5</sub>-Larven eingesetzt. Zu diesen Tieren wurde bei Versuchsbeginn leicht vorgetrocknetes *Sedum album* eingewogen und nach ca. 6 - 8 Stunden Verweildauer bei der jeweiligen Versuchstemperatur erneut gewogen. Alle Larven befanden sich bis unmittelbar vor Versuchsbeginn mit Futter in 25° C-Zuchtschränken; das durchschnittliche Gewicht der 56 zum Versuch herangezogenen Raupen betrug bei Versuchsbeginn  $0,98 \pm 0,17$  g ( $\bar{x} \pm s$ ), die Spannweite lag zwischen 0,61 und 1,29 g.

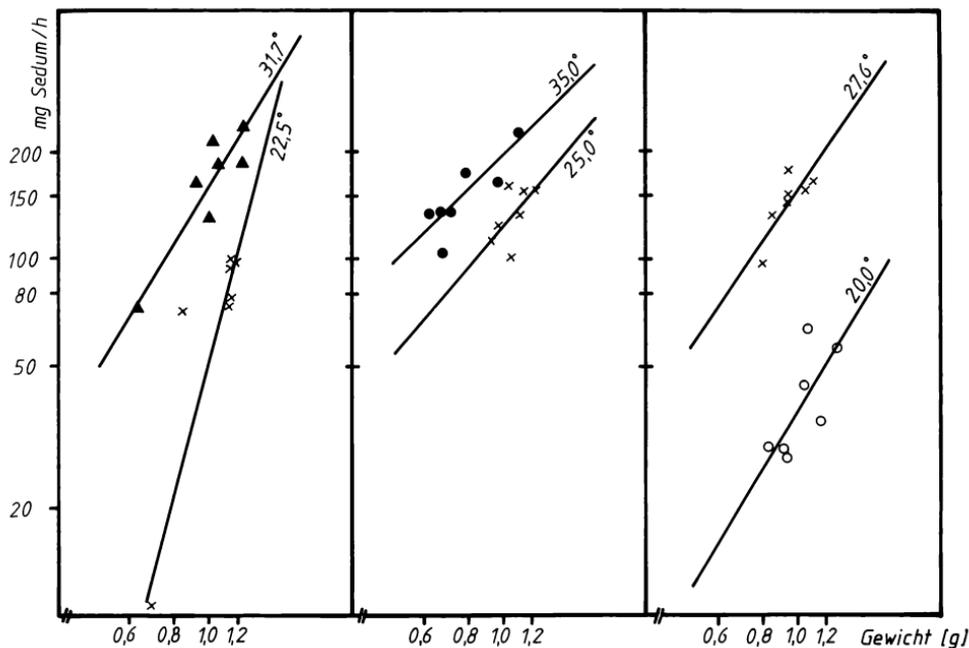
Parallel dazu wurde bei jeder Temperatur die hauptsächlich auf Wasserverlust zurückzuführende Gewichtsabnahme des Futters mit Hilfe von 5 Kontrollansätzen ohne Larven ermittelt. Der aus diesen "Blindproben" erhaltene Wert wurde prozentual von der Gewichts Differenz zwischen ein- und ausgewogenem Futter abgezogen. Die so für jedes einzelne Tier erhaltene Freßmenge wurde nun auf eine Stunde Freßzeit bezogen.

Da das Körpergewicht der eingesetzten Larven variierte und eine Abhängigkeit zur Freßrate zu erwarten war, wurden die Daten mit Hilfe eines Statistik-Datenverarbeitungsprogrammes einer Multi-Regressionsanalyse unterzogen (Körpergewicht einzelner Tiere gegen Freßrate, jeweils bei der entsprechenden Temperatur). Die beste Korrelation ergab sich bei Annahme einer zugrundeliegenden Potenzfunktion, die auch allgemein zur Beschreibung der Stoffwechselrate-Körpergewichtsabhängigkeit bei ectothermen Tieren benutzt wird. Um diese Abhängigkeit und das Prinzip der Methode zu verdeutlichen, sind in Abbildung 22 die Einzelwerte mit den Regressionsgeraden ( $\log y = \log a + b \times \log G$ ) für sechs der acht getesteten Temperaturen aufge-

tragen. Die Gleichungen der einzelnen Potenzfunktionen und ihre Korrelation finden sich in der Tabelle zu dieser Abbildung.

Abb. 22:

*Parnassius apollo*: Laborversuch zur Freßrate von L<sub>5</sub>-Larven (y: mg *S.album*/h) in Abhängigkeit vom Körpergewicht (x: g); doppelt logarithmische Auftragung der Einzelwerte und die sich bei Annahme einer Potenzfunktion ergebenden Regressionsgeraden ( $\log y = \log a + b \times \log G$ ). In der Tabelle sind die Gleichungen und die Signifikanz der Potenzfunktionen angegeben, die sich aus der dargestellten Beziehung zwischen Körpergewicht und Freßrate bei der jeweiligen Temperatur ergaben. Statistischer Test der Regressionen s. Text.



| Temperatur<br>°C | Potenzfunktion   | Korrelat.<br>-koeff.r | Signifikanz<br>von r geg.0 |
|------------------|------------------|-----------------------|----------------------------|
| 15,0 ± 0,2       | $y=7,1 x^{-2,0}$ | 0,30                  | keine                      |
| 18,7 ± 0,3       | $y=40,4 x^{0,8}$ | 0,53                  | keine                      |
| 20,0 ± 0,2       | $y=36,6 x^{1,7}$ | 0,71                  | keine                      |
| 22,5 ± 0,5       | $y=52,5 x^{3,9}$ | 0,87                  | 5 %                        |
| 25,0 ± 0,5       | $y=122,5x^{1,2}$ | 0,61                  | keine                      |
| 27,6 ± 0,6       | $y=151,1x^{1,5}$ | 0,76                  | 5 %                        |
| 31,7 ± 1,2       | $y=159,1x^{1,6}$ | 0,93                  | 1 %                        |
| 35,0 ± 1,0       | $y=192,0x^{1,0}$ | 0,85                  | 5 %                        |

Die Prüfung des Korrelationskoeffizienten ( $r$ ) auf Signifikanz gegen Null erfolgte nach FISHER anhand der  $t$ -Verteilung. Bei 4 Temperaturen ergab sich eine statistisch signifikante Korrelation, bei  $20^{\circ}$  C und  $25^{\circ}$  C war die auch dort erkennbare Tendenz nicht mehr absicherbar. Bei den niedrigen Temperaturen von  $15^{\circ}$  C und  $18,7^{\circ}$  C hatten nicht alle 7 Tiere gefressen; die Werte der verbliebenen 4 bzw. 5 Larven zeigten außerdem eine recht große Streuung, so daß hier keine Korrelation zu erwarten war.

Über die so für jede Temperatur erhaltenen Regressionsgeraden erfolgte nun die Normierung auf 1 g Körpergewicht. Der dabei entstandene Fehler, nach SACHS (1984) als Standardfehler der Voraussage bezeichnet, wurde berechnet nach:

$$S_{y,x} = \sqrt{\frac{Q_y - (Q_{xy})^2 / Q_x}{n-2}}$$

( $Q$  = mittleres Abweichungsprodukt)

Andere Methoden zur Bestimmung einer temperaturabhängigen Freßrate bei Lepidopteren-Larven wurden von SHERMAN und WATT (1973) beschrieben, die als Maß die pro Zeiteinheit konsumierte Blattfläche benutzten, und von CASEY (1976), wo als vergleichbarer Parameter die Beißrate ermittelt wurde. Diese Methoden ließen sich bei *P. apollo* nicht anwenden, da sich die Blattfläche bei den kleinen, rundlichen Blättern von *Sedum album* nur schwer bestimmen läßt und der Freßvorgang sehr unregelmäßig abläuft.

**Ergebnis:** In der Abbildung 23 sind die ermittelten Freßraten aufgetragen. Es wird deutlich, daß es innerhalb des weiten Bereichs potentiell möglicher Freßaktivität doch ein relativ

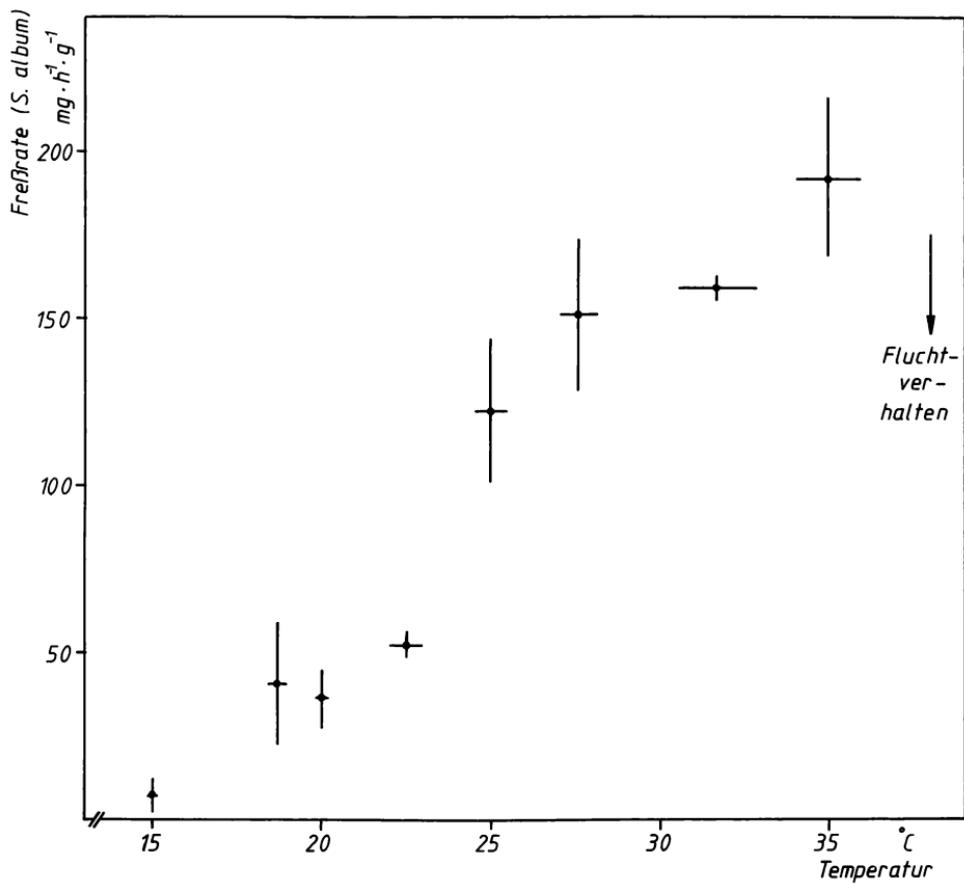
klar abgegrenztes Temperaturniveau gibt, wo die Larven wesentlich mehr Nahrung pro Zeiteinheit aufnehmen. Während bei 15° C und bei 18,7° C noch nicht alle eingesetzten Tiere gefressen haben, legt der zwischen 22,5° C und 25° C auftretende Sprung die Vermutung nahe, daß hier die Schwelle zu einem bevorzugten Temperaturbereich liegt. Bei 27,6° C und 31,7° C scheint dann eine gewisse Sättigung erreicht zu werden. Der Wert bei 35° C fällt aus dieser Tendenz etwas heraus; bei dieser Temperatur ist aber auch schon fast die Grenze normaler Aktivität erreicht. Die erhöhte Freßaktivität der Apollo-raupen zwischen 25° C und 35° C könnte jedoch auch dadurch beeinflußt werden, daß bei nicht wasserdampfgesättigter Luft erfolgende Transpi-rationsverluste ausgeglichen werden müssen (vgl. Fußnote). Allerdings wurden bei Tempera-turen von 25° C - 35° C nicht nur deutlich er-höhte Freßraten festgestellt, sondern bei 35° auch die größte Gewichtszunahme gemessen. Die eingesetzten L<sub>5</sub>-Larven nahmen hier in einer Stunde durchschnittlich ca. 3 % (= 25 mg) ihres Anfangsgewichtes (800 mg) zu. Die Unterschiede in der Gewichtszunahme waren zwischen den An-sätzen bei 28° C, 31° C und 35° C gering, la-gen aber auf einem beträchtlich höheren Niveau als bei den niedrigeren Temperaturen.

---

(Fußnote): Gleich große Flüssigkeitsverluste durch Verdunstung oder Exkretion treten unab-hängig von der Temperatur bei gleichem Wasser-dampfdruckdefizit auf, nicht aber bei gleicher relativer Luftfeuchtigkeit und verschiedenen Temperaturen (vgl. Schwerdtfeger, 1977).

Abb. 23:

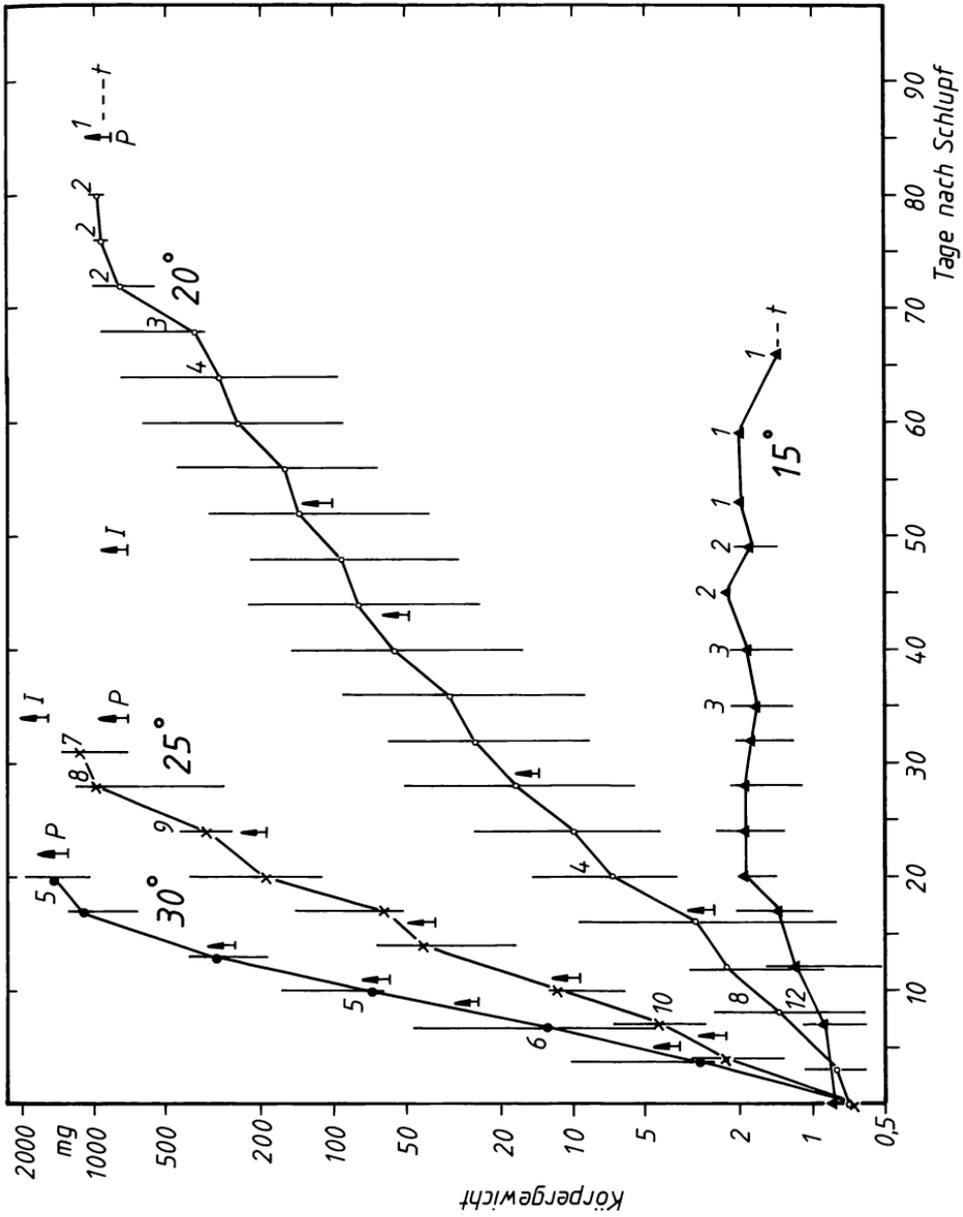
*Parnassius apollo*: Freßrate einer 1 g schweren Larve ( $y$ : mg *S. album*/h  $x$  g) in Abhängigkeit von der Temperatur in einem Laborversuch ( $x$ -Achse: °C). Die dargestellten Werte stellen aus der Beziehung zwischen Körpergewicht und Freßrate abgeleitete Voraussagen dar (für ein Tier von 1 g). Senkrechte Balken: Standardfehler der Voraussage; waagerechte Balken: Spannweite der Temperaturschwankung. Bei jeder Temp. waren 7  $L_5$ -Larven eingesetzt, bei 15° C und 18,7° C wären aber nur 4 bzw. 5 der 7 Larven freßaktiv.



### 3.3.4 Entwicklung der Tiere bei verschiedenen Temperaturen

Die Zuchtergebnisse bei verschiedenen konstanten Temperaturen (s. Abb. 24) zeigen, daß sich die Larven bei 15° C nicht entwickeln können. Trotz einer anfänglichen Gewichtszunahme konnte sich hier keines der Tiere zum L<sub>2</sub>-Stadium häuten; nach ca. 70 Tagen waren alle Larven dieses Ansatzes verendet.

Abb. 24:  
*Parnassius apollo*: Larvalentwicklung (y: Gewicht in mg) in Abhängigkeit von Temperatur und Zeit in einem Laborversuch (x-Achse: Tage nach Schlupf). Aufgetragen sind die Medianwerte und die Spannweite (Balken). Pfeile: Zeitpunkte, an denen die Mehrzahl der Tiere das nächste Stadium erreicht hat. Zahlen: Anzahl der Tiere; P = Verpuppung; I = Schlupf der Imagines.



Auch bei 20° C schritt die Entwicklung nur langsam voran, zudem war eine relativ große Streuung zu verzeichnen. Weiterhin war die Mortalität sehr hoch. Nur eine der Larven kam zur Verpuppung, es schlüpfte aber kein Falter. Ein früherer Zuchtversuch bei 20° C, der allerdings mit *Parnassius apollo euappenninicus* (Italien) durchgeführt wurde, ergab aus 53 Larven nur einen Falter.

Dagegen verlief die Entwicklung bei 25° C wesentlich rascher, die Mortalität war geringer und es schlüpfen wohlentwickelte Falter. Auch bei 30° C wuchsen die Larven sehr schnell. Die zwischen den Häutungsphasen liegenden Freßperioden waren hier nur noch sehr kurz. Ein Teil der Falter wies jedoch verkrüppelte Flügel auf, was eine Folge der raschen Austrocknung bei hohen Temperaturen sein könnte.

Die Dauer der verschiedenen Larvenstadien war bei einer gegebenen Temperatur etwa gleich lang. Nur das L<sub>5</sub>-Stadium dauerte etwas länger, da hier auf die eigentliche Freßphase noch ein mit erhöhter Mobilität einhergehendes Suchverhalten folgte, das der Wahl des Verpuppungssubstrates diene. Darüber hinaus nahm auch die Anlage des Gespinstes zur Verpuppung und das Vorpuppenstadium Zeit in Anspruch.

Da sich nach halblogarithmischem Auftragen der Gewichtsdaten näherungsweise Geraden ergeben (vgl. Abb. 24), muß eine exponentielle Zunahme des Körpergewichtes angenommen werden.

Der Unterschied in der Entwicklungsdauer war zwischen 25° und 30° C aber wesentlich kleiner als der zwischen 25° C und 20° C. Eine optimale Entwicklung scheint erst deutlich oberhalb von 20° C möglich zu sein. Dies korreliert gut mit den Ergebnissen des Versuchs zur Temperaturabhängigkeit der Freßrate (vgl. Abb. 23), wo im Bereich zwischen 22,5° C und 25° C eine

Schwelle zu deutlich höheren Freßraten lag. Oberhalb dieser Schwelle war auch die Körpergewichtszunahme der Tiere am größten. Damit offenbaren die Laborexperimente übereinstimmend eine Präferenz der Apollolarven für den Temperaturbereich zwischen etwa 25° C und 35° C. Das Verhalten der Tiere im Freiland ist darauf ausgerichtet, im Körper eine innerhalb dieses bevorzugten Bereichs liegende Temperatur einzustellen. Dabei liegt das arteigene Niveau, das mit Hilfe dieser ethologischen Temperaturregulation angestrebt wird, recht hoch.

### 3.4 Das Puppenstadium

Da im Freiland von uns keine Puppen gefunden werden konnten, wurden in einem Wahlversuch mit erwachsenen L<sub>5</sub>-Larven verschiedene potentielle Verpuppungssubstrate angeboten, die den Raupen auch im Freiland zur Verfügung stehen.

**Methode:** Die Larven wurden einzeln zu einem Zeitpunkt in den Versuch eingesetzt, an dem sie ihre Freßphase schon beendet hatten und durch eine stark erhöhte Mobilität (Wanderphase, Suchverhalten) die Bereitschaft zur baldigen Verpuppung erkennen ließen.

Es wurden 4 verschiedene Substrate gleichzeitig angeboten: Laubstreu, Schieferplatten, Sedum-Polster und feinkörnige Erde. Diese 4 Substrate wurden auf die Ecken der 200 x 200 x 45 mm großen Zuchtgefäße verteilt. Während der Versuchsreihe wurde auf die gleichbleibende Qualität der Substrate geachtet; ihre Einrichtung in den Zuchtdosen erfolgte derart, daß zunächst die Außenwände mit großen Blättern bzw. Steinen bedeckt wurden, um den seitlichen Lichteinfall zu mindern. Nach der Aushärtung der Puppe wurde das von der Larve gewählte Substrat festgestellt und protokolliert.

**Ergebnis:** Die Mehrzahl der aus der Laborzucht in den Versuch eingesetzten Larven, nämlich 10 Tiere, verpuppten sich unter der Laubstreu. Vier Larven legten ihr Gespinst in die Hohlräume unter den Schieferplatten an und nur eine Larve wählte das Sedum-Polster als Verpuppungssubstrat. Das Erde-Sand-Gemisch wurde nicht angenommen. Alle Larven zogen sich zur Verpuppung tief in die Substrate zurück, benötigten dort aber zur Anlage ihres Gespinstes (vgl. Abb. 25) Hohlräume. Dieses Verhalten dürfte auch erklären, warum im Freiland relativ selten Puppen gefunden werden.

Abb. 25:

Puppe von *P. apollo*. Die Verpuppung erfolgt in einem lockeren Gespinst.

Abb. 26

Weibchen von *P. apollo* beim Blütenbesuch. Am hinteren Ende des Abdomens ist die Begattungstasche (Sphragis) zu erkennen.

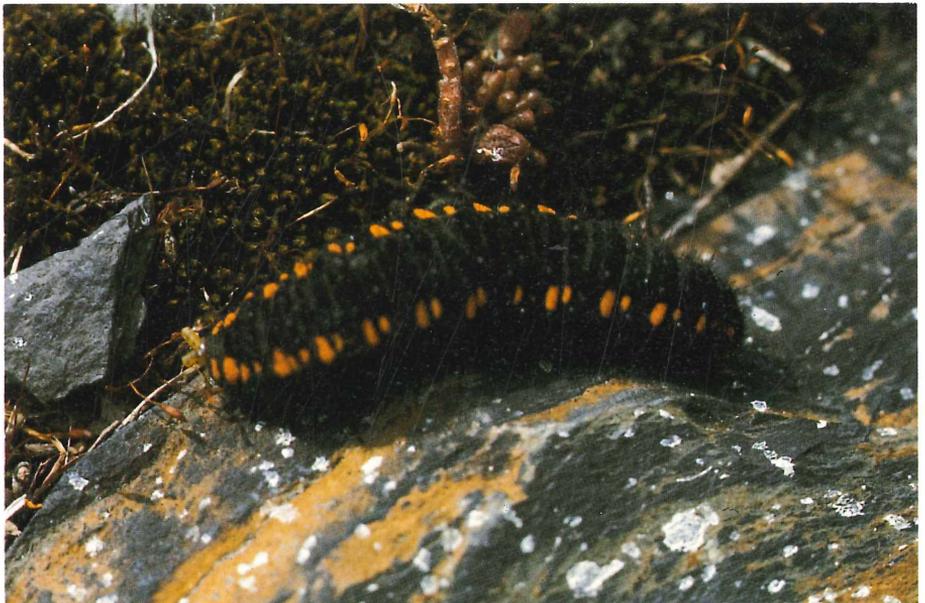
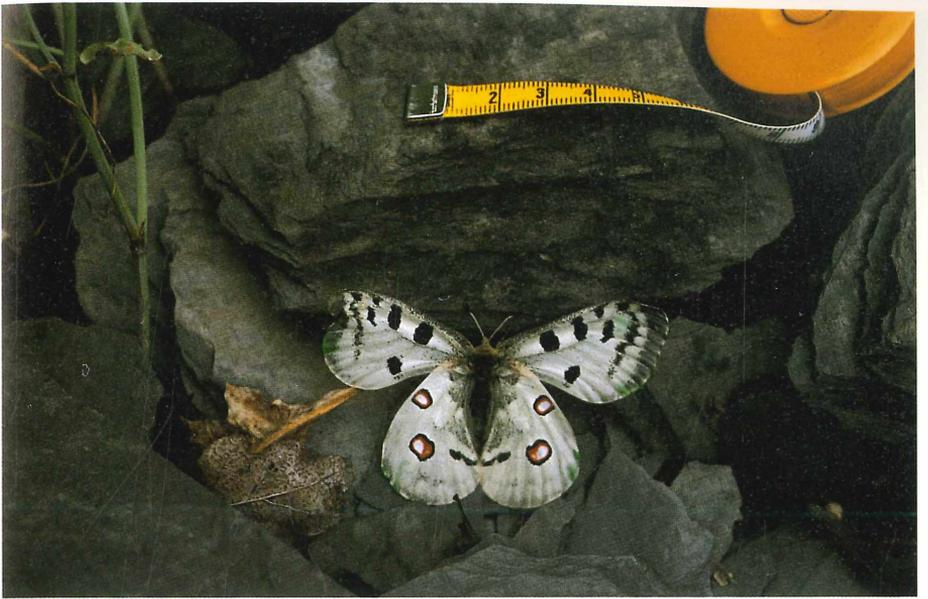


Abb. 31:

Schreckverhalten der Imagines von *P. apollo* mit gespreizten Flügeln. Markierungen grün.

Abb. 40:

Larve von *P. apollo*, die am 01.06.86 auf einer Felsnase im Weinberg (Winningen-Hamm) mit ausgestülpter Nackengabel und Anzeichen einer Vergiftung gefunden wurde. Bei den weißen Flecken auf dem Felsen handelt es sich um Spritzmittelrückstände aus der am 30. und 31.05.86 im Bereich Winningen erfolgten Hubschrauberspritzung. Ausgebracht wurden die Fungizide Dithane Ultra und Netzschwefel sowie das Insektizid Rubitox.



## 3.5 Ökologie der Imagines

### 3.5.1 Verhalten der Imagines im Freiland

Es wurden zwei Beobachtungsreihen (am 12.07. und am 17.07.86) und eine Meßserie (am 20.07.86) zum Verhalten der Imagines im Freiland durchgeführt.

**Methoden:** Bei den beiden Beobachtungsreihen wurde die Flugaktivität der Falter in Abhängigkeit von Tageszeit und Temperatur ermittelt. Dazu wurde alle 15 Minuten die Zahl der innerhalb einer Minute fliegend beobachtbaren Tiere ohne Mehrfachzählungen bestimmt. Bei der Auswertung wurden jeweils zwei solcher Zählungen (2 x 1 Minute) zusammengefaßt. Bei einer dieser beiden Beobachtungsreihen wurde zusätzlich die tageszeitliche Verteilung der Blütenbesuche (Abb. 26 u. 28) aufgenommen. Dies erfolgte über die Zählung der innerhalb von 30 Minuten in ein definiertes Gebiet (120 m<sup>2</sup>) hoher Nektarpflanzendichte (hauptsächlich *Centaurea scabiosa*) einfliegenden Falter. Ferner wurden am gleichen Aufnahmetag die Zeitdauern ermittelt, die die Falter zur Nektaraufnahme auf einer Infloreszenz der Skabiosen-Flockenblume (*Centaurea scabiosa*) verbringen.

An einem dritten Aufnahmetag (am 20.07.86) wurden in einer Meßreihe ausschließlich die Zeitdauern verschiedener Aktivitäten in Abhängigkeit von Tagesgang und Temperatur bestimmt. Dabei wurde unterschieden zwischen Flugdauer, Dauer des Aufenthaltes auf Blüten und Aufenthalt auf sonstigen Substraten (vgl. auch HEINRICH, 1986). Die hier erfaßte Dauer des Aufenthaltes auf Blüten ist nicht mit der Dauer des Nektarsaugens, wie sie am vorherigen Aufnahmetag ermittelt wurde (s.o.), gleichzusetzen. Die Zeitdauern wurden mit Hilfe von vier unterein-

ander verbundenen Stoppuhren und von zwei Personen (R. und N. Richarz) gemessen. Bei diesem als ROBOT-TIMER bezeichneten Gerät, das auch in der Industrie für Zeitaufnahmen verwendet wird, läuft beim Abstoppen der ersten Uhr die zweite automatisch an. Beim Abstoppen der zweiten Uhr startet dann die dritte, während die erste Uhr dabei automatisch auf die Nullstellung zurückspringt (usw.). Während eine der nachgeschalteten Uhren läuft, kann die jeweils vorhergehende Uhr abgelesen werden. Auf diese Weise konnten die Zeitdauern aufeinanderfolgender Verhaltensaktivitäten ohne Unterbrechung chronologisch bestimmt werden.

Bei der Auswertung wurden die im Laufe von 3 Stunden erhaltenen Werte einer Verhaltenskategorie wegen der großen Streuung 7 Zeitklassen zugeordnet und dann der prozentuale Anteil jeder dieser Klassen berechnet. Der Temperaturverlauf wurde wie auch bei den vorherigen Beobachtungsreihen mit Hilfe eines abgeschatteten Quecksilberthermometers gemessen, zusätzlich wurde mittels einer implantierten Thermoelementspitze (NiCr-Ni, Technotherm 9400) die Thoraxtemperatur eines toten Falters ermittelt. Dieser befand sich dabei mit ausgebreiteten Flügeln etwa 20 cm über der Bodenvegetation und war nur an den abführenden Thermoelementdrähten befestigt. Die Flügel des Tieres wurden in der Horizontalen angeordnet und die Körperlängsachse dem Sonnenlauf nachgeführt.

Die zur Erfassung des Verhaltens durchgeführten Beobachtungen und Messungen erfolgten in allen Fällen stationär von einem der Blumslay-Felswand (Winningen) gegenüberliegenden Standpunkt aus (ca. 40 m Distanz). Diese Felswand stellte im Gebiet das von den Tieren bevorzugte Biotop dar.

**Flugaktivität und Blütenbesuch:** Die Abbildungen

27 und 28 zeigen, daß an warmen und sonnigen Tagen ab 9.00 Uhr MEZ flugaktive Falter an der Blumslay-Felswand beobachtet werden konnten. Nach einem ersten allgemeinen Anstieg der Flugaktivität im Verlaufe des Morgens werden zwischen den beiden Beobachtungstagen Unterschiede deutlich: Die insgesamt wesentlich niedrigeren Lufttemperaturen am 12.07.86 (Abb. 27) führten dazu, daß die höchste Aktivität gegen Mittag von 12.00 - 13.30 Uhr zu verzeichnen war; die gegen 14.00 Uhr erfolgende Abnahme der Flugaktivität ist auf sinkende Temperaturen und verminderte Sonneneinstrahlung zurückzuführen. Nach Bewölkungsauflockerung und erneutem Temperaturanstieg kam es zu einer erneuten Zunahme fliegender Falter bis gegen 15.30 Uhr und danach zu einer allmählichen Abnahme der beobachtbaren Falterzahl bis zum Ende der Aktivität um 18.00 Uhr.

Dagegen führten die hohen Temperaturen am 17.07.86 (Abb. 28) zu einem raschen Anstieg der Flugaktivität am Morgen, sie sind möglicherweise aber auch die Ursache für die zwischen 10.00 und 12.30 Uhr leicht verminderte Aktivität. Im Gegensatz zum 12.07.86 kam es bei stark verringerter Sonneneinstrahlung gegen 13.30 Uhr noch nicht zu einer Abnahme der Flugaktivität. Ab 15.00 Uhr wurden bei dann geschlossener Bewölkung, trotz 27° C Lufttemperatur, keine fliegenden Falter mehr beobachtet.

Insgesamt wird damit deutlich, daß die Imagines von *P. apollo* sehr hohe Ansprüche an die Temperatur stellen. Damit ist auch die starke Abhängigkeit des Falterfluges von der Intensität der Sonneneinstrahlung zu erklären. Nur bei sehr hohen Lufttemperaturen (über ca. 28° C) kann die Flugaktivität auch ohne direkte Sonneneinstrahlung aufrechterhalten werden.

Die größte Anzahl blütenbesuchender Falter wur-

de zwischen 11.15 und 13.15 Uhr beobachtet, aber auch am Morgen und am Nachmittag fanden Blütenbesuche statt. Die durchschnittliche Saugdauer pro Einzelblüte variierte zwischen 24 Sekunden am Morgen und 67 Sekunden zwischen 11.00 bis 12.00 Uhr.

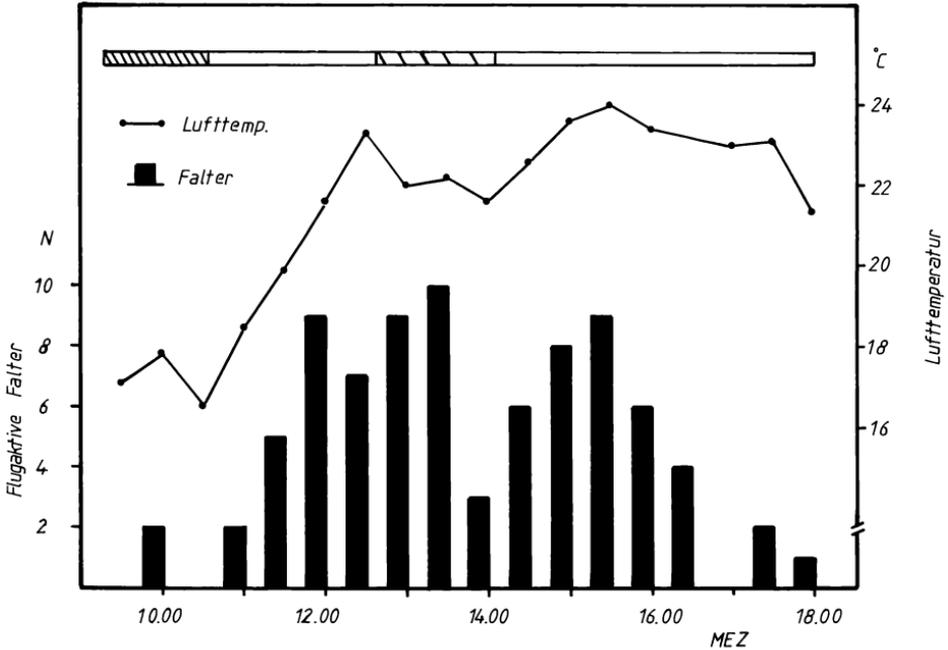


Abb. 27:  
*Parnassius apollo*: Flugaktivität (y: Zahl fliegender Falter) in Winnigen (Blumslay) am 12.07.86 in Abhängigkeit von Tageszeit (x: Mitteleurop. Zeit) und Lufttemperatur. Alle 15 Minuten wurden die auf einer Fläche von ca. 50 x 80 m in einer Minute fliegend beobachtbaren Falter gezählt. 2 solcher Zählungen (2 x 1 Min.) wurden zusammengefaßt. Waagerechter Balken: Bewölkungsverhältnisse - hell: sonnig; schraffiert: wechselnd bewölkt; weitschraffiert: dunstig.

Abb. 28:

*Parnassius apollo*: Flugaktivität und Blütenbesuch (y: Anzahl Falter) in Abhängigkeit von Tageszeit (x: Mitteleurop. Zeit) und Lufttemperatur in Winnigen (-Blumslay) am 17.07.86. A: Blütenbesuch; B: Flugaktivität; C: Lufttemperatur. Erfassung der Flugaktivität: s. Abb. 27. Blütenbesuch: Anzahl Falter, die innerhalb von 30 Minuten in einem Gebiet (120 m<sup>2</sup>) hoher Nektarpflanzendichte beim Blütenbesuch beobachtet werden konnten. Saugdauer: durchschnittliche Dauer des Nektarsaugens auf einem Blütenkopf von *Centaurea scabiosa*.

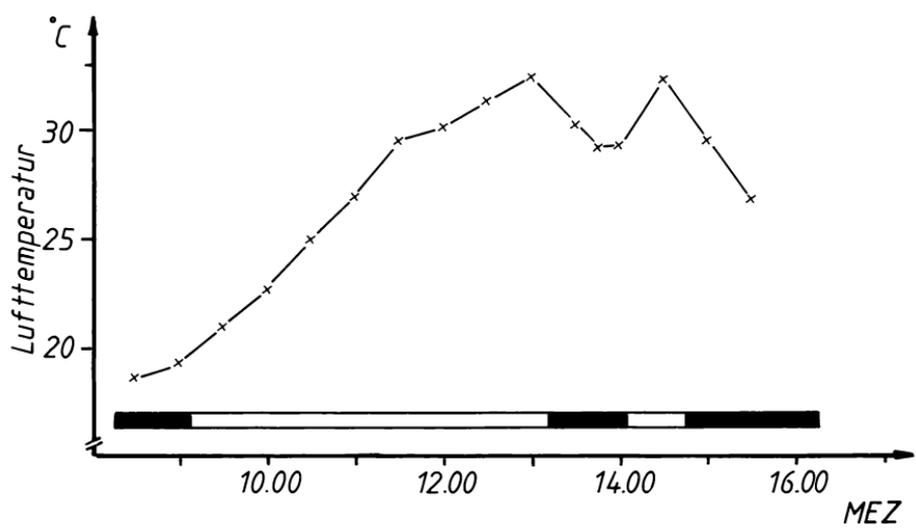
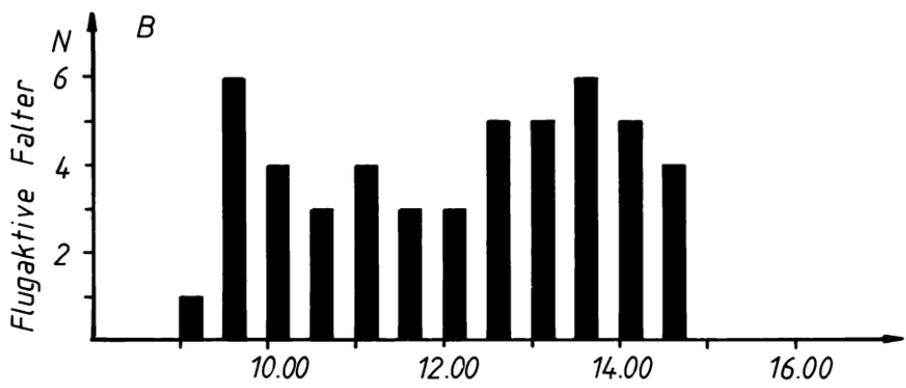
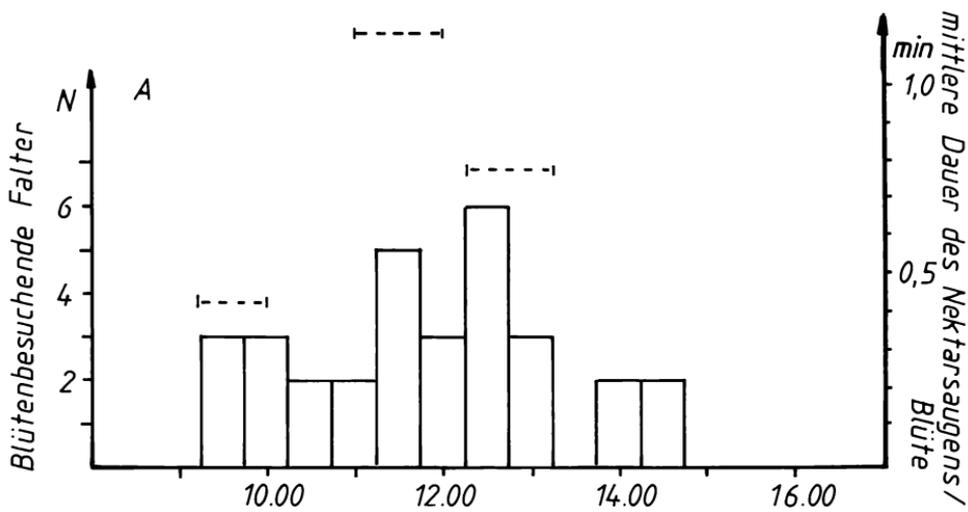
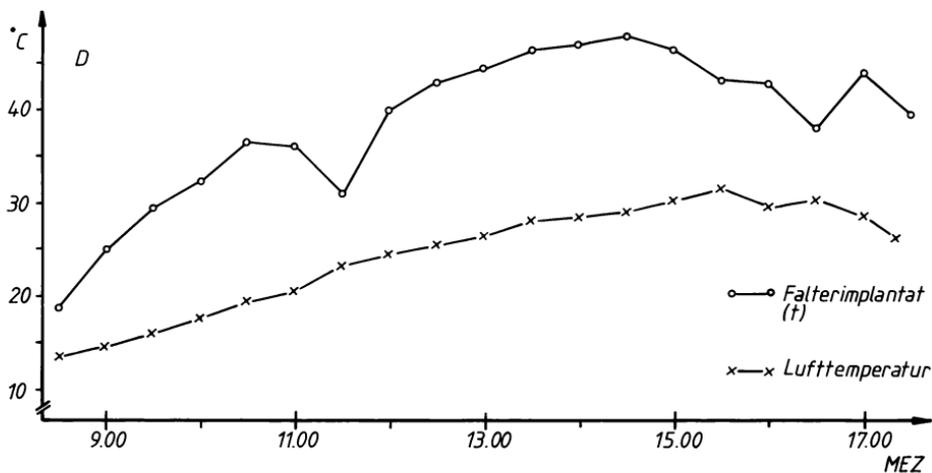
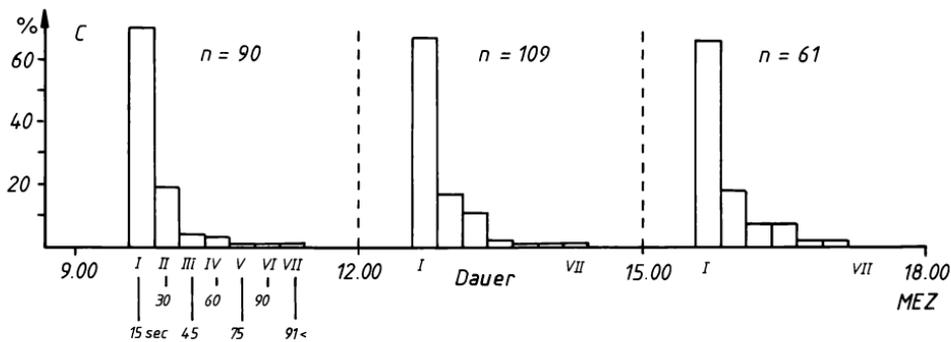
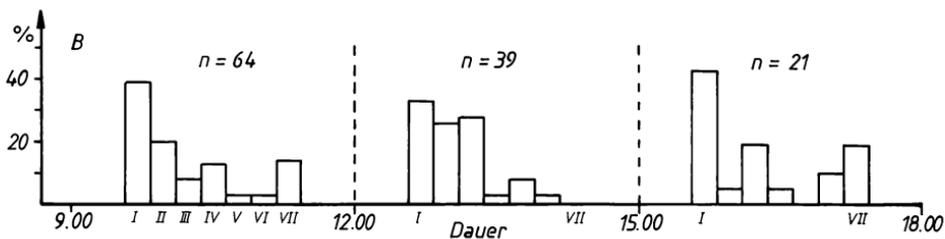
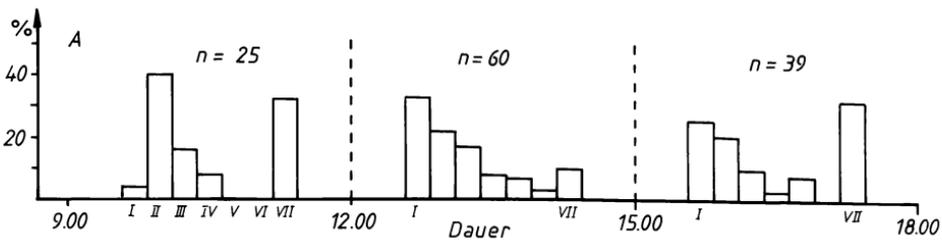


Abb. 29:

*Parnassius apollo*: Dauer (y: rel. Häufigkeit in %) verschiedener Aktivitäten der Imagines in Abhängigkeit von Tagesabschnitt (x: 9.00 - 12.00, 12.00 - 15.00, 15.00 - 18.00 Uhr MEZ) und Temperatur (Teil D); A: Blütenbesuche; B: Aufenthalte am Boden; C: Flugaktivität; D: Temperatur. Die Dauer der Aktivitäten ist in 7 Zeitklassen eingeteilt: Klassen 1 - 6 mit jeweils 15 Sekunden Länge, Klasse 7 nach oben offen. n = Gesamtzahl der pro Kategorie ausgewerteten Phasen. Lufttemperatur: abgeschattetes Hg-Thermometer. Temperatur im toten Falter: sonnenexponiert mit ausgebreiteten Flügeln; Beobachtungen an einem durchgehend sonnigen Tag in Winnigen-Blumslay, 20.07.86.



Die in Abb. 29 dargestellte Zeitdauer verschiedener Aktivitäten zeigt, daß am Morgen und am Abend ein Teil der Blütenbesuche länger als 1,5 Minuten dauerte. Hier wird deutlich, daß nicht alle Blütenbesuche der Nektaraufnahme dienen. Vielmehr übernachtet ein Großteil der Tiere auf Blüten; hier können auch tagsüber ruhende und besonders morgens sich sonnende Falter beobachtet werden. Die sich am Morgen ergebende Bevorzugung der Zeitklasse von 15 - 30 Sekunden für einen Blütenbesuch könnte aber mit der Ergiebigkeit der Nektarquelle zusammenhängen.

Die Verweildauer auf sonstigen Substraten, was in der Regel ein Ruhen auf sonnenexponierten Flächen der Felsflur bedeutete, war überwiegend kurz. Besonders im Zeitintervall von 12.00 bis 15.00 Uhr, in dem auch mit dem Falterimplantat die höchsten Temperaturen gemessen wurden, ruhten ca. 90 % der Tiere höchstens 0,75 Minuten auf ihrem Substrat. Verweildauern von über 1,5 Minuten, wie sie besonders am Morgen und am Abend im Zuge des Sonnverhaltens bzw. zu niedriger Thoraxtemperaturen zu beobachten waren, kamen hier nicht vor.

Auch die Mehrzahl der gestoppten Flugdauern war sehr kurz; die meisten Flüge dauerten weniger als 15 Sekunden. Zwischen den verschiedenen Tageszeiten waren keine Unterschiede in der Flugdauer zu erkennen.

Die Temperaturen im toten, implantierten Falter lagen wesentlich über denen der Luft, ferner wurde das Maximum eine Stunde früher erreicht. Hierin zeigt sich der starke Einfluß der Sonneneinstrahlung auf die Temperaturen in den Faltern, deren Körper und körpernahe Flügelabschnitte schwarz gefärbt sind. Aus der Erwärmung des mit ausgebreiteten Flügeln dauernd der Sonne ausgesetzten Tieres auf Werte über 45° C ergibt sich die Notwendigkeit, eine Überhitzung durch entsprechende Verhaltensweisen zu vermei-

den.

In der Abbildung 30 ist das Verhältnis zwischen Niedersetzen auf einer Blüte und dem Landen auf einem anderen Substrat dargestellt. Diese beiden Alternativen stellen eine Wahl des Tieres nach vorhergegangenem Flug dar.

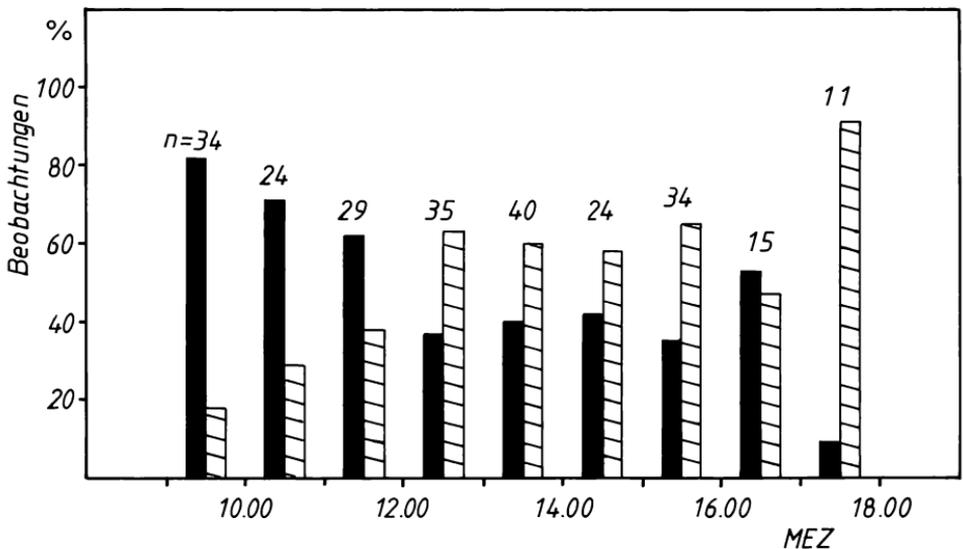


Abb. 30:  
*Parnassius apollo*: Niedersetzen auf Blüten (schraffierte Säulen) oder auf den Boden (schwarze Säulen) nach vorhergegangenem Flug (y: % der Beobachtungen) im Verlaufe des Tages (x: Mitteleurop. Zeit); n = Zahl der Beobachtungen in einer Stunde; Winningen-Blumslay, 20.07.86.

Dabei war festzustellen, daß sich die Falter am Morgen überwiegend auf anderen Substraten niederlassen, was in der Regel besonnte Felsflächen oder Sedum-Polster waren. Zum Mittag hin nahm dann der Anteil blütenbesuchender Falter stetig zu. Von 12.00 bis 16.00 Uhr setzte sich die Mehrzahl der Tiere nach dem Flug auf einer Blüte nieder. Beim Aufenthalt auf den Blüten blieben die Flügel meist zusammengefaltet. Zwischen 16.00 und 17.00 Uhr kehrte sich das Verhältnis nochmals um. Gegen Ende der Aktivität ließen sich die weitaus meisten Falter aber wieder auf einer Blüte nieder, auf denen sie dann auch die Nacht überdauerten. Diese Tiere erscheinen nur deshalb nicht am Morgen auch in der Grafik, weil methodisch bedingt nur die Wahl nach vorausgegangenem Flug protokolliert wurde.

Damit ergibt sich insgesamt eine Tendenz, nach der sich die Falter morgens zur Aufwärmung und wegen des wahrscheinlich noch geringen Nektarangebotes verstärkt auf den sonnigen Felsfluren niederlassen. Mittags und am frühen Nachmittag wird dagegen der Besuch von Blüten bevorzugt. Diese Blütenbesuche dienen vorwiegend der Nektaraufnahme, verringern vermutlich aber auch die weitere Aufheizung der Tiere, da die Blüten gegenüber den Felsflächen eine niedrigere Wärmekapazität aufweisen und stärker windexponiert sind.

**Weitere Beobachtungen zum Verhalten und zur Biologie:** Bei der Registrierung des Flugverhaltens konnte festgestellt werden, daß die Falter sehr oft entlang bestimmter Schneisen fliegen, die durch Geländestrukturen wie Felsen, hohe Vegetation oder Senken begrenzt sind. Im übrigen waren die Falter auf die offenen Flächen beschränkt; Waldgebiete und auch Rebfelder wurden strikt gemieden.

Eine scharfe Trennung zwischen Nahrungs- und Paarungsflügen konnte nicht beobachtet werden; auch die Eiablage kann von einer Nektaraufnahme unterbrochen werden. In bezug auf den Nektarbedarf der Falter ergaben sich keine augenscheinlichen Unterschiede zwischen den Geschlechtern.

In Hinsicht auf das Paarungsverhalten ist der Apollofalter nach SCOTT (1973) zum "patrolling"-Typ zu rechnen. Die Männchen fliegen auf der Suche nach den Weibchen durch den Biotop, ein "hilltopping" oder eine Begrenzung von Paarungsflügen bzw. Kopulationen auf bestimmte Tageszeiten war nicht festzustellen. Bei der Annäherung an ein Weibchen werden die männlichen Falter wohl zunächst von der weißen Farbe angezogen. Nach dem Aufschrecken des Weibchens und dem folgenden Umeinanderfliegen spielen vermutlich Pheromone eine entscheidende Rolle. Fälschlicherweise angeflogene Weißlinge, Apollo-Männchen oder schon begattete Weibchen wurden jedenfalls erst jetzt als solche identifiziert und gemieden.

Die Paarung der Falter dauerte mehrere Stunden und fand meist auf dem Boden statt. Während dieser Zeit ist die Kopula daher einem erhöhten Prädationsrisiko ausgesetzt: In einem Fall wurden von einem nachmittags beobachteten Pärchen am nächsten Morgen nur noch die Flügel gefunden. Ein während der Kopulation vom Männchen auf das Weibchen übertragenes Sekret führt zur Ausbildung einer Sphragis (=Begattungstasche); dabei handelt es sich um einen chitinösen, dornartigen Fortsatz, der die Geschlechtsöffnung des Weibchens verschließt.

Die Eier wurden von den Weibchen meist einzeln an den Blütenständen oder Blättern von *Sedum album* abgelegt, sie konnten aber auch an Grashalmen und in krautiger Vegetation gefunden werden. Besonders wenn die Apollo-Weibchen wegen ungünstiger Witterung keine Sedum-Polster

anfliegen konnten, wurden die Eier infolge des Eidrucks an den zum Schutz aufgesuchten Stellen in der Vegetation abgelegt. Nach Beobachtungen von Hasselbach (mdl. Mitteilung), die speziell im Ausoniussteinbruch gemacht wurden, wird ein Teil der Eier auch direkt am Gestein angeheftet.

*Parnassius apollo* zeigte ein für viele Tagfalter typisches Aufwärmverhalten. Dabei exponierten sich die Falter mit ausgebreiteten Flügeln so zur Sonne, daß die einfallenden Strahlen möglichst senkrecht auf die gebildete Ebene trafen. Die Tiere waren besonders morgens in dieser Stellung zu finden, oft auf Fels- oder Schieferplatten.

Die am stärksten frequentierte und auch relativ weit verbreitete Nektarpflanze war *Centaurea scabiosa* (Skabiosen-Flockenblume). Beim Nektarsaugen auf dieser Composite werden nacheinander mehrere Einzelblüten mit dem Rüssel nach Nektar abgesucht. Gerne als Nahrungsquelle genutzt wurde auch *Origanum vulgare* (Wilder Dost), der vor allem im Ausoniussteinbruch vorkommt. Weitere bevorzugte Blüten, wie die von *Knautia arvensis* (Acker-Witwenblume) und die von verschiedenen Distelarten (*Cirsium vulgare*, *C. arvense*), sind in den Untersuchungsgebieten weniger verbreitet. Nur wo ergiebiger Nektarquellen fehlten, wurden auch Blüten von *Rubus fruticosus* (Echte Brombeere), von *Dianthus carthusianorum* (Karthäuser-Nelke) und von *Sedum album* angefliegen.

Die Falter zeigen wie auch die Larven ein Abwehrverhalten: Bei plötzlicher Störung werden Vorder- und Hinterflügel weit auseinandergespreizt und bis zur Unterlage durchgebogen, so daß beide roten Augenpaare auf den Hinterflügeln sichtbar werden (s. Abb. 31, S. 179). Dabei "stridulieren" die Tiere mit den Tarsen des hinteren Beinpaars unter den Flügeldecken, wo-

bei ein kratzendes Geräusch entsteht. Ein entsprechendes Verhalten wurde auch schon von PEKARSKI (1975) für *P. apollo* beschrieben.

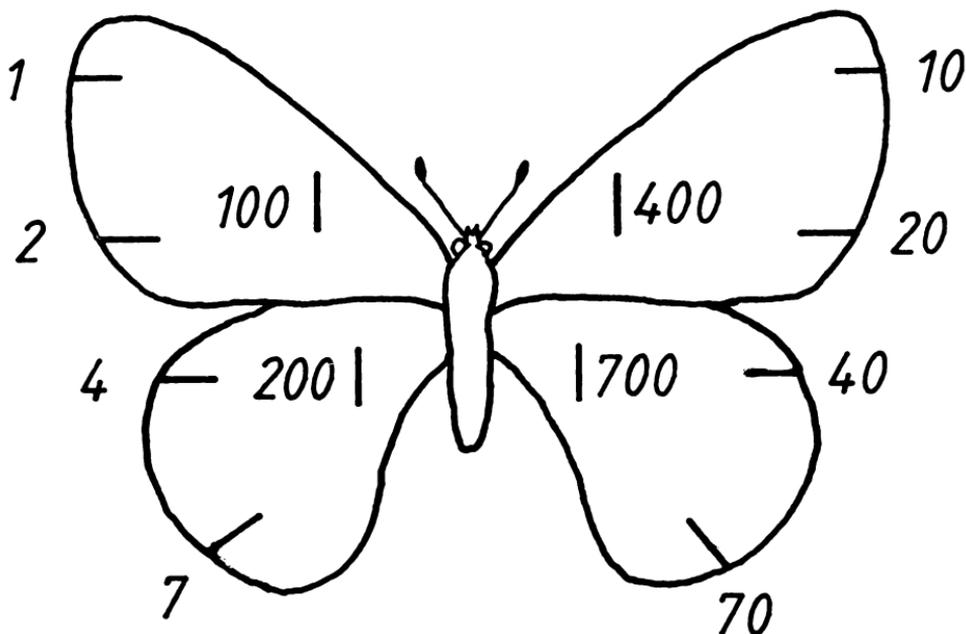


Abb. 32:  
Individuelle Markierung der Tiere nach dem "1-2-4-7-System"; damit ist eine Durchnumerierung von 1 - 999 möglich.

In bezug auf die Prädatoren von *P. apollo* ergeben sich zum Teil Überschneidungen zwischen Larve und Falter. Dem Falter stellen nach CAPDEVILLE (1978) und PEKARSKY (1975) unter anderem Eidechsen nach, von denen im Gebiet mehrere Arten vorkommen (*Lacerta muralis*, *L. agilis*, *L. viridis*). Auch zur Prädation durch Passeriden (Sperlingsvögel) und Pariden (Meisen) liegen Beobachtungen vor (mdl. Mitteilungen WEITZEL, REINHARDT). Ferner verfangen sich während des Untersuchungszeitraumes drei Falter in Spinnennetzen, von denen sich nur einer aus eigener Kraft wieder befreien konnte.

### 3.5.2 Populationsökologische Merkmale

Das Ziel dieses Abschnitts bestand darin, die Populationsdichten in Winningen und im Ausoniussteinbruch abzuschätzen sowie Dichteschwankungen während der Falterflugzeit zu verfolgen. Dabei sollten auch weitere Populationsmerkmale, wie das Geschlechterverhältnis, die Standorttreue sowie die Lebenserwartung und physische Beschaffenheit der Tiere untersucht werden.

**Methode:** An 8 bzw. 9 über die Flugzeit verteilten Tagen wurden Falter mit dem Netz gefangen, individuell markiert und wieder freigelassen. Die Markierung erfolgte mit Künstlerölfarbe nach dem "1-2-4-7-System" auf der Unterseite der Flügel (modifiziert nach EHRLICH und DAVIDSON 1960; vgl. Abb. 32). Die Verträglichkeit und Haltbarkeit der Farbe war vor dem Beginn der Freilandarbeiten an Zuchttieren überprüft worden.

Gefangen wurde jeweils über den ganzen Tag, entlang eines definierten, sich aus Geländestruktur und Falterdichte ergebenden Transekts. Auf diesen Transekten ergaben sich einige Orte mit besonders guter Fängigkeit, an denen die Falter für jeweils einige Stunden in einem großen Flugnetz zurückgehalten wurden (um nicht die eben markierten Tiere sofort danach wiederzufangen).

Für jeden Fangtag wurden die Gesamtzahl der gefangenen Falter, die Nummern der neu markierten sowie der wiedergefangenen Tiere, das Geschlecht, das eventuelle Vorhandensein einer Sphragis bei den Weibchen und die physische Beschaffenheit der Tiere protokolliert. Außerdem wurde der Fangort jedes einzelnen Tieres (bzw. der Wiederfangort) in die Deutsche Grundkarte 1 : 5000 eingetragen.

Zur Beurteilung der physischen Beschaffenheit der Falter wurde den Tieren je nach ihrem Zustand eine der folgenden Kategorien mit der entsprechenden Maßzahl zugeordnet: 1. frisch geschlüpft, Flügel noch nicht ganz ausgehärtet, 2. Flügel ausgehärtet, leuchtend, keine sichtbaren Schäden, 3. wahrnehmbare Abnutzung, bzw. Fehlen von Schuppen, 4. Flügel mit starker Schuppenabnutzung, Risse oder Teile des Flügels fehlend.

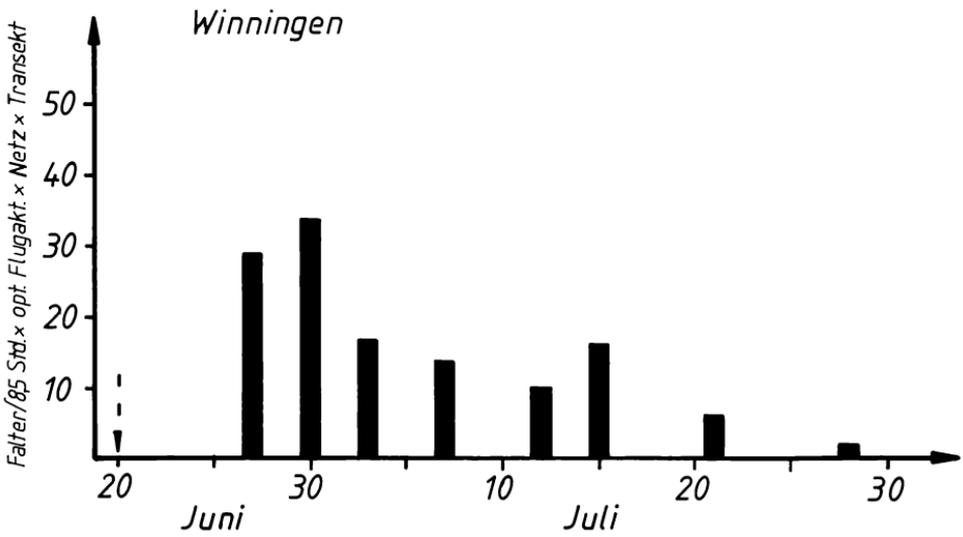
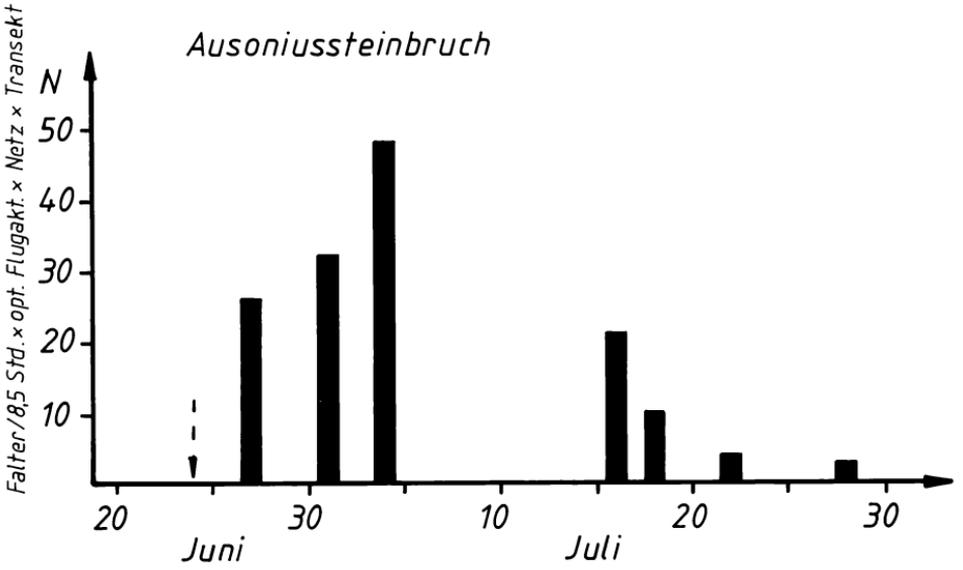
Zur Abschätzung der Populationsdichte wurde zunächst die Zahl der Falter angegeben, die an Tagen mit optimaler Flugaktivität in 8,5 Stunden mit dem Netz auf dem Transekt gefangen werden konnten. An wenigen Tagen konnte nur 7 oder 8 Stunden gesammelt werden; die Daten dieser Tage wurden danach auf 8,5 Stunden hochgerechnet. Da hier sowohl ein räumliches als auch ein zeitliches Bezugssystem vorlag, lassen die derart ermittelten Werte ebenfalls interessante Aussagen über die Populationsentwicklung zu.

**Populationsdichten:** Die nach der angegebenen Transekt-Methode ermittelte Zahl der Falter ist in Abbildung 33 dargestellt. Die zum jeweiligen Zeitpunkt tatsächlich vorliegende Populationsdichte dürfte nach unserer Einschätzung um den Faktor 3 - 4 höher gelegen haben. Der Verlauf der Populationsentwicklung war gekennzeichnet durch einen relativ schnellen Anstieg der Falterzahl bis zur maximalen Populationsgröße nach ca. 10 Tagen. Das Maximum der Populationsentwicklung wurde in Winnigen gemäß der hier insgesamt vorgeschrittenen Entwicklung einige Tage früher erreicht als im Ausoniussteinbruch. Nach der darauf zunächst folgenden Abnahme der Zahl der Tiere schien zumindest in Winnigen eine relativ konstante Phase vorzuliegen. Ab Mitte Juli nahm dann die Zahl der Falter bis zum Abschluß der Flugzeit am Ende des Monats schnell ab.

Da die Fangdaten nur die mindestens vorhandene Falterzahl repräsentieren und keine Schätzung der tatsächlichen Größe darstellen, wurden mit den über die gesamte Flugzeit erhaltenen Fang- und Wiederfang-Daten Hochrechnungen zur Bestimmung der Populationsgröße angestellt. Dabei kamen statistische Modelle verschiedener Autoren zur Anwendung (BAILEY 1951, 1952; JOLLY, SEBER 1965; LINCOLN 1930; MANLY und PARR 1968). Die Heranziehung der von diesen Autoren angegebenen Berechnungsmethoden erwies sich aber im vorliegenden Fall als problematisch. Zum einen zeigten sich große Differenzen zwischen den mit diesen Methoden errechneten Werten, zum anderen waren die hiermit durchgeführten Schätzungen mit großen Fehlern behaftet.

Abb. 33:

*Parnassius apollo*: Anzahl der Falter ( $y$ : N), die an den beiden Untersuchungsstandorten an verschiedenen Tagen ( $x$ : Datum des Fangtages) mit dem Schmetterlingsnetz gefangen werden konnten. Nur Tage mit optimaler Flugaktivität wurden berücksichtigt, daher fehlen vom 05. - 15.07. Angaben aus dem Ausoniussteinbruch. Die Zahl der Tiere ist auf einen durchschnittlichen Fangtag von 8,5 Std. und einen def. Transekt bezogen, der im Ausoniussteinbruch ca. 500 m, in Winnigen bei geringerer Falterdichte ca. 2000 m lang war. Lage des Transekts im Biotop vgl. Abb. 2 u. 4; Pfeile: 1. Falterbeobachtung.



Wie ein Vergleich mit der nach der Transekt-Methode ermittelten Falterzahl deutlich macht, liegen die nach MANLY und PARR geschätzten Werte viel zu niedrig (z.B. am 16.07. im Ausoniussteinbruch nach der Transekt-Methode: 21 Tiere - Schätzwert nach MANLY und PARR für die Gesamtpopulation:  $30 \pm 20$  Falter). Die Schätzungen nach JOLLY-SEBER waren bei gleichem Datenmaterial schon eher in der richtigen Größenordnung, dürften aber auch noch etwas zu niedrig sein ( $71 \pm 81$  Tiere am 16.07. im Ausoniussteinbruch). Die Werte für die Population in Winnungen ergaben ähnliche Verhältnisse (für den 07.07. wurden dort nach der Transekt-Methode 14 Falter ermittelt - der Schätzwert nach MANLY und PARR betrug für diesen Tag:  $22 \pm 15$  Tiere, nach JOLLY-SEBER:  $55 \pm 66$  Tiere).

Die mit dem LINCOLN-Index für Winnungen ermittelte Populationsgröße (für den 30.06.: 147 Tiere) erscheint realistisch. Dieser Index darf aber nur für den ersten Wiederfangtag (=2. Fangtag) angewendet werden. Da am zweiten Fangtag im Ausoniussteinbruch aber keine Wiederfänge zu verzeichnen waren, ist hier die Benutzung der LINCOLN-Methode nicht erlaubt. Außerdem gilt der LINCOLN-Index streng genommen nur für statische Populationen, in denen sich zwischen Fang- und Wiederfang Geburten- und Sterbefälle wie auch Zu- und Abwanderungen ausgleichen müssen. Die "triple-catch"-Methode nach BAILEY war zur Verarbeitung des vorliegenden Datenmaterials nicht geeignet, weil sie höhere Wiederfangzahlen voraussetzt.

Ursache der offensichtlichen Unzuverlässigkeit der Fang- und Wiederfang-Methoden im vorliegenden Fall ist die absolut gesehen geringe Zahl von Wiederfängen. Im Ausoniussteinbruch konnten insgesamt 113 Individuen gefangen und markiert werden, davon wurden noch 10 Falter an einem der nachfolgenden Fangtage einmal wiedergefangen (also zum 2. Mal gefangen) und 3 Falter

noch zweimal wiedergefangen. Damit konnten 12 % der markierten Tiere später noch mindestens einmal wiedergefangen werden. In Winningen gingen 91 Individuen ins Netz, wovon 9 Tiere einmal, ein Tier sogar dreimal wiedergefangen wurde. Dies bedeutet, daß 11 % der gefangenen und nummerierten Individuen mindestens noch einmal zu einem späteren Zeitpunkt wiedergefangen werden konnten. Aufgrund der niedrigen Fang- und Wiederfangzahlen fallen bei den Methoden, bei denen die Daten mehrerer Fangtage in die Berechnungen eingehen (MANLY-PARR, BAILEY, JOLLY-SEBER) auch ganze Datensätze weg, so daß nur für wenige Tage Aussagen gemacht werden können. Unter Zusammenfassung der angewandten Methoden und des vor Ort gewonnenen Eindrucks dürften zur Zeit der größten Populationsentfaltung im Ausoniussteinbruch etwa 200, in Winningen etwa 150 Apollofalter geflogen sein.

Relativ große Populationen von *Parnassius apollo* fanden sich ferner am Koberner Rosenberg, am Pommerner Rosenberg und im Dorteبحتal bei Klotten. Bei den angegebenen Beobachtungen (Tab. 2) muß beachtet werden, daß sie zum Teil außerhalb der Zeitspanne der größten Populationsentfaltung gemacht wurden. Weitere Biotoppe in denen der Apollofalter an der Untermosel vorkommt, sind der Tabelle 3 zu entnehmen.

**Zahlenverhältnis der Geschlechter und Anteil der begatteten Weibchen:** Das bei den Fängen im Freiland festgestellte Zahlenverhältnis der Geschlechter (Abb. 34, Tab. 4) weicht signifikant ( $\chi^2$ -Test,  $P < 0,001$  %) von einer angenommenen 1:1 Verteilung ab. Außerdem veränderte sich das Verhältnis im Verlaufe der Flugzeit: An den ersten Tagen traten nur ganz vereinzelt Weibchen auf, ihr Anteil nahm aber in beiden Biotopen im Verlaufe der ersten Woche zu und pendelte sich für den Rest der Flugzeit auf einen Wert von ca. 30 % ein (vgl. Abb. 34).

Tab. 2:

Beobachtungen von Falterpopulationen an anderen Standorten.

Tab. 3:

Weitere Biotope des Apollofalters an der Unter-  
mosel

(Die Kenntnisse der rezenten Apollo-Biotope  
verdanken die Verfasser persönlichen Mitteilun-  
gen von Herrn Weitzel und Herrn Dr. Bourquin  
auf einer 1985 durchgeführten Exkursion an der  
Untermosel; ferner wurde uns von Herrn Dr. Lö-  
ser eine von Herrn Kinkler zusammengestellte  
Beobachtungsserie der Arbeitsgemeinschaft  
Rhein.-Westf. Lepidopterologen aus dem Jahre  
1986 zugänglich gemacht.)

| Datum  | Standort               | Zahl beobachteter Falter |
|--------|------------------------|--------------------------|
| 23.06. | Bremm, Calmond         | 1 Männchen               |
| 23.06. | Cochem-Cond, Brauselay | --                       |
| 23.06. | Klotten, Dorteibachtal | --                       |
| 19.07. | Klotten, Dorteibachtal | 5                        |
| 28.07. | Klotten, Dorteibachtal | 1 Weibchen               |
| 30.07. | Klotten, Dorteibachtal | 1 Weibchen               |
| 28.06. | Kobern, Rosenberg      | 60                       |
| 14.07. | Kobern, Rosenberg      | 3                        |
| 22.07. | Kobern, Rosenberg      | 2                        |
| 23.06. | Pommern, Rosenberg     | --                       |
| 19.07. | Pommern, Rosenberg     | 8                        |
| 30.07. | Pommern, Rosenberg     | --                       |

Am linken Moselufer:

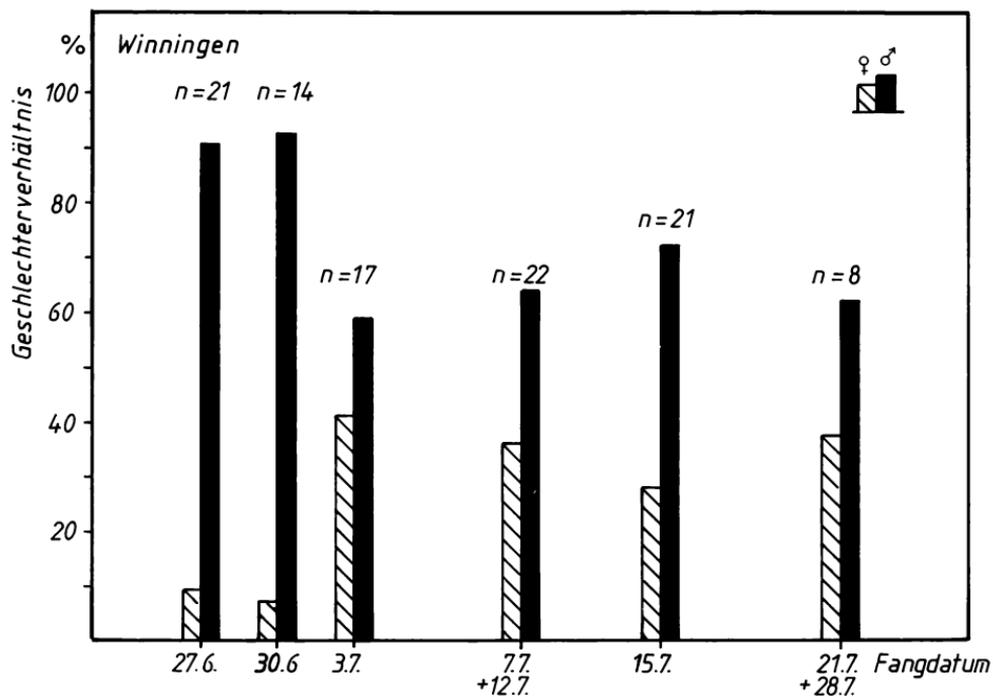
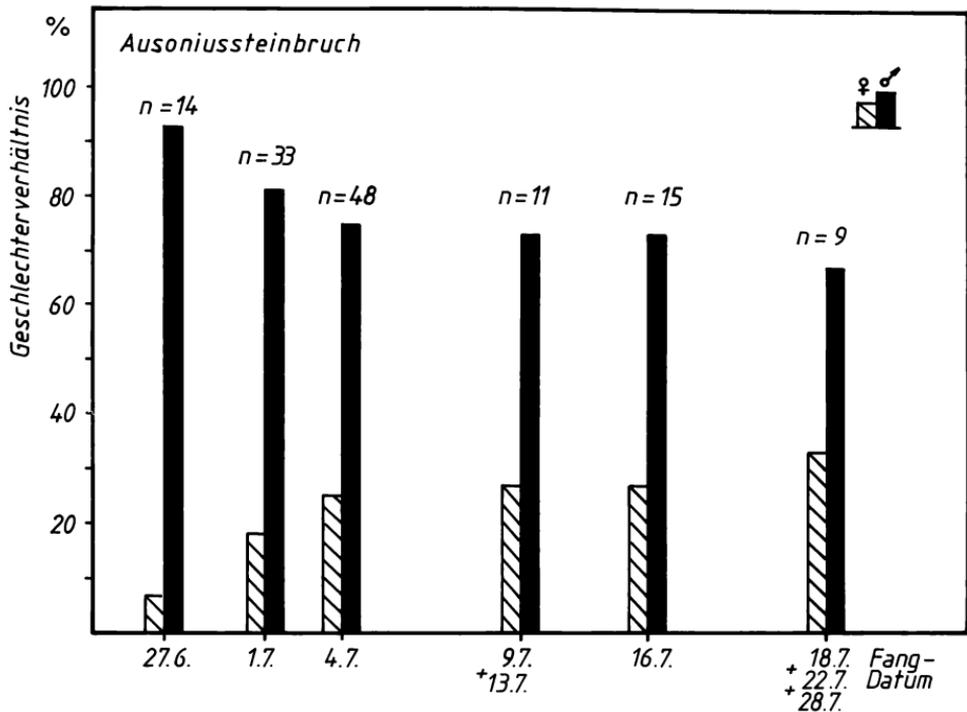
- Hatzenport
- Lasserg, Burg Bischofstein
- Moselkern, Eltzbachtal
- Karden
- Pommern, Martberg
- Klotten, Rosenberg
- Cochem, Rabenlay
- Eller, Ellerbachtal

Am rechten Moselufer:

- Alken
- Brodenbach, Teufelslay
- Valwig, Herrenberg
- Valwig, Schwarzenberg

Abb. 34:

*Parnassius apollo*: Geschlechterverhältnis (y: %) in den Fängen über die Flugperiode (x: Fangdatum) einschließlich der Wiederfänge. N = Zahl der Falter pro Fangdatum; bei zu niedrigen n wurden die Ergebnisse mehrerer Fangtage zusammengefaßt.



Die in Tabelle 4 dargestellten Zahlen dokumentieren, daß im Ausoniussteinbruch nur 23,7 % der während der gesamten Flugzeit gefangenen Individuen Weibchen waren, in Winningen 28,3 %.

Auch in der Laborzucht war der Anteil der Weibchen wesentlich geringer als der der Männchen (vgl. Tab. 4). Bei den von der Mosel stammenden Tieren (*ssp. vinningensis*) traten 33,3 % Weibchen auf, bei einer aus Bergamo/Italien stammenden Unterart 35,7 %. Eine als Nullhypothese für den  $\chi^2$ -Test angenommene, theoretische Gleichverteilung der Geschlechter ist hier aber auf dem 10 %-Niveau nicht abzulehnen.

| Standort                    | Gefangene Individuen<br>gesamt (n) | Weibchen<br>(%) | Männchen<br>(%) |
|-----------------------------|------------------------------------|-----------------|-----------------|
| Ausonius                    | 114                                | 23,7            | 76,3            |
| Winnigen                    | 92                                 | 28,3            | 71,7            |
| Laborzucht<br>22 - 25°C     | Imagines<br>gesamt (n)             | Weibchen<br>(%) | Männchen<br>(%) |
| P.a.<br><i>vinningensis</i> | 21                                 | 33,3            | 66,7            |
| P.a.<br>unbekannt           | 28                                 | 35,7            | 64,3            |

Tab. 4:

Oben: Absolutes Zahlenverhältnis der Geschlechter über die gesamte Flugperiode (ohne Wiederfänge). Unten: Entsprechende Ergebnisse zweier Laborzuchten.

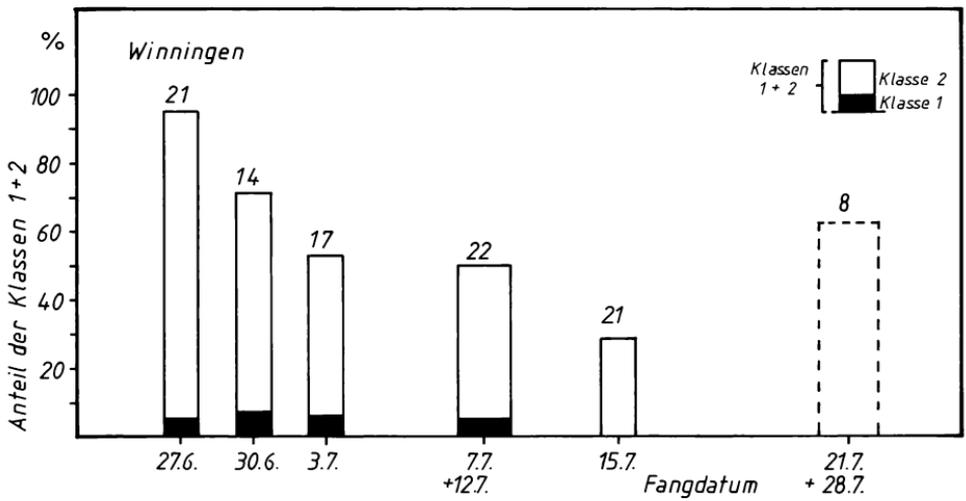
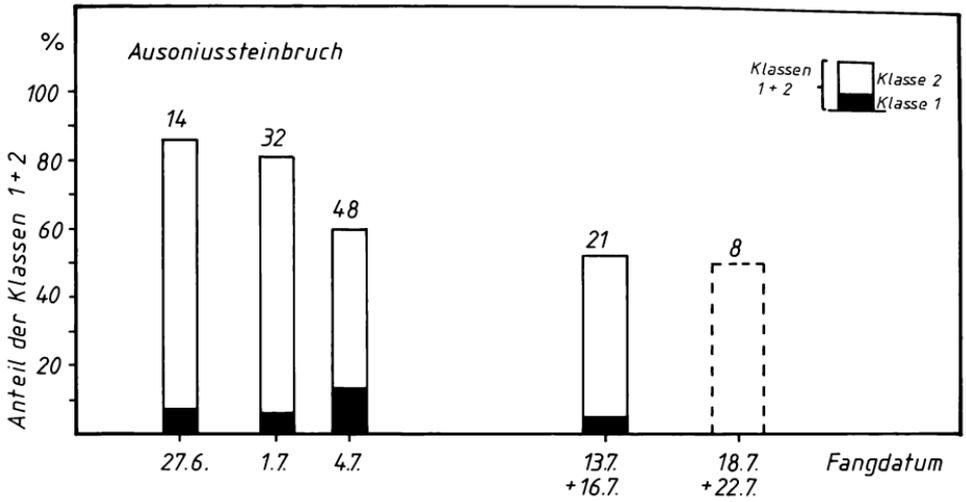
Wie zu erwarten war, nahm der Anteil der schon begatteten Weibchen im Verlauf der Flugperiode zu. Der Anteil der Weibchen mit Sphragis war aber am Anfang der Flugzeit in Winnigen bedeutend niedriger als im Ausoniussteinbruch. Dies ist besonders deshalb bemerkenswert, weil die Flugperiode 1986 in Winnigen einige Tage vor der im Ausoniussteinbruch begann. Von der Mitte der Flugzeit an (ab dem 3. Juli) wiesen jedoch in beiden untersuchten Lebensräumen fast alle gefangenen Weibchen (ca. 90 %) eine Begattungstasche auf.

**Physische Beschaffenheit:** Die physische Beschaffenheit der Imagines, die bei den Fängen nach definierten Kriterien eingeschätzt und protokolliert wurde, läßt Rückschlüsse auf die Alterszusammensetzung der Populationen zu (s. Abb. 35). Wie zu erwarten, war der Anteil frisch geschlüpfter (Klasse 1) und noch unversehrter Falter (Klasse 2) zu Beginn der Flugzeit sehr hoch. Die darauf folgende Abnahme des Anteils der Klassen 1 + 2 signalisiert den Alterungsprozeß in der Population; diese Tendenz wurde auch durch das Schlüpfen neuer Tiere nicht kompensiert. Damit läßt diese Entwicklung auf einen größeren "Schlupfpeak" zu Anfang der Flugperiode schließen.

In der Mitte der Flugzeit blieb der Anteil der unversehrten Falter zunächst in beiden Populationen konstant. Hier mag das allmähliche Verschwinden von Tieren, die zu Anfang der Flugzeit geschlüpft waren, bei einer absolut gesehen abnehmenden Populationsgröße durch das Schlüpfen neuer Tiere ausgeglichen worden sein. Die letzten frisch geschlüpften Tiere wurden im Ausoniussteinbruch am 13.07. und in Winnigen am 12.07.86 gefangen. Die Ausdehnung der Flugperiode bis Ende Juli dürfte gerade durch die bis zur Mitte des Monats nachschlüpfenden Falter zu erklären sein.

Abb. 35:

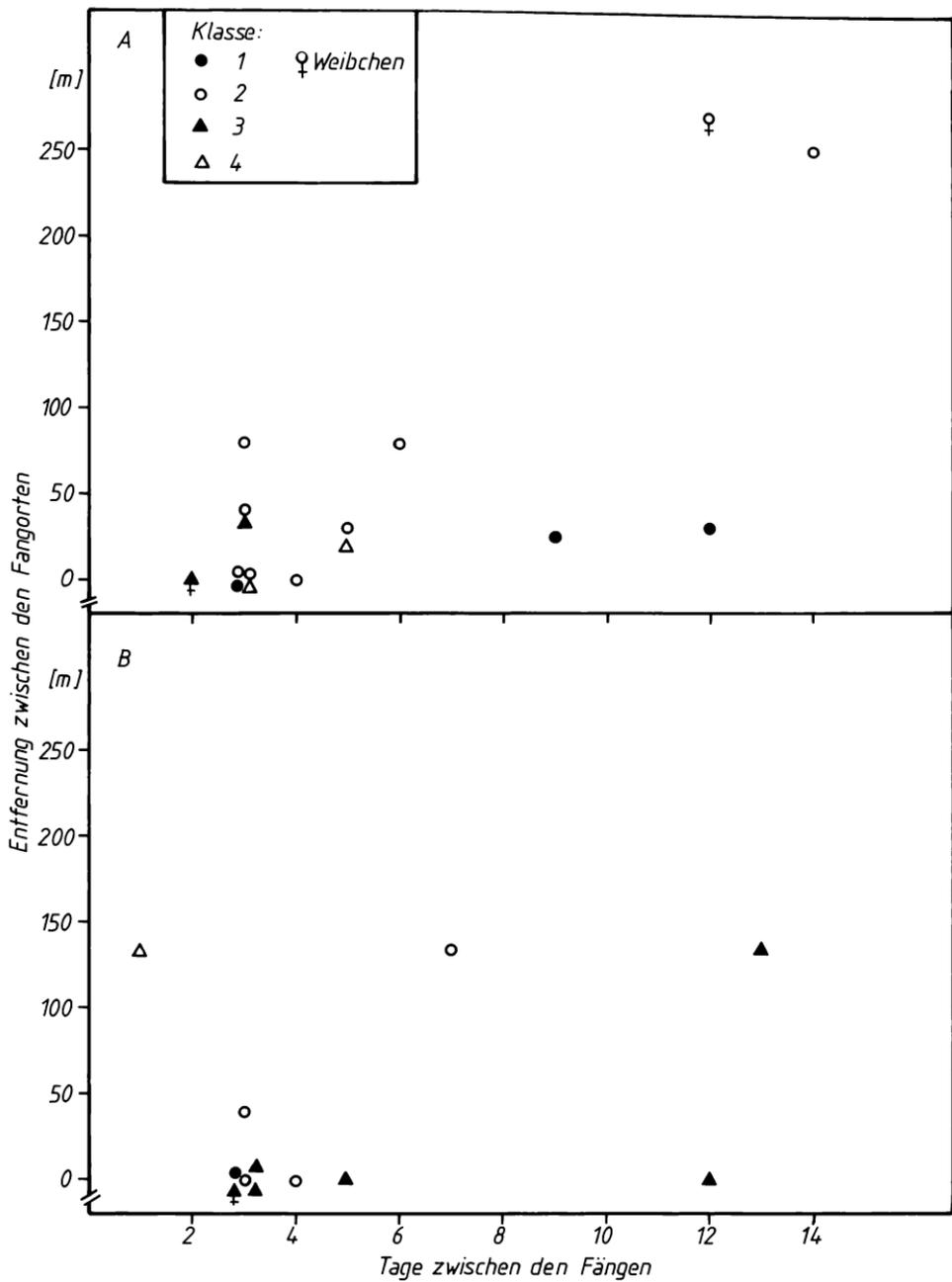
*Parnassius apollo*: Physische Beschaffenheit der Falter (y: %-Anteil der Klassen 1 + 2) zu verschiedenen Zeiten der Flugperiode (x: Datum des Fangs). Dargestellt ist der prozentuale Anteil der Klassen 1 + 2 an den insgesamt 4 Klassen, in die die Tiere nach ihrer äußeren Beschaffenheit eingeteilt wurden (additive Darstellung). Die Zahlen über den Säulen geben die Gesamtzahl der an diesem Tag gefangenen Tiere an. Kriterien der Einteilung: Klasse 1: frisch geschlüpft, Flügel noch nicht ganz ausgehärtet; Klasse 2: Flügel ausgehärtet, leuchtend, keine sichtbaren Schäden, vollständige Beschuppung; Klasse 3: wahrnehmbare Abnutzung bzw. Fehlen von Schuppen; Klasse 4: Flügel mit starker Schuppenabnutzung, Risse oder Teile des Flügels fehlend.



Gegen Ende der Flugzeit nahm der Anteil der stark "abgeflogenen" Falter naturgemäß zu. Auch hierbei machte sich die in Winnigen gegenüber dem Ausoniussteinbruch vorgeschrittene Entwicklung bemerkbar (besonders der Anteil am 15.07.). Ende Juli konnten nur noch vereinzelt Apollofalter gefangen werden, so daß hier keine gesicherten Aussagen möglich sind.

Abb. 36:

*Parnassius apollo*: Distanz zwischen Fang- und Wiederfangort (y : m) in Beziehung zur dazwischenliegenden Zeit (x: Tage). Angegeben ist ferner das Geschlecht der Tiere und die Klasse der physischen Beschaffenheit (vgl. Abb. 35) beim vorherigen Fang; A: Ausoniussteinbruch (16 Wiederfänge) B: Winnigen (12 Wiederfänge).



**Dispersion:** Die genaue Kartierung der Standorte, an denen Tiere gefangen und später wiedergefangen wurden, zeigte, daß sich die weitaus meisten Falter nicht oder nur unwesentlich vom vorherigen Fangort entfernt hatten (vgl. Abb. 36). Obwohl auch die Grenzen der untersuchten Biotope und die angrenzenden Flächen abgegangen wurden, betrug die maximale Entfernung zwischen Fang- und Wiederfangort im Bereich Winnigen nur 135 Meter, im Ausoniussteinbruch 270 Meter. Eine Abhängigkeit der Dispersion vom Geschlecht oder von der physischen Beschaffenheit der Falter war nicht festzustellen.

Unabhängig davon liegen Einzelbeobachtungen vor (CAPDEVILLE 1978; mdl. Mitt. WEITZEL; RICHARZ) nach denen Tiere sehr hoch in die Luft fliegen und von dort über weitere Entfernungen verdriftet werden können. Herr Weitzel konnte ein Tier beobachten, das über die Mosel flog.

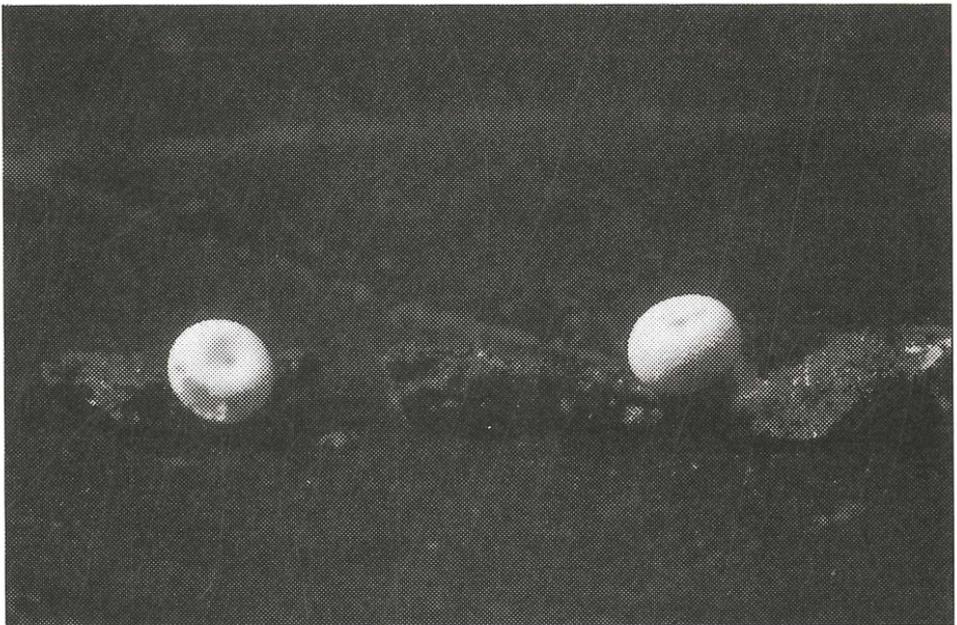
**Lebenserwartung:** Im Mittel vergingen zwischen dem ersten und dem letzten Fang eines Tieres 7 Tage; immerhin wurden aber 3 Falter noch 14 Tage nach ihrem ersten Fang wiedergefangen (2 dieser Tiere wurden mehrmals wiedergefangen - in Abb. 36 ist aber die Zeit zwischen zwei Fängen aufgetragen und nicht die zwischen dem ersten und dem letzten Fangtag). Danach dürfte die Lebenserwartung der Imagines im Freiland je nach den Wetterverhältnissen und dem Nektarangebot durchschnittlich 10 - 14 Tage betragen.

Abb. 37:

Eier von *P. apollo* auf einem vertrockneten Pflanzensproß. Die ca. 1,5 mm großen Eier werden in der Regel so abgelegt, daß die Mikropyle der Anheftungsstelle gegenüberliegt. Die Perforation im linken Ei kennzeichnet die Ausschlupfstelle der Eilarve.

### 3.6 Überwinterung und Ei-Diapause

Zur Frage der Überwinterung werden in der Literatur zum Teil widersprüchliche Angaben gemacht. Die meisten Autoren wie z.B. FORSTER und WOHLFAHRT (1954 ff.); LEDERER (1937); MOSER und OERTLI (1980) und auch WEITZEL (mdl. Mitt.) gehen davon aus, daß die Mehrzahl der Tiere als fertig entwickelte Larven im Ei überwintern und einzelne Raupen schon ausnahmsweise im Herbst schlüpfen. Dagegen schreiben andere Verfasser (KHEIL 1905; WEIDEMANN 1986), daß die Überwinterung ausschließlich auf dem Eistadium erfolgt; CAPDEVILLE (1978) und KOCH (1984) ließen die Frage offen.



Mit verschiedenen Versuchen sollte daher überprüft werden, 1. auf welchem Stadium die Überwinterung tatsächlich erfolgt, 2. ob dabei ein Diapausestadium auftritt und 3. durch welche Außenfaktoren eine solche Diapause gesteuert wird.

**Methoden:** In einem ersten Ansatz wurden am 07.08.86 von zwei in Winnigen entnommenen Weibchen 42 Eier wieder ins Freiland gebracht, wo sie bis zum Schlupf der Larven blieben. Jeweils 5 - 6 dieser Eier wurden in runde, durchsichtige Kunststoffbehälter (9 cm, Höhe 3 cm) deponiert, deren gesamte obere und untere Fläche mit feiner Gaze bespannt waren. Diese Behälter wurden in Winnigen und im Ausoniussteinbruch in Sedum-Polster hineingesetzt und mit Drahtspangen gesichert. Von August bis zum ersten Schneefall Mitte Dezember wurden die Dosen mit den darin befindlichen Eiern alle 14 Tage kontrolliert. Im darauffolgenden Jahr wurden weitere Kontrollen im Februar, März und April durchgeführt. Bei jeder dieser Gelegenheiten wurde auch außerhalb der Behältnisse intensiv nach möglicherweise vorhandenen Junglarven gesucht, wobei die in Frage kommenden Lokalitäten aus den Beobachtungen des vorhergehenden Sommers bekannt waren.

In Laborversuchen, die unter definierten Bedingungen in Klimaschränken und -kammern durchgeführt wurden, konnte der Einfluß von verschiedenen Temperaturen und Photoperioden auf die Eier untersucht werden. Dabei fand zunächst die Eiablage und dann auch die Entwicklung der Embryonen in den Eiern unter Langtagbedingungen (LD 16:8) und 20° C statt. Daraufhin wurden insgesamt 100 Eier in vier verschiedene konstant beibehaltene Temperatur-Photoperiode-Kombinationen verbracht (5° C - LD 16:8 und 8:16; 20° C - LD 16:8 und 8:16). Mit weiteren 125 Eiern wurde der Einfluß verschiedener, zeitlich aufeinander folgender Temperatur- und Photope-

riodebedingungen auf den Schlupf der Larven getestet. Die verschiedenen Bedingungen und ihre zeitliche Abfolge werden aus der Abbildung 39 ersichtlich.

Die Eier wurden während der Laborversuche in geschlossenen Petri-Schalen mit "doppeltem Boden" auf einer Gazefläche über einer angefeuchteten, übersättigten NaCl-Sole verwahrt. Diese Anordnung verhinderte das Austrocknen von Eiern und gewährleistete in allen Ansätzen vergleichbare Feuchtigkeitsbedingungen, da sich über einer Kochsalz-Sole eine relative Luftfeuchtigkeit von 75 % einstellt.

Ob sich ein Einfluß von Zuchtbedingungen der Elterntiere auf die spätere Ei-Diapause der Nachkommen nachweisen läßt wurde mit Tieren geprüft, die während der Laborzucht ab dem L<sub>5</sub>-Stadium bis zur Eiablage unter Kurztagbedingungen (LD 8:16, 25° C) gezüchtet wurden. Die von diesen Tieren erhaltenen Eier wurden den oben geschilderten Bedingungen ausgesetzt.

In einem weiteren Versuch wurde die Dauer der Diapause getestet. Dazu wurden zu verschiedenen Zeiten Eier aus Kälte (=5° C) und Kurztag (LD 8:16) nach 20° C und Langtag (LD 16:8) überführt. Dieser Versuch konnte jedoch nur mit den Eiern einer aus Bergamo in Norditalien stammenden Lokalrasse durchgeführt werden. Die Zucht dieser Tiere erfolgte bis zur Eiablage bei 25° C und einer Photoperiode von LD 16:8.

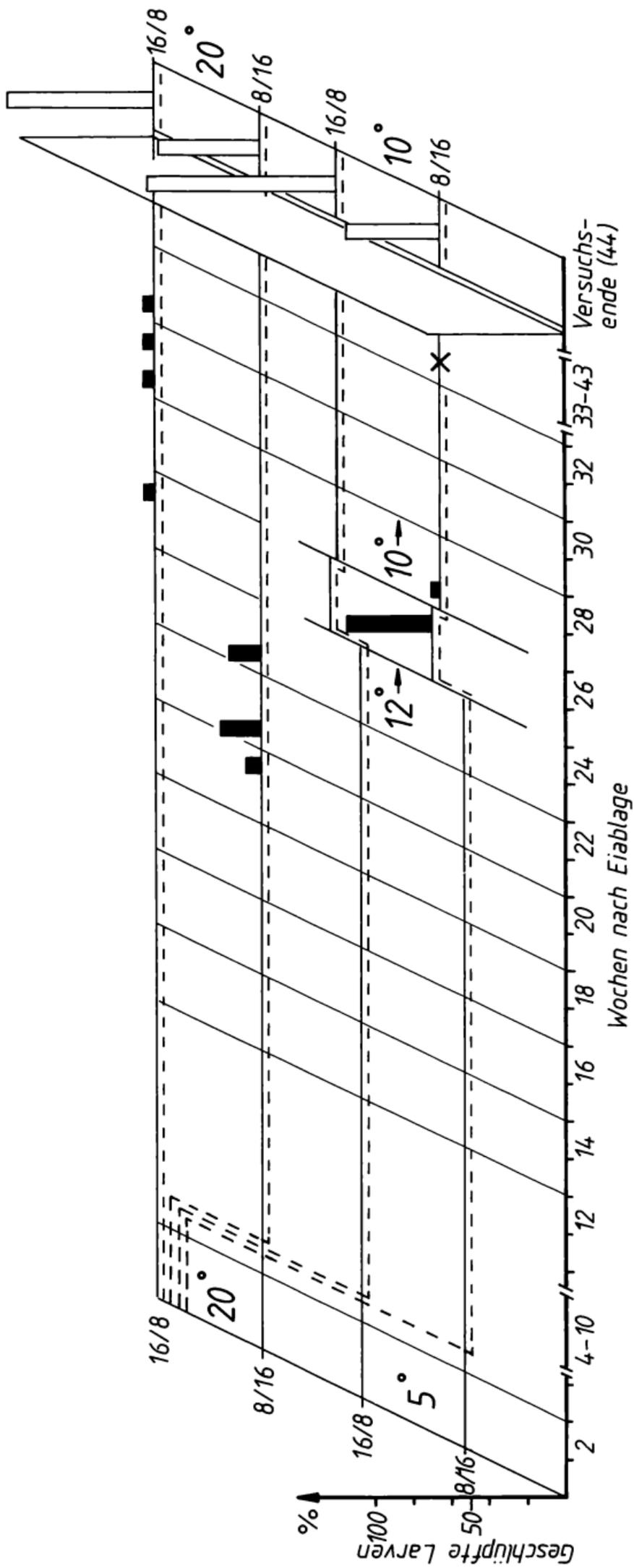
Alle Ansätze wurden mindestens wöchentlich auf den eventuellen Schlupf von Larven hin kontrolliert. Die Anzahl der pro Woche und Ansatz geschlüpften Tiere wurde in Prozent der sich am Versuchsende als fruchtbar erwiesenen Eier ausgedrückt.

**Freilandexposition:** Die fortlaufende Überprüfung der Anfang August 1986 ins Freiland ver-

brachten Eier ergab, daß während des Herbstes und des Winters keine Larven geschlüpft waren. Zu diesen Jahreszeiten wurden auch auf den umliegenden Sedum-Polstern keine freilebenden Larven gefunden. Erst am 26. März 1987 konnten 14 frisch geschlüpfte Raupen in den mit *S. album* versorgten Behältern festgestellt werden. Bei der vorherigen Kontrolle im Februar 1987 hatten noch 19 fertile Eier vorgelegen, der Rest war über den Winter durch Beschädigung der Behälter oder durch das Absterben von Eiern verlorengegangen. Zwischen den verschiedenen Standorten der Ei-Behälter im Ausoniussteinbruch und in Winnigen ließen sich keine Unterschiede feststellen.

Abb. 38:

*Parnassius apollo*: Anteil geschlüpfter Larven (y: in % der am Versuchsende fertilen Eier) in Abhängigkeit von der jeweiligen Versuchsbedingung und der Zeit nach der Eiablage (x: Tage). In jedem Ansatz wurden wenigstens 18 Eier getestet. Die Temperaturerhöhung von 5° C auf kurzfristig 12° C und dann 10° C war auf einen technischen Defekt zurückzuführen. Der Ansatz bei LD 8 : 16, 10° C, mußte in der 35. Woche abgebrochen werden (x). Der Anteil der am Versuchsende (44. Wo.) noch Larven enthaltenden Eier ist vermerkt (offene Säulen). Die Photoperiode ist als Verhältnis der Licht (L)- zur Dunkelphase (D) ausgedrückt.



**Laborversuche:** Bei der Hälterung von Eiern unter verschiedenen, konstanten Laborbedingungen wird der Einfluß deutlich, den Photoperiode und Temperatur auf den Zeitpunkt und die Intensität des Schlüpfereignisses haben (Abb. 38-40).

Unter konstanten Hälterungsbedingungen (Abb. 38) schlüpften die Larven bei 20° C im Langtag nur vereinzelt und relativ spät (ab der 26. Woche). Dagegen erschienen bei 20° C im Kurztag die ersten Raupen schon 20 Wochen nach der Eiablage. Hier lag der Schlüpfefolg bei 50 % (Abb. 38).

Aus den im Kurz- bzw. Langtag bei 5° C aufbewahrten Eiern schlüpften nach kurzer Temperaturerhöhung auf 12° C ausschließlich aus denjenigen Ansätzen Larven, die einer Photoperiode von LD 8:16 ausgesetzt waren.

Die Ergebnisse des Umsetzversuches (Abb. 39), in dem die Temperatur- und Photoperiodebedingungen zwischenzeitlich geändert wurden, zeigen den Einfluß dieser Faktoren auf die Termination des Ei-Stadiums besonders deutlich. Nach dem Überführen von Eiern aus dem Langtag (20° C) in den Kurztag bei 20° C (Ansatz E6) schlüpften mit Beginn der 17. Woche vereinzelt Larven. Auch nach einem erneuten Umsetzen in LD 16:8 schlüpften noch Raupen. Insgesamt verließen in diesem Ansatz im Verlaufe mehrerer Wochen 50 % der Tiere ihre Eier.

Aus den mit E7, E8 und E10 bezeichneten Ansätzen (vgl. Abb. 39), die für 12 Wochen Kurztagbedingungen und Kälte ausgesetzt waren, schlüpften nach Überführung ins Warme aus allen Eiern Larven. Dabei war das Schlüpfereignis gut synchronisiert und es spielte keine Rolle, ob nach der Kältebehandlung im Kurztag die Eier bei 20° C im Langtag oder im Kurztag aufbewahrt wurden.

Keine Larven schlüpften im Gegensatz dazu aus den Eiern des Ansatzes E9, wobei die Eier ebenfalls 12 Wochen der Kälte ausgesetzt waren, aber während der gesamten Versuchsdauer ausschließlich unter Langtagbedingungen gelagert wurden.

Damit ist offensichtlich, daß eine Kältebehandlung alleine nicht zur Termination des Ei-Stadiums ausreicht. Dagegen kann durch Kurztagbedingungen auch ohne zwischenzeitliche Temperaturabsenkung ein Schlüpfen der Larven ausgelöst werden. Der Schlüpfertfolg und die Synchronisation ist aber deutlich besser, wenn die Kurztagbedingungen mit Kälte gekoppelt sind.

Es ergaben sich keine Hinweise auf eine Beeinflussung des Ei-Stadiums durch die Vorbehandlung der Elterntiere (Zucht bei LD 16:8 bzw. bei 8:16). Die Diapauseinduktion erfolgt somit unabhängig von den Außenfaktoren.

Den in Tabelle 5 zusammengefaßten Ergebnissen des Versuches zur Diapusedauer ist zu entnehmen, daß der Schlupf der ersten Larven unter den gewählten Bedingungen nach 12 - 14 Wochen ausgelöst werden konnte. Diese Tiere waren vor dem erneuten Überführen ins Warme 8 - 10 Wochen Kurztag und Kälte ausgesetzt. Bis zur 17. Woche waren aus den Kontrollansätzen bei konstant 20° C, jeweils LD 16:8 und LD 8:16, keine Larven geschlüpft. Daraus ist zu folgern, daß niedrige Temperaturen zusammen mit Kurztagbedingungen die Dauer der Ei-Diapause verkürzen können.

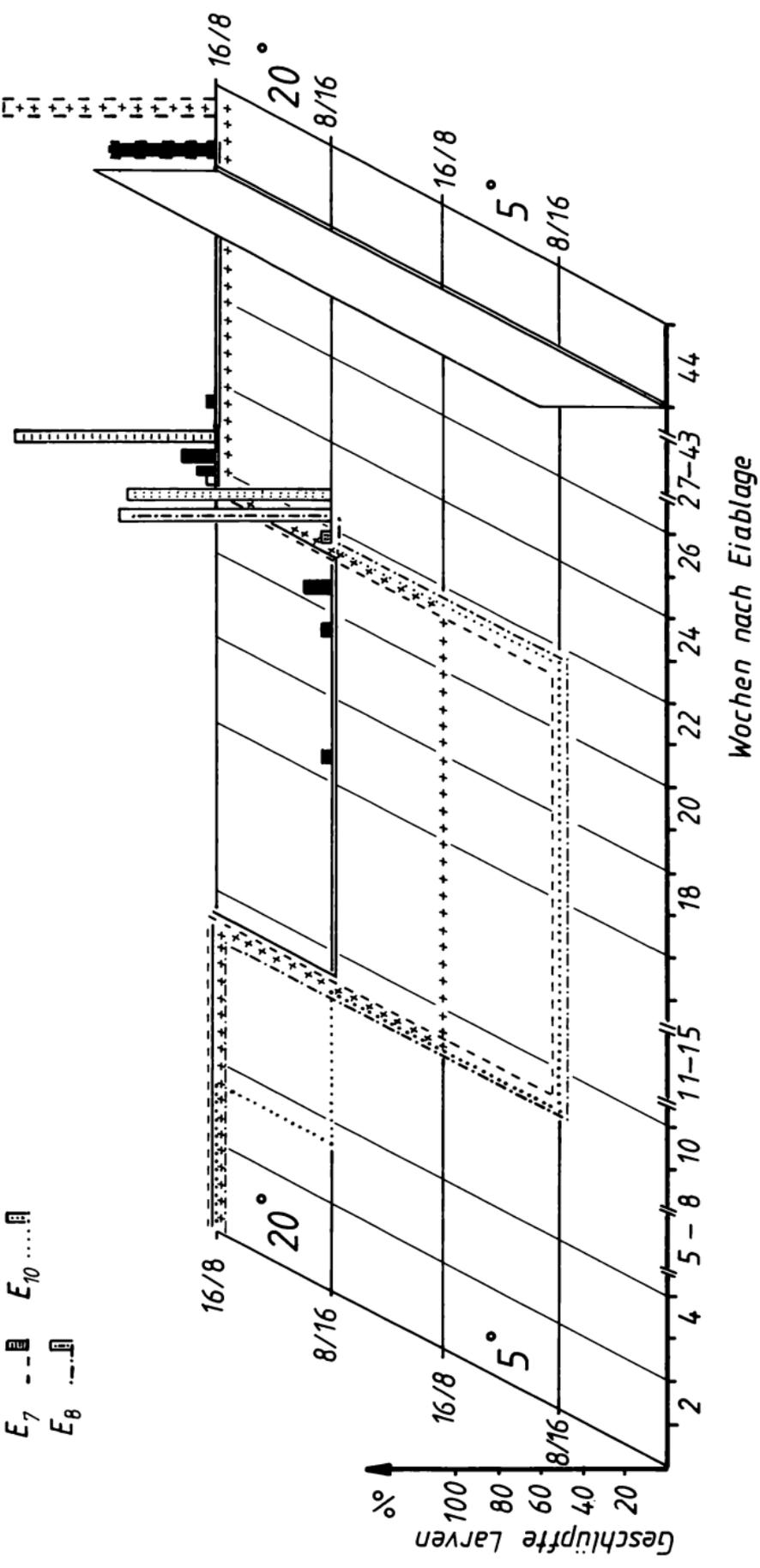
Eine Präparation mehrerer Eier von *P. apollo* ergab, daß unabhängig von den Photoperiodebedingungen schon 10 Tage nach der Eiablage ausdifferenzierte L<sub>1</sub>-Larven in den Eiern vorliegen (bei 20° C),<sup>1</sup> es sich also um keine Embryonaldiapause handelt.

Bei *P. apollo* tritt mit Erreichen des Ei-Stadiums eine obligatorische, auch durch eine Änderung der Außenfaktoren nicht vermeidbare Entwicklungshemmung ein, die als Diapause zu bezeichnen ist. Die Termination dieser Ei-Diapause erfolgt in erster Linie durch während der Dormanz herrschende Kurztagbedingungen; eine

Abb. 39:

*Parnassius apollo*: Anteil geschlüpfter Larven (y: in % der am Versuchsende fertilen Eier) in Abhängigkeit von der jeweiligen Versuchsbedingung und der Zeit nach der Eiablage (x: Tage). In jedem Ansatz wurden wenigstens 21 Eier getestet. Der Anteil der am Versuchsende (44. Wo.) noch Larven enthaltenden Eier ist vermerkt (gestrichelte Säulen).

- $E_6$  —■—
- $E_7$  - - - ■ - - -
- $E_8$  - · - · - ■ - · - · -
- $E_9$  +++
- $E_{10}$  ·····■····



zwischenzeitliche Temperaturabsenkung hat dagegen nur sekundäre Bedeutung (s.o.: Verkürzung der Diapausedauer, bessere Synchronisation und höhere Schlüpftrate). Ein Schlüpfen der Larven kann aber auch bei Darbietung der terminierend wirkenden Bedingungen erst nach 12 - 14 wöchiger Diapausedauer ausgelöst werden.

|  |    |    |    |    |    |    |
|--|----|----|----|----|----|----|
| Wochen nach Eiablage                             | 6  | 8  | 10 | 12 | 14 | 16 |
| Dauer der Kälte- und Kurztagbehandlung in Wochen | 2  | 4  | 6  | 8  | 10 | 12 |
| Anzahl der umgesetzten Eier                      | 17 | 17 | 17 | 17 | 17 | 17 |
| Anzahl der geschlüpften Larven                   | 0  | 0  | 0  | 3  | 15 | 11 |

Tab. 5:

*Parnassius apollo*: Die Gesamtzahl der Eier wurde zunächst für die ersten 4 Wochen nach der Eiablage unter Langtag (LD 16 : 8) und 20° C gehältert, daran anschließend wurden alle Eier in Kälte (5° C) und Kurztag (LD 8:16) verbracht, wo sie für unterschiedlich lange Zeiträume verblieben (2 - 12 Wochen). In der Tabelle angegeben ist nun die Zahl der Larven, die in Abhängigkeit von der Zeit nach Eiablage und der Dauer der Kältebehandlung (gekoppelt mit Kurztag LD 8 : 16) nach Rückführung in 20° C und Langtag (LD 16 : 8) geschlüpft ist. Alle Schlupfdaten beziehen sich auf den Stand der 17. Woche nach Eiablage. Kontrollen wurden unter konstanten Langtag- und Kurztagbedingungen, jeweils bei 20° C durchgeführt. Bis zur 17. Woche schlüpfte aus beiden Kontrollansätzen keine Larve.

### 3.7 Einflüsse durch den Weinbau

#### 3.7.1 Larvenfunde in Relation zu den Rebanbau- flächen

Durch eine Kartierung der Larvenfunde wurde am Beispiel des Standortes in Winnigen geprüft, ob auch innerhalb der Rebflächen Larven zu finden sind und ob sich eine mögliche Beeinträchtigung der Tiere durch weinbauliche Maßnahmen anhand ihrer räumlichen Verteilung im Weinberg und den angrenzenden Flächen nachweisen läßt. Es wurden auch Felsnasen abgesucht, die von allen Seiten durch Rebfelder begrenzt waren. Wegen der geringen Größe dieser "Felsinseln" erfolgte eine Beschränkung auf die Rebfelder und die unmittelbar daran angrenzenden Felsfluren (bis 5 m Abstand zum Rebfeld).

Die Kartierung ergab, daß im Weinberg eine inhomogene Verteilung der Larven von *P. apollo* vorlag. Auf den Rebfeldern wurden trotz stellenweise ausreichenden Sedum-Vorkommens keine Larven gefunden. Dagegen war eine Aggregation der Raupen auf innerhalb des Weinbergs liegenden "Felsinseln" und auf angrenzenden Felsfluren festzustellen.

Im Übergangsbereich zwischen Rebfeldern und Felsflur zeigte sich ein Randeffekt. Hier stieg die Zahl der gefundenen Larven mit zunehmender Entfernung von der Rebfläche stark an. Auf einer Weinbergmauer wurde nur in einem einzigen Fall eine Apollolarve beobachtet. Auch in einem Abstand von einem Meter zum nächsten Rebfeld wurde nur ein Tier gefunden. Aber schon in zwei und drei Metern Entfernung von der nächsten Rebfläche wurden jeweils zwei Raupen angetroffen. Erheblich mehr Larven, nämlich acht bzw. sechs Tiere, waren in einer Distanz von vier und fünf Metern festzustellen.

### 3.7.2 Weinbauliche Maßnahmen

Aus der Verteilung der Apollolarven im Weinberg und aus ihren ökologischen Ansprüchen wird die besondere Bedeutung der Felsfluren als Lebensraum dieser Art erkennbar. Dabei spielen auch "Felsnasen" inmitten des Weinbergs eine wichtige Rolle (Abb. 41). Eine Zerstörung von Felsfluren, durch Sprengen oder Abhobeln im Zuge von Flurbereinigungsmaßnahmen, kann daher nicht ohne Einfluß auf die Populationsdichte des Apollofalters bleiben.

Mit Zement gesetzte Steinmauern oder gar Betonmauern bieten der Futterpflanze der Larven entgegen den traditionellen Trockenmauern keine Wachstumsmöglichkeiten.

Auf Flächen mit einer reinen Reb-Monokultur, die weder Felsnasen noch angrenzende Felsfluren aufweisen, findet *Parnassius apollo* keine Lebensgrundlage (Abb. 42). In Winningen schloß sich eine solche, durch das Fehlen von "ökologischen Zellen" gekennzeichnete Fläche an den Apollo-Biotop unmittelbar an (moselabwärts von Winningen-Hamm bis zum Ortsrand Winningen). Trotz der Nähe zu den rezenten Apollo-Vorkommen (Winnigen-Blumslay,-Hamm) konnten hier weder Larven noch Falter beobachtet werden.

Die Beobachtungen aus dem Freiland deuten darauf hin, daß die Tiere auf den im Weinberg liegenden Felsnasen und auf angrenzenden Felsfluren durch das Ausbringen von Bioziden gefährdet sind. So wurden am 01.06.86 auf einer Felsnase in der Winninger Hamm, 3 m vom nächsten Rebfeld entfernt, zwei vergiftete Apollolarven gefunden. Diese Tiere zeigten die für die Raupen typische Schreckreaktion mit ausgestülpter Nackengabel, erhöhter Mobilität und Schlagen mit dem Vorderkörper (Abb. 40, s. S. 179). Diese Tiere zeigten zudem Kramp fzustände

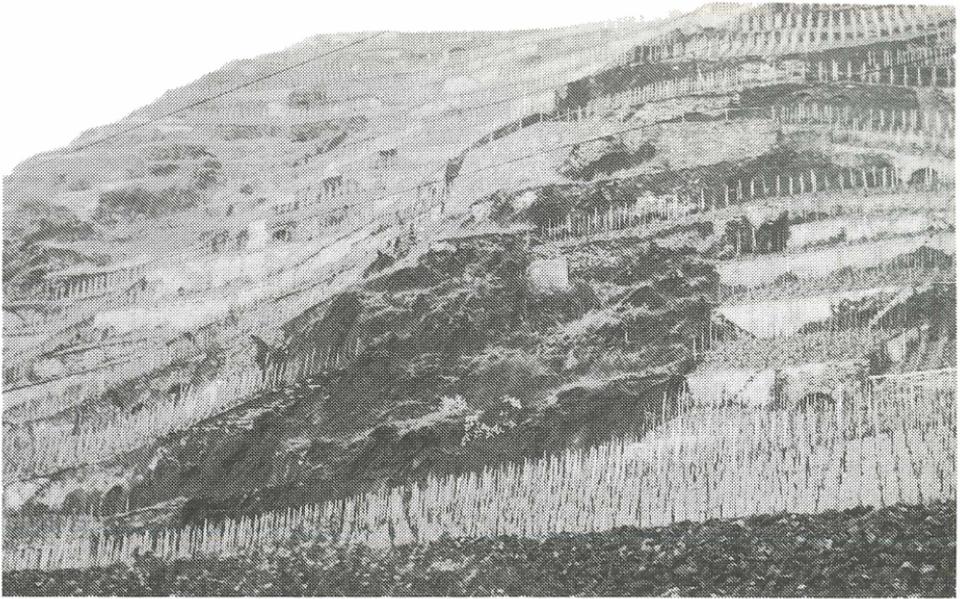


Abb. 41:

Von Rebflächen umgebene Felsnase im Weinberg (Umgebung von Winningen-Hamm). Hier wurden die beiden vergifteten Larven gefunden. Ende Juni konnten hier aber auch einige frisch geschlüpfte Imagines beobachtet werden.

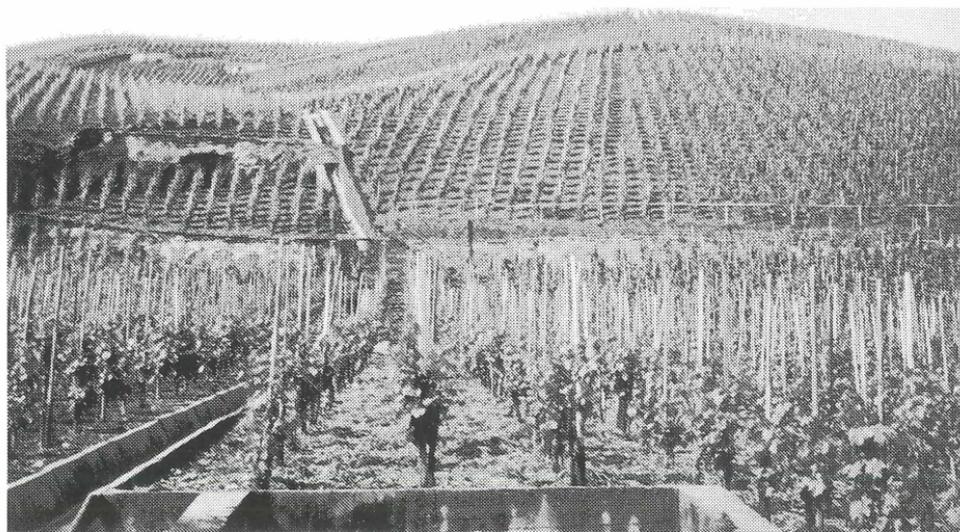


Abb. 42:  
Reb-Monokultur in der Nähe von Winnigen.

(Zucken oder Drehen um die Körperlängsachse).

Um eine mögliche Parasitierung feststellen zu können, wurde eines der Tiere ins Labor überführt. Dort verendete die Larve schon einen Tag später unter Austritt von Lymphe. Anhaltspunkte für einen Parasitenbefall ergaben sich nicht. Gleiche Symptome traten auch bei Tieren auf, deren Empfindlichkeit gegenüber Insektiziden in einem Laborversuch getestet wurde (s. Kap. 3.7.3). Daher ist ein Zusammenhang mit im Weinberg durchgeführten Rebschutzmaßnahmen anzunehmen, zumal am 30. und 31.05.86. in diesem Bereich eine Hubschrauberspritzung durchgeführt wurde. Bei dieser Spritzung wurde außer den Fungiziden Dithane Ultra und Netzschwefel auch das Insektizid Rubitox ausgebracht.

Die Problematik besteht dabei zum einen darin, daß der Hubschrauber den Sprühstrahl beim Überfliegen kleinerer Felsnasen, die zwischen den Rebkulturen liegen, nicht abstellt. Zum anderen werden auch größere, an die Rebfelder angrenzende Felsflächen von der Abdrift der Pestizide getroffen. Noch in über 30 Metern Entfernung von den Rebflächen waren auf den Felsen deutliche Spritzmittelflecken festzustellen. Entgegen schon bestehenden Vorschriften wurde auch ein Ausbringen von Rebschutzmitteln bei starkem Wind beobachtet (sowohl vom Hubschrauber als auch von Hand).

Einer Entwicklung von Apollolarven auf den Rebflächen selbst stehen noch andere Gründe entgegen. Außer dem mehrmaligen Einsatz von Insektiziden und Akariziden von Hand und vom Hubschrauber aus, dürfte auch die oftmalige Begehung der Flächen und ihre Düngung eine Rolle spielen. Eine weitere weinbauliche Maßnahme, die den Lebenszyklus von *P. apollo* berührt, ist das Herausharken oder Wegspritzen von *Sedum album* mit Herbiziden im Zuge der Bodenbearbeitung. Dies geschieht vornehmlich im zeitigen

Frühjahr und muß vor allem dann von Bedeutung sein, wenn auf diesen Sedum-Polstern im vorherigen Sommer Eier abgelegt wurden. Häufig wird der weiße Mauerpfeffer auch von den Weinbergmauern und an den Randgebieten entfernt.

Andererseits ergibt sich aus dem Flugverhalten der Falter, aber auch wegen der hohen Ansprüche der Larven an die Temperatur und die Besonnung des Standortes, eine Bevorzugung der offenen Felsfluren gegenüber den beschatteten Rebflächen. Eine direkte Beeinträchtigung der Imagines durch Rebschutzmaßnahmen konnte während des Untersuchungszeitraums in den untersuchten Biotopen nicht nachgewiesen werden.

Das Auflassen von Rebfeldern hat trotz der hier im Laufe der Zeit einsetzenden Verbuschung keinen nachteiligen Einfluß auf die Populationsdichte des Apollofalters (vgl. Kap. 3.2 und 4).

### 3.7.3 Empfindlichkeit der Larven gegenüber Rebschutzmitteln

In diesem Versuch wurde die Wirkung einiger gegen verschiedene Schadorganismen gerichtete Pflanzenschutzmittel auf Apollolarven getestet. Zusätzlich wurde der Einfluß von auch im Weinberg verwendetem Dünger auf die Raupen untersucht. Im einzelnen wurden die in Tabelle 6 aufgelisteten Mittel getestet.

| Rebschutzmittel |                  | Konzentration           | eingesetzte Subspecies | Mittleres Gewicht der eingesetzten 12 Larven |
|-----------------|------------------|-------------------------|------------------------|--|
| Fungizide       | Dithane Ultra    | 0,2 %                   | Bergamo, Süd-Alpen     | 0,92 ± 0,18 g                                |
|                 | Antracol         | 0,2 %                   | Bergamo, Süd-Alpen     | 0,99 ± 0,28 g                                |
|                 | Netzschwefel     | 0,2 %                   | Bergamo, Süd-Alpen     | 0,91 ± 0,16 g                                |
| Akarizid        | Plictran         | 0,04 %                  | vinningensis           | 1,08 ± 0,17 g                                |
| Insektizide     | E 605 forte      | 0,015 %                 | vinningensis           | 0,93 ± 0,17 g                                |
|                 | E 605 forte      | 0,002 %/verd.           | vinningensis           | 1,07 ± 0,17 g                                |
|                 | E 605 forte      | 0,002 %/verd.           | Bergamo, Süd-Alpen     | 1,10 ± 0,18 g                                |
| Düngung         | Nitrophoska      | 7 kg/100 m <sup>2</sup> | Bergamo, Süd-Alpen     | 0,75 ± 0,24 g                                |
| Kontrollen      | H <sub>2</sub> O | --                      | vinningensis           | 1,08 ± 0,11 g                                |
|                 | H <sub>2</sub> O | --                      | Bergamo, Süd-Alpen     | 1,08 ± 0,22 g                                |
| Gesamt:         |                  |                         |                        | 0,99 ± 0,11 g                                |

Tab. 6:

Liste der getesteten Rebschutzmittel und der verwendeten Konzentrationen; angegeben sind das Durchschnittsgewicht (mit der Standardabweichung) der verwendeten Raupen und die eingesetzte Unterart; je Ansatz wurden 12 Apollolarven (L<sub>5</sub>) getestet.

**Methode:** Die Applikation der Mittel erfolgte entsprechend den im Lebensraum der Tiere vorliegenden Gegebenheiten: Sie wurden mit einer Spritzpistole aus einer Entfernung von 0,5 m von oben auf die Larven versprüht; die Larven befanden sich dabei meist fressend auf, in große Zuchtschalen gepflanzten, Sedum-Polstern. Da die Raupen bei der Applikation gleichmäßig auf nur 4 der insgesamt pro Ansatz behandelten 8 Schalen verteilt wurden, konnten sie nach dem Kahlfressen der ersten Polster umgesetzt werden.

Die Pestizide wurden in der Regel mit den auch im Weinberg angewendeten Konzentrationen (s.o.) eingesetzt. Im Falle des Insektizids wurde zusätzlich auch die Wirkung des verdünnten Mittels (1:8) geprüft. Bei der Aufwandmenge wurde, entsprechend der mündlichen Mitteilung eines Rebschutzberaters (Treis, Weinbauschule Bullay) und den Angaben des Pflanzenschutzmittelverzeichnisses 1986 der Biologischen Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft, ein Wert von 2000 l/ha zugrundegelegt. Dieser Wert wurde auf die im Versuchsansatz vorliegende Fläche von 0,32 m<sup>2</sup> umgerechnet (=> 64 ml/0,32 m<sup>2</sup>). Die Aufwandmengen variieren im Freiland je nach Zeitpunkt der Spritzung, Sprühtechnik, Hanglage und verwendetem Pestizid. Bei dem in diesem Versuch relativ hoch angesetzten Wert muß berücksichtigt werden, daß sich die Toxizitätsgrenzen mit zunehmendem Gewicht (hier fast ausgewachsene Larven) der Tiere zu höheren Dosen hin verschieben dürften (SCHMIDT 1985). Als Reaktion der Larven auf die Mittel wurde das Verhalten bzw. die Mortalität am ersten, zweiten, dritten und siebten Tag nach der Applikation protokolliert. Ferner wurde die Anzahl Puppen je Ansatz, gegebenenfalls auch die Beschaffenheit und Fertilität der Falter registriert.

**Ergebnis:** Die Rebschutzmittel, die verschie-

denen Pestizidgruppen zugeordnet werden können, wirkten unterschiedlich auf die Apollolarven (vgl. Tab. 7). Obwohl die Tiere beim Sprühvorgang stets von den Mitteln benetzt wurden und noch ungefähr eine Woche von dem mitbehandelten Futter gefressen hatten, führten die drei getesteten Fungizide weder zu einer erhöhten Mortalität noch zu einem ungewöhnlichen Verhalten. Dagegen waren schon zwei Tage nach der Applikation des Akarizids alle Larven verendet. Auch der Einsatz des Insektizides führte nach einer gewissen Verzögerung zum Tode aller Tiere. Dabei schienen auch die Lösungen, die gegenüber der im Weinberg verwendeten Konzentration auf 1:8 verdünnt worden waren, immer noch weit über der letalen Dosis zu liegen.

Die Wirkung des Insektizids setzte 90 Minuten nach der Applikation ein. Sie äußerte sich zunächst in einer erhöhten Mobilität und dem Auftreten von Schreckreaktionen (mit ausgestülpter Nackengabel). Im weiteren Vergiftungsverlauf waren zunehmend auch krampfartige Erscheinungen zu beobachten. Zwischen den beiden getesteten Unterarten von *P. apollo* zeigten sich keine Unterschiede in der Empfindlichkeit gegenüber E 605 forte.

In den Kontrollansätzen, in denen die Raupen nur mit Wasser behandelt wurden, blieb die Mortalität gering (vgl. Tab. 7). Dies schließt einen negativen Einfluß des Lösungsmittels oder sonstiger Versuchsbedingungen auf die Überlebensrate der Larven aus (die Rebschutzmittel werden in wässriger Lösung appliziert). Die in allen Versuchen relativ hohe Puppenmortalität dürfte auf die unnatürlich hohe relative Luftfeuchtigkeit in den Sedum-Polstern zurückzuführen sein, die hier innerhalb der geschlossenen Versuchsbehältnisse ausschließlich als Verpuppungssubstrate zur Verfügung standen.

Um den Einfluß der Düngung zu prüfen, wurde im

Frühjahr 1986 *Sedum album* von der Mittelmosel in den Garten des Entwicklungsphysiologischen Institutes verpflanzt und dort mit 35 g (=7kg/100 m<sup>2</sup>) "Nitrophoska perfect" gedüngt. Diese Polster wurden Ende Dezember desselben Jahres mit 12 L<sub>5</sub>-Larven in große Zuchtschalen umgesetzt und die Reaktion der Larven entsprechend dem oben beschriebenen Rebschutzmittelversuch ausgewertet. Die Ergebnisse dieses Versuches sind daher ebenfalls in Tabelle 7 dargestellt. Sie zeigen, daß die Verfütterung des gedüngten Sedums keinen erkennbaren Einfluß auf die Larven hatte.

Tab. 7:

*Parnassius apollo*: Reaktion von L<sub>5</sub>-Larven auf Besprühen mit verschiedenen Rebschutzmitteln. Eingetragen ist die Gesamtzahl der bis zum jeweiligen Zeitpunkt gestorbenen Tiere und das Verhalten der überlebenden Larven. Die Tiere befanden sich bei Applikation der Mittel fressend auf Sedum-Polstern. In jedem Ansatz wurden 12 Tiere getestet. Die angewendeten Konzentrationen sind Tab. 6 zu entnehmen.

| Zeit nach Behandlung | Rebschutzmittel           | 1 Stunde<br>Gestorbene Tiere /<br>Verhalten | 24 Stunden<br>Gestorbene Tiere /<br>Verhalten | 48 Stunden<br>Gestorbene Tiere /<br>Verhalten | 1 Woche<br>Gestorbene Tiere /<br>Verhalten | Anzahl<br>Puppen | Anzahl<br>Imagines |
|----------------------|---------------------------|---|---|---|--|------------------|--------------------|
| Fungizide            | Dithane Ultra             | 0 / normal                                  | 0 / normal                                    | 0 / normal                                    | 0 / normal                                 | 9                | 5                  |
|                      | Antracol                  | 0 / normal                                  | 0 / normal                                    | 0 / normal                                    | 1 / normal                                 | 7                | 2                  |
|                      | Netzschwefel              | 0 / normal                                  | 0 / normal                                    | 0 / normal                                    | 0 / normal                                 | 10               | 5                  |
| Akarizid             | Plictran                  | 0 / normal                                  | 11 / subletale<br>Starre                      | 12 / --                                       | --   | --               | --                 |
| Insektizid           | E 605 forte               | 0 / Schreckreaktion                         | 6 / Tremor, z.T.<br>sublet. Starre            | 8 / Tremor, z.T.<br>sublet. Starre            | 12 / --                                    | --               | --                 |
|                      | E 605 forte, verd.<br>vin | 0 / Schreckreaktion                         | 2 / Tremor, z.T.<br>sublet. Starre            | 5 / Tremor, z.T.<br>sublet. Starre            | 12 / --                                    | --               | --                 |
|                      | E 605 forte, verd.        | 0 / Schreckreaktion                         | 7 / Tremor, z.T.<br>sublet. Starre            | 8 / Tremor, z.T.<br>sublet. Starre            | 12 / --                                    | --               | --                 |
| Düngung              | Nitrosphoska              | 0 / normal                                  | 0 / normal                                    | 0 / normal                                    | 0 / normal                                 | 9                | 6                  |
| Kontrollen           | H <sub>2</sub> O vin      | 0 / normal                                  | 0 / normal                                    | 2 / normal                                    | 4 / normal                                 | 8                | 2                  |
|                      | H <sub>2</sub> O          | 0 / normal                                  | 0 / normal                                    | 0 / normal                                    | 0 / normal                                 | 11               | 5                  |

#### 4. Zusammenfassende Besprechung der Ergebnisse

Die bisherigen Veröffentlichungen über die Ökologie des Apollo beruhen zum größten Teil auf Freilandbeobachtungen. Derartige Angaben sind aber ohne ein räumliches und zeitliches Bezugssystem naturgemäß von Zufälligkeiten und qualitativen Bewertungen abhängig. Daher wurde in der vorliegenden Arbeit versucht, einige wichtige Verhaltensleistungen quantitativ oder experimentell zu ermitteln und die Freilandbeobachtungen insgesamt durch Laborzuchten unter definierten Temperatur- und Photoperiodebedingungen zu ergänzen.

Von großer Bedeutung für die Beurteilung der Situation des Apollofalter an der Untermosel muß die Feststellung der Populationsgrößen sein. Interessant kann dabei ein Vergleich der in dieser Arbeit benutzten Fang- und Wiederfang-Methoden mit den auf Beobachtung beruhenden Zählungen sein, die von einer Arbeitsgruppe der rheinisch-westfälischen Lepidopterologen regelmäßig an der Untermosel durchgeführt werden (KINKLER et al. 1985). Durch Fang und Markierung der Falter konnten auch weitere populationsökologisch wichtige Merkmale wie Dispersion, Lebensdauer und Geschlechterverhältnis untersucht werden.

Nur durch eine genaue Kenntnis der Lebensweise und Biotopansprüche von *Parnassius apollo* können die möglichen Beeinträchtigungen der Art durch den Weinbau richtig erkannt und beurteilt werden. Im Folgenden sollen die Ergebnisse der einzelnen Teilbereiche der Untersuchung diskutiert werden.

## Lebenszyklus

*Parnassius apollo* ist ein univoltines Insekt. Die Entwicklung der Larven beginnt Anfang April mit dem Schlupf aus den Eiern und nimmt an der Mosel bis zur Verpuppung in der ersten Junihälfte etwa 60 - 70 Tage in Anspruch. Es ist anzunehmen, daß die Larvalentwicklung besonders im zeitigen Frühjahr tagsüber durch eine über die Lufttemperatur deutlich hinausgehende Erwärmung der Tiere gefördert wird. Dieser Temperaturgewinn basiert auf der schwarzen Färbung der Larven und einem thermoregulatorischen Verhalten, das auf möglichst freie Exposition zur Sonnenstrahlung ausgerichtet ist (s. Kap. 3.3.1), solange eine Körpertemperatur von  $25^{\circ}$  -  $35^{\circ}$  C nicht erreicht ist.

Die an heißen Tagen durchgeführten Verhaltensexperimente (z.B. am 10.06.86 - Abb. 13) lassen allerdings auch vermuten, daß Färbung und thermoregulatorisches Verhalten nur bei einer zeitlich relativ früh einsetzenden Larvalentwicklung im Jahresgang sinnvoll ist. Ein relativ späterer Entwicklungsbeginn könnte die Larven dagegen tagsüber der Gefahr von Überhitzung aussetzen, wie die hohen Extremtemperaturen andeuten, die im Hochsommer in den Biotopen gemessen wurden (s. Kap. 2.2).

Die gewonnenen Labordaten (Kap. 3.3.4) bestätigen den Freilandbefund, nach dem die Entwicklung der Larven über die fünf Larvenstadien relativ gleichmäßig verläuft. Die relativ geringfügigen Unterschiede in der Dauer der Stadien dürften im wesentlichen auf die jeweiligen Temperaturverhältnisse zurückzuführen sein. Ein Vergleich der im Labor ermittelten Entwicklungsdauer der Larven (bei  $20^{\circ}$  C: 85 Tage; bei  $25^{\circ}$  C: 30 Tage) mit dem Freilandbefund (60 - 70 Tage) ist nicht ohne weiteres möglich. Hierzu fehlen kontinuierliche Informationen über die

tatsächlichen Körpertemperaturen der Freilandtiere und über den Einfluß von Wechseltemperaturen. Die Tiere sind im Freiland zudem an kühlen oder regnerischen Tagen wenig oder überhaupt nicht aktiv. Außerdem dürften Differenzen hinsichtlich der täglichen Aktivitätsdauer bestehen, die im Labor unter konstanten Langtagbedingungen (LD 16:8) länger waren als im Freiland.

Besonders während der relativ langen Entwicklungszeit der Larven im Freiland ergeben sich zeitliche Überschneidungen mit dem Auftreten der Rebschädlinge im benachbarten Weinberg (Springwurm, Rhombenspanner, Erdraupe, Schild- und Schmierlaus, Pockenmilbe, Spinnmilbe, 1. Generation des Traubenwicklers). Daher sind besonders die Larven von *P. apollo* durch Rebschutzmaßnahmen gefährdet. Dagegen sind die Tiere während der Metamorphose weniger durch Spritzungen bedroht, da die Verpuppung versteckt unter Steinen oder in Sedum-Polstern erfolgt.

Die ab dem 20. Juni beginnende Flugzeit der Falter währte 1986 ca. 40 Tage, wobei besonders die zweite und dritte Woche der Flugperiode für die Fortpflanzung der Tiere von Bedeutung sein dürfte. Nachdem in den ersten Tagen fast nur männliche Falter schlüpften (s. Abb. 34), erschienen zu Anfang der zweiten Woche (also Anfang Juli) auch die Weibchen. Wie der rasch steigende Anteil der Weibchen mit Sphragis zeigte (Kap. 3.5.2), erfolgte die Begattung schon bald nach dem Schlupf der Weibchen. Wie Erfahrungen aus der Laborzucht lehren, beginnen die Weibchen am Tag nach der Begattung mit der Eiablage. Entsprechend konnten schon in den ersten Julitagen weibliche Apollofalter bei der Eiablage beobachtet werden. Nach WEIDEMANN (1986) schlüpfen die Weibchen bereits mit etwa 35 entwickelten Eiern. Bei guter Ernährung können die Weibchen zwischen 100 und 200 Eier im

Verlaufe von 8 - 10 Tagen ablegen.

Auch die Falter sind auf Temperaturen angewiesen, die der Jahreszeit entsprechen. Flugaktivität ist nur bei hohen Lufttemperaturen und/oder starker Sonneneinstrahlung zu beobachten (s. Kap. 3.5.1).

Schon 10 Tage nach der Eiablage liegen in den Eiern vollständig ausdifferenzierte  $L_1$ -Larven vor (bei konstant  $25^{\circ}$  C). Wie die Versuche zur Überwinterung und zur Ei-Diapause gezeigt haben (Kap. 3.6), überdauern die Tiere den Winter in der Regel als fertig entwickelte  $L_1$ -Larven im Ei. Auch dies muß für den Rebschutz von Interesse sein, da die Tiere durch die derbe Eihülle und das Wegfallen der Nahrungsaufnahme weniger empfindlich gegenüber Pestiziden sein dürften als freilebende, freßaktive Larven.

#### Verbreitung der Futterpflanzen

Die Aufnahme des Deckungsgrades der Raupen-Futterpflanzen (Kap. 3.2 - Abb. 10) auf den verschiedenen Flächen im Weinberg offenbart die herausragende Bedeutung der Felsfluren als Lebensraum von *Sedum album*. Da *Sedum album* die Haupt-Futterpflanze der Apollolarven darstellt, ergibt sich damit auch eine starke Bindung der Raupen an diese Felsbiotope.

In der Verbreitung von *Sedum album* gibt es dagegen kaum Unterschiede zwischen aufgelassenen und noch bewirtschafteten Rebflächen. Da jedoch auf den weinbaulich genutzten Flächen keine Larven gefunden wurden (s. Kap. 3.7.1), kann die Auflassung und nachfolgende Verbuschung von Rebflächen nicht als Ursache für den Rückgang des Apollofalters angesehen werden.

Aufgelassene Rebflächen, wie sie z.B. in Win-

ningen zwischen Blumslay und Belltal im oberen Hangbereich vorkommen, waren 1986 nur in geringem Maße vom Apollo besiedelt. Es wurden dort nur dann Larven und Falter gefunden, wenn sich in der unmittelbaren Nachbarschaft größere Felsfluren befanden. Durch die Vergrasung oder Verbuschung der ehemaligen Rebflächen ist *Sedum album* auch hier weitgehend auf alte Weinbergmauern und Felsnasen begrenzt. Die Besiedlung der aufgelassenen Flächen durch Nektarpflanzen (z.B. Disteln der Gattung *Cirsium*) ist wohl nur auf bestimmte Sukzessionsstadien begrenzt. Die sich auf diesen Flächen schließlich ausbreitenden *Rubus*-Arten werden von den Faltern nur bei Abwesenheit anderer und vermutlich geeigneterer Nektarquellen genutzt.

Insgesamt ist eine weite Verbreitung und hohe Dominanz von *Sedum album* an der Untermosel festzustellen. Auch DAHMEN (1955) erwähnt in seiner Arbeit über die Xerothermvegetation der unteren Mosel die besonders gute Ausbildung der Assoziation des *Sedetum montani* in diesem Bereich. Allerdings ist diese hohe Dominanz auf Felsfluren und Mauern beschränkt. Da die Größe lokaler Apollo-Populationen auch von der Größe der zur Besiedlung geeigneten Fläche abhängt, kann eine Verkleinerung dieser Lebensräume sowie deren zusätzliche Beeinträchtigung durch abdriftende Biozide nicht ohne nachteiligen Einfluß für den Apollo bleiben.

Auch die Versorgung der Imagines mit Nektarpflanzen ist von großer Bedeutung, da davon die Lebensdauer der Falter und die Zahl der abgelegten Eier abhängt. Die Ernährung der Falter war im Untersuchungsgebiet Winnigen durch die dort relativ zahlreich anzutreffenden Scabiosen-Flockenblumen als gesichert anzusehen. Von deren Blüten nahmen die Falter gerne und ausgiebig Nektar auf.

Im Ausoniussteinbruch stand den Faltern am An-

fang der Flugperiode 1986 ein weniger optimales Nektarangebot zur Verfügung. Hier wurden die Imagines häufig bei der Nektaraufnahme auf Brombeerblüten beobachtet. Dabei dürfte die vermutlich geringere Ergiebigkeit einer Blüte durch ihre große Zahl in einem gewissen Maße ausgeglichen werden. Eine andere, von den Faltern bevorzugte Nektarquelle stellten die Blüten von *Origanum vulgare* dar, die sich im Ausoniussteinbruch Anfang Juli öffnen.

*Parnassius apollo* saugt ebenfalls gerne auf Disteln (z.B. der Gattung *Cirsium*) und Witwenblumen (*Knautia arvensis*), die aber in den Untersuchungsgebieten nur verstreut vorkommen. Auch die Mehrzahl der Nektarpflanzen findet ihre weiteste Verbreitung auf den Steppenheiden und Felsfluren.

## Ökologie der Larven

Die Ökologie der Apollolarven muß als Anpassung an den Lebensraum der offenen Felsfluren verstanden werden, an den die Tiere durch die Abhängigkeit zur Futterpflanze *Sedum album* gebunden sind. Die Temperaturmessungen belegen, daß dieser Lebensraum maßgeblich durch die weite Spanne und die hohen Maxima der Temperatur geprägt wird. Hier muß ein großer Temperaturbereich möglicher Aktivität und eine gute Ausnutzung hoher Temperaturen ( $25^{\circ}\text{C}$  -  $35^{\circ}\text{C}$ ) von Vorteil sein. Wie die Laborexperimente gezeigt haben (vergl. Kap. 3.3.2 - 3.3.4), treffen auf die Larven von *P. apollo* beide Kriterien zu.

Das Verhalten der Larven im Freiland ist darauf abgestimmt, durch die Strahlungsenergie der Sonne und eine freie Exposition auf den Sedumpolstern eine Aufheizung der Körpertemperatur über die Lufttemperatur hinaus zu erreichen. Es ist anzunehmen, daß dabei sowohl die schwarze

Färbung der Raupen als auch die Orientierung der Körperlängsachse zur einfallenden Sonnenstrahlung eine Rolle spielen. Nach Erreichen einer Körpertemperatur, die nach Auswertung der Labor- und Freilanddaten bei ungefähr 25° C liegen dürfte, wird die weitere Aufwärmung und die Gefahr der Überhitzung durch das Aufsuchen von Schatten vermindert. Damit zeichnete sich sowohl bei den Laborversuchen als auch bei den Messungen und Beobachtungen im Freiland ein bevorzugter Körpertemperaturbereich ab, etwa zwischen 25° C und 35° C, den die Larven über eine ethologische Temperaturregulation anstreben.

Die Fähigkeit zur ethologischen Temperaturregulation ist bei zahlreichen, aber nicht bei allen Lepidopteren-Arten verbreitet. Eine über das Verhalten bewirkte Temperaturregulation wurde zum Beispiel bei den Larven von *Hyles lineata* (CASEY 1976), bei *Hemileuca oliviae* (HANSEN et al. 1984), bei *Malacosoma americanum* (KNAPP und CASEY 1986), bei *Danaus plexippus* (RAWLINS und LEDERHOUSE 1981), sowie bei den beiden *Colias*-Arten *C. eurytheme* und *C. philodice* (SHERMAN und WATT 1973) nachgewiesen. Im Vergleich zu den genannten Arten liegt das von *P. apollo* bevorzugte Temperaturniveau relativ hoch. Bei anderen Lepidopterenlarven, wie z.B. bei *Manduca sexta* (CASEY 1976) und bei *Lymantria dispar* (KNAPP und CASEY 1986), findet dagegen keine Regulation der Körpertemperatur durch das Verhalten statt.

Während die Körpertemperatur der letztgenannten Arten damit mehr oder weniger der Temperatur der Luft entspricht, erreichen Schmetterlingslarven mit ethologischer Temperaturregulation zum einen eine begrenzte Unabhängigkeit von der Außentemperatur, zum anderen wird meist durch ein Verhalten des "Sich-sonnen" (basking) eine über der Lufttemperatur liegende Körpertemperatur eingestellt. Dieses Verhalten, wie

es die Apollolarven besonders am Morgen zeigen, verkürzt durch den erzielten "Temperaturgewinn" die Entwicklungsdauer. Damit verringert sich auch die Zeit, in der die Larven dem Zugriff von Prädatoren und Parasiten ausgesetzt sind. Allerdings erhöht die zur Aufheizung in der Sonne notwendige offene Exposition die Auffälligkeit der Raupen, was wiederum eine Erhöhung des Prädationsrisikos bedeuten muß. In diesem Zusammenhang dürfte der Abwehrmechanismus der Nackengabel (Osmaterium), die Warnfärbung und der relativ hohe Rohalkaloidgehalt von *Sedum album* (FRANCK und HARTMANN 1963) im Sinne einer Verringerung des Prädationsdruckes von Bedeutung sein.

Der Aktionsradius der Apollolarven ist als relativ klein einzustufen. Die daraufhin beobachteten  $L_4$ - und  $L_5$ -Larven entfernten sich im Laufe eines Tages im Mittel nur 30 - 60 cm vom morgendlichen Ausgangspunkt der Aktivität (vergl. Kap. 3.3.1). Allerdings sind diese Ergebnisse nicht zu verallgemeinern, da sich die Tiere während dieser Versuche auf Flächen mit hoher *Sedum*-Dominanz befanden. In vielen Fällen müssen die Tiere die Futterpflanze aber erst noch aufsuchen, weil die Weibchen die Eier außerhalb von *Sedum*-Polstern oder auf einzelnen, isoliert wachsenden *Sedum*trieben abgelegt hatten. Zuweilen fallen auch ältere Larven von steil im Fels exponierten *Sedum*-Polstern herunter. Auch in Hinblick auf die Verteilung und Dominanz von *S. album* wäre es wichtig zu wissen, welche Entfernungen die frisch geschlüpften und die älteren Raupen auf der Suche nach der Futterpflanze zurücklegen können.

### Puppenstadium

Die ausgewachsenen  $L_5$ -Larven von *P. apollo* suchten zur Verpuppung hauptsächlich Laubstreu,

Schiefergestein oder Sedum-Polster auf (vergl. Kap. 3.4). Da sich die Puppen dann meist tief im Lückensystem dieser Substrate befinden, stellt dies einen weitgehenden Schutz vor Prädatoren und auch Spritzmitteln dar. Da verschiedene Substrate angenommen werden, dürfte in dieser Hinsicht im Freiland keine Limitierung bestehen. Einzige Voraussetzung für die Eignung eines Substrates zur Verpuppung dürfte das Vorliegen eines Lückensystems sein, das die Konstruktion eines lockeren Gespinnstes ermöglicht. Dies scheint die Ursache dafür zu sein, daß das Erde-Sand-Gemisch im Wahlversuch nicht als Verpuppungssubstrat angenommen wurde.

Bei der Laborzucht der Tiere war besonders bei anhaltend hoher Luftfeuchtigkeit (90 - 100 % r. F.) eine hohe Puppenmortalität zu verzeichnen (20 - 50 %; vergl. auch KHEIL 1905). Dies könnte auch im Freiland bei entsprechenden Wetterlagen zu Verlusten führen.

### Ökologie der Imagines

Die Beobachtungsreihen zum Verhalten der Imagines offenbarten eine starke Abhängigkeit des Falterfluges von Temperatur und Sonneneinstrahlung. Besonders am Morgen zeigten die Apollofalter ein für viele Tagfalter typisches Sonnenverhalten, wie es zum Beispiel von VIELMETTER (1958) bei *Argynnis paphia* beschrieben wurde. Die über dieses Verhalten angestrebte Aufheizung auf eine zur Flugaktivität erforderliche Körpertemperatur nahm morgens und abends wegen der größeren Differenz zur Lufttemperatur und niedrigerer Strahlungsintensitäten mehr Zeit in Anspruch als mittags. Entsprechend waren die Verweildauern am Boden morgens und abends am längsten. Dagegen hielten sich die Tiere gegen Mittag nur kurz auf dem Boden auf (90 % der Falter weniger als 45 sec.). Da die offenen,

nach Süden geneigten Felsflächen des Biotops an unbewölkten Tagen in starkem Maße strahlungsexponiert sind, dürfte die zum Flug erforderliche Temperatur hier um diese Zeit schnell erreicht sein bzw. gar nicht erst unter das Minimum absinken. Möglicherweise besteht hier für die Falter bei einem längeren Aufenthalt auf dem Substrat sogar die Gefahr der Überhitzung. HEINRICH (1986) fand auch bei der Satyride *Coenonympha inornata* eine Abhängigkeit zwischen der Aufenthaltsdauer am Boden und der Lufttemperatur. Ein in dieser Arbeit ebenfalls nachgewiesener Zusammenhang zwischen Lufttemperatur und Flugdauer ließ sich aber bei *Parnassius apollo* nicht nachweisen. Insgesamt weisen die Beobachtungsreihen und Temperaturmessungen darauf hin, daß auch die Imagines von *P. apollo* eine ethologische Temperaturregulation durchführen. Der dabei bevorzugte Temperaturbereich dürfte noch leicht über dem von den Larven angestrebten Niveau liegen.

Die Länge und das tageszeitliche Muster der Blütenbesuche wird durch verschiedene Faktoren beeinflusst. Zum einen dürfte hier die Ergiebigkeit der Nektarquelle eine bedeutende Rolle spielen, die sich in der Hauptsache aus der Produktion der Pflanze und der von den Blütenbesuchern entnommenen Nektarmenge ergibt. Dabei kann die Nektarproduktion von Pflanzen tageszeitlich variieren und die Blütenmorphologie das Spektrum der Besucher einschränken. Die aus vielen engen Röhrenblüten zusammengesetzten Infloreszenzen von Compositen, wie der häufig von den Apollofaltern besuchten Skabiosen-Flockenblume (*Centaurea scabiosa*), sind besonders für Schmetterlinge mit ihren langen Saugrüsseln gut zugänglich. Zum anderen wird der Blütenbesuch bei *P. apollo* von Verhaltensweisen zur Temperaturregulation überlagert. Insgesamt nahmen die häufigen Blütenbesuche einen erheblichen Teil der Zeit in Anspruch, was auf einen hohen Nektarbedarf der Falter hinweist und die Bedeutung

einer ausreichenden Versorgung mit Nektarpflanzen unterstreicht. Erfahrungen aus der Laborzucht lassen einen Zusammenhang zwischen Nektarversorgung und der von den Weibchen abgelegten Eizahl vermuten (vergl. auch WEIDEMANN 1986). Diese für das Überleben der Art wichtige Abhängigkeit bedarf aber noch der genaueren Klärung.

Die Schätzung der Populationsgrößen erwies sich als problematisch. Aufgrund der absolut gesehen geringen Zahl der Wiederfänge war die Bearbeitung des Zahlenmaterials mit verschiedenen statistischen Methoden (BAILEY 1951, 1952; JOLLY-SEBER 1965; LINCOLN 1930; MANLY u. PARR 1968) schwierig. Die hiermit erzielten Ergebnisse mußten im vorliegenden Fall als unzuverlässig angesehen werden. Als Ursachen dafür, daß nicht mehr Falter wiedergefangen werden konnten, können die Unzugänglichkeit des Geländes, auftretende Schlechtwetterphasen und die relativ großen Abstände zwischen den Fangtagen gelten. Zudem waren die Populationen insgesamt relativ klein und es mußte alternierend an zwei Standorten gefangen werden. Da beim Netzfang der Tiere aber ein zeitliches (8,5 Stunden-Fangtag) und räumliches (definierter Transekt) Bezugssystem vorlag, dürfen hieraus Schlüsse über die Populationentwicklung und die Mindestgröße der Population gezogen werden. Zur Beurteilung der Situation des Moselapollos wären Erkenntnisse über das Ausmaß und die Ursachen der jährlichen Populationsdichteschwankungen wertvoll, die aber nur durch langfristige Untersuchungen gewonnen werden könnten.

Das stark zugunsten der Männchen verschobene Geschlechterverhältnis, wie es in den Freilandfängen auftrat (Abb. 34), erklärt sich zum Teil aus der besseren "Fängigkeit" der Männchen. Die nach der Einteilung von SCOTT (1973) zum "Patrolling"-Typ zu zählenden Apollofalter-Männchen durchstreifen auf der Suche nach Weibchen

das Biotop. Dadurch geraten die flugaktiven Männchen häufiger ins Netz als die schwerfälligeren, oft mit der Eiablage beschäftigten Weibchen. Diese Annahme erklärt aber nur die Diskrepanz, die zwischen dem im Freiland gefundenen und dem in der Zucht auftretenden Geschlechterverhältnis (Tab. 4) besteht. Auch CAPDEVILLE (1978) und PALIK (1980) sprechen von einem deutlich höheren Anteil der Männchen an den Populationen von *P. apollo*. Im übrigen kommen deutlich zugunsten der Männchen verschobene Zahlenverhältnisse der Geschlechter auch bei vielen anderen Schmetterlingsarten vor (z.B. bei *Colias*, WATT et al. 1977, 1979). Möglicherweise steht dieses Phänomen in Zusammenhang mit der Tatsache, daß die Weibchen bei den Lepidopteren in bezug auf die Geschlechtschromosomen hemizygot sind und daß daher solche Gene, welche geschlechtschromosomengekoppelt und rezessiv sind und die Vitalität mindern, sich vornehmlich im weiblichen Geschlecht auswirken können.

Wie zuvor im Freiland konnte auch während der Laborzucht festgestellt werden, daß die Männchen einige Tage vor den Weibchen schlüpfen. Nach WOHLFAHRT (1981) ist dies für viele Tagfalter typisch. Die Verschiebung war nicht auf eine unterschiedliche Dauer des Puppenstadiums zurückzuführen. Vielmehr deuten die aus der Zucht gewonnenen Erfahrungen darauf hin, daß sich Larven, aus denen später männliche Falter schlüpfen, früher verpuppen. Hierbei könnte das geringere Gewicht der männlichen Apollofalter eine Rolle spielen.

Ein vorzeitiges Schlüpfen der Männchen könnte auch eine durch Selektion mit Prädatoren herausgebildete Strategie darstellen. Der große "Überschuß" an Männchen zum Zeitpunkt des Erscheinens der Weibchen sichert eine rasche Begattung. Dazu kommt noch, daß sich jedes Weibchen wegen der Ausbildung der Begattungstasche

nur einmal paaren kann. Daher dürfte sich für die Männchen die Wahrscheinlichkeit, zur Fortpflanzung zu kommen, mitzeitigem Schlüpfen und intensiverer Suchaktivität erhöhen. Außerdem gewährleistet die frühzeitige Begattung der Weibchen auch die rasche Ablage fertiler Eier. Es verringert sich das Risiko, daß ein Weibchen schon vor der Ablage der größtmöglichen Eizahl zugrundegeht. In der Zucht war zu beobachten, daß auch unbegattete Weibchen ca. 1 Woche nach dem Schlupf mit der Ablage ihrer Eier beginnen. Im Freiland wiesen im zweiten und letzten Drittel der Flugperiode denn auch fast alle gefangenen Weibchen eine Begattungstasche auf. Die Feststellung, daß Kopulationen im Ausoniussteinbruch im Mittel früher zustande kamen als in Winnigen, kann durch die dort höhere Falterdichte erklärt werden. Dies weist aber auch auf die Gefahr hin, daß sich mit zunehmender Verinselung der Biotope und abnehmender Falterdichte die Wahrscheinlichkeit einer Begegnung der Geschlechter verringert.

Die geringen Entfernungen, die zwischen Markierungs- und Wiederfangort lagen (Abb. 36), belegen die hohe Standorttreue der Falter. Auch CAPDEVILLE (1978) bezeichnet den Falter als ortstreu. Schon LEDERER (1937) nennt das Auftreten von *P. apollo* in Deutschland inselartig. Damit ergibt sich das Problem, daß es sich bei den meisten rezenten Apollo-Biotopen an der Untermosel um voneinander isolierte Vorkommen handelt, zwischen denen jährlich kein stärkerer Genaustausch stattfindet. Zur Erhaltung stabiler Populationen muß es somit um so wichtiger sein, dem Apollofalter an den verbliebenen Standorten ausreichende Flächen als Lebensraum zu bewahren. PALIK (1980) gibt als Mindestgröße für die Populationen des polnischen Apollofalters 20 bis 30 Individuen pro 1500 m<sup>2</sup> an. Eine solche Populationsdichte wurde an den Untersuchungsstandorten aber bei weitem nicht erreicht. Im Ausoniussteinbruch flogen zur Zeit

der maximalen Populationsentwicklung ca. 4 Falter pro 1500 m<sup>2</sup>, in Winnigen noch etwas weniger. Danach sind nach BLAB (1983), der die Zahlen von PALIK zitiert, erheblich größere Flächen notwendig, um langfristig stabile Falterpopulationen zu erhalten.

## Überwinterung und Ei-Diapause

Bei *Parnassius apollo* tritt beim Erreichen des Ei-Stadiums eine obligatorische Entwicklungshemmung auf, die als Diapause bezeichnet werden kann. Die Termination dieser Ei-Diapause erfolgt vornehmlich durch Kurztagbedingungen; eine gleichzeitige Behandlung mit Kälte synchronisiert das spätere Schlupfereignis und erhöht die Schlupfrate. Der Schlupf der Raupen kann aber auch bei Darbietung dieser Bedingungen erst 12 - 14 Wochen nach der Eiablage ausgelöst werden (vergl. Tab. 5). MÜLLER (1976) faßt eine obligatorische Diapause, wie sie hier im Fall von *P. apollo* auftritt, als eine Weiterentwicklung der Parapause auf. Nach WITSACK (1981), der das System von Müller erweitert hat, müßte die bei *P. apollo* vorliegende Dormanzform als Sekundärparapause bezeichnet werden. WITSACK (1981) definierte sie als eine "nicht vermeidbare, sondern stets eintretende und später durch Senken des Valenzbereichs terminierbare Dormanz". Obligatorische Dormanzformen sind typisch für univoltine Arten, zu denen *P. apollo* wie auch die meisten anderen Arten der Gattung *Parnassius* zählen (LEDERER 1937).

In Anbetracht der obligatorischen Diapausedauer von 12 - 14 Wochen erscheint es möglich, daß im Freiland auch im Herbst schon Raupen schlüpfen könnten. Allerdings sind die Eier bis dahin keinen Kurztagbedingungen ausgesetzt. In diesem Zusammenhang wäre es interessant, die im Hinblick auf die Termination kritische Photoperi-

ode zu kennen.

Wie die unter konstanten Bedingungen durchgeführten Versuche zeigten (Abb. 38), schlüpfen auch aus Eiern, die Langtagbedingungen ausgesetzt sind, vereinzelt Larven. Damit wäre ein von mehreren Autoren (z.B. LEDERER 1937, MOSER und OERTLI 1980, WEITZEL - mdl. Mitteilung) beobachtetes Schlüpfen einzelner Raupen im Herbst eher auf die nicht absolute Diapause-Kontrolle zurückzuführen. Im Jahre 1986 konnte ein vorzeitiges Schlüpfen von Larven aber nicht beobachtet werden. Aufgrund dieser Ergebnisse darf angenommen werden, daß die Überwinterung von *P. apollo* in der Regel im Ei erfolgt. Ein vorzeitiges Schlüpfen von Raupen im Herbst stellt wohl die Ausnahme dar und dürfte nur in Jahren mit starker spätherbstlicher Erwärmung, vielleicht sogar nur nach vorhergehenden Frühfrösten, zu beobachten sein.

Die sich bei Überwinterung und Diapause abzeichnende Strategie erscheint sinnvoll. Die zum späteren Schlüpfen der Larven notwendige Perzeption von Kurztagbedingungen verhindert in der Regel ein vorzeitiges Schlüpfen im Herbst, wo die Tiere aufgrund der hohen Temperaturansprüche von Larven und Imagines keine geeigneten Bedingungen zur Entwicklung vorfinden würden. Nach der Perzeption von Kurztag im Spätherbst oder Winter ist es normalerweise zu kalt, als daß die Larven schlüpfen könnten. Im Laufe des Winters erlischt die endokrine Kontrolle für diapauseverlängernde Bedingungen allmählich, der bei gleichzeitig herrschender Kälte eine thermische Quieszenz folgen kann. Ein synchrones Schlüpfen der Larven ist dann bei stärkerer Erwärmung im Frühjahr gewährleistet. Daß schon im Herbst geschlüpfte  $L_1$ -Larven den Winter überdauern können, erscheint angesichts der Zuchtergebnisse bei  $15^{\circ}\text{C}$  unwahrscheinlich. Bei dieser konstanten Temperatur waren nach 70 Tagen alle Tiere verendet.

## Einflüsse durch Weinbaumaßnahmen

Wie die durchgeführten Untersuchungen gezeigt haben, ist *Parnassius apollo* aufgrund seiner ökologischen Ansprüche an den Lebensraum der offenen Felsfluren gebunden. Aus der unmittelbaren Nachbarschaft vieler dieser Felsfluren mit den Rebflächen ergeben sich bislang unvermeidbare Gefährdungen der Apollo-Populationen durch die Ausbringung von Insektiziden und Akariziden mit dem Hubschrauber über den Rebflächen, da die Biozide zumindest auch den Randbereich der Felsfluren erreichen. Der Versuch zur Empfindlichkeit der Larven gegenüber Rebschutzmitteln (Tab. 7) bestätigt die zu erwartende letale Wirkung der Insektizide, offenbart aber zusätzlich die Gefährlichkeit der Akarizide. Da selbst die Applikation der verdünnten Insektizidlösungen bei den Larven zum Tod führte, muß angenommen werden, daß auch eine weniger konzentrierte Abdrift von einigen Rebschutzmitteln eine Gefahr für die Tiere darstellt. Gegenüber den drei getesteten Fungiziden zeigten die Apollolarven keine Empfindlichkeit. Im Freiland dürften die Larven besonders dadurch gefährdet sein, daß sich ihre langen Entwicklungszeiten von 2 Monaten zwischen April und Mitte Juni mit dem Auftreten vieler Rebschädlinge zeitlich überschneidet und daß die Larven - abgesehen von den frühen Morgenstunden - offen auf den Sedumpolstern exponiert sein können. Die während des Tages durchgeführten Spritzungen können die Larven daher direkt benetzen.

Der zwischen Reb- und Felsflächen beobachtete Randeffekt kann verschiedene Ursachen haben. Die bei Annäherung an das Rebfeld festzustellende Abnahme der Larvenzahl könnte einerseits auf den negativen Einfluß von Rebschutzmitteln zurückzuführen sein (z.B. Folidol-Öl, Eftol-Öl, Akarizide). Andererseits vermieden die Falter in der Regel bei ihrem Flug die Randbereiche

(Kap. 3.5.1), womit sich der beobachtete Randeffekt auch aus einer entsprechenden Präferenz der zentralen Bereiche für die Eiablage erklären ließe. Die Größe und Struktur der Felsfluren ist daher bei den Bestandserhebungen und ökologischen Bewertungen besonders zu berücksichtigen.

Da die Populationsdichte einer Art von der besiedelbaren Arealgröße abhängen kann, dürfte eine weitere Verkleinerung von einzelnen Felsfluren auf die Dauer auf die Bestandsdichte des Apollos nicht ohne Einfluß bleiben. Daher sollte eine weitere Dezimierung der vorhandenen Felsfluren, etwa durch Flurbereinigungsmaßnahmen oder andere Eingriffe in die Landschaft, vermieden werden. Wenn weiterhin die im Weinberg liegenden Felsnasen sowie die angrenzenden Felsfluren von den Insektiziden und Akariziden während der Apollo-Periode ausgespart bleiben könnten, würde sich die dem Apollofalter tatsächlich zur Verfügung stehende Fläche beachtlich vergrößern. Die durch die Rebschutzmittel direkt verursachten Verluste würden unterbleiben, eine Erholung der Teilpopulationen und damit eine langfristige Erhaltung des Untermosel-Apollos wäre dann möglich.

Nach PALIK (1980) und nach BLAB (1983) sind für langfristig stabile Populationen des Apollofalters gewisse Mindestdichten (PALIK: 20 - 30 Individuen/1500 m<sup>2</sup>) erforderlich. Auch WEIDEMANN (1986) betont angesichts der geringen Entfernungen, die von den Faltern überbrückt werden, die Bedeutung ausreichender Arealgrößen. KARL plädiert bereits 1978 in seiner Arbeit über Weinanbau und ökologische Probleme der Weinbergflurbereinigung in Franken für die Erhaltung von größeren, innerhalb des Weinbergs liegenden Felsnasen und angrenzenden Randbiotopen. Er begründet dieses nicht nur mit Belangen des Artenschutzes, sondern er wies auch auf den möglichen Beitrag solcher "ökologischer Zellen"

für eine biologische Schädlingsbekämpfung im Weinbergbereich hin. DEIXLER und RIESS (1978) gingen detailliert auf die Wechselwirkungen zwischen ökologischen Zellen und den im Weinberg auftretenden Schadorganismen ein. Sie kamen zu dem Schluß, daß viele der auf solche Zellen angewiesenen Tierarten, besonders insektenfressende Vögel und Parasiten (Schlupf-, Erzwespen, bestimmte Fliegenarten), einen Beitrag zur Bekämpfung der im Weinberg auftretenden Schadorganismen leisten können.

Während des Untersuchungszeitraums konnte ein Wegfangen von Faltern durch Sammler nicht beobachtet werden. Eine in der Vergangenheit übertriebene Sammeltätigkeit dürfte aber zur Dezimierung der Falterpopulationen beigetragen haben. Z.B. hat GOLTZ (1924) geschätzt, daß im ehemals bis nach Traben-Trarbach an der Mosel und in die Eifel reichenden Verbreitungsgebiet jährlich 500 Apollofalter gefangen wurden.

CAPDEVILLE (1978) führte den vielerorts festzustellenden Rückgang des Apollofalters nicht nur auf die anthropogen verursachte Zerstörung seiner Biotope, sondern auch auf eine zunehmende klimatische Erwärmung zurück. Diese sei der Grund für eine Verdrängung von *Sedum album* durch in die Lebensräume vordringendes Buschwerk. Gegen diese Hypothese spricht die Tatsache, daß *Sedum album* ein submediterranes Florenelement darstellt (LÖSER und REHNELT 1983) und als wärmeliebende Pflanze mit geringen Ansprüchen an die Bodenaufgabe auf offenen Felsflächen sehr konkurrenzfähig ist. Ein Rückgang von *Sedum album* ist nur auf tieferbödigen Flächen zu beobachten, wenn sich die Form der Bewirtschaftung ändert, z.B. wie bei dem Wegfall der Schafbeweidung auf der Fränkischen Alb (KINKLER 1986) oder bei einer Auflassung von ehemaligen Rebflächen. Zudem tritt *Sedum album* oft auf neu entstandenen Brachflächen als Pionierbesiedler auf und kann hier im Verlaufe einer natürlichen

Sukzession später wieder verdrängt werden, wenn eine für andere Pflanzen ausreichende Bodenauf-  
lage vorliegt.

Ein direkter Einfluß der Klimaveränderung auf die Überwinterung von *P. apollo*, wie CAPDEVILLE ihn ebenfalls vermutet, wäre eher vorstellbar. Durch eine frühzeitige Warmphase im Winterhalb-  
jahr könnte ein vorzeitiges Schlüpfen von Lar-  
ven aus der Eidiapause gefördert werden, so daß bei wieder eintretendem Frost die Überwinte-  
rungsverluste sich erhöhen würden. Allerdings ist die hier angenommene allmähliche Klimaver-  
änderung umstritten und statistisch wegen der Kürze der verfügbaren Meßreihen mit einer gros-  
sen Unsicherheit behaftet. Sie dürfte darüber hinaus bei den auftretenden Schwankungen zwis-  
chen kälteren und milderer Wintern für das Mikroklima der Apollo-Biotope ohne Belang sein und kann bei der Diskussion über den rapiden Rückgang des Apollos in Mitteleuropa außer Acht gelassen werden. Das Verschwinden vieler Apollo-"Kolonien" dürfte vielmehr auf eine in der Hauptsache durch anthropogene Einflüsse verursachte Einschränkung des Lebensraums zurückzuführen sein.

Aus den aufgezeigten Berührungspunkten zwischen Weinbau und der Biologie von *Parnassius apollo* ergibt sich, unter Berücksichtigung der festge-  
stellten Bindung der Art an die offenen Fels-  
fluren, der folgende Katalog von Schutzmaßnah-  
men.

Schutz aller Felsflächen als Apollo-Biotope:

- Keine Vernichtung von "Felsnasen" bei der Flurbereinigung,
- Erhaltung der traditionellen Trockenmauern, bei Neubauten unverfugte Natursteinmauern und keine Betonmauern,
- Ausbringen der Rebschutzmittel durch die Win-

- zer derart, daß Weinbergmauern und angrenzende Felsfluren ausgenommen bleiben,
- kein Spritzen bei starkem Wind,
  - Spritzen außerhalb der Aktivitätsphase der Larven: Nicht zwischen 7.30 und 18.00 Uhr Mitteleuropäischer Sommerzeit (Ende März bis Mitte Juni),
  - Spritzen außerhalb der Aktivitätsphase der Falter: Nicht zwischen 9.00 und 18.00 Uhr Mitteleuropäischer Sommerzeit (Mitte Juni bis Ende Juli),
  - Sedum bis Ende Juni aus den Rebflächen entfernen, auf denen Insektizide oder Akarizide ausgebracht werden, aber auf den Mauern und in den Randzonen belassen,
  - kein Ausbringen von Insektiziden oder Akariziden mit dem Hubschrauber zwischen dem 20.03. und 15.06. (Larvenperiode) und zwischen dem 20.06. und 31.07. (Falterperiode); Ausnahmen davon bei Erfüllung folgender Schutzmaßnahmen möglich: Abstellen des Sprühstrahls auch über Felsnasen, die innerhalb des Weinbergs liegen; Einhaltung eines 50 m breiten Schutzstreifens vor größeren Felsflächen.

## 5. Zusammenfassung

Es wurden von März 1986 bis April 1987 Untersuchungen zur Ökologie und zum Verhalten von *Parnassius apollo* an der unteren Mosel angestellt. Dabei konnte das Verhalten von Larven und Imagines zum Teil durch systematische Beobachtungen quantifiziert werden. Durch die Einrichtung einer Zucht des Apollofalters konnten die Freilandbefunde durch Laborversuche zur Temperaturabhängigkeit der larvalen Freßaktivität und zur Entwicklung sowie zur Ei-Diapause ergänzt werden. Die sich aus der unmittelbaren Nachbarschaft des Lebensraumes von *P. apollo* mit dem Weinbau ergebenden Berührungspunkte

wurden im Freiland und im Labor verfolgt.

Das zeitliche Auftreten der verschiedenen Stadien von *P. apollo* konnte festgelegt werden. Der Großteil der Larven schlüpfte Ende März bis Anfang April aus den Eiern. Die Verpuppung erfolgte zwischen Anfang und Mitte Juni. Die Dauer des Puppenstadiums betrug im Labor bei konstant 25° C ca. 15 Tage. Am 20. Juni begann die Flugperiode der Falter, die bis Ende Juli andauerte. Die zur Überwinterung durchgeführten Versuche und die Freilandbeobachtungen deuten darauf hin, daß die Tiere im Ei überwintern. Es konnte nachgewiesen werden, daß beim Erreichen des Ei-Stadiums eine obligatorische Diapause auftritt, deren Termination durch Kurztagbedingungen gefördert wird.

Die Larven von *P. apollo* erwiesen sich als streng tagaktiv. Anhand der im Labor durchgeführten Versuche zur Temperaturabhängigkeit von Freßaktivität und Entwicklung konnte bestätigt werden, daß das im Freiland beobachtete Verhalten einer möglichst offenen Exposition auf den Sedum-Polstern der Aufheizung auf ein hohes Temperaturniveau (25° C - 35° C) dient. Bei höheren Körpertemperaturen ziehen sich die Raupen an beschattete Plätze zurück. Es liegt daher tagsüber eine ethologische Regulation der Körpertemperatur vor.

Die Bestimmung der Verbreitung von *Sedum album*, der Futterpflanze der Apollolarven, ergab deutliche Unterschiede zwischen Reb- und Felsflächen. Es konnte die große Bedeutung der Felsflächen als Siedlungsfläche von *S. album* aufgezeigt werden. Hier erreicht der weiße Mauerpfeffer zum Teil hohe Dichten.

Die zum Verhalten der Imagines durchgeführten Freilandbeobachtungen offenbarten, daß zur Aufrechterhaltung der Flugaktivität hohe Lufttemperaturen oder starke Sonneneinstrahlung uner-

läßlich sind. Ferner wurde der große Nektarbedarf der Falter deutlich.

Mit Hilfe von Fang- und Wiederfang-Methoden erfolgte eine Abschätzung der Populationsgrößen. Zur Zeit der größten Populationsentfaltung dürften in Winnigen und im Ausoniussteinbruch jeweils ca. 150 bzw. 200 Falter geflogen sein. Über die individuelle Markierung der Tiere konnte eine hohe Standorttreue der Falter nachgewiesen werden. Des weiteren trat sowohl bei der Laborzucht als auch im Freiland ein stark zugunsten der Männchen verschobenes Geschlechterverhältnis auf.

Die Kartierung von Larvenfunden im Weinberg unterstrich die Bedeutung der Felsfluren als Lebensraum von *P. apollo*. Auf den Rebflächen selbst wurden keine Larven gefunden. Die im Labor durchgeführten Versuche zur Empfindlichkeit der Larven gegenüber einigen ausgewählten Rebschutzmitteln bestätigten die letale Wirkung von Insektiziden. Ferner starben die Tiere auch nach der Behandlung mit einem Akarizid, während die Applikation von drei Fungiziden ohne negativen Einfluß blieb.

Die erzielten Ergebnisse wurden in Hinblick auf die ökologischen Ansprüche von *P. apollo* und die möglichen Einflüsse durch Weinbaumaßnahmen diskutiert. Dabei wurde die Bedeutung der offenen Felsfluren als Lebensraum der Art herausgestellt. Gerade in Hinblick auf die im Weinberg verstreut vorliegenden "Felsnasen" wären weitere Untersuchungen über den Flächenbedarf von *P. apollo* notwendig.

## 6. Literaturverzeichnis

- BAILEY, N.T. (1951): On estimating the size of mobile populations from recapture data - *Biometrika* 38: 293 - 306
- BAILEY, N.T. (1952): Improvements in the interpretation of recapture data - *J. Anim. Ecol.* 21: 120 - 127
- BERLIN, A.; HOFFMANN, H. (1975): Flora von Mayen und Umgebung - *Beitr. Landespf.* Rh.-Pf. 3: 167 - 391
- BIOLOGISCHE BUNDESANSTALT f. LAND- u. FORSTWIRTSCHAFT (1986): Pflanzenschutzmittel-Verzeichnis 1986, Teil 3: Weinbau - 34. Aufl., Biol. BA f. Land- u. Forstwirtschaft (Braunschweig)
- BLAB, J. (1983): Entwicklung von Artenhilfsprogrammen am Beispiel der Tagfalter- und Widderchenfauna der Bundesrepublik Deutschland - *Jb. Natursch. Landschaftspf.* 34: 87 - 113
- BLÄSIUS, R. et al. (1987): Rote Liste der bestandsgefährdeten Schmetterlinge (Lepidoptera; Tagfalter, Spinnerartige, Eulen, Spanner) in Rheinland-Pfalz - Ministerium für Umwelt u. Gesundheit, Mainz
- BRYK, F. (1935): Parnassiidae, Part II (Subfam. Parnassiinae): *Das Tierreich* - Vol. 65, Walter de Gruyter und Co. (Berlin und Leipzig)
- CAPDEVILLE, P. (1978): Die geographischen Rassen von *Parnassius apollo* - Fasc. 1, Edit. Sciences Nat., Venette (Compiègne)
- CASEY, T.M. (1976): Activity patterns, body temperature and thermal ecology in two desert caterpillars (Lepidopt.: Sphingidae) - *Ecology* 57: 485 - 497
- CASEY, T.M. (1981): Behavioral Mechanisms of Thermoregulation - In: HEINRICH, B.; *Insect thermoregulation* - New York, Selbstverlag, pp. 80 - 114

- DABROWSKI, J.S. (1985): National Parks in Danger - Polish Academy of Sciences, Committee for Nature Conservation, Warszawa: pp. 1 - 156
- DAHMEN, F.W. (1955): Soziologische und ökologische Untersuchungen über die Xerothermvegetation der Untermosel unter besonderer Berücksichtigung des Naturschutzgebietes Dorteibachtal bei Klotten - Inaugural-Dissertation, Bonn
- DEIXLER, W.; RIESS, W. (1978): Zur Bedeutung ökologischer Zellen im Weinbaugebiet Unterfranken - Natur u. Landschaft 53: 341 - 343
- DEUTSCHER WETTERDIENST (1957): Klima-Atlas von Rheinland-Pfalz - Bad Kissingen 1957
- DIGBY, P.S.B. (1955): Factors affecting the temperature excess of insects in sunshine - J. Exp. Biol. 32: 279 - 298
- EHRENDORFER, F. (1983): Geobotanik - In: STRASBURGER, E: Lehrbuch der Botanik - 32. Aufl., Gustav Fischer Verlag (Stuttgart u. New York)
- EHRlich, P.R.; DAVIDSON, S.E. (1960): Techniques for capture - recapture studies of Lepidoptera populations - J. Lepidopterologists, Soc. 14: 227 - 229
- EISNER, C. (1955): Kritische Revision der Gattung Parnassius, Fortsetzung 4., Parnassiana nova VII. - Zool. Mededel. 34: 11 - 12, (Leiden)
- FORSTER, W.; WOHLFAHRT, Th. A. (1954 ff.): Die Schmetterlinge Mitteleuropas - Bd. 1 - 5, Franck'sche Verlagsbuchhdlg. (Stuttgart)
- FRANCK, B.; HARTMANN, W. (1963): Sedum-Alkaloide - Abh. Deut. Akad. Wiss. Berlin, Kl. Chem. Geol. Biol. 1963: 111 - 119
- GOLTZ, D.H. Freiherr v.d. (1924): Einiges über *P. apollo vinningensis* Stich. - Entomol. Z., Frankf. a.M. 38: 13 - 14
- GOLTZ, D.H. Freiherr v.d. (1935): Mißlungener Versuch einer Einbürgerung des Apollo am Ehrenbreitstein - Ent. Rdsch. 53: 87 - 89
- HANSEN, J.D.; LUDWIG, J.A.; OWENS, J.C.;

- HUDDLESTONE, E.W. (1984): Motility, Feeding and Molting in Larvae of the Range Caterpillar, *Hemileuca oliviae* (Lepidopt.: Saturniidae) - Environ. Entomol. 13: 45 - 51
- HEINRICH, B. (1981): Insect thermoregulation - Selbstverlag (New York)
- HEINRICH, B. (1986): Thermoregulation and flight activity of a Satyrinae, *Coenonympha inornata* (Lepidopt.: Satyridae) - Ecology 67: 593 - 597
- HILLEBRAND, W. (1982): Rebschutz-Taschenbuch - 6. Aufl., Wiesbaden 1982
- JOLLY, G.M. (1965): Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration - stochastic model - Biometrika 52: 225 - 247
- KARL, H. (1978): Weinanbau und ökologische Probleme der Weinbergsflurbereinigung in Franken - Natur u. Landschaft 53: 335 - 340
- KHEIL, N.M. (1905): Versuch einer ab ovo-Zucht des südfranzösischen *Parnassius apollo* - Ent. Z., Guben, 18, No. 33 (Sonderdruck)
- KINKLER, H. et al. (1985): Beobachtungen des Apollofalters an der Untermosel im Jahre 1985 (*Parnassius apollo vinningensis* STICHEL 1899) - Manuskript, unveröffentlicht, Arbeitsgemeinschaft Rhein.-Westf. Lepidopterologen e.V., Düsseldorf
- KINKLER, H. (1987): Zur gegenwärtigen Situation des Apollo-Falters (*Parnassius apollo* L.) in der Bundesrepublik Deutschland - Mitt. Dtsch. Ges. allg. angew. Ent. 5: 114 - 115
- KINKLER, H.; LÖSER, S.; REHNELT, K. (1987): 10 Jahre Erforschung des Moselapollofalters *Parnassius apollo vinningensis* STICHEL 1899, Lepidoptera, Papilionidae) im modernen Weinbaugebiet der Mosel - ein Beitrag zu seiner Rettung - Mitt. Arbeitsgem. rhein.-westf. Lepidopterol. 5: 74 - 96
- KNAPP, R. and CASEY, T.M. (1986): Thermal ecology, behavior, and growth of Gypsy Moth and Eastern Tent caterpillar - Ecology 67:

- KOCH, M. (1984): Schmetterlinge - 1. einbändige Aufl., Neumann-Neudamm Verl. (Melsungen)
- KORTVELYESSY, L. (1981): Elektronenbewegung in einem Thermoelement - Labor Praxis 7/8: 568 - 572
- LEDERER, G. (1937): Die Lebensweise (Ökologie) unserer heimischen Apollofalter - Entomol. Jb., 1937: 94 - 103 (Leipzig)
- LEU, V. (1983): Ratschläge bei der elektronischen Temperaturmessung - Labor Praxis 10: 1006 - 1012
- LINCOLN, F.C. (1930): Calculating waterfowl abundance on the basis of banding returns - U.S.D.A. Circ. 118: 1 - ?
- LÖSER, S. u. REHNELT, K. (1983): Das rezente Verbreitungsareal von *Parnassius apollo vinningensis* STICHEL, 1899 (Lepidoptera, Papilionidae) im modernen Weinbaugebiet der Mosel - Verh. SIEEC X.: 245 - 247, Budapest
- MANLY, B.F.J. and PARR, M.J. (1968): A new method of estimating population size, survivorship, and birth rate from capture-recapture data - Trans. Soc. Brit. Ent. 18: 81 - 89
- MOSER, H.A. and OERTLI (1980): Evidence of a biochemical interaction between insect and specific foodplant in the system *P. apollo* - *S. album* - Rev. Suisse Zool. 87: 341 - 357
- PAGENSTECHE, A. (1909): Über die Verbreitungsbezirke und die Lokalformen von *Parnassius apollo* L. - Jb. nassau. Ver. Naturk. 62: p. 188 ff.
- PALIK, E. (1980): The protection and reintroduction in Poland of *Parnassius apollo* Linnaeus (Papilionidae) - Nota lepid. 2 (1979): 163 - 164
- PEKARSKY, P. (1975): Abwehrverhalten bei *Parnassius apollo* L. - Atalanta 6: 125 - 126,
- POLUNIN, O. (1980): Pflanzen Europas - 3. Aufl., BLV Verlagsges. (München)
- RAWLINS, J.E. and LEDERHOUSE, R.C. (1981): De-

- velopmental Influences of Thermal Behavior on Monarch Caterpillars (*Danaus plexippus*): An Adaptation for Migration (Lepidoptera: Nymphalidae: Danainae) - J. Kansas Entomol. Soc. 54: 387 - 408
- SACHS, L. (1984): Angewandte Statistik - 6. Aufl., Springer-Verlag (Berlin, Heidelberg)
- SCHMEIL-FITSCHEN (1973): Flora von Deutschland und seinen angrenzenden Gebieten - 86. Aufl., Quelle & Meyer (Heidelberg)
- SCHMIDT, G.H. (1985): Pestizide und Umweltschutz, 1. Aufl. (Wiesbaden)
- SCHWERDTFEGER, F. (1977): Autökologie - Parey Verlag (Hamburg, Berlin)
- SCOTT, J.A. (1973): Mate-locating Behavior of Butterflies - Am. Midl. Nat. 91: 103 - 117
- SEBER, G.A.G. (1965): A note on the multiple-recapture census - Biometrika 52: 249 - 259
- SHERMAN, P.W. and WATT, W.B. (1973): The Thermal Ecology of Some *Colias* Butterfly Larvae - J. comp. Physiol. 83: 25 - 40
- SOUTHWOOD, T.R.E. (1978): Ecological Methods - 2. Aufl., Chapman and Hall (London)
- STAMM, K. (1955): Bericht über die Exkursion 1950 in die Umgebung der Loreley und die Exkursion 1951 nach Moselkern - Z. Lepid., 3: 73 - 80 (Krefeld)
- STICHEL, M. (1899): *Parnassius apollo vinnigensis* m. nov. subsp. - In: *Parnassius apollo bartholomaeus* u. subsp. und monographische Behandlung benannter paläarktischer *Apollo*-Formen - Insektenbörse 16: 302 - 304
- SUZUKI, N; NIIZUMA, A.; YAMASHITA, K.; WATANABE, M.; NOZATO, K.; ISHIDA, A.; KIRITANI, K.; MIYAI, S. (1985): Studies on ecology and behavior of Japanese Black Swallowtail butterflies - 2. Daily activity patterns and thermoregulation in summer generations of *Papilio helenus nicconicoleus* Butler and *P. protenor demotrius* Cramer (Lepidopt.: Papilionidae) - Jap. J. Ecol. 35: 21 - 30
- VIELMETTER, W. (1958): Physiologie des Verhal-

tens zur Sonneneinstrahlung bei dem Tagfalter *Argynnis paphia* L. - I. Untersuchungen im Freiland - J. Insect Physiol. 2: 13 - 37

- WASSERTHAL, L.T. (1975): The role of butterfly wings in regulation of body temperature - J. Insect Physiol. 21: 1921 - 1930
- WATT, W.B.; CHEW, F.S.; SNYDER, L.R.G.; WATT, A.G.; ROTHSCCHILD, D.E. (1977): Population Structure of Pierid Butterflies - I. Numbers and movements of some montane *Colias* species - Oecologia 27: 1 - 22
- WATT, W.B.; HAN, D.; TABASHNIK, B.E. (1979): Population Structure of Pierid Butterflies - II. A "native" population of *Colias philodice eriphyle* in Colorado - Oecologia 44: 44 - 52
- WEIDEMANN, H.J. (1986): Tagfalter: Entwicklung - Lebensweise - Bd. 1, Neumann-Neudamm-Verlag (Melsungen)
- WEITZEL, M. (1977): Die Schmetterlingsfauna (Macro- und Microlepidopteren) des Trierer Landes als Beitrag zum Projekt "Erfassung der europäischen Wirbellosen" - Staatsexamen FB Biologie Math.-Nat.-Fak. Univ. Köln
- WITSACK, W. (1981): Zum weiteren Ausbau des ökologischen Systems der Dormanzformen - Zool. Jb. Syst. 108: 502 - 518
- WOHLFAHRT, Th. A. (1981): Die Erscheinungszeiten der Männchen und Weibchen beim Segelfalter *Iphiclides podalirius* (L.) - Nachr.-Bl. bayer. Ent. 30: 114 - 118

Anschrift der Verfasser:

Dipl.-Biol. N. Richarz  
Prof. Dr. D. Neumann  
Dr. W. Wipking  
Lehrstuhl für Physiologische Ökologie,  
Zoologisches Institut der Universität Köln  
Weyertal 119  
D-5000 Köln 41