

Nachrichten des
Entomologischen
Vereins
Apollo



Supplementum **18**
November **1999**

Der Heilziest-Dickkopffalter
Carcharodus thocifera (Zeller, 1847)
(Lepidoptera, Hesperidae)

Martin Albrecht, Martin Goldschalt und Reinhold Treiber

Nachrichten des Entomologischen Vereins Apollo

- Herausgeber** Entomologischer Verein Apollo e. V., Frankfurt am Main (gegr. 1897)
Erster Vorsitzender: Dr. Klaus G. Schurian · Am Mannstein 13 ·
D-65779 Kelkheim · E-Mail: vorstand@apollo-frankfurt.de
- Schriftleitung** Dr. Wolfgang A. Nässig · Entomologie II, Senckenberg-Museum ·
Senckenberganlage 25 · D-60325 Frankfurt am Main
(verantwortlicher Redakteur und Redaktionsanschrift)
- Telefax · E-Mail** Telefax: (0 61 08) 6 91 11 · E-Mail: neva@apollo-frankfurt.de
- Redaktionskomitee** Dr. Wolfgang Eckweiler (we), Frankfurt · Ernst Görgner (eg), Dessau ·
Peter J. Hofmann (pjh), Limeshain · Dr. Wolfgang A. Nässig (wng),
Frankfurt · Dr. Klaus G. Schurian (kgs), Kelkheim
- Manuskripte** an die Schriftleitung
- Autorenrichtlinien** im Internet (s. unten) oder bei der Redaktion erhältlich.
- Freiexemplare** Autoren von Originalbeiträgen der NEVA erhalten insgesamt 50
Separata kostenfrei, weitere 50 Separata können gegen Kostenbe-
teiligung bei Einreichen des Manuskripts bestellt werden. Feder-
führende Autoren von Supplementa erhalten 3 Freiexemplare.
- Farbtafeln** Der Druck von Farbabbildungen ist nach Rücksprache möglich.
Interessierte Autoren wenden sich bitte an die Redaktion.
- Inhalt** Die Autoren sind für den Inhalt ihrer Beiträge allein verantwortlich.
Die Artikel geben nicht notwendigerweise die Meinung der Redak-
tion oder des Vereins wieder.
- Layout, Titelgrafik** Dr. Wolfgang Eckweiler
- Druck** ProFab GmbH · 60599 Frankfurt · gedruckt auf chlorfrei gebleichtem
und säurefrei hergestelltem Papier
- Abonnement** Jahresmitgliedsbeitrag, inkl. Bezug der NEVA ohne Supplementa,
ab dem Jahr 2000 DM 60,—, Schüler und Studenten mit Nachweis
DM 30,—, Aufnahmegebühr DM 5,—, Versand ins Ausland zuzüglich
Porto, Anfragen an W. A. Nässig oder K. G. Schurian (siehe oben)
- Adressenänderungen** an Dr. Wolfgang Eckweiler · Gronauer Straße 40 · D-60385 Frankfurt ·
Telefax: (0 69) 46 45 52 · E-Mail: we@apollo-frankfurt.de
- Einzelpreis** des Supplementums 18: DM 65,—, für Mitglieder DM 40,—
(zuzüglich Versand). Bestellungen an Goecke & Evers, Keltern
- Bankverbindungen** Postbank Frankfurt · BLZ 500 100 60 · Konto 3790 98-601
Volksbank Dreieich-Langen · BLZ 505 922 00 · Konto 47333
- Kassierer** Anton Bogner · Theodor-Heuss-Straße 56 · D-63225 Langen,
E-Mail: kassierer@apollo-frankfurt.de
- Internet** <http://www.apollo-frankfurt.de>
- Copyright** © 1999, Goecke & Evers, Keltern, Germany. All rights reserved

Kein Teil dieser Publikation darf ohne ausdrückliche Genehmigung
des Herausgebers in irgendeiner Form reproduziert oder unter
Verwendung elektronischer Systeme verarbeitet, vervielfältigt oder
verbreitet werden.

Der Heilziest-Dickkopffalter *Carcharodus floccifera* (ZELLER, 1847) (Lepidoptera, HesperIIDae)

Morphologie, Verbreitung, Ökologie, Biologie,
Verhalten, Lebenszyklus, Gefährdung und Schutz
einer interessanten Tagfalterart

VON

Martin ALBRECHT, Martin GOLDSCHALT und Reinhold TREIBER



GOECKE & EVERS



KELTERN

Dipl.-Verw.-Wiss. Martin Albrecht
Wachtelweg 4
D-88048 Friedrichshafen
E-Mail: carcharodus@hotmail.com

Martin Goldschalt
Keplerweg 7
D-88239 Wangen im Allgäu

Dipl.-Biol. Reinhold Treiber
Im Westengarten 12
D-79241 Ihringen
E-Mail: stephan.treiber@t-online.de

Nachr. entomol. Ver. Apollo, Suppl. **18**, 1–256 (1999)

Die Deutsche Bibliothek – CIP-Einheitsaufnahme

Albrecht, Martin:

Der Heilziest-Dickkopffalter *Carcharodus floccifera* Zeller, 1847
(Lepidoptera, Hesperidae) : Morphologie, Verbreitung, Ökologie,
Biologie, Verhalten, Lebenszyklus, Gefährdung und Schutz einer
interessanten Tagfalterart / von Martin Albrecht ; Martin Goldschalt
und Reinhold Treiber. - Keltern : Goecke und Evers, 1999
(Nachrichten des Entomologischen Vereins Apollo : Supplementum ; 18)
ISBN 3-931374-14-9

Entomologischer Verein Apollo <Frankfurt, Main>:

[Nachrichten des Entomologischen Vereins Apollo / Supplementum]
Nachrichten des Entomologischen Vereins Apollo. Supplementum. -
Frankfurt am Main : Entomologischer Verein Apollo
Reihe Supplementum zu: Entomologischer Verein Apollo <Frankfurt,
Main>: Nachrichten des Entomologischen Vereins Apollo
ISSN 0723-9920

18. Albrecht, Martin: Der Heilziest-Dickkopffalter *Carcharodus
floccifera* Zeller, 1847 (Lepidoptera, Hesperidae), - 1999

Gedruckt mit Unterstützung des Förderungs- und Beihilfefonds Wissenschaft der VG Wort.

ISBN 3-931374-14-9
ISSN 0723-9920

© 1999, Goecke & Evers, Keltern
Antiquariat Goecke & Evers, Inh. Erich Bauer
Sportplatzweg 5
75210 Keltern
Fax ++49-7236-7325
e-mail: entomology@s-direktnet.de

Inhaltsverzeichnis¹

Zusammenfassung	5
Abstract	8
Sommaire	11
1 Einleitung	15
Dank	17
Abbildungsverzeichnis	19
Tabellenverzeichnis	21
Abkürzungsverzeichnis	21
2 Untersuchungsmethodik	22
2.1 Freilandarbeit	22
2.2 Zuchten	23
2.3 REM-Präparate	23
2.4 Sammlungsauswertungen	24
2.5 Literaturarbeit	24
3 Systematik und Nomenklatur	25
3.1 Systematik	26
3.2 Nomenklatur	30
4 Beschreibung und Morphologie	33
4.1 Falter	33
4.2 Ähnliche Arten	43
4.3 Ei	44
4.4 Raupe	45
4.5 Puppe	52
5 Verbreitung	55
5.1 Gesamtverbreitung	55
5.2 Verbreitung im Bodenseegebiet	56
5.2.1 Baden-württembergische Vorkommen und Untersuchungsflächen	58
5.2.2 Bayerische Vorkommen und Untersuchungsflächen	60
5.2.3 Vorarlberger Vorkommen	62
5.2.4 Vorkommen in der Nordschweiz	63
5.3 Verbreitung in Mitteleuropa	63
5.3.1 Deutschland	63
5.3.2 Frankreich: Vogesen und Elsaß	81
5.3.3 Schweiz	82
5.3.4 Liechtenstein	82
5.3.5 Österreich	83
5.4 Verbreitung in Osteuropa	83
5.5 Verbreitung in Süd- und Westeuropa	90
5.6 Verbreitung in der Türkei und der ehemaligen Sowjetunion	93
5.7 Höhenverbreitung	98

¹ Unterüberschriften sind von der 3. oder 4. Einrückungsstufe an aus Platzgründen weggelassen.

6 Phänologie	100
6.1 Ausgangssituation	100
6.2 Einfluß des Wetters	106
6.3 Untersuchungsergebnisse	106
6.3.1 Imagines	106
6.3.2 Präimaginalstadien	110
6.4 Populationsdynamik	114
7 Verhalten	115
7.1 Falter	116
7.1.1 Thermoregulation	116
7.1.2 Aktivitätszeit und Ruhehaltung	117
7.1.3 Nahrung	118
7.1.4 Suchverhalten der Männchen	122
7.1.5 Balzverhalten	124
7.1.6 Kopula	133
7.1.7 Eiablage	137
7.2 Raupe	150
7.3 Puppe	159
7.4 Prädatoren und Parasitoide	160
7.5 Wanderverhalten	161
7.6 Nachweismethoden	163
8 Nahrungs- und „Futterpflanzen“	164
8.1 Angaben aus der Literatur	165
8.2 Untersuchungsergebnisse	174
9 Lebensräume	176
9.1 Habitate	176
9.1.1 Die Lebensräume in Oberschwaben	176
9.1.2 Pflanzensoziologische Untersuchung der Entwicklungshabitate	183
9.1.3 Lebensräume nach Literaturangaben	191
9.2 Begleitarten	197
9.2.1 Schmetterlinge	197
9.2.2 Sonstige Insekten	202
10 Zucht	199
11 Gefährdung und Schutzvorschläge	206
11.1 Situation und Gefährdungsfaktoren	206
11.2 Schutzmöglichkeiten	213
12 Diskussion	218
12.1 Methodenkritik	218
12.2 Ausblick	219
Literatur	221
Die Autoren	256
Beilage: Faltblatt Vegetationskartierung (Tabelle 11)	

Der Heilziest-Dickkopffalter *Carcharodus floccifera* (ZELLER, 1847) (Lepidoptera, HesperIIDae)

Morphologie, Verbreitung, Ökologie, Biologie, Verhalten, Lebenszyklus, Gefährdung und Schutz einer interessanten Tagfalterart

Zusammenfassung: Die Autoren beschreiben Morphologie, Faunistik, Biologie, Phänologie, Ökologie, Habitate und Gefährdungsproblematik von *Carcharodus floccifera* (ZELLER, 1847) (Lepidoptera: HesperIIDae) im Untersuchungsraum Bodenseegebiet (Süddeutschland: Baden-Württemberg, Bayern; Österreich: Vorarlberg) und geben Hinweise auf benachbarte Gebiete. Zusätzlich zu den eigenen Ergebnissen, die hauptsächlich in neun Untersuchungsflächen im Bodenseegebiet ermittelt wurden, wurde durch eine Sichtung der europäischen Literatur aus den letzten zweihundert Jahren versucht, alle wesentlichen Informationen über diese Art aufzufinden und kommentiert darzustellen. Die wichtigsten Ergebnisse der Untersuchung sind:

- **Morphologie des Falters und seiner Präimaginalstadien:** Details des Körperbaus des Falters und der Präimaginalstadien werden beschrieben und in REM-Abbildungen dargestellt. Das ♂ besitzt in seiner Costalfalte fadenförmige, in Einzelelemente gegliederte Schuppen, bei denen es sich mit hoher Wahrscheinlichkeit um Androkonien handelt, die bei der Balz eine wichtige Rolle spielen dürften. Die Oberfläche der halbkugeligen Eihülle ist durch netzförmig angeordnete Längs- und Querrippen stark skulpturiert. Das Ei hat einen Durchmesser von 0,63 mm. Die Eiraupe besitzt Y-förmig geteilte Primärborsten.
- **Verbreitung:** Der Heilziest-Dickkopffalter kommt heute noch an mindestens 14 Stellen im östlichen Bodenseegebiet und im Westallgäu vor. Davon liegen 5–6 Stellen (genaue Aussagen darüber, ob es sich bei einigen der Populationen nur um unselbständige Teile einer Metapopulation handelt, sind schwierig) in Baden-Württemberg und ca. 8 in Bayern. Alle anderen ehemaligen Populationen in Oberschwaben sind ausgestorben oder verschollen. Aus der Korrespondenz mit Entomologen in Bayern und den Nachbarländern geht hervor, daß *C. floccifera* im schwäbisch-oberbayerischen Alpenvorland, der Nordschweiz und Ostösterreich auch heute noch an einer größeren Zahl von Stellen vertreten ist. Ein deutlicher Rückgang ist jedoch auch hier unverkennbar, obwohl dieser wegen der Spärlichkeit alter Nachweise schlecht zu belegen ist. Es konnte anhand von Belegtieren im Senckenberg-Museum (Frankfurt am Main) nachgewiesen werden, daß *C. floccifera* früher in Rheinland-Pfalz zusätzlich zum bekannten Fundort bei Speyer auch bei Mainz (Mombach) sowie in Hessen (Rheingau, Darmstadt) vorkam. Darüber hinaus können weitere Fundortangaben südlich von Frankfurt kaum noch bezweifelt werden, obwohl es hier trotz intensiver Bemühungen nicht gelang, Belegexemplare aufzufinden. Die Nordgrenze der Gesamtverbreitung hat sich in diesem Jahrhundert in Frankreich und Deutschland um mehrere hundert Kilometer nach Süden verschoben. Ursache sind mit hoher Wahrscheinlichkeit Veränderungen der Lebensräume durch den Menschen.

- **Phänologie:** Die Hauptflugzeit des Heilziest-Dickkopffalters dauert in Oberschwaben in der Regel von Mitte Juni bis Mitte Juli. *C. floccifera* hat im deutschen Bodenseegebiet eine wahrscheinlich regelmäßig auftretende, partielle zweite Generation zumindest in 2 der 9 Untersuchungsflächen. Deren Falter treten von Ende August bis Mitte September auf. Die Raupen entwickeln sich im Sommer bis zum dritten Stadium und überwintern dann. Im Frühjahr sind sie noch bis Ende Mai oder Anfang Juni anzutreffen (Freilandnachweise). Angaben über Puppenüberwinterung beruhen auf Irrtümern. Die Puppenruhe dauert etwa 2 Wochen (Zuchtbeobachtungen).
- **Ökologie und Verhalten des Falters:** Die große Mehrzahl der Blütenbesuche findet an Heilziest (*Betonica officinalis*, Lamiaceae) statt. Darüber hinaus werden bevorzugt rot- und violettblühende Pflanzen genutzt. Die Falter sonnen sich mit flach ausgebreiteten Flügeln. *C. floccifera* hat eine von den übrigen Tagfaltern abweichende Ruhehaltung, bei der die Flügel nach unten geschlagen werden und das Abdomen emporgekrümmt wird. Das Suchverhalten der ♂ wird in Oberschwaben von Patrolling bestimmt, das heißt, die Tiere fliegen das Habitat aktiv auf der Suche nach ♀ ab. Perching (Ansitzen an exponierten Stellen) hingegen wurde nur in Ausnahmefällen beobachtet. Das mehrfach dokumentierte Balzverhalten ist komplex und kann in drei Phasen unterteilt werden: 1. Das „Flügelstreichen“, bei dem das ♂ mit der Unterseite seiner Vorderflügel wiederholt die Fühler des ♀ bestreicht. 2. Einen kurzen Rundflug des ♂ um das ♀ herum. 3. Den Paarungsversuch, der unmittelbar nach der Landung des ♂ erfolgt. Die drei Phasen können beharrlich wiederholt werden, bis zu einer Dauer von 10–15 min. Der Zweck der intensiven Balz ist vermutlich in der Übertragung von Duftstoffen des ♂ auf die Fühler des ♀ zu sehen. Die Eiablage erfolgt in Oberschwaben vorwiegend, aber nicht ausschließlich an nichtblühende Blattrosetten von *Betonica officinalis* auf die Blattoberseite (Mittelrippe, Stengelansatz). Dabei werden Pflanzen an gut zugänglichen und besonnten Stellen deutlich bevorzugt. Ein großes Angebot an geeigneten Ablagepflanzen ist daher die wichtigste Voraussetzung für die Existenz einer Population von *C. floccifera*. Deckungsschätzungen an Eiablagestellen ergaben Werte von 20–30 % für *B. officinalis*. Ein direkter Vergleich der Anzahl abgelegter Eier in einer hochwüchsigen Streuwiese und in einem früh gemähten und dann nachgewachsenen Wiesenstreifen ergab eine deutliche Bevorzugung des niedrigwüchsigen Bereichs.
- **Ökologie und Verhalten der Präimaginalstadien:** Die Eilarven begeben sich auf ein junges Blatt der Nahrungspflanze *Betonica officinalis* (Lamiaceae) und legen an der Basis der Blattspreite ein Gespinst an, mit dem sie das Blatt über sich zusammenziehen. Häufig wird der Stiel angenagt, so daß das Blatt zu welken beginnt. Fast das gesamte Leben der Raupen spielt sich in zusammengespinnenen Blättern ab. Die Jungraupen leben bis zur Überwinterung bevorzugt in den kleinsten und jüngsten Blättern der Pflanze. Zur Überwinterung ziehen sie sich in ein verstecktes Blättchen an der Basis der Pflanze zurück, das den Winter über grün bleibt und wo sie von Witterungsextremen geschützt sind. Dort verfertigen sie ein festeres Gespinst, in dem sie sich bis zum Frühjahr aufhalten. Anschließend besiedeln sie größere Gespinste aus bis zu zwei Blättern, in denen sie sich auch verpuppen. Die

Raupen sind sehr ortstreu und bewegen sich nur in der engsten Umgebung ihrer Wohnröhre, die sie selten und nur zum Fressen oder um sich eine neue Unterkunft anzulegen verlassen. Die blau bereifte Puppe liegt meistens mit dem Rücken nach oben, entweder in der letzten Wohnröhre der Raupe oder in ein bis zwei frisch zusammengesponnenen Blättern. Die Larve bereitet eine Ausschlupföffnung vor, indem sie das Gespinst an einem Ende schwächer anfertigt.

- **Nahrungspflanzen:** Im Untersuchungsraum lebt *C. floccifera*, wie durch zahlreiche Eiablagebeobachtungen und Raupenfunde festgestellt wurde, monophag an Heilziest (*Betonica officinalis*). Dies kann für Deutschland und wahrscheinlich ganz Mitteleuropa außer den Alpen verallgemeinert werden. Sichere, eindeutig als Freilandfunde gekennzeichnete Nachweise von anderen Pflanzen liegen aus der Literatur nicht vor. *C. floccifera* muß jedoch regional andere Nahrungspflanzen haben, da der Heilziest weniger weit verbreitet ist als der Falter und auch im Gebirge nicht so hoch hinauf reicht.
- **Lebensräume:** Im Bodenseegebiet bewohnt *C. floccifera* als Streuwiesen genutzte Flach- und Niedermoore. Als gemeinsame Falter- und Raupenhabitate wurden von uns folgende Pflanzengesellschaften festgestellt: Labkraut-Pfeifengraswiese (*Galio borealis-Molinietum*), reine Pfeifengraswiese (*Molinietum coeruleae*), Borstgras-Pfeifengraswiese (*Nardo-Molinietum*), Molinienion-Fragmentgesellschaften, die auch Glatthafer (*Arrhenatherum elatius*) enthalten, und Zwischenmoor-Molinienion-Gesellschaft mit teilweise dichten Torfmoosrasen. *C. floccifera* entwickelt sich unseren Ergebnissen zufolge auf mageren, wechselfeuchten Standorten mit geringer Mineralstickstoffversorgung. Die Bodenreaktion schwankt zwischen schwach sauer/schwach basisch und deutlich bodensauer.
- **Gefährdung:** Die Art ist nach großen Arealverlusten heute in Baden-Württemberg, Bayern und in Vorarlberg vom Aussterben bedroht, wobei die Verbreitungssituation im bayerischen Alpenvorland noch am günstigsten ist. Die wichtigsten Gefährdungsursachen sind: An erster Stelle Veränderungen und Zerstörung ihrer Lebensräume (Intensivierung der landwirtschaftlichen Nutzung, Entwässerungen, Nährstoffeintrag aus umliegenden Fettwiesen), weiter zu niedrige oder zu frühe Mahd, die die Raupen in den Blattrossetten mit erfaßt, Verbuschung der Lebensräume infolge Nutzungsaufgabe, Aufforstungen, Aufkommen von Schilf und/oder Neophyten in den Lebensräumen, Straßenbau (in einem Fall). Sammeln ist kein Gefährdungsfaktor für *C. floccifera*.
- **Schutzvorschläge:** Eine Reihe von einfachen Maßnahmen würde ausreichen, den Heilziest-Dickkopffalter auf Dauer unserer Fauna zu erhalten. Besonders vordringlich sind unserer Meinung nach die Erhaltung aller noch vorhandenen Lebensräume (Verhinderung von Aufdüngung und Entwässerung sowie Schutz vor Bauprojekten) und die Schaffung neuer beziehungsweise Wiederherstellung degenerierter Habitate. Die Weiterführung der extensiven landwirtschaftlichen Nutzung der Habitate ist als günstigste Möglichkeit anzusehen, da so eine sinnvolle Verwertung des Pflanzenmaterials gewährleistet ist. Umliegende Fettwiesen sollten extensiviert werden. Wo landwirtschaftliche Nutzung nicht mehr möglich ist, Fortführung, gegebenenfalls Anpassung und Ausweitung von Biotoppflegemaßnahmen (im Prinzip

ist jährlich eine Herbstmahd – ab Mitte September – mit Abräumen des Mähguts ausreichend; die Mahd darf nicht zu dicht über dem Boden erfolgen). Bei Planung und Durchführung der Pflege sind der Biotopzustand (zum Beispiel das Vordringen von Schilf) und die Ansprüche von Begleitarten zu berücksichtigen. Darüber hinaus muß auf Aufforstungen in den Lebensräumen und deren näherer Umgebung verzichtet werden.

The tufted marbled skipper (*Carcharodus floccifera* (ZELLER, 1847)) (Lepidoptera, Hesperiiidae)

Morphology, distribution, ecology, biology, behaviour, life cycle, endangerment and protection of an interesting butterfly species

Abstract: The authors describe the morphology, distribution, phenology, ecology and habitats of *Carcharodus floccifera* (ZELLER, 1847) (Lepidoptera: Hesperiiidae) in the Lake Constance Region (Southern Germany: Baden-Württemberg, Bavaria; Austria: Vorarlberg). The neighbouring regions are also referred to in some cases. In addition to their results, gained mainly from nine examination sites located in the environs of Lake Constance, other publications were studied and all relevant information concerning this species was extracted and commented.

- **Morphology of the butterfly and its early stages:** Details of the body structure of the butterfly and its early stages are described and pictured by scanning electron microscope (SEM). The male's costal fold contains thread-like scales segmented into individual elements, which are very probably androconia. They should play an important role in courtship rituals. A tuft of hair on the underside of the forewing led gave rise to the butterfly's scientific designation. The SEM images give no clues as to the function of this hair. The half-spherical surface of the chorion is strongly structured by a network of horizontal and vertical ribs marks. The egg has a diameter of 0.63 mm and the first instar larva possesses Y-shaped setae.
- **Distribution:** The tufted marbled skipper can still be found in at least 14 sites in the eastern Lake Constance region and in West Allgäu. Of these locations, 5 of 6 sites are located in Baden-Württemberg and 8 in Bavaria. It must be kept in mind that it is difficult to determine exactly in some of these cases whether one is dealing with true populations or only non-self-sufficient sections of a metapopulation. All other former populations in Upper Swabia (which lies partially in both states) are either extinct or have disappeared from sight. Through correspondence with other entomologists, we know that *C. floccifera* can be found at numerous locations in the Swabian-Upper Bavarian foothills of the Alps, northern Switzerland and eastern Austria. But, here too, a significant decline can be observed, though this is difficult to prove due to the scarcity of earlier documentation. With the aid of preserved specimens from the Senckenberg-Museum (Frankfurt am Main) the former habitats of *C. floccifera* in the Rhineland-Palatinate could be determined. In addition to the presently known site at Speyer, *C. floccifera* could formerly be found at Mombach (near Mainz) and also in Hassia, namely in the Rheingau region and Darmstadt. Further sites south of Frankfurt can no longer be questioned, des-

pite the failure to turn up preserved specimens in the course of our intensive searches. Within this century, the northern border of total distribution in France and Germany has shifted southwards by several hundred kilometres. This can with high likelihood be accounted to human influences on the butterfly's habitats.

- **Phenology:** The main flight period of the tufted marbled skipper butterfly in Upper Swabia usually lasts from mid-June to mid-July. Around Lake Constance, a partial second generation presumably develops regularly, at least at two of the nine examined sites. This set can be observed from the end of August until mid-September. Most caterpillars develop up to the third instar during the summer and then hibernate, following which they can be found in the wild until late May or early June. Accounts of pupal hibernation are mistaken, as breeding observations showed the pupal stage to last approximately 2 weeks.
- **Ecology and behaviour:** The majority of flowers visited are specimens of *Betonica officinalis* (Lamiaceae). Apart from these, the preference is for red or violet flowers. The butterflies bask in the sun with outstretched wings. *C. floccifera*'s resting position differs from that of most other butterflies, i.e. the wings are turned down and the abdomen is curved upwards. The male's search pattern in Upper Swabia consists of "patrolling", i.e. actively searching the habitat for females. "Perching" (waiting in exposed positions), on the other hand, was the exception. The courtship behaviour, which has been documented several times, is complex and can be divided into three phases: "Wing stroking", in which the male repeatedly strokes the female's antennae with the underside of his front wings. The male briefly flies around the female. The mating attempt, which occurs immediately after the male's landing. This sequence may be repeated tenaciously, lasting up to 10–15 minutes. The purpose of this intensive courtship ritual presumably lies in the transferral of the male's pheromones to the female's antennae. In Upper Swabia, oviposition is mainly, but not exclusively performed on non-flowering leaf rosettes of *Betonica officinalis*, on the upper side of the leaves (middle rib). Plants in sunny, easily accessible sites are clearly preferred. Therefore, a large selection of suitable oviposition plants is the most important prerequisite for the existence of a *C. floccifera* population. The ground coverage of at oviposition sites was estimated to consist of 20–30 % *B. officinalis*. Direct comparison of an overgrown meadow and a strip of meadow where the grass had been mown and then grown back in shows a significant preference for the latter area with its shorter foliage.
- **Ecology and behaviour of the early stages:** The newly hatched larvae move to a young leaf of their host plant. At the leaf base, they construct a silk tube with which they pull the leaf around themselves. Often, they chew and damage the leaf stem, causing the leaf to wilt. The caterpillars spend most of their lives within these cocooned leaves. The young stages of the caterpillar usually choose the smallest and youngest leaves to live in until winter. For hibernation, they move to a hidden leaf at the base of the plant, which remains green all winter and protects them from extremes of weather. There they build a stronger silken tube to stay in until spring. In spring, they switch to larger constructions, utilising one or two leaves where they pupate. The caterpillars hardly wander, only moving around in the

immediate vicinity to eat or build a new home. The waxy-blue pupae can usually be found lying back upwards, either in the caterpillars's last abode or in a new tube built out of one or two leaves. The larvae prepare an exit by making one end of the silk tube weaker right from the start.

- **Host plants:** In the examined area, *C. floccifera* lives monophagously on *Betonica officinalis*, as shown by numerous oviposition observations and caterpillar finds. These findings can be generalised for the remainder of Germany and probably for all of Central Europe with exception of the Alps. Definite proof of specimens found on other plants in the wild was not provided in the body of literature studied. Nonetheless, *C. floccifera* must depend on other food plants in some regions, as *B. officinalis* is not as widely spread as the butterfly and also does not ascend as far into the mountains.
- **Habitats:** Around Lake Constance, *C. floccifera* lives in former fens and bogs used as meadows (purple moorgrass meadows). The following plant communities were determined as mutual butterfly and caterpillar habitats: Galio borealis-Molinietum, Molinietum coeruleae, Nardo-Molinietum, Molinienion fragmentary groupings also containing *Arrhenatherum elatius*, Molinienion communities in fens with with partially dense *Sphagnum* growth. According to our results, *C. floccifera* develops at nutrient-poor sites of variable soil moisture with low mineral nitrogen stores. The soil composition fluctuates mildly acidic/mildly basic and clearly acidic states.
- **Endangerment:** The species has lost habitats in Baden-Württemberg, Bavaria and Vorarlberg, so that it is in danger of extinction in these regions, with the Bavarian foothills of the Alps least affected by these problems. The most important factors contributing to extinction are: Primarily, changes to or destruction of habitats (intensification of agriculture, drainage projects, nutrient inflow from surrounding highly fertilised meadows. Too early or extreme mowing which crushes and kills the caterpillars in their leaf rosettes. Expansion of shrubbery because the land is left to lie fallow. Afforestation. Invasion of the habitats by reed or neophytes. Road construction (in one case). However, butterfly collectors cannot be considered an endangering factor for *C. floccifera*.
- **Protection suggestions:** A set of simple measures would be sufficient to permanently ensure the tufted marbled skipper butterfly's survival in our fauna. In our opinion, the most important of these are: Preservation of all existing habitats and creation of new ones (prevention of fertiliser use and drainage work as well as protection from construction projects). Continued extensive (preferably agricultural) use of the habitats; this solution is to be seen as the most advantageous, since it provides for sensible use of the plant material. Where the last suggestion can no longer be implemented, adaptation and expansion of biotope management measures should be undertaken. (In principal, an annual autumn mowing – from mid-September on – with removal of the mown plants is sufficient; the mowing may not be done too close to the ground). When planning and executing these measures, the state of the biotope (e.g. encroaching reeds) and the demands of accompanying species must be kept in mind. No afforestation in the habitats and their immediate surrounding.

- An overview of the relevant literature of the last 200 years dealing with *C. floccifera* augmented our own results.

La Lisette *Carcharodus floccifera* (ZELLER, 1847) (Lepidoptera, HesperIIDae)

Morphologie, répartition, écologie, biologie, comportement, cycle vital, menaces d'extinction et protection d'un papillon intéressant

Résumé: Les auteurs décrivent la morphologie, la répartition, la biologie, la phénologie, l'écologie et les habitats du *Carcharodus floccifera* (ZELLER, 1847) (Lepidoptera, HesperIIDae) dans des zones situées autour du Lac de Constance en Allemagne (Bade-Wurtemberg et Bavière) et en Autriche (Vorarlberg). Ils donnent de plus des indications au sujet des zones limitrophes. Les auteurs ont complété leurs propres résultats par toutes les informations disponibles sur cette espèce dans la littérature scientifique.

- **Morphologie du papillon, de ses stades larvaires et de la crysalide:** Des détails de la morphologie du corps du papillon et des stades du développement sont décrits et illustrés par des photos effectuées avec un microscope électronique à balayage. Dans le pli costal du mâle se trouvent des écailles filiformes et divisées en plusieurs éléments. Il s'agit de toute vraisemblance des écailles androconiales. Elles devraient avoir une fonction importante au cours de la parade nuptiale. La touffe de poils qui se trouve sur le dessous de l'aile antérieure a donné son nom scientifique à l'espèce. Les photos effectuées avec le microscope électronique à balayage ne donnent pas d'informations sur la fonction de cette touffe de poils. La surface de l'enveloppe ovarienne en forme d'hémisphère est sculptée par un relief réticulaire. L'oeuf a un diamètre de 0,63 mm. La larve du premier stade possède des soies bifurquées comme un «Y».
- **Répartition:** L'espèce est au moins attestée dans 14 stations de la région orientale du Lac de Constance et de l'ouest de l'Allgäu, 5 ou 6 de ces stations sont situées en Bade-Wurtemberg, les 8 autres stations se trouvent en Bavière. Il est probable que ces «populations» ne soient que des parties non autonomes d'une grande métapopulation. Les autres populations attestées à l'époque en Haute-Souabe sont aujourd'hui portées disparues. Selon certains entomologues de Bavière et ceux des pays limitrophes, on rencontre le *Carcharodus floccifera* encore aujourd'hui dans un assez grand nombre de stations dans les Préalpes (Souabe et Haute-Bavière), dans le Nord de la Suisse et dans l'Est de l'Autriche. D'ailleurs, le nombre de ces stations diminue de manière considérable, bien que ce développement soit difficile à documenter en raison du faible nombre des exemplaires préservés. En s'appuyant sur des exemplaires préservés de l'espèce, qui sont en possession du musée Senckenberg à Francfort-sur-le-Main, on a pu prouver qu'en Rhénanie-Palatinat le *Carcharodus floccifera* a existé, en plus de la station connue de Speyer, aussi à Mainz-Mombach et en Hesse (Rheingau et Darmstadt). On est presque sûr que l'espèce s'est aussi trouvée dans d'autres stations au Sud de Francfort, bien qu'il soit impossible de trouver des exemplaires préservés. Au cours du XX^e siècle, la

limite septentrionale de la répartition s'est déplacée de plusieurs centaines de kilomètres vers le Sud, fait qui résulte très vraisemblablement des changements d'habitats du papillon provoqués par l'homme.

- **Phénologie:** En Haute-Souabe, la période principale du vol dure normalement de la mi-juin à la mi-juillet. Au moins dans deux des neuf zones, l'espèce a une deuxième génération partielle qui apparaît probablement de façon régulière et dont certains individus volent encore de la fin du mois d'août à la mi-septembre. Au cours de l'été, la plupart des chenilles de la deuxième génération ne se développent qu'au troisième stade, pendant lequel elles hivernent. Au printemps suivant, on peut observer les papillons de cette génération voler jusqu'au début du moins de juin. Les informations concernant l'hivernation des crysalides sont considérées comme fausses. La sélection du *Carcharodus floccifera* a démontré que le stade pupal dure à peu près quinze jours.
- **Ecologie et comportement du papillon:** La Bétonie officinale (*Betonica officinalis*) est la plante la plus souvent visitée. Sinon, les papillons visitent surtout des plantes à fleurs rouges ou violettes. Les ailes ouvertes, les papillons se chauffent au soleil. La position dans laquelle le *Carcharodus floccifera* se repose diffère de celle des autres papillons diurnes. Ses ailes sont tournées vers le bas et son abdomen se courbe vers le haut. En Haute-Souabe, le comportement de recherche des mâles est caractérisé par le «patrolling», c'est-à-dire que les mâles recherchent activement les femelles dans l'habitat. Par contre, le «perching», c'est-à-dire le fait que le mâle se perche sur des endroits situés en hauteur, n'est observé qu'accidentellement. Le comportement nuptial, déjà plusieurs fois documenté, est très complexe et se divise en trois phases: A plusieurs reprises, le mâle passe le dessous de son aile antérieure sur les antennes de la femelle. – Le mâle vole brièvement autour de la femelle. – Immédiatement après, le mâle essaie de s'accoupler (ils ne s'accouplent pas en vol). – Ces trois phases peuvent se répéter avec persistance durant 10 à 15 minutes. Cette parade nuptiale sert probablement à la transmission des phéromones du mâle aux antennes de la femelle. En Haute-Souabe, l'oviposition s'effectue surtout, mais pas uniquement, sur des rosettes non fleurissantes de feuilles de *Betonica officinalis*. Les oeufs sont pondus sur la nervure médiane de la face supérieure des feuilles. Les femelles préfèrent les plantes des endroits ensoleillés et facilement accessibles. Pour cette raison, un nombre considérable de plantes propres à l'oviposition est la condition la plus importante pour l'existence d'une population de *Carcharodus floccifera*. Dans les zones d'oviposition, *Betonica officinalis* recouvre 20–30 % de la surface. Vu le nombre des oeufs pondus sur une prairie à végétation haute et le nombre de ceux pondus dans la végétation repoussée après les foins, il faut constater que l'espèce préfère de façon significative les zones à végétation basse.
- **Ecologie et comportement des stades du développement:** Les larves du premier stade vont sur une jeune feuille de la plante nourricière. A la base du limbe, elles font un cocon avec lequel elles resserrent la feuille autour d'elles-mêmes. Les larves grignotent le pétiole de façon à ce que la feuille se fane. Les chenilles passent la plupart de leur vie enfermées dans cette feuille. Dans le premier stade de leur vie,

les chenilles préfèrent vivre dans les feuilles les plus petites et les plus jeunes de la plante. Par contre, elles hivernent dans une feuille bien cachée à la base de la plante qui ne dépérit pas au cours de l'hiver, et qui la protège du temps. Là, les chenilles font un cocon plus solide dans lequel elles restent jusqu'au printemps. Au printemps, elles vivent dans des cocons plus grands, faits d'une ou deux feuilles, dans lesquelles elles se crystalident. Fidèles à un endroit restreint, les chenilles ne se déplacent que pour se nourrir et pour tisser un nouveau cocon. Le plus souvent, tournée vers le haut, la crystalide pruinée de bleu se retrouve soit dans le dernier tube résidentiel de la chenille soit dans un nouveau cocon fait d'une ou de deux feuilles. En construisant un côté du tube moins solide que les autres, la crystalide prépare une sortie.

- **Plantes nourricières:** Autour du Lac de Constance, le *Carcharodus floccifera* vit uniquement de manière monophage; il se nourrit de la *Betonica officinalis*, fait prouvé par des observations de l'oviposition et par des crystalides retrouvées sur cette plante. De telles observations ont aussi été constatées en toute l'Allemagne et même dans toute l'Europe centrale à l'exception des Alpes. La littérature scientifique ne fait pas d'observations de *Carcharodus floccifera* sur d'autres plantes nourricières que la Bétonie officinale. Par contre, l'espèce devrait avoir d'autres plantes nourricières car la zone de répartition de la *Betonica officinalis* est plus restreinte que celle du *Carcharodus floccifera*. En plus, en montagne, la Bétonie pousse uniquement en altitude plus basse que l'altitude où apparaît encore le papillon. Autour du Lac de Constance, le *Carcharodus floccifera* apparaît dans des anciennes tourbières basses servant aujourd'hui de prairies. Les phytocénoses données au suivant sont considérées comme des habitats communs au papillon et à la crystalide: Galio-borealis-Molinietum, Molinietum coeruleae, Nardo-Molinietum, des groupements fragmentaires du Molinietum contenant l'*Arrhenatherum elatius*, des communautés Molinietum contenant des sphaignes partiellement très denses. Selon les résultats des auteurs, le *Carcharodus floccifera* se développe dans des zones caractérisées par une faible teneur en substances nutritives, par une humidité variable du sol et un faible stockage d'azote minéral. La réaction du sol varie entre des états peu acides/peu basiques et des états nettement acides.
- **Menaces d'extinction:** A cause du grand nombre d'habitats perdus en Bade-Wurtemberg, en Bavière et dans le Vorarlberg, le *Carcharodus floccifera* est menacé d'extinction. Malgré ce développement, il faut constater qu'en Bavière, la situation de répartition de l'espèce est plus favorable que dans les autres régions mentionnées. Les faits les plus importants quant à l'extinction de l'espèce sont les suivants: En premier lieu, on observe des changements ainsi que la destruction des habitats provoqués par l'agriculture intensive, par des drainages et par des substances nutritives des prairies limitrophes riches en telles substances. Les chenilles, se trouvant dans des rosettes de feuilles, sont blessées ou même tuées par des foins effectués trop tôt ou de façon trop extrême. L'utilisation abandonnée des habitats provoque l'embroussaillage. L'afforestation. Des roseaux et des néophytes envahissent les habitats. Les collectionneurs de papillons ne sont pas considérés comme un menacé pour le *Carcharodus floccifera*.

- **Conseils pour la protection de l'espèce:** Un certain nombre de mesures simples suffiraient pour garantir la survie du *Carcharodus floccifera* dans notre faune. Selon l'avis des auteurs, les mesures les plus importantes à réaliser sont les suivantes: La protection des habitats actuels et la création de nouveaux habitats; il faut éviter la fertilisation et le drainage des habitats aussi bien que des projets de construction. L'utilisation extensive et continue des habitats, surtout de façon agricole, les auteurs considèrent cette solution comme la plus favorable, car elle garantit une récupération utile du matériel végétal. Si un habitat ne peut pas être utilisé de la façon proposée si-dessus, les auteurs conseillent des mesures adéquates d'entretien du biotope. En principe, les foins effectués après la mi-septembre suffisent. Le matériel végétal fauché doit être enlevé de l'habitat. De plus, les foins ne devraient pas être effectués de façon trop extrême. Au cours de la planification et de la réalisation des mesures d'entretien du biotope, l'état actuel de l'habitat – p.ex. l'invasion des roseaux – et les exigences des espèces compagnes à leur habitat doivent être pris en considération. Il faut renoncer à l'afforestation des habitats et à celle des zones limitrophes.
- Les auteurs ont complété leurs propres résultats par une vue d'ensemble de la littérature sur le *Carcharodus floccifera*, parue au cours des deux derniers siècles.

1 Einleitung

Die unauffälligen und häufig schwer zu bestimmenden Hesperidae sind seit jeher gegenüber den anderen, ansonsten sehr beliebten Tagfalterfamilien vernachlässigt worden. Die routinemäßige Klage über diesen Zustand findet sich in den Publikationen vieler Lepidopterologen, ohne daß sie ihn allerdings lange Zeit entscheidend geändert hätte. Während wir daher über die Papilionoidea mittlerweile relativ gut Bescheid wissen, klaffen trotz verstärkter Anstrengungen von Spezialisten bei den Dickkopffaltern (Hesperioidea) immer noch viele bedauerliche Wissenslücken. Sogar die systematische Stellung mancher Arten der Gattung *Pyrgus* HÜBNER, [1819] – auch einiger ihrer mitteleuropäischen Vertreter – ist noch reichlich unklar, ferner ist unser Kenntnisstand der Faunistik vieler Arten unbefriedigend. Vor allem aber war die Freilandökologie selbst der häufigen Arten bis vor kurzem nur ansatzweise bekannt. In der Regel wurden lediglich Angaben aus früheren Werken kommentar- und kritiklos abgeschrieben, oft unter Verzicht auf die Quellenangabe (vergleiche den Abschnitt über die Raupennahrungspflanzen). Die wenigen konkreten Angaben zu *Carcharodus floccifera* (ZELLER, 1847) sind zudem in der in- und ausländischen Literatur weit verstreut. Erst in der jüngsten Vergangenheit hat sich diese Situation wenigstens teilweise verbessert, vor allem durch die Tagfalterbände der „Schmetterlinge Baden-Württembergs“ (EBERT & RENNWALD 1991).³

Darin wurden zum ersten Mal überhaupt ausführliche, im Freiland gewonnene und als solche gekennzeichnete Informationen über *Carcharodus floccifera* dokumentiert. Außerdem wurde deutlich, daß die Art in Südwestdeutschland unmittelbar vom Aussterben bedroht ist. Allerdings blieben mangels ausreichender Beobachtungen zahlreiche Aspekte, zum Beispiel Einzelheiten der Phänologie, der Gefährdung oder Schutzmöglichkeiten offen.

Aus diesen Wissenslücken und der Erkenntnis, daß zur Erhaltung der letzten Vorkommen in Baden-Württemberg rasch fundierte Kenntnisse über die ökologischen Ansprüche der Art als Basis für ein erfolgversprechendes Schutzkonzept gewonnen werden mußten, entstand 1991 die Idee zur vorliegenden Arbeit. Bei Exkursionen im darauffolgenden Jahr gelangen auf Anhieb einige interessante Feststellungen, die ihren Niederschlag in einer ersten gemeinsamen Publikation fanden (ALBRECHT & GOLDSCHALT 1993) und den Ausgangspunkt für eine noch eingehendere Bearbeitung bildeten, zugleich aber neue Fragen aufwarfen. Bereits damals wurde deutlich, daß mehrjährige intensive Untersuchungen im Freiland erforderlich sein würden, um die Biologie und Ökologie von *C. floccifera* aufzuklären.

³ In jüngerer Zeit auch WEIDEMANN (1995) und PN-SBN (1997).

Besondere Bedeutung wird in dieser Arbeit auf die Darstellung von im Freiland gewonnenen Primärdaten gelegt. Alle Angaben, die der Literatur oder Zuchtbeobachtungen entstammen oder auf Informationen anderer Entomologen beruhen, werden als solche gekennzeichnet. Es wurde im Rahmen der finanziellen Restriktionen Wert auf eine möglichst ausführliche Illustration gelegt, um die Aussagen im Text zu unterstützen und zu belegen.

Neben den eigenen Freilanduntersuchungen sollen zu Vergleichszwecken die Verhältnisse in den an das (deutsche) Bodenseegebiet angrenzenden Regionen erläutert werden, wofür in den Jahren 1993 bis 1996 Auskünfte bei zahlreichen in- und ausländischen Kollegen eingeholt wurden. Da es bisher noch keine zusammenfassende Arbeit über *C. floccifera* gibt, soll hier auch eine möglichst umfangreiche Sammlung der in der Literatur vorhandenen Angaben zu Systematik, Nomenklatur, Faunistik, Phänologie, Biologie und Ökologie dieser Art zusammengetragen und – wo nötig kommentiert – dargestellt werden.

Die Angaben zu *C. floccifera* in den klassischen Standardwerken sind eher spärlich. Der zu Beginn unserer Untersuchung vorhandene Kenntnisstand entsprach im Hinblick auf die Ökologie und Entwicklung im wesentlichen dem bei EBERT & RENNWALD (1991) dargestellten. Darüber hinaus machten vor allem GROSS (1894), POWELL (1918), VERITY (1940), KÜHNERT (1966) und KUSDAS & REICHL (1973) interessante Angaben, die aber, abgesehen von VERITY und der letzten Arbeit, weitgehend unbeachtet blieben. Faunistische Mitteilungen sind zwar zahlreich vorhanden, haben allerdings einen sehr unterschiedlichen Informationsgehalt: Früher wurde oft größerer Wert auf die Aufzählung möglichst vieler „Aberrationen“ und „Formen“ gelegt als auf irgendwelche weitergehenden Angaben, beispielsweise zur Ökologie oder auch nur genaue Fundortangaben, die aus heutiger Sicht viel interessanter sind. Oft handelt es sich lediglich um Listen mit kurzen Anmerkungen. Gelegentlich jedoch finden sich auch in solchen Arbeiten wertvolle Bemerkungen zur Lebensweise des Heilziest-Dickkopffalters. Besonders ältere Meldungen sind jedoch mit Zweifeln an der Richtigkeit der Bestimmung behaftet. Vor allem Verwechslungen mit *Carcharodus alceae* (ESPER, 1780) kamen nicht selten vor, daneben gab und gibt es aber in Süd- beziehungsweise Osteuropa auch häufig Probleme bei der Abgrenzung gegenüber *C. baeticus* (RAMBUR, 1839) und *C. orientalis* REVERDIN, 1913. Manche Literaturangaben sind eindeutig als fehlerhaft erkennbar, in vielen Fällen sind sie aber heute nicht mehr nachprüfbar. Eine ausführliche Revision der Verbreitungsangaben von *C. floccifera* ist jedoch nicht unsere Absicht, da diese auf der Auswertung zahlreicher Sammlungsexemplare erfolgen müßte und eine eigenständige Bearbeitung wert ist.

Ziele der Untersuchung waren im einzelnen:

- Es sollte die aktuelle und ehemalige Verbreitung im Bodenseegebiet, besonders in dessen baden-württembergischem Teil, festgestellt werden. Darüber hinaus war eine zusammenfassende Darstellung der Verbreitung von *C. floccifera* in Deutschland und Mitteleuropa und ergänzend der Gesamtverbreitung beabsichtigt.
- Die bisher weitgehend unbekannte Phänologie der einheimischen Populationen sollte aufgeklärt werden, vor allem die Frage nach der Generationenzahl und dem Überwinterungsstadium beantwortet werden.
- Informationen über das Verhalten der Imagines und ihrer Entwicklungsstadien im Freiland sollten zusammengetragen und (fotografisch) dokumentiert werden.
- Es sollte die Frage beantwortet werden, welche Nahrungspflanze(n) zur Eiablage beziehungsweise von den Raupen genutzt werden. Gibt es weitere außer dem bereits nachgewiesenen Heilziest (*Betonica officinalis*, Lamia-ceae)?
- Aufklärung der Ansprüche, welche die Art an ihren Lebensraum stellt; was sind die entscheidenden Ausstattungsmerkmale, warum kommt sie nur (noch) in so wenigen Biotopen vor? Dabei sollten auch botanische Aspekte berücksichtigt werden.
- Ergänzende Beobachtungen sollten durch parallele Zuchten gewonnen werden.
- Die Darstellung der Gefährdungsursachen und darauf aufbauend die Entwicklung von Schutzvorschlägen war eines der wichtigsten Anliegen unserer Untersuchung.
- Um auch Primärdaten aus anderen Gebieten zu erhalten, baten wir Kollegen im In- und Ausland um Auskünfte.
- Zur Abrundung soll eine Literaturübersicht gegeben werden, mittels derer es auch möglich wurde, die eigenen Ergebnisse mit den Verhältnissen in anderen Regionen zu vergleichen.

Es war von Anfang an klar, daß zahlreiche Fragestellungen nur von einem botanisch versierten Bearbeiter untersucht werden konnten. Einer interdisziplinären Arbeitsweise kam daher große Bedeutung zu.

Dank

Viele Personen haben in uneigennütziger Weise dazu beigetragen, daß die in dieser Arbeit dargestellte Vielzahl an Informationen über den Heilziest-Dickkopffalter gewonnen und ansprechend dargestellt werden konnte. Unser besonderer Dank gilt

Dipl.-Biol. Gunnar BREHM (Rendsburg), der das Aquarell der Falter anfertigte, und Dipl.-Biol. Uta GRÜNERT (Oldenburg) für die Zeichnungen des Balzzyklus, der Paarung und der Puppe. Klaus KIESEL (Institut für Forstzoologie der Universität Freiburg) und Gunnar BREHM sowie Dr. Damir KOVAČ und Dr. Wolfgang A. NÄSSIG (beide Senckenberg-Museum, Frankfurt am Main) verdanken wir die REM-Aufnahmen des Falters und der Präimaginalstadien. Stefan HEITZ (Offenburg-Hohberg) unterstützte den Erstauteur mehrfach tatkräftig bei zeitaufwendigen Freilandarbeiten.

Für Übersetzungen sind wir zum Dank verpflichtet: Frau Dipl.-Biol. Ariel ACHTMAN (Freiburg im Breisgau) besorgte die Übersetzung der Zusammenfassung ins Englische, Frau Dipl.-Biol. Linda STENGER (Mainz) übernahm diese Arbeit für das Französische. Georg WARNING (Konstanz) übertrug für uns einen Teil der Arbeit von KRZYWICKI (1970) ins Deutsche, Dipl.-Ing. Ralf JESSLER sowie Dipl.-Ing. Alexander KIRJUCHIN (Konstanz) übersetzten Passagen aus KORSHUNOV (1964, 1978) und KORSHUNOV & GORBUNOV (1995).

Zahlreiche Entomologen im In- und Ausland gaben bereitwillig Auskunft über ihre Freilandbeobachtungen und steuerten so wertvolle Informationen bei, ohne die der Informationsgehalt dieser Arbeit wesentlich geringer geblieben wäre. Sie ermöglichten es, hier Aussagen zur aktuellen beziehungsweise ehemaligen Verbreitung, Ökologie und Phänologie von *C. floccifera* auch außerhalb unseres engeren Bearbeitungsgebietes in Oberschwaben zu machen. Wir bedanken uns dafür herzlich bei: Prof. Mag. Eyolf AISTLEITNER und Ulrich AISTLEITNER (Österreich, Feldkirch), Günter BAISCH (Biberach-Mettenberg), Alfred BEYERL (Bergen), Dipl.-Geogr. Ralf BOLZ (Aurachtal), Markus BRÄU (Pöding), Ernst BROCKMANN (Lich), Dr. Ernst-G. BURMEISTER (München), Gernot EMBACHER (Österreich, Salzburg), Jean-Jacques FELDTRAUER (Frankreich, St. Louis), Adi GEYER (Merkendorf), Herbert HEHL (Marktoberdorf), Dr. Peter HUEMER (Österreich, Innsbruck), David JUTZELER (Schweiz, Effretikon), Helmut KINKLER (Leverkusen), Andreas KRAUS und Wolfgang KRAUS (Schongau), Werner KRAUS (Kaiserslautern), Stefe LEWANDOWSKI (München), Arthur LINGENHÖLE (Biberach), Dipl.-Ing. Harry LIPSKY (Taufkirchen-Falkenberg), Thomas MARKTANNER (Langenargen), Dr. Jörg-Uwe MEINEKE (Bezirksstelle für Naturschutz und Landschaftspflege Freiburg), Hans MESSMER (Steißlingen), Sergiu MIHUT (Rumänien, Cluj-Napoca), Willy DE MOLIÈRE (Frankfurt am Main), Dr. Ludwig NEUMAYR (Wenzenbach), Dipl.-Biol. Andreas NUNNER (Tübingen), Rudolf OSWALD (München), Rolf REINHARDT (Mittweida), Michel SAVOUREY (Frankreich, Saint-Jean de Maurienne), Emil SCHEURINGER (Rosenheim), Rudolf SCHICK (Ravensburg), Corina SCHIESS-BÜHLER und Heinrich SCHIESS (Schweiz, Brunnadern), Peter SONDEREGGER (Schweiz, Brugg bei Biel), Tiit TEDER (Estland, Tartu), Jaan VIDALEPP (Estland, Tartu), Hans-Josef WEIDEMANN† (ehemals Untersiemau), Ludwig WIHR (Siegsdorf-Hammer), Josef WOLFSBERGER (Miesbach), Dipl.-Ing. Wolfgang ZEHLIUS-ECKERT (Freiburg im Breisgau), Dipl.-Ing. Ingo ZWECKER (Gaienhofen).

Günter EBERT (Staatliches Museum für Naturkunde, Karlsruhe), Johannes VOITH (Bayerisches Landesamt für Umweltschutz, München) und Michael MALICKY (Forschungsinstitut für Umweltinformatik, A-Linz) stellten Auszüge aus den von ihnen betreuten faunistischen Datenbanken zur Verfügung. Einsichtnahme in wissenschaftliche Sammlungen ermöglichten beziehungsweise Auskünfte über darin enthaltene Belegexemplare erteilten Prof. Dr. Rudolf ABRAHAM (Zoologisches Museum der Universi-

tät Hamburg), Dr. Wolfgang DIERL† (ehemals Zoologische Sammlung des Bayerischen Staates, München), Dr. Volker HELLMANN (Sammlung Helmut HERRMANN, Universität Konstanz), Dr. Wolfgang A. NÄSSIG (Senckenberg-Museum, Frankfurt am Main), Dr. NEUMANN (Bodensee-Naturkundemuseum, Konstanz), Mag. WALDEGGER (Vorarlberger Naturschau, Österreich, Dornbirn). Ausnahmegenehmigungen zum Betreten von Naturschutzgebieten und zur Entnahme einiger Eier zu Zuchtzwecken erteilte das Regierungspräsidium Tübingen. Eine naturschutzrechtliche Ausnahmegenehmigung für den Landkreis Lindau stellte das Regierungspräsidium Augsburg aus. Die Bezirksstelle für Naturschutz und Landschaftspflege Tübingen und das Landratsamt Lindau stellten Kartenmaterial und Luftbilder zur Verfügung. Sabine PFAFF (Gießen) informierte uns über eine von ihr entwickelte Methode zur Vermessung der Saugrüssel und Vorderflügelänge von Dickkopffaltern und Forschungsergebnisse zu deren Nahrungspflanzenspezifität und Blütenstetigkeit. Wertvolle Hilfe bei der Literaturbeschaffung leisteten Dipl.-Biol. Ernst BROCKMANN (Lich), Petra ZUB und Dr. Wolfgang A. NÄSSIG (beide Frankfurt am Main). Einsichtnahme in noch nicht veröffentlichte Arbeiten ermöglichten P. SONDEREGGER (Schweiz, Brügg bei Biel), Hermann FALKENHAHN (Ebsdorfergrund) und Dipl.-Geogr. Ralf BOLZ (Aurachtal). Ferner gilt unser Dank nicht zuletzt den Mitarbeiterinnen und Mitarbeitern der Fernleiheabteilung der Universitätsbibliothek Konstanz, die auch exotische Literaturwünsche fast immer erfüllen konnten und so einen Großteil der Quellenauswertung ermöglichten.

Mit Diskussionen, konstruktiver Kritik und neuen Anregungen während der Erarbeitung dieser Monographie unterstützten uns Dr. Wolfgang A. NÄSSIG (Senckenberg-Museum, Frankfurt am Main), Dr. Christoph L. HÄUSER (Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart) und Dipl.-Biol. Gunnar BREHM (Rendsburg). Für die Begutachtung der fertigen Arbeit bedanken wir uns bei Dr. Christoph L. HÄUSER (Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart).

Abbildungsverzeichnis

Abb. 1: Systematik der Gattung <i>Carcharodus</i>	27
Abb. 2: Alternatives Modell der taxonomischen Gliederung der Gattung	27
Abb. 3: Originalbeschreibung von <i>C. floccifera</i> durch ZELLER	31
Abb. 4: <i>C. floccifera</i> , Männchen und Weibchen (Aquarell)	34
Abb. 5: Fotografie des Weibchens (Oberseite)	35
Abb. 6: Fotografie des Männchens (Unterseite)	35
Abb. 7: Lage der Duftschuppenfelder auf den Flügeln des Männchens	38
Abb. 8: REM-Abbildungen der Schuppen des Männchens von <i>C. floccifera</i>	39
Abb. 9: Weitere REM-Bilder der Schuppen des Männchens	40
Abb. 10: Flügelunterseite des Männchens mit „Borsten“	41
Abb. 11: REM-Bilder des ♀-Fühlers von <i>C. floccifera</i>	42
Abb. 12: REM-Aufnahme des Eis von <i>C. floccifera</i>	46
Abb. 13: Zweites Ei von <i>C. floccifera</i> (REM-Aufnahme).	46
Abb. 14: Mikropyle des Eis von <i>C. floccifera</i> (REM-Aufnahme)	46
Abb. 15: REM-Abb. der Eilarve von <i>C. floccifera</i>	46
Abb. 16: Ei von <i>C. floccifera</i> (Fotografie)	47

Abb. 17: Foto der Eilarve	47
Abb. 18: Raupe im zweiten Stadium (Foto)	47
Abb. 19: Larve des dritten Stadiums (Foto)	47
Abb. 20: Viertes Stadium (Foto)	47
Abb. 21: Erwachsene Raupe (Foto)	47
Abb. 22: Kleinschmetterlingslarve in einem Heilziest-Blatt (Foto)	47
Abb. 23: Verlassene Blattröhre eines Kleinschmetterlings (Foto)	47
Abb. 24: Kopf der Eilarve von <i>C. floccifera</i> (REM-Aufnahme).	48
Abb. 25: Hinterende der Eilarve (REM-Aufnahme)	48
Abb. 26: Ausschnitt der Körperoberfläche (REM-Aufnahme)	48
Abb. 27: REM-Detailaufnahme einer einzelnen Primärborste	48
Abb. 28: Foto der Weibchenpuppe mit Exuvie	51
Abb. 29: Dasselbe Tier in anderer Perspektive.	51
Abb. 30: Ausschnitt der Puppe mit Stigma (REM-Aufnahme)	52
Abb. 31: REM-Aufnahme des Kremasters von oben	52
Abb. 32: Stärkere Vergrößerung des Kremasters (REM-Aufnahme)	52
Abb. 33: Detailaufnahme eines Verankerungshaars (REM-Aufnahme)	52
Abb. 34: Dorsolateral- und Lateralansicht der Puppe (Zeichnung).	54
Abb. 35: Fundorte von <i>C. floccifera</i> im Bodenseegebiet (Verbreitungskarte)	61
Abb. 36: Vorkommen von <i>C. floccifera</i> in Mitteleuropa (Verbreitungskarte)	64
Abb. 37: Vorkommen von <i>C. floccifera</i> in Europa (Verbreitungskarte)	88
Abb. 38: Ungefähre Verbreitung des Heilziest-Dickkopffalters in der ehemaligen Sowjetunion und der Türkei (Verbreitungskarte).	94
Abb. 39: Phänologiediagramm (Imagines).	108
Abb. 40: Phänologiediagramm (Eier)	109
Abb. 41: Phänologiediagramm (Raupen).	112
Abb. 42: Phänologiediagramm (Puppen).	113
Abb. 43: Idealisiertes Phänogramm	114
Abb. 44: Männchen in Schlafhaltung (Foto)	129
Abb. 45: Beginn des Schlupfvorgang im Freiland (Foto)	129
Abb. 46: Frisch geschlüpfter Falter (Foto)	129
Abb. 47: <i>C. floccifera</i> beim Perching (Foto).	129
Abb. 48: Balzphase 1 (Foto).	132
Abb. 49: Phase 1 aus anderer Perspektive (Foto).	132
Abb. 50: Phase 2 (Foto).	132
Abb. 51: Phase 3 (Foto)	132
Abb. 52: Balzzyklus von <i>C. floccifera</i> (Zeichnung).	134
Abb. 53: Schematische Darstellung der Interaktionen während der Balz	136
Abb. 54: Kopula von <i>C. floccifera</i> (Zeichnung)	137
Abb. 55: Eiablage (Foto)	140
Abb. 56: Mit mehreren Eiern belegtes <i>B.-officinalis</i> -Blatt (Foto)	140
Abb. 57: Von <i>C.-floccifera</i> -Raupe bewohnte <i>B.-officinalis</i> -Pflanze (Foto)	140
Abb. 58: Raupenwohnung (Foto)	140
Abb. 59: Skizze des Untersuchungsgebiets 7	142
Abb. 60: Untersuchung der Eiverteilung im Gebiet 7 (Foto)	144

Abb. 61: Fundstellen von mit Eiern besetzten <i>Betonica</i> -Pflanzen (Foto)	144
Abb. 62: Vegetationsstruktur der Streuwiese (Foto)	144
Abb. 63: Vegetation des Randstreifens (Foto)	144
Abb. 64: Vegetationsstruktur auf der Transektfläche (Zeichnung)	146
Abb. 65: Fraßbilder der Raupe von <i>C. floccifera</i> (Zeichnung)	154
Abb. 66: Weitere Fraßbilder (Zeichnung)	155
Abb. 67: Skizze des Untersuchungsgebiets 1	177
Abb. 68: Skizze des Untersuchungsgebiets 2	179
Abb. 69: Zuchtvorrichtung für <i>C. floccifera</i> (Foto)	156
Abb. 70: Im Hochsommer gemähte Streuwiese (Foto)	156
Abb. 71: Gefährdungsursachen für <i>C. floccifera</i> und seine Habitate (Foto)	156
Abb. 72: Aufschüttung in Gebiet 9 (Foto)	156
Abb. 73: Gesamtansicht der Baumaßnahmen in Gebiet 9 (Foto)	157
Abb. 74: Straßenbau in Gebiet 9 (Foto).	157
Abb. 75: Folgen der Grabenfräsung in Gebiet 9 (Foto)	157
Abb. 76: In Folge der Grabenfräsung verwendete Raupe von <i>C. floccifera</i> (Foto)	157

Tabellenverzeichnis

Tabelle 1: Durchgeführte Begehungen im Untersuchungszeitraum	22
Tabelle 2: Synonyme und Schreibweisen von Gattungs- und Artnamen in der Literatur	32
Tabelle 3: Flugzeitdaten von <i>C. floccifera</i> in den Beobachtungsjahren	109
Tabelle 4: Eiverteilung auf Pflanzen und Blätter	139
Tabelle 5: Vegetationshöhe und -deckung in den beiden Probeflächen (Gebiet 7)	141
Tabelle 6: Deckungsgrad der Vegetation in verschiedenen Höenschichten und an verschiedenen Stellen der Transektstrecke (Gebiet 7).	141
Tabelle 7: Verteilung der Eier von <i>C. floccifera</i> auf der Transektfläche (Gebiet 7)	147
Tabelle 8: Vegetationstransect (Gebiet 7)	149
Tabelle 9: Ökologische Einordnung der Vegetationszonen des Transekts	150
Tabelle 10: „Futter-“ und Eiablage- beziehungsweise Raupennahrungspflanzen von <i>C. floccifera</i> nach Literaturangaben	161
Tabelle 11: Gesamtdarstellung der Vegetationsaufnahmen (Faltblatt als Anlage)	
Tabelle 12: Pflanzengesellschaften und Ellenberg-Zeigerwerte im Überblick	184
Tabelle 13: Vegetationsstruktur der Vegetationsbestände	189
Tabelle 14: Begleitarten (Schmetterlinge) in Habitaten von <i>C. floccifera</i>	198
Tabelle 15: Rote-Liste-Status von <i>C. floccifera</i> in einzelnen Ländern und Regionen	206

Abkürzungsverzeichnis

BMNH	The Natural History Museum (früher British Museum (Natural History)), London
REM	Rasterelektronenmikroskop

2 Untersuchungsmethodik

2.1 Freilandarbeit

Die Verbreitung, Biologie und Ökologie von *Carcharodus floccifera* wurde in den Jahren 1992–1996 im baden-württembergischen und bayerischen Bodenseebecken sowie im Westallgäuer Hügelland untersucht. Dabei wurden insgesamt 9 Populationen – nicht alle von Anfang an – ausgewählt (Lage der Lebensräume siehe Abschnitte 5.2.1/5.2.2) und kontinuierlich jeweils vom Frühjahr bis zum Herbst beobachtet. Besonders während der Falterflugzeit suchten wir die Biotope häufiger auf, möglichst einmal pro Woche. Insgesamt wurden von den Autoren folgende Begehungen durchgeführt:

Tabelle 1: Durchgeführte Begehungen (Zahl der Tage, an denen ein oder – meistens – mehrere Lebensräume von *C. floccifera* aufgesucht wurden).

Jahr	M. ALBRECHT	M. GOLDSCHALT	R. TREIBER
1992	11	2	–
1993	14	5	–
1994	22	5	2
1995	23	10	4
1996	10	10	–
1997	3	11	8

Da sich die Veröffentlichung der Arbeit hinauszögerte, konnte das Jahr 1997 noch für weitere Exkursionen genutzt werden, die zur Entdeckung mehrerer neuer Flugstellen der Art führten.

Die Beobachtungen wurden notiert und gegebenenfalls fotografisch dokumentiert. Bei den Begehungen erfolgte ein gezieltes Absuchen der Heilziestbestände nach Faltern beziehungsweise Präimaginalstadien. Wenn gefundene Eier, Raupen und Puppen für spätere Nachkontrollen markiert wurden, geschah dies mittels um die Fundstelle ausgelegter Schilfhalmes und in den Boden gesteckten Zweige, da die Markierungen nicht zu sehr auffallen sollten. Mit dieser Methode wurden recht gute Erfahrungen gemacht. Bei längerfristiger Markierung war allerdings eine Auffrischung nötig. Auf die Markierung von Faltern wurde bewusst verzichtet. Dies geschah mit Rücksicht auf deren geringe Zahl und das Fehlen geeigneter Mittel, die einerseits sicheres und leichtes Erkennen ermöglichen, andererseits aber die im Vergleich zu anderen Tagfaltern kleinen, empfindlichen und unruhigen Tiere nicht beeinträch-

tigen. Dadurch war es allerdings nicht möglich, die Populationsgrößen genauer abzuschätzen oder Informationen über die Lebensdauer und eventuelle Mobilität einzelner Individuen zu gewinnen. Solche Aussagen wären jedoch angesichts der wenigen Exemplare ohnehin nicht mit hinreichender statistischer Absicherung zu erhalten gewesen.

Ursprünglich war beabsichtigt, bei einer größeren Zahl von Tieren die Rüssellänge zu vermessen (eine geeignete Methodik beschreibt PFAFF 1995). Aus Zeitgründen, und um die Falter der individuenarmen Populationen zu schonen, wurde dieses Vorhaben jedoch aufgegeben und nur zwei gezüchtete Individuen, beides Weibchen, untersucht.

Als sehr hilfreich beim Kennenlernen des „unauffälligsten Tagfalters der Moore“ (MARKTANNER 1987) erwies es sich, zunächst die etwas weniger flugaktiven Weibchen näher zu beobachten. Dabei gelangen bald die ersten Eiablagenachweise, die es wiederum ermöglichten, das Ablageschema herauszuarbeiten und daraufhin Eier und Jungraupen auch unabhängig von den Faltern zu finden. Durch die regelmäßige Kontrolle der Larven lernten wir somit nach und nach den gesamten Lebenszyklus von *C. floccifera* im Freiland kennen.

Die Untersuchungen in Baden-Württemberg fanden in Abstimmung mit den am 1992 eingerichteten Artenschutzprogramm (ASP) der Landesregierung (vergleiche HOFMANN 1997) beteiligten Institutionen statt. Dazu gehören: das Staatliche Museum für Naturkunde in Karlsruhe (ASP-Koordinator: Axel HOFMANN), die Bezirksstelle für Naturschutz und Landschaftspflege am Regierungspräsidium Tübingen (U. BENSE, Herr HARTMANN, U. PÖSS, H. SCHWAB). Die erforderlichen naturschutzrechtlichen Ausnahmegenehmigungen des Regierungspräsidiums Tübingen und der Regierung von Schwaben lagen vor.

2.2 Zuchten

Ergänzend zu den Beobachtungen an den Präimaginalstadien in den Habitaten selbst wurden gleichzeitig mehrere Zuchten unter Freiland- und Laborbedingungen durchgeführt. Das entsprechende Vorgehen und die angewandten Methoden werden im Abschnitt Zucht näher erläutert. Die Zuchten ergänzten die Freilanduntersuchungen und machten die dort festgestellten Ergebnisse besser interpretierbar.

2.3 REM-Präparate

Um morphologische Details des Falters und seiner ersten Stände, die gegebenenfalls Aussagen zur Systematik der Art ermöglichen, darzustellen, wurde eine Anzahl Aufnahmen unter dem Rasterelektronenmikroskop gemacht. Ei-

nige sterile, im Freiland gefundene Eier und verstorbene Jungrauen wurden in 70prozentiger Isopropanollösung fixiert. Für die Kremasterabbildungen diente eine vom Falter verlassene Puppenhülle; für die Falterbilder fanden Sammlungsexemplare Verwendung.

Bei der Herstellung der REM-Bilder von Fühlern und Präimaginalstadien kam nach Mitteilung von D. KOVAČ folgende Methodik zum Einsatz: Kritische-Punkt-Trocknung (100% Alkohol, Ausspülen mit CO₂), Bedampfung: Edwards Sputter Coater S150B (Bedampfung mit Gold-Palladium). Beim verwendeten Gerät handelte es sich um ein CamScan CS24. Die Aufnahmen entstanden bei 20 kV. Für die REM-Bilder des Falters (Abb. 8, 9) fand Gold als Bedampfungsmittel Verwendung. Das eingesetzte Mikroskop war ein Zeiss DSM 940 A.

2.4 Sammlungsauswertungen

Sammlungen in folgenden Museen überprüften wir auf vorhandene Exemplare von *Carcharodus floccifera*: Zoologische Sammlung des Bayerischen Staates (München), Vorarlberger Naturschau (Österreich, Dornbirn), Bodensee-Naturkundemuseum (Konstanz), Senckenberg-Museum (Frankfurt am Main), coll. H. HERRMANN (an der Universität Konstanz aufbewahrt). Umfangreichere Sichtungen waren aus zeitlichen und organisatorischen Gründen leider nicht durchführbar. Ferner wurden Belegexemplare aus der Lokalsammlung M. GOLDSCHALT aufgenommen.

2.5 Literaturarbeit

Parallel zu den Freilanduntersuchungen erfolgte eine möglichst umfassende Auswertung der Literatur auf faunistische, systematisch-nomenklatorische und ökologische Angaben über *C. floccifera*. Angesichts des großen Verbreitungsgebietes des Heilziest-Dickkopffalters und der daraus resultierenden hohen Zahl von Publikationen und der Verteilung über zahlreiche Länder und Sprachräume war eine lückenlose Zusammenstellung naturgemäß nicht möglich. Dies gilt insbesondere für die unzähligen faunistischen Arbeiten, in denen *C. floccifera* nur als „eine Art unter vielen“ erwähnt wird (vergleiche Auflistung der Literatur bei SHEPARD 1931–1936). Zudem besteht die Möglichkeit der Verwechslung mit dem erst zu Beginn dieses Jahrhunderts beschriebenen *C. orientalis* REVERDIN, 1913. Die wichtigsten Werke dürften aber berücksichtigt sein.

Das stark expandierende Internet bietet heute vor kurzem noch ungeahnte Möglichkeiten der Informationssuche und -weitergabe. Die rapide zunehmende Zahl an lepidopterologischen Inhalten (Artenlisten, Fotos, ganze Aufsätze), aber auch die Kommunikationsmöglichkeiten wie E-Mail und Diskussionsforen stellen eine interessante Fundgrube für Informationen dar, die

freilich unübersichtlich und von wechselnder Qualität sowie meist nicht nachprüfbarer Zuverlässigkeit sind. Hinzu kommt, daß Internetadressen und Websites zum Teil nur eine kurze Lebensdauer aufweisen. Auch im Zuge der Erstellung dieser Arbeit konnte das Internet mit Erfolg genutzt werden (siehe im Anschluß an das Literaturverzeichnis).

Bei den wissenschaftlichen Schmetterlingsnamen folgen wir KARSHOLT & RAZOWSKI (1996), der aktuellsten Liste der europäischen Schmetterlinge. Dies bedingte die Verwendung der Schreibweise *floccifera* statt *flocciferus*.⁴ Beim deutschen Namen schließen wir uns der von EBERT & RENNWALD eingeführten und von WEIDEMANN (1995) übernommenen Bezeichnung „Heilziest-Dickkopffalter“ an, da diese durch den Bezug auf die zumindest in Mitteleuropa wichtigste Freiland-Raupennahrungspflanze recht aussagekräftig erscheint. Sie wird sich im Sinne von Stabilität und Einheitlichkeit hoffentlich durchsetzen, zumal sie in weit verbreiteten Werken verwendet wird. Der alte, bereits auf HÜBNER (1803) zurückgehende Name „Eibischfalter“ sollte, da falsch und damit irreführend, nicht mehr verwendet werden (vergleiche Abschnitt über Nahrungs- und Futterpflanzen). Die Bezeichnung „Schwarzgrauer Buschsteppenrasen-Dickkopf“ von BERGMANN (1952) ist sehr umständlich und durch ihren Verweis auf den Lebensraum „Buschsteppe“ für den deutschen Sprachraum auch eindeutig unzutreffend. PN-SBN (1997) benutzen die Bezeichnung „Betonien-Dickkopffalter“. Bei den wissenschaftlichen Pflanzennamen richten wir uns nach HÄUPLER & SCHÖNFELDER (1988).

Abschließend noch zwei Anmerkungen: Alle Zeitangaben beziehen sich auf mitteleuropäische Sommerzeit (MESZ). Angaben in eckigen Klammern [] innerhalb von Zitaten haben wir zum besseren Verständnis eingefügt.

3 Systematik und Nomenklatur

Die systematischen und nomenklatorischen Verwirrungen um *Carcharodus floccifera* sind einer der Gründe für die schleppende Erforschung dieser Art. An dieser Stelle soll nur ein Überblick über die Literatur zu diesem Thema geboten werden.

⁴ KARSHOLT & RAZOWSKI (1996: 12) haben, in Ignorierung von Artikel 31 b und 34 b des zur Zeit der Manuskriptabfassung noch gültigen Codes (ICZN 1985), die die Anpassung der Genusendung von adjektivischen Artnamen an das Geschlecht der jeweiligen Gattung zwingend vorschreiben, die jeweils ursprüngliche Schreibweise aus der Urbeschreibung übernommen. Über die Vor- und Nachteile dieser Methode werden wir hier nicht Stellung beziehen, wir folgen kommentarlos diesem Katalog.

3.1 Systematik

Die Gattung *Carcharodus* HÜBNER, 1820 (Generotypus: *Papilio alceae* ESPER, [1780]) stellt eine habituell gut abgrenzbare Artengruppe der Hesperiidunterfamilie Pyrginae dar, der in der Westpalaearktis außerdem noch die Gattungen *Erynnis* SCHRANK, 1801, *Spialia* SWINHOE, [1912], *Syrichthus* BOISDUVAL, [1834] (= *Muschampia* TUTT, [1906]) und *Pyrgus* HÜBNER, [1819] angehören. Kennzeichen der Gattung *Carcharodus* sind der gezähnte Hinterflügelrand und kleine Glasflecken auf den Vorderflügeln (vergleiche HIGGINS 1975).⁵ Die Abspaltung der Gattungen *Reverdinus* RAGUSA, 1919 (mit *floccifera* und *marrubii* (RAMBUR, 1840))⁶ und *Lavatheria* VERITY, 1940 (mit *lavatherae* (ESPER, [1783])) von *Carcharodus* wurde zwischenzeitlich wieder aufgehoben (PICARD 1947, EVANS 1949, vergleiche auch ALBERTI 1955). Diese Auffassung wurde seither allgemein anerkannt, *Reverdinus* und *Lavatheria* werden jedoch von manchen Autoren als Untergattungen von *Carcharodus* weiterverwendet.

So gut *Carcharodus* charakterisiert ist, so kompliziert ist die systematische Gliederung innerhalb der Gattung. Sie war lange Zeit umstritten und ist bisher nicht abschließend bearbeitet. Im Rahmen dieser Untersuchung soll die Problematik nur angerissen werden.

Da es derzeit keine aktuelle Bearbeitung der ganzen Gattung basierend auf einer ausreichend großen Zahl von Belegtieren gibt, sei hier auf die Übersicht von HESSELBARTH et al. (1995) verwiesen, in der auch die Erkenntnisse von DEVYATKIN (1988) berücksichtigt werden. Frühere Autoren, die in diesem Zusammenhang genannt werden müssen, sind insbesondere EVANS (1949) und ALBERTI (1955). HESSELBARTH et al. (1995) gehen von 10 Arten aus (Abb. 1). Eine andere, auf ALBERTI (1955) aufbauende Gliederung der Gattung *Carcharodus* umfaßt 7 Arten (DEVYATKIN 1991) (siehe Abb. 2).

Innerhalb des Genus *Carcharodus* waren die Artrechte einzelner Taxa lange umstritten, und es dauerte geraume Zeit, bis wenigstens die mittel- und süd-(west-)europäischen Arten eindeutig charakterisiert waren. Einzig *alceae* war seit jeher gut bekannt, dies gilt gleichermaßen für seine Entwicklungsstadien (vergleiche etwa BERGSTRÄSSER 1779).

⁵ Zur Synonymie und Taxonomie der Gattung vergleiche auch HESSELBARTH et al. (1995, Bd. 1: 192-193). Ein Bestimmungsschlüssel für 7 Arten der Gattung findet sich bei DEVYATKIN (1991).

⁶ RAGUSA (1919) führt im Genus *Reverdinus* folgende Arten auf: *altheae*, *baeticus* und *floccifera*.

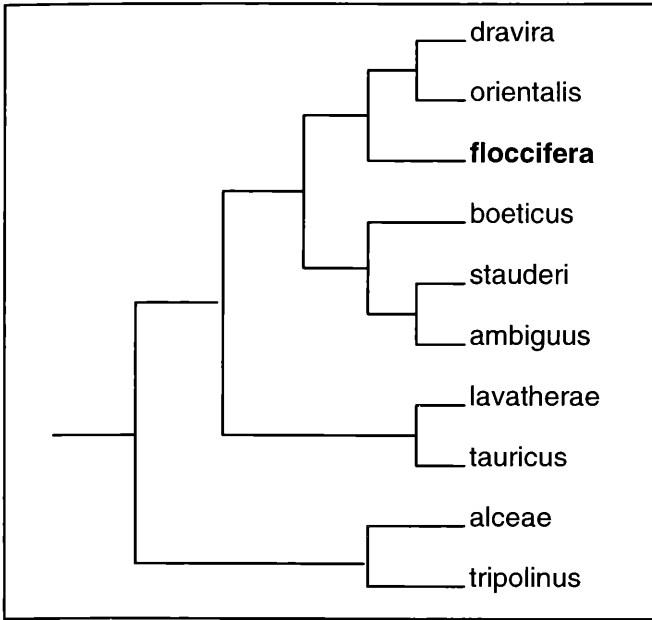


Abb. 1: Vermutete phylogenetische Zusammenhänge zwischen den Arten der Gattung *Carcharodus*. Verändert nach HESSELBARTH et al. (1995).

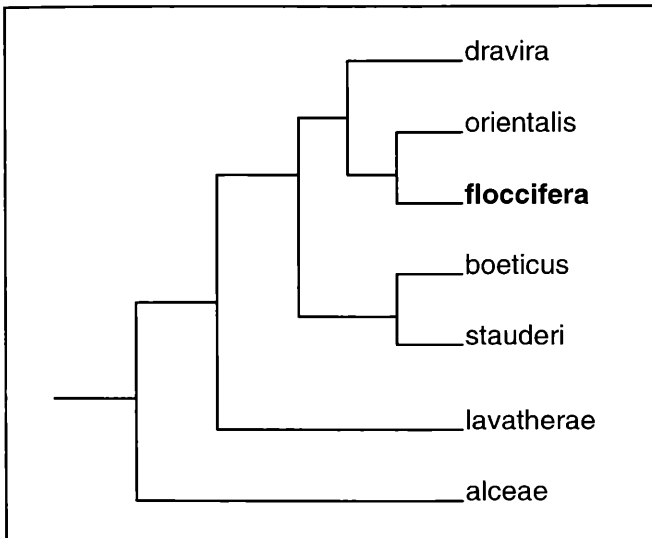


Abb. 2: Alternatives Modell der taxonomischen Gliederung der Gattung *Carcharodus*. Verändert nach DEVYATKIN (1991).

ALBERTI (1955) hat die Erforschungsgeschichte der Gattung *Carcharodus* seit HÜBNER (1803) anschaulich dargestellt, so daß an dieser Stelle darauf verwiesen werden kann. Angemerkt sei jedoch, daß ALBERTI (1955) offenbar die Arbeit von STANDFUSS (1857) nicht kannte, in der dieser sich ausführlich über die Artrechte von *C. alceae* („malvarum“), *floccifera* („altheae“) und *baeticus* („marrubii“, zu dem er irrigerweise ZELLERS *floccifera* als Synonym stellt) äußert. Völlig zu Recht spricht STANDFUSS (1857) sich für die Anerkennung aller drei Taxa als gute Arten aus. Dennoch gab es weiterhin verschiedene Ansichten über deren genauen Status, abgesehen von der habituell gut charakterisierten *C. lavatherae*. Die Konfusion um die Systematik der Artengruppe von *C. floccifera* erklärt die Klage von LEDERER (zitiert in SPEYER & SPEYER 1858): „in höchst abweichenden Varietäten, gross und klein, dunkel und hell, mit schmalern und breitem Flügeln, bunt und einfarbig, mit grossen und kleinen Glasflecken – und doch so in einander übergehend, dass sie wohl alle derselben Species angehören mögen“. Erst die Entdeckung der Bedeutung der Genitalstrukturen für die Systematik sollte in dieser Frage bedeutende Fortschritte bringen.

SPEYER (1878) betrachtet *C. baeticus* (mit dem Synonym *floccifera*) noch als „Variation“ von *C. floccifera*, derselben Meinung sind PLÖTZ (1884), WATSON (1893) und REBEL (1910). OBERTHÜR (1910) sah kurioserweise in den französischen *Carcharodus*-Arten sogar nur eine einzige Art („*lavateræ, altheæ et bæticus* [sic] sont trois termes d'une seule et même unité spécifique“), wobei er sich allerdings nach eigenem Eingeständnis ausschließlich auf äußere Merkmale stützte und weder die Präimaginalstadien noch die Genitalien kannte. *C. baeticus* bildete seiner Meinung nach eine Übergangsform; „*Lavateræ* est la forme albine et *altheæ* la forme mélanienne“. Er stellte die Lösung des „Rätsels“ vorläufig weiteren Forschungen anheim, und erkennt zunächst auch (OBERTHÜR 1911) dem seiner Ansicht zufolge sehr variablen Haarbusch der ♂♂ von *C. floccifera* und *C. baeticus* keine systematische Bedeutung zu. Erst durch von LACREUZE und REVERDIN (1913) durchgeführte Genitaluntersuchungen wurde deutlich, daß es sich um drei eindeutig getrennte Arten handelt, was OBERTHÜR (in OBERTHÜR & ROWLAND-BROWN 1911) umgehend anerkannte.

Innerhalb der Gattung *Carcharodus* bereitet besonders die Gruppe um *C. floccifera*⁷ Schwierigkeiten. Zwar gelang REVERDIN (1910, 1913, 1914, 1915) eine erste Klärung der Verwandtschaftsverhältnisse durch die Anwendung der Genitaluntersuchung. Dadurch wurden *C. baeticus*, *C. stauderi* und *C. orientalis* als eigene Arten von *C. floccifera* abgetrennt. ALBERTI (1955, 1964) schloß sich

⁷ Also *Carcharodus orientalis* REVERDIN, 1913, die wenig bekannte *C. dravira* (MOORE, 1815) und – in geringerem Maß – *C. baeticus* (RAMBUR, 1839) und *C. stauderi* REVERDIN, 1913.

dieser Auffassung an, während EVANS (1949) *C. orientalis* noch als Unterart von *C. floccifera* wertete. Nach wie vor sind jedoch viele Fragen offen. Nach HESSELBARTH et al. (1995) handelt es sich bei *C. floccifera* und *C. orientalis* um ein Zwillingartenpaar, das sich durch die Einflüsse der letzten Eiszeit bildete. DEVYATKIN (1991) hält *C. orientalis* für „a very young species of the subgenus [*Reverdinus*], one which differentiated from *C. flocciferus* relatively recently, this was indicated by ALBERTI (1995) in his model of the phylogeny of *Carcharodus*“. ALBERTI (1955) legte die Grundlage zur auch heute noch gültigen Gliederung der Arten der Gattung *Carcharodus*, wobei ihm allerdings zum Beispiel aus dem Kaukasus und seiner Umgebung kaum Material zur Verfügung stand (DEVYATKIN 1991).

Als gesichert kann inzwischen gelten, daß die Artengruppe *floccifera* – *orientalis* – *dravira* sehr eng miteinander verwandt ist. Dasselbe trifft für die Gruppe *baeticus* – *stauderi* – *ambiguus* (VERITY, 1925) zu. Beide Gruppen sind – im Gegensatz zu *C. lavatherae*, *C. tauricus* REVERDIN, 1915 und *C. alceae/C. tripolinus* EVANS, 1949 – durch die Synapomorphie „Haarbusch auf der Vorderflügelunterseite des Männchens“ gekennzeichnet und daher monophyletisch (vergleiche auch OLIVIER 1993). OLIVIER (1993) behandelt *C. ambiguus* als Subspezies von *C. stauderi*; zu *C. dravira* führt er aus: „The taxonomic status ... is not clear ... It could be either a different species or an eastern subspecies of *C. orientalis*.“ Letztere Art kommt hingegen mit *C. stauderi* sympatrisch vor (zum Beispiel auf der Insel Kos). Andererseits scheinen sich die östliche *C. stauderi* und die westliche *C. baeticus* geographisch zu ersetzen, ihr genauer taxonomischer Status ist unsicher (OLIVIER 1993).

Alle Untersuchungen zur Systematik der Gattung basieren in erster Linie auf morphologischen Merkmalen, da für die meisten Arten nur wenige ökologische Informationen verfügbar sind.

Subspezifischer Kontext

Die individuelle und geografische Variation von *C. floccifera* ist nach Literaturangaben gering. Die von KAUFFMANN (1955) aus Marokko als Unterart beschriebene Unterart *habiba* wird inzwischen *C. baeticus* zugeordnet (DEVYATKIN 1988, 1991).⁸ Auch in Spanien gibt es keine Unterarten (FERNÁNDEZ-RUBIO 1991). Aus Italien beschrieb VERITY zwar vier „Rassen“ und Saisonformen

⁸ Zwar führt TENNENT (1996) „*Carcharodus floccifera habiba*“ unter den nordwestafrikanischen Tagfaltern auf, jedoch ohne irgendeinen Kommentar zu ihrer – zumindest umstrittenen – Systematik. Er erwähnt andererseits nicht *C. baeticus*. Auch TOLMAN & LEWINGTON (1997) geben ein Vorkommen von *C. floccifera* in Marokko („W Rif Mts.: very local and rare. 1500–2000 m“) an. Diese Hinweise sollten überprüft werden. Solange für diesen Raum jedoch keine neue Spezialpublikation vorliegt, die zum gegenständlichen Ergebnis kommt, ist ein Vorkommen von *C. floccifera* in Nordafrika als sehr unsicher zu bezeichnen.

(Übersicht bei KUDRNA & BALLETO 1984, vergleiche auch VERITY 1940). Sie wurden jedoch von EVANS (1949) als Synonyme zu *floccifera* gezogen. PICARD (1948) beschrieb eine „Form“ *runysi* nach Tieren aus Südfrankreich. Laut EVANS (1949) gibt es drei Saisonformen von *C. floccifera*: „a large spring form, ♂ F 16 mm.; a much paler and better marked second form, ♂ F 14 mm., much more prevalent in the East: a small autumn form, ♂ 12–13 mm.“ Da EVANS *C. orientalis* aber noch als Subspezies von *C. floccifera* ansah, ist diese Einteilung fraglich.

Im Süden der ehemaligen Sowjetunion sind „individuals usually a little smaller and paler, approaching the color of *C. orientalis*; Transcaucasian forms in both sexes are not distinguishable in habitus. ... Enough data are not available to distinguish Transcaucasian *C. flocciferus* as a subspecies“ (DEVYATKIN 1991). HESSELBARTH et al. (1995) formulieren: „Zwischen den europäischen und diesen kaukasisch-nordostanatolischen Populationen sind keine morphologischen Unterschiede erkennbar.“ Auch eine mögliche Subspeziesuntergliederung von *C. floccifera* sollte auf der Basis umfangreicheren Materials überarbeitet werden, wobei ökologische Informationen einfließen sollten.

3.2 Nomenklatur

Der erste Autor, der möglicherweise *C. floccifera* als von *C. alceae* getrennte Art erkannte und in seinem Werk auf Tafel 91 abbildete, war BERGSTRÄSSER (1780).⁹ Doch sind seine Bilder und der knappe Text unserer Ansicht nach nicht zweifelsfrei *C. floccifera* zuzuordnen. Außerdem unterließ er es, seine „nirgends abgebildete Verschiedenheit“ (von *C. alceae*) mit einem eigenen Namen zu versehen, so daß seine Arbeit aus systematisch-nomenklatorischer (nicht aus faunistischer!) Sicht ohnehin irrelevant ist.

Die erste Benennung der Art findet sich bei HÜBNER (1790–1793) (hier zitiert nach HEMMING 1936, da uns das Original nicht zur Verfügung stand). In seinem anonym veröffentlichten „Der Schmetterlinge. Lepidoptera LINNEI, Europäisches Heer“ heißt es: „2 *Alchymillae*. . . . BERGSTR. N. u. B. XCI. 1. 2.“. Damit beruft sich HÜBNER ganz offensichtlich auf die Abbildung auf Tafel 91 bei BERGSTRÄSSER (1780) und erkannte darin vermutlich auch die Artverschiedenheit von *C. alceae*. HEMMING (1936) führt zu HÜBNER (1790–1793) weiter aus: „This work consists of a synonymic catalogue of the ‘European’ (i.e. Pa-

⁹ Die Angaben von ESPER (1780: 149) unter der Bezeichnung „*Althaeae*“ dürften sich alle auf *C. lavatherae* und *C. alceae* beziehen. Bei BORKHAUSENS (1788: 188) „*althaeae*“ handelt es sich mit ziemlicher Sicherheit um *alceae*. Zu dieser Zeit bestand die heutige Gattung *Carcharodus* noch aus einem kaum entwirrbaren Konglomerat von Synonymen für die heute bekannten Arten *alceae* und *lavatherae*. Wir müssen daher diese Angaben im Hinblick auf *floccifera* als irrelevant ansehen. DIEHL (1793) verweist lediglich auf BORKHAUSEN (1788).

laearctic) butterflies known at that time. Of the 190 species enumerated in this catalogue, ten are named there for the first time. HÜBNER gave no descriptions for the species so named, but these names are valid in the sense that each of them is accompanied by a bibliographical reference, which it places beyond dispute the identity of the species to which the name applies.“ Nach HEMMING (1937) existieren von HÜBNERs (1790–1793) Arbeit nur wenige Exemplare; sie wurde von der Internationalen Nomenklaturkommission für ungültig erklärt – und mit ihr auch der Name *alchymillae* (HESSELBARTH et al. 1995).

HÜBNER (1803) gab dann dem Heilziest-Dickkopffalter den wissenschaftlichen Namen, den die Art dann über 100 Jahre lang trug: *altheae* (er hielt sie offenbar nicht für konspezifisch mit der von ihm wenige Jahre zuvor nach der BERGSTRÄSSER-Abbildung benannten *alchymillae*!). Bei *altheae* handelt es sich jedoch, wie HEMMING (1934) erkannte, um ein primäres Homonym von *Papilio altheae* ESPER, 1783 (HESSELBARTH et al. 1995: „seinerseits ein jüngerer subjektives Synonym von *Papilio malvae* LINNAEUS, 1758“), das damit permanent invalide wurde. ZELLER beschrieb dann 1847 die Art nach sizilianischen Exemplaren unter dem heute noch gültigen Namen *floccifera*. Das Typenmaterial befindet sich im BMNH (HESSELBARTH et al. 1995, Bd. 1: 198).

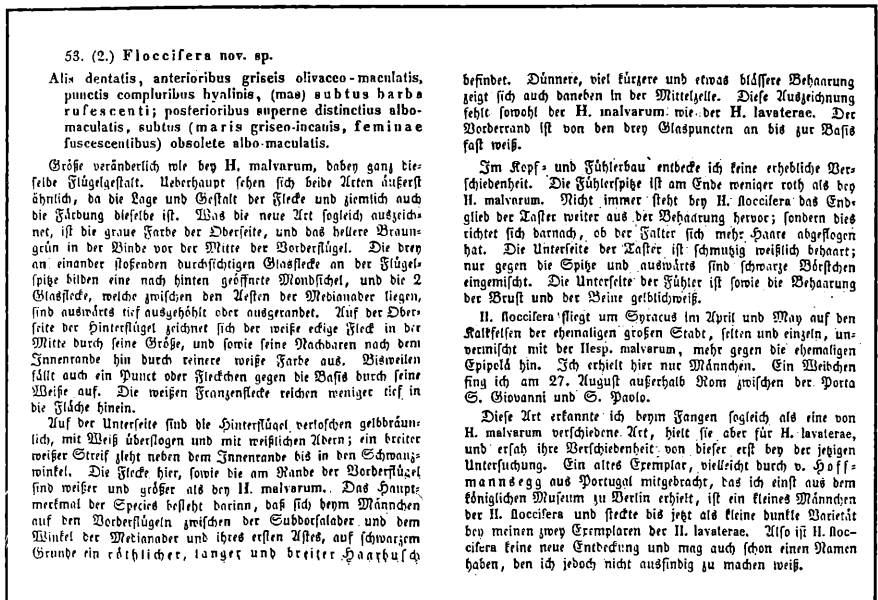


Abb. 3: Reproduktion der Originalbeschreibung von *C. floccifera* durch ZELLER (1847). ZELLER veröffentlichte sie innerhalb seines Berichts über eine Italienreise.

Tabelle 2: Überblick über Synonyme und Schreibweisen des heute gültigen Gattungs- und Artnamens und ihre Verwendung in der wichtigsten Literatur (keine komplette Liste; unterschiedliche Schreibweisen der Autorennamen bleiben unberücksichtigt).

Gebrauchte Kombination und Schreibweise	Autoren
<i>Carcharodus floccifera</i> (ZELLER, 1847)	EVANS (1947, 1949), ALBERTI (1955), DE PRINS & IVERSEN (1996), LERAUT (1997)
<i>Carcharodus flocciferus</i> ZELLER, 1847	DE JONG (1974), LERAUT (1980), EBERT & RENN-WALD (1991), HESSELBARTH et al. (1995)
<i>Carcharodus althaeae</i> HÜBNER, 1803	PLÖTZ (1884), REBEL (1910), POWELL (1918), HERING (1932), SCHNEIDER (1936), BERGMANN (1951, 1952, 1955), ALBERTI (1964, 1965, 1969), KOCH (1988)
<i>Carcharodus althaeae</i> HÜBNER, 1803	WHEELER (1903), GRIEBEL (1909), ECKSTEIN (1913), LHOMME (1923-1935)
<i>Carcharodus alchymillae</i> ([HÜBNER], [1790]-[1793])	HEMMING (1936), VERITY (1947), DE LATTIN et al. (1957)
<i>Carcharodus alchimillae</i> Hb.	CLEU (1953)
<i>Carcharodus alchemillae</i> Hb.	MARIANI (1943)
<i>Carcharodus imperator</i>	HEMMING (1934)
<i>Reverdinus floccifera</i> ZELLER	FORSTER & WOHLFAHRT (1976)
<i>Reverdinus flocciferus</i> ZELLER, 1847	EBERT (1978), BLAB et al. (1984)
<i>Reverdinus alchymillae</i> HÜB.	VERITY (1940)
<i>Erynnis althaeae</i> , Hb.	VERITY & QUERCI (1922-?), VERITY (1925)
<i>Spilothyrus gemina</i> Ld.	HEINEMANN (1859)
<i>Spilothyrus althaeae</i> Hb.	GROSS (1894), GROSS (1901), HAUDER (1901), VERITY (1934-1936)
<i>Pyrgus althaeae</i> Hb.	RÜHL & HEYNE (1895)
<i>Pyrgus althaeae</i> H.	SPEYER (1878)
<i>Hesperia althaeae</i> H.	SPEYER & SPEYER (1858, 1862)
<i>Syrichthus althaeae</i> HÜBNER	STANDFUSS (1857)
<i>Hesperia floccifera</i>	ZELLER (1847)

Auf die verschiedenen Ansichten zur Nomenklatur von *C. floccifera*, die bis hin zum Streit um die richtige Endung des Artnamens (*flocciferus* – *floccifera* – *floccifer*) reichen, soll hier nicht näher eingegangen werden. Wir folgen in diesem Punkt der Auffassung von DE PRINS & IVERSEN (1996).

Zum etymologischen Hintergrund der wissenschaftlichen Namen des Heilziest-Dickkopffalters: Der Gattungsname *Carcharodus* (von griech. *καρχαροδου*, „spitzzähig“, vergleiche EMMET 1991) bezieht sich auf „the conspicuous bars in the terminal cilia“, der Artnamen *floccifera* (von lat. *floccus*, „Flocke“ und *FERE*, „tragen“, vergleiche STEYSKAL 1975) wurde von ZELLER nach dem

charakteristischen Haarbusch auf der Vorderflügelunterseite des Männchens gewählt. Von der Pflanzengattung *Althea* (Eibisch) abgeleitet ist dagegen der lange Zeit gültige Artname *altheae*, häufig auch irrtümlich *althaeae* geschrieben.

In verschiedenen europäischen Sprachen gibt es Trivialnamen für *C. floccifera*: Englisch: „Tufted skipper“ (HIGGINS 1970), „Tufted Marbled Skipper“ (HIGGINS 1983); Französisch: „La Lisette“ (RAPPAZ 1979); Spanisch: „Piquitos serrava“ (HIGGINS & RILEY 1978); Polnisch: „warca bnik malwowy“ (KRZYWICKI in DABROWSKI & KRZYWICKI 1982) beziehungsweise „warcabnik szantawiec“ (BUSZKO & MASLOWSIK 1993); Estnisch: „kasspunnpea“ (<http://www.ut.ee/BGZM/diurna/>; Stand der URL Ende 1997); Russisch: vergleiche KORSHUNOV & GORBUNOV (1995).

4 Beschreibung und Morphologie

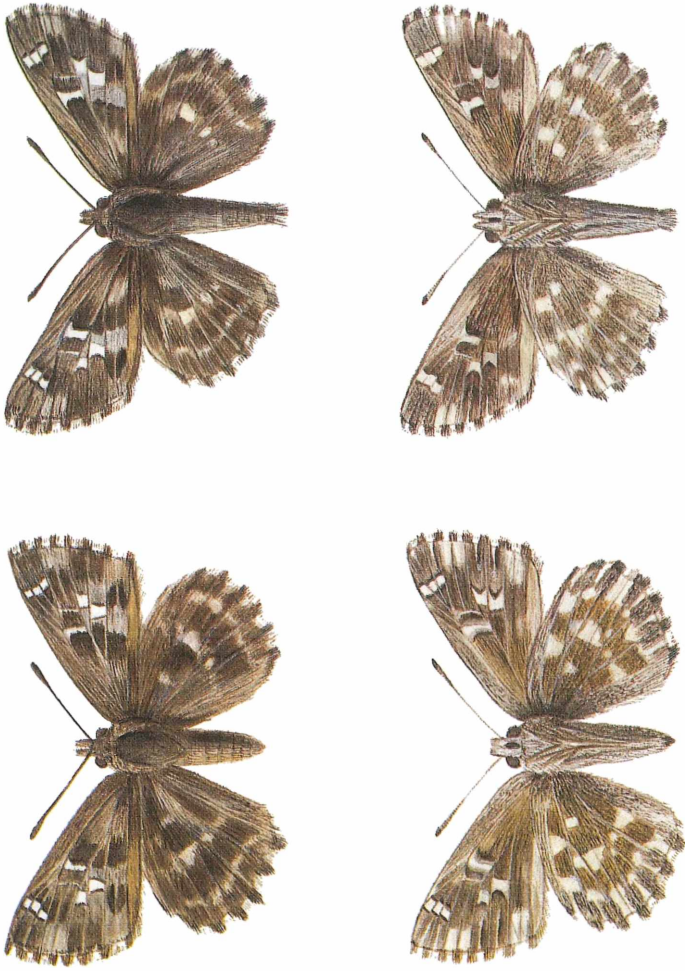
Während *Carcharodus floccifera* als Imago in den Bestimmungswerken befriedigend dargestellt ist, fehlen (abgesehen von POWELL 1918) genauere Beschreibungen und vor allem Abbildungen der Präimaginalstadien, so daß es sinnvoll erscheint, diese Lücke hier zu schließen. Auch von anderen Arten der Gattung – mit Ausnahme von *C. alceae*, *C. baeticus* und *C. lavatherae* – ist diesbezüglich nur wenig bekannt (vergleiche aber POWELL 1914 über Präimaginalstadien und Zucht von *C. stauderi*).

4.1 Falter

Da es vom Falter zahlreiche gute Beschreibungen (zum Beispiel bereits bei HEINEMANN 1859) und Abbildungen in den Standardwerken gibt, soll an dieser Stelle ein knapper Überblick über die wichtigsten Merkmale der Art genügen.

Carcharodus floccifera ist einer der größeren mitteleuropäischen Dickkopffalter. Die Vorderflügelänge beträgt 14–16 mm (HIGGINS & RILEY 1978). Die Länge des Saugrüssels lag bei zwei vermessenen Weibchen, die aus einer Zucht stammten, jeweils bei 13 mm. Immerhin ist dies weniger als bei den kleineren *Thymelicus*-Arten oder den etwa gleich großen *Ochlodes venatus* (BREMER & GREY, 1853) und *Hesperia comma* (LINNAEUS, 1758), die durchschnittlich über 15 mm lange Rüssel haben (PFAFF & XYLANDER 1996).

Typische Merkmale der Art (vergleiche Abb. 4) sind die deutlich hervortretenden weißen Flecken auf der Hinterflügeloberseite und die stets halbmondförmigen Glasflecken der Vorderflügel. Außerdem hat *C. floccifera* auf der Unterseite der Hinterflügel auffällige helle Radialstreifen, die vom Saum zur



Farbtafel 1. Abb. 4: *C. floccifera*, Ober- und Unterseite (♂ links). Die Unterschiede zwischen den Geschlechtern sind die Costalfalte und der Haarbüsch des ♂ sowie die unterschiedliche Form des Hinterleibs. Fundort ♂: Württembergisches Allgäu, Umgebung Neuravensburg, 28. vi. 1983, M. GOLDSCHALT. ♀: Württembergisches Allgäu, Umgebung Neukirch, 28. vi. 1992, M. GOLDSCHALT. Zeichnung (Aquarell): Gunnar BREHM



Farbtafel 2. Abb. 5: Besondere Merkmale des ♀ — hier ein sich mit ausgebreiteten Flügeln sonnendes Tier — sind das dicke, spitz zulaufende Abdomen und das Fehlen der Costalfalte am Vorderflügelvorderrand. Die ♀♀ sind etwas weniger aktiv als die ♂♂ und daher auch besser zu fotografieren. Württembergisches Allgäu, Gebiet 2, 27. vi. 1992. Abb. 6: Beim ruhenden ♂ ist der Haarbusch auf der Vorderflügelunterseite nicht sichtbar. Württembergisches Allgäu, Gebiet 2, 27. vi. 1992.

Mitte hinziehen. Das Männchen besitzt zudem einen charakteristischen Busch aus steifen Haaren auf der Vorderflügelunterseite (gute Abbildung in FERNÁNDEZ-RUBIO 1991). Dieser – ein zuverlässiges Unterscheidungsmerkmal gegenüber dem Männchen von *C. alceae* – war bereits HÜBNER (1803) aufgefallen: „auch zeichnet sich der Mann durch seinen beträchtlichen Haarbüschel, auf der Vorderflügel untern Fläche, am Haarrande aus“. HÜBNER (1803) an sich gute Abbildung auf Tafel 90 zeigt allerdings ein Weibchen, dem der Haarbüschel natürlich fehlt. Die Grundfarbe der Oberseite ist dunkelbraun mit grauen Bereichen in der Mitte der Vorderflügel. Die Hinterflügel sind oberseits schwarzbraun mit zwei auffälligen weißen Flecken. Obwohl nicht „bunt“, ist die Art durch die Mischung der verschiedenen ins Rötliche und Grünliche spielenden Grau- und Brauntöne interessant gefärbt und recht hübsch. Abgeflogene Exemplare sind braungrau.

Das ♂ von *C. floccifera* unterscheidet sich vom ♀ weiterhin durch seinen umgeschlagenen Vorderflügelvorderrand (die sogenannte Costalfalte oder -umschlag)¹⁰ sowie durch die Form und Größe des Hinterleibs. Dieser ist deutlich schmaler als die Brust und endet in einem pinselförmigen Haarbüschel, während das ♀ ein plumperes, spitz zulaufendes Abdomen ohne auffällige Haarquaste aufweist, das etwa gleich breit wie der Thorax ist. Auf diese Weise lassen sich die Geschlechter auch im Freiland mit etwas Erfahrung leicht unterscheiden. Zudem zeigen sie auffällige Verhaltensunterschiede (vergleiche Abschnitt Verhalten).

Die meisten Flügelschuppen des Falters sind lang und schmal. Apikal sind sie abgerundet, ab und zu auch mit zwei kurzen Spitzen versehen. Am Rande des Costalumschlags ist hingegen eine einzelne Reihe sehr breiter, kurzer Schuppen vorhanden. Unter dem Binokular (32fache Vergrößerung, Kaltlichtleuchte) war ein irisierender, perlmuttartiger Glanz deutlich wahrnehmbar. Möglicherweise sind dafür Strukturfarben verantwortlich.

Die Costalfalte des Männchens enthält zwei spezielle Schuppentypen, die bei Sammlungsexemplaren, bei denen diese Falte manchmal geöffnet ist, an ihrer hellbraunen Farbe erkennbar sind.¹¹ Bereits unter dem Binokular fällt ein deutlicher Unterschied zwischen den normalen Flügelschuppen und den

¹⁰ Wenn LE CERF (1960) behauptet: „Mâle et femelle: ailes antérieures avec un pli androconial à la côte et une touffe de poils androconiaux à la base“, so ist dies natürlich das ♀ betreffend falsch.

¹¹ SELLIER (1971, 1972) hat eine vergleichende Untersuchung der Duftschuppen unter anderem von acht Hesperidenarten durchgeführt, bei der auch *C. alceae* berücksichtigt wurde. Demnach gibt es in der Subfamilie Pyrginae bei *Erynnis* und *Pyrgus* einen einfachen fadenförmigen Duftschuppentyp, während er bei *C. alceae* nach Art einer Perlenschnur aufgebaut ist, deren einzelne Elemente durch Sollbruchstellen getrennt sind. Darin ähnelt *C. alceae* einigen Arten der Unterfamilie Hesperinae. Weitere morphologische Untersuchungen an Duftschuppen (unter anderem von *C. alceae*) führten HALFTER et al. (1990) durch.

Schuppen in der Costalfalte auf. Es handelt sich vorwiegend um fadenförmige Schuppen im Umschlag, die wesentlich feiner sind (Breite weniger als ein Zehntel der Breite einer Deckschuppe) und eng gepackt parallel nebeneinander stehen. Der Anblick gleicht einem dicken Teppich. Andeutungsweise ist zu sehen, daß die Fäden aus einzelnen, aneinandergereihten, kugelförmigen Elementen bestehen. Bei diesem Schuppentyp, der sehr stark den entsprechenden Strukturen bei *C. alceae* ähnelt (vergleiche SELLIER 1972, HALFTER et al. 1990), handelt es sich mit größter Wahrscheinlichkeit um Duftschuppen (Androkonien). Unter dem REM wird ihre Struktur noch deutlicher (vergleiche Abb. 8, 9). Eine einzelne Schuppe besteht aus etwa zehn flachen Elementen, die über dünne Stiele miteinander verbunden sind. Nach oben werden die im unteren Bereich länglichen Teilstücke kürzer, die letzten sind annähernd rund beziehungsweise linsenförmig. Die Segmente weisen in Längsrichtung durchschnittlich sieben Reihen kleiner Löcher auf, dazwischen fallen rippenförmige Verdickungen der Oberfläche auf. Das unterste Element ist halbrund zusammengerollt und steckt in einer napfartigen Ausstülpung (Alveole).

Vereinzelt stehen zudem gleichlange ungegliederte Schuppen von rechteckiger Form zwischen den Segmentschuppen. Wie die nähere Betrachtung zeigt, weisen sie dieselbe Feinstruktur auf wie die gegliederten Schuppen (vergleiche Abb. 8 f). Auch bei ihnen dürfte es sich daher um Androkonien handeln. Nach HALFTER et al. (1990) werden sie als Begleitbeziehungsweise Stützschuppen bezeichnet und stehen wie die gegliederten Schuppen senkrecht zur Flügelfläche. Darin unterscheiden sie sich von den in spitzen Winkel zur Flügelfläche angeordneten Deckschuppen.

Auf der Vorderflügelunterseite hat das Männchen von *C. floccifera* den bereits erwähnten Büschel steifer Haare. Das Binokular gibt in diesem Fall keinen näheren Aufschluß über ihre Bauweise. Allenfalls gewisse Färbungsunterschiede sind erkennbar. Die meisten der Haare sind weiß, ein geringer Anteil von ihnen hat im Gegensatz dazu eine dunkle Spitze, die wie angesengt wirkt. Auch aus ihrer Feinstruktur läßt sich nicht zweifelsfrei auf ihre Funktion schließen. Sie unterscheidet sich nicht wesentlich von den dazwischenstehenden Schuppen (vergleiche Abb. 9 c-e). Eine Beantwortung der Frage, ob es sich bei ihnen um Androkonien handelt, ist uns derzeit nicht möglich.¹² Die biologische Bedeutung dieser morphologischen Strukturen wird in Abschnitt Verhalten diskutiert.

¹² Der Vollständigkeit halber sei erwähnt, daß der Gattung *Carcharodus* Dufthaare an den Schienen der Hinterbeine, wie sie etwa bei *Pyrgus* vorkommen, fehlen (HIGGINS 1975).

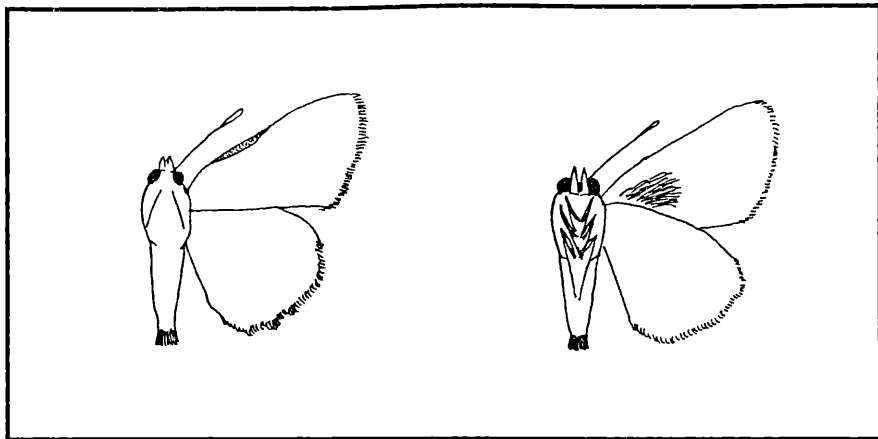
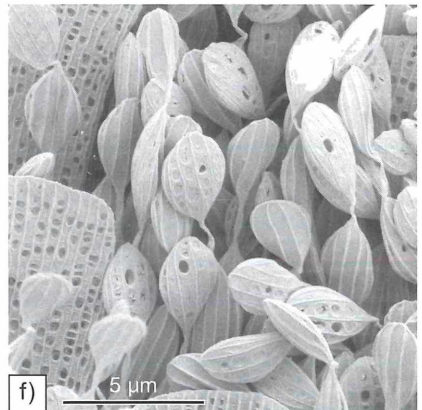
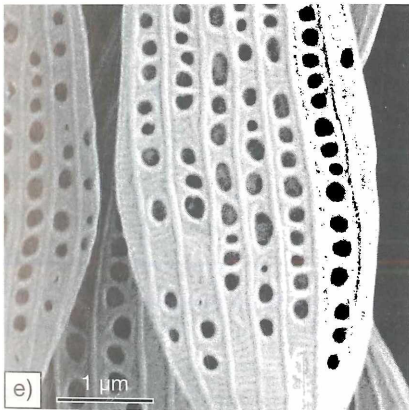
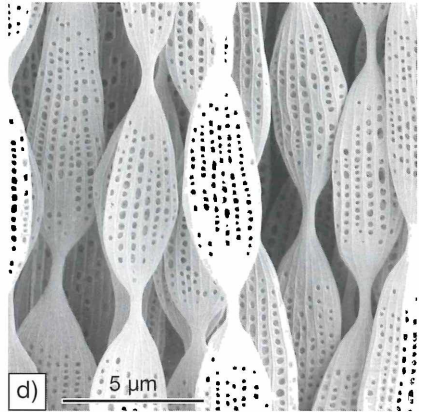
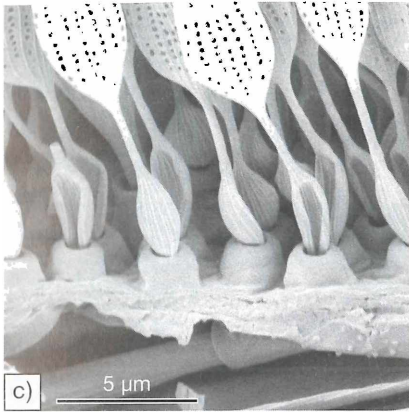
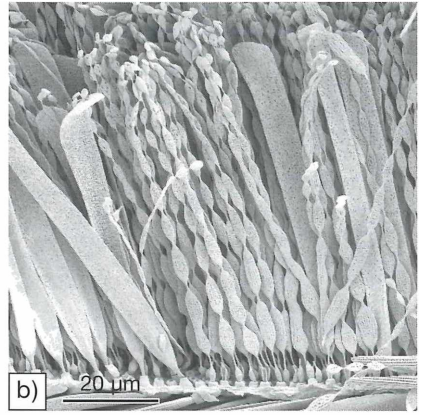
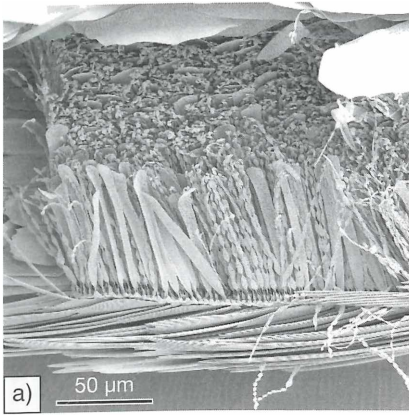
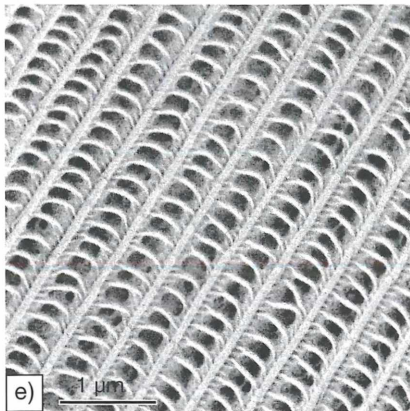
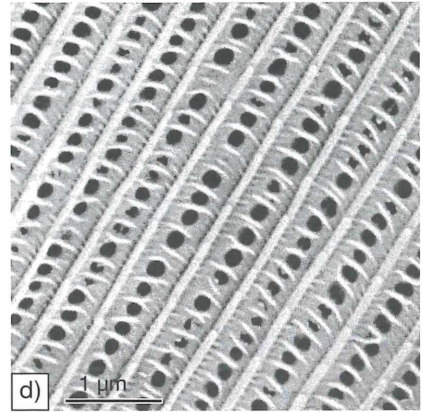
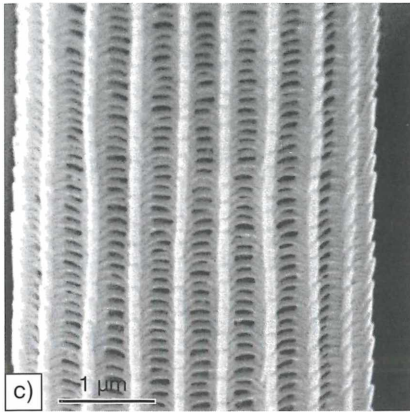
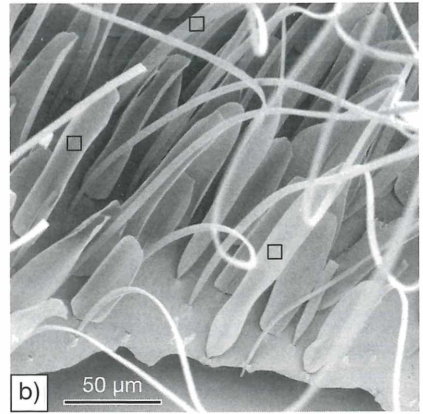
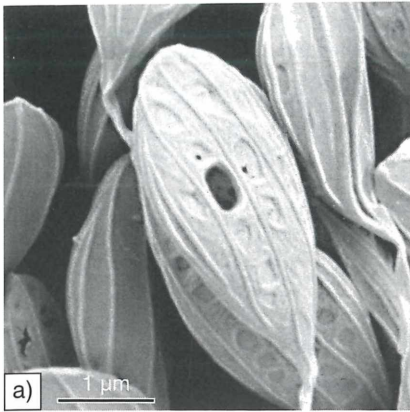


Abb. 7: Skizze der Vorderflügeloberseite (links) und -unterseite des Männchens mit der Lage der Duftsuppenfelder und der Lage des Schnittes durch die Costalfalte.

Schwarzweißtafel 1

Abb. 8: REM-Abbildungen der Schuppen des ♂ von *C. floccifera*. Herkunft des Falters: Bayerisches Bodenseebecken, Gebiet 9, Puppenfund 28. VIII. 1994, e. p. 6. IX. 1994 (alle Bilder stammen von demselben Tier; Aufnahmen K. KIESEL). **Abb. 8a:** Querschnitt durch die Costalfalte des ♂ (Innenansicht; Oberseite des Flügels). Auf der dünnen Flügelmembran stehen dicht gedrängt gegliederte, schmale Schuppen (Androkonien), dazwischen etwas breitere mit glatten Rändern, die sogenannten Begleit- oder Stützsuppen. Man beachte die eng gepackte Anordnung dieser Schuppentypen im Vergleich zur sonstigen Flügelfläche (b). Ausgangsvergrößerung $\times 210$, Maßstab = 50 μm . **Abb. 8b:** Ausschnittvergrößerung der Schuppenanordnung. Ausgangsvergrößerung $\times 500$, Maßstab = 20 μm . **Abb. 8c:** Ansatzstellen der Androkonien auf der Flügelmembran. Der Unterschied zu den Decksuppen auf der Flügelunterseite ist auffällig. Der dünne Stiel an der Schuppenbasis ist möglicherweise eine Sollbruchstelle. Duftsuppen stehen üblicherweise mit Drüsenzellen in der Flügelmembran in Verbindung. Diese sind infolge der Präparationstechnik hier nicht sichtbar. Die ringwulstartigen Gebilde an der Flügelansatzstelle werden als Alveolen bezeichnet. Ausgangsvergrößerung $\times 3000$, Maßstab = 5 μm . **Abb. 8d:** Die einzelnen Elemente der Androkonien durchziehen parallele Reihen von Löchern, durch die vermutlich die Pheromone freigesetzt werden. Ausgangsvergrößerung $\times 3000$, Maßstab = 5 μm . **Abb. 8e:** Vergrößerung eines einzelnen Schuppenelements. Das Innere ist anscheinend nicht hohl, sondern enthält eine Art lockere Füllung. Ausgangsvergrößerung $\times 10000$, Maßstab = 1 μm . **Abb. 8f:** Aufsicht auf die Oberfläche der Duftsuppen. Die Endglieder des segmentierten Schuppentyps sind linsenförmig und enthalten nur wenige Löcher. Auffällig ist, daß auch der andere Schuppentyp der Costalfalte dieselbe Löcher-/Rippenstruktur aufweist wie die „Segmentuppen“. Augenscheinlich handelt es sich dabei ebenfalls um Androkonien. Ausgangsvergrößerung $\times 3000$, Maßstab = 5 μm .



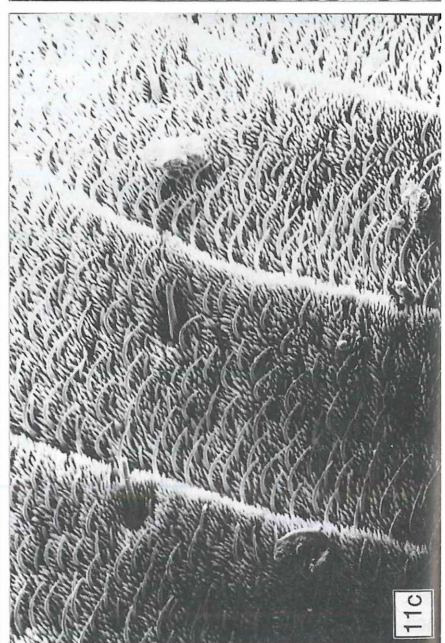
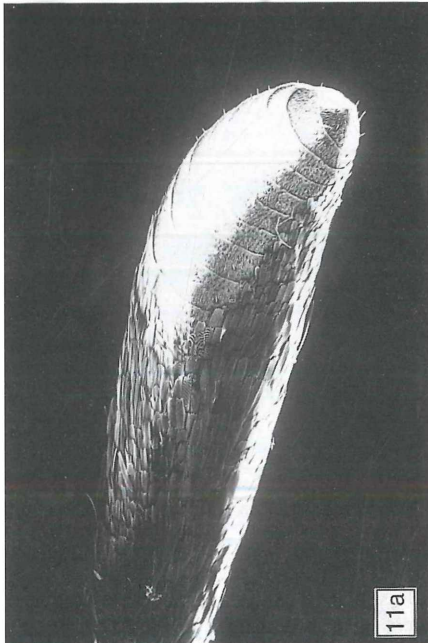
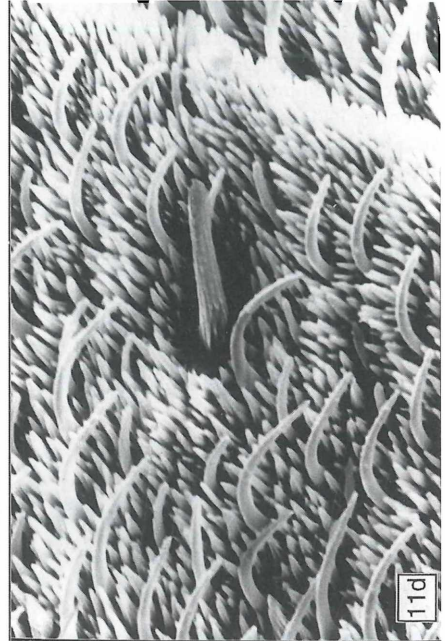


Schwarzweißtafel 2 (Seite 40)

Abb. 9: Weitere REM-Bilder der Schuppen des ♂. **Abb. 9a:** Endglied einer „Segment-schuppe“. Ausgangsvergrößerung $\times 10000$, Maßstab = $1 \mu\text{m}$. **Abb. 9b:** Flügelunterseite mit Deckschuppen und „Borsten“ Die Quadrate kennzeichnen die Ausschnitte, die in den folgenden Bildern vergrößert dargestellt werden. Ausgangsvergrößerung $\times 200$, Maßstab = $50 \mu\text{m}$. **Abb. 9c:** Ausschnittvergrößerung einer „Borste“. Die Struktur der Längs- und Querrippen ähnelt stark der von Deckschuppen. Auf eine Funktion als Pheromonbehälter kann vom Aussehen her nicht geschlossen werden. Der Zweck der Strukturen bleibt vorerst unklar. Ausgangsvergrößerung $\times 10000$, Maßstab = $1 \mu\text{m}$. **Abb. 9d:** Bei dieser Schuppe mit ihrer regelmäßigen Rippenstruktur handelt es sich wahrscheinlich um eine gewöhnliche Deck-schuppe. Ausgangsvergrößerung $\times 10000$, Maßstab = $1 \mu\text{m}$. **Abb. 9e:** Auch dieses Bild zeigt eine Deckschuppe. Ausgangsvergrößerung $\times 10000$, Maßstab = $1 \mu\text{m}$.



Abb. 10: Flügelunterseite des Männchens mit „Borsten“. Diese sind bei diesem Exemplar nach dem Ende zu teilweise keulig verdickt; in einem Fall (Pfeil) sitzt ein nicht näher identifizierbares Objekt (eventuell nur eine Verschmutzung?) darauf.



SPEYER (1879) erwähnt, daß der Hinterflügelvorderrand unter anderem von *C. floccifera* umgebogen und mit speziellen Haaren besetzt ist, die in Haare auf der Vorderflügelunterseite greifen und den Zusammenhalt der Flügel im Flug sicherstellen sollen.

Zur Unterscheidung von ähnlichen Arten eignet sich besonders der Genitalapparat des ♂. Fotografien oder Zeichnungen davon finden sich unter anderem bei REVERDIN (1910, 1913), OBERTHÜR & ROWLAND-BROWN (1911), EVANS (1949), ALBERTI (1955, 1964), KRZYWICKI (1970), HIGGINS (1975), FERNÁNDEZ-RUBIO (1980, 1991), NEKRUTENKO (1985; ob *C. floccifera?*) und VERITY (1940). Unterscheidungsmerkmale des Genitals beschreibt DEVYATKIN (1991). Den weiblichen Genitalapparat bilden OBERTHÜR & ROWLAND-BROWN (1911), VERITY (1940), ALBERTI (1955) und NEKRUTENKO (1985, ob wirklich *C. floccifera?*) ab.

Auch die Chromosomenzahl der *Carcharodus*-Arten wurde zur Artunterscheidung herangezogen. Bei *C. floccifera* aus Frankreich und Italien beträgt sie nach DE LESSE (1960; Zusammenfassung auch bei HESSELBARTH et al. 1995) $n = 30$, doch gibt es anscheinend auch Abweichungen von dieser Grundzahl durch univalente Chromosomen. Neben individueller scheint auch geographische Variation vorzukommen.

4.2 Ähnliche Arten

Carcharodus alceae, der Malven-Dickkopffalter, ist die einzige Art, die in Deutschland mit *C. floccifera* verwechselt werden kann (und auch schon des öfteren verwechselt worden ist). Sie ist jedoch durch das Fehlen des Haarbuschs auf der Vorderflügelunterseite – beim Männchen – und der scharf abgehobenen weißen Flecken der Hinterflügeloberseite gekennzeichnet. Außerdem hat sie eine völlig andere Ökologie als *C. floccifera* (mehrbrütiger r-Strategie, bevorzugt in warmtrockenen Gebieten, Raupennahrungspflanzen: verschiedene Malvenarten) und kommt bei uns sowohl großräumig in den vom Heilziest-Dickkopffalter besiedelten Gegenden als auch kleinräumig in seinen Habitaten kaum vor.

In Süd- und Westeuropa tritt die kleinere Art *Carcharodus baeticus* auf. Verwechslungsgefahr besteht auf der Iberischen Halbinsel, in Südfrankreich, Ita-

Schwarzweißtafel 3

Abb. 11: Weitere REM-Bilder von *C. floccifera* (Sammlungsmaterial des Senckenberg-Museums; Aufnahmen: D. KOVAČ/W. A. NÄSSIG). **Abb. 11a:** Diese Abbildung zeigt die Fühlerkolbe eines ♀. An der Spitze fehlen Schuppen, sie ist mit borstenartigen Strukturen bedeckt, welche zur Aufnahme von Geruchsreizen dienen. **Abb. 11b:** Fühlerunterseite eines ♀. Im oberen Bildteil fallen zwei stiftförmige Sinnesorgane auf. **Abb. 11c:** Stärkere Vergrößerung des Sinnesorgans. **Abb. 11d:** Die Fühleroberfläche ist recht einheitlich gestaltet.

lien, im Wallis (hier mittlerweile ausgestorben beziehungsweise verschollen, PN-SBN 1997) und eventuell dem ehemaligen Jugoslawien. Aus Ungarn liegen bisher lediglich zwei Funde vor (BALINT 1991).

Dem Heilziest-Dickkopffalter am ähnlichsten und wohl auch am nächsten verwandt ist die südosteuropäische *C. orientalis*, die vom Balkan über die gesamte Türkei und das südliche Rußland bis zum Ural und in den Nordiran verbreitet ist. Diese Art scheint zudem im Gegensatz zu *C. floccifera* recht variabel zu sein und sich ihm im Habitus, manchmal auch im Genital, gebietsweise stark anzunähern (zum Beispiel in der Türkei; HESSELBARTH et al. 1995). Dazu auch DEVYATKIN (1991): „I have a specimen from E Turkey (Kazikoporan) which in general resembles *C. orientalis* from the same area in the structure of genitalia (shape of the valva and distal process); however, it differs in a straight aedeagus without spines and a little greater size. The shape of the aedeagus is a character which is stable throughout the range of *C. flocciferus*. Spines on the distal end are absent in some Armenian and Altai specimens.“

4.3 Ei¹³

Das Ei ist halbkugelig (kuppelförmig) und gehört dem stehenden Typ an. Die Mikropyle befindet sich oben an der Spitze. Darin stimmt *C. floccifera* mit den übrigen bekannten westpaläarktischen Pyrginae überein, einzig *C. lavatherae* bildet eine bemerkenswerte Ausnahme, da diese Art Eier vom liegenden Typ hat (WEIDEMANN 1995, THUST et al. 1997). Das Ei von *C. floccifera* hat einen Durchmesser von 0,63 mm (n = 1). Es weist eine durch Vertikal- und Horizontalrippen stark skulpturierte Oberfläche auf (vergleiche Abb. 12, 13). Die Vertikalrippen treten vor allem auf der oberen Ei-Hälfte deutlich hervor, die Horizontalrippen sind dagegen flacher. Die Anzahl der Vertikalrippen beträgt bei den beiden untersuchten Eiern 15 und 17, ist aber nicht exakt anzugeben, da sich die Rippen teilen. Zwischen den Rippen sind porenförmige Vertiefungen (Aeropylen?) zu erkennen. Die Mikropyleregion weist drei vollständige Reihen von Facetten auf (vergleiche Abb. 12–14).

Kurz vor Abschluß der vorliegenden Arbeit erschien der interessante Beitrag von THUST et al. (1997) zur Eimorphologie verschiedener Pyrginae-Arten, der auch die Eier von *C. alceae* und *C. lavatherae* behandelt. Unter dem Rastermikroskop werden deutliche Unterschiede zwischen diesen beiden Spezies sichtbar: Bei *C. alceae* ist das Ei dicht mit abgeflachten Höckern besetzt; ihm fehlen die interkostalen Facetten. Im Gegensatz dazu ähnelt die Oberflächenstruktur des Eis von *C. lavatherae* mit seinen kräftigen Längs- und schwächeren Querrippen stark derjenigen von *floccifera*. Dabei spielt die

¹³ Zu den Beschreibungen der Präimaginalstadien vergleiche PN-SBN (1997).

Tatsache, daß *lavatherae* Eier vom liegenden Typ hat, keine Rolle. Wenn aus diesen Merkmalen Rückschlüsse auf die Systematik innerhalb der Gattung *Carcharodus* gezogen werden dürfen, so bestätigen sie die Auffassung von HESSELBARTH et al. (1995) beziehungsweise DEVYATKIN (1991), daß *lavatherae* verwandtschaftlich näher bei *floccifera* steht als *alceae*. Die Untersuchung der Eier weiterer Arten der Gattung würde sicherlich zur Klärung der Verwandtschaftsverhältnisse beitragen.

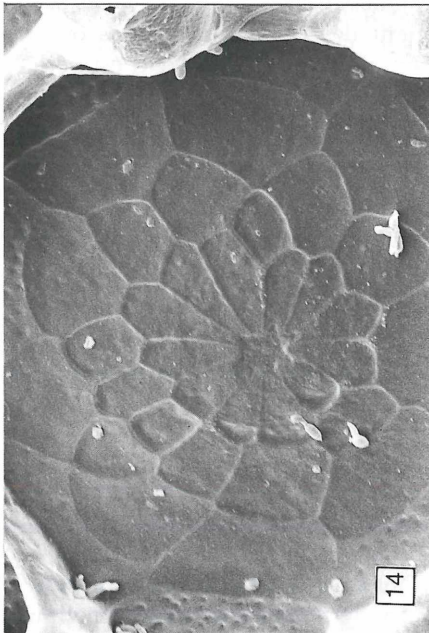
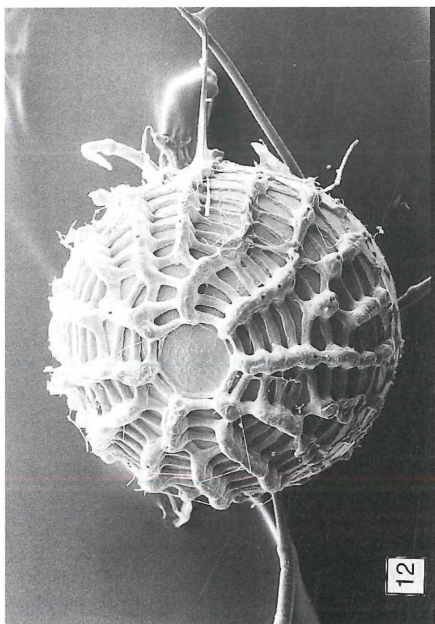
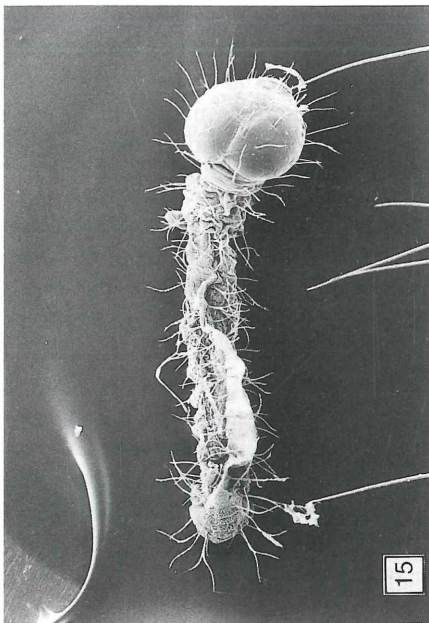
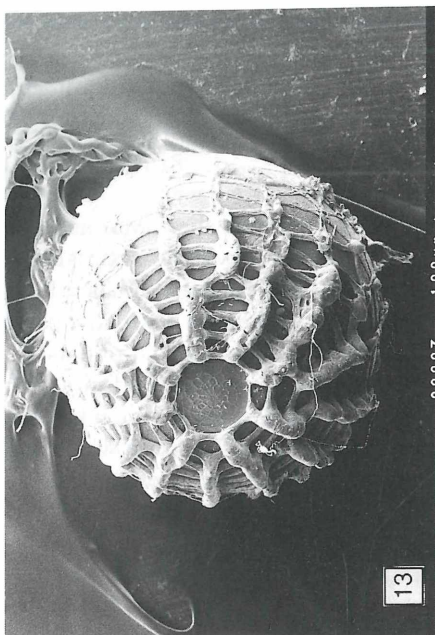
GROSS (1894) vergleicht die Eiform von *C. floccifera* mit einer „Mohnsamenkapsel“. Eine ausführliche Beschreibung verdanken wir POWELL (1918): „L'œuf a la forme d'une poire un peu aplatie; la base est large, un peu bombée; elle est assez lisse, ne présentant pas de réseau cellulaire distinct; à partir du bord courbé de la base jusqu'à un point situé à un peu plus d'un tiers de la hauteur totale de l'œuf, on remarque une zone dans laquelle les cellules de la surface sont larges et irrégulières; dans cette zone, les côtes verticales sont bien dessinées mais relativement minces et peu élevées; à la limite supérieure de cette zone, les côtes verticales inférieures se trouvent assez irrégulièrement rattachées à d'autres, un peu moins nombreuses (environ une quinzaine), mais *beaucoup* plus élevées et plus fortes, qui se prolongent, de là, un peu ondulées, jusqu'au rebord du sommet; ces fortes côtes sont séparées entre elles par de profondes vallées traversées par les côtes secondaires, elles-mêmes assez élevées. Les côtes secondaires relient les côtes verticales et forment des cellules oblongues ou triangulaires, allongées dans le sens horizontal. La surface de l'œuf est perlée mais peu luisante; elle est très finement granuleuse. La couleur de la base est d'un gris pâle un peu verdâtre; la zone des cellules évasées est un peu rembrunie; la zone des fortes côtes est nettement brune, d'un brun de cigare, clair.“

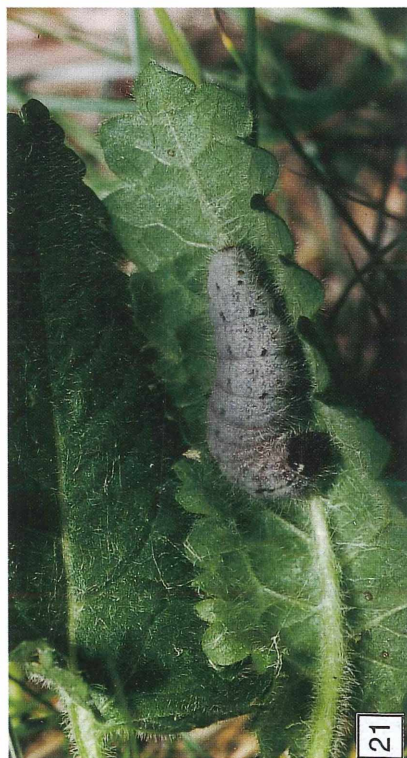
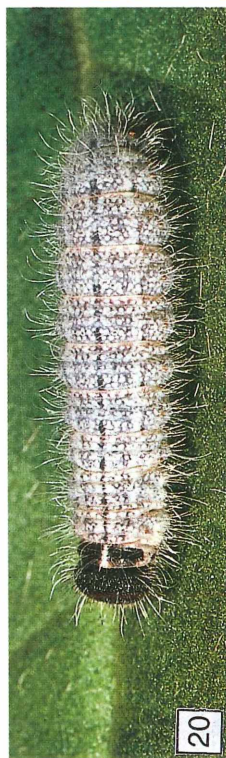
Frisch abgelegt ist das Ei dunkelbraun. Im Verlauf der Embryonalentwicklung verfärbt es sich allmählich in Richtung eines hellen Braungrau. Erwähnt sei (zum Vergleich) die Beschreibung und Abbildung des *C.-alceae*-Eis durch RICHTER (1912). Demnach ist dieses 0,72 mm hoch und hat einen Durchmesser von 0,83 mm. THUST et al. (1997) geben den Durchmesser des Eis von *C. alceae* mit 0,83–0,89 mm an (n = 3). Es ist somit um ein Drittel größer als das von *C. floccifera*.

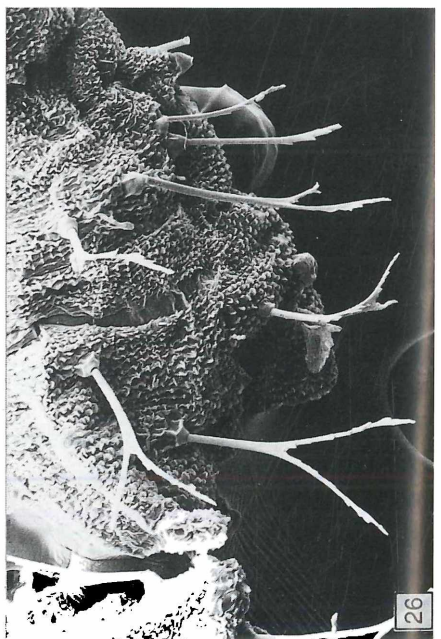
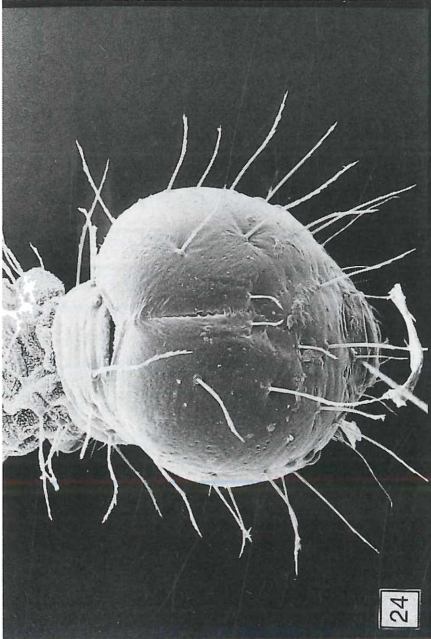
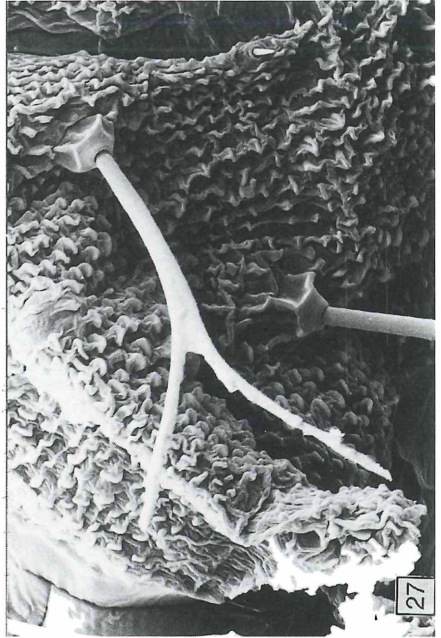
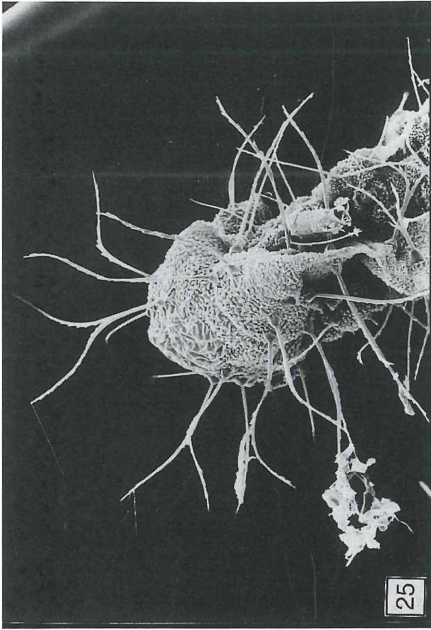
4.4 Raupe

C. floccifera hat, wie durch Zuchten überprüft wurde, fünf Larvenstadien.

1. **Larvalstadium:** Die Eiraupe ist 2 mm lang und hat einen dicken schwarzen Kopf sowie einen ebenso gefärbten Nackenschild. Ansonsten ist sie blaßgelb, nach der ersten Nahrungsaufnahme scheint der Darminhalt grünlich durch.







Schwarzweißtafel 4 (Seite 46)

Abb. 12: Ei von *C. floccifera*, Gesamtansicht. Man erkennt die sich verzweigenden, stärker hervortretenden Vertikalrippen und die Mikropülenregion oben auf dem Ei. Fundort: Bayerisches Allgäu, Untersuchungsgebiet 7, Anfang Juli 1995. Alle REM-Aufnahmen der Präimaginalstadien: D. KOVAČ/W. A. NÄSSIG. **Abb. 13:** Zweites Ei von *C. floccifera*, gleicher Fundort. **Abb. 14:** Mikropyle des Eis von *C. floccifera* mit drei Reihen Mikropylarfacetten. **Abb. 15:** REM-Abbildung der Eilarve von *C. floccifera*. Gleicher Fundort.

Farbtafel 3 (Seite 47)

Abb. 16: Bei starker Vergrößerung zeigt das einen Tag alte Ei von *C. floccifera* die starken Längsrippen und die hellere, zentrale Mikropyle. Es wurde am Ansatzpunkt der Blattspreite eines kleinen Blattes von *B. officinalis* abgelegt. Reale Größe ca. 0,6 mm. Fundort: Bayerisches Bodenseebecken, Gebiet 9, 10. VII. 1994 (Studioaufnahme am 11. VII.). **Abb. 17:** Diese Eilarve hat ein dürftiges Gespinst zwischen den Haaren am Blattstiel angelegt und diesen angegagt. Der Darminhalt des Tieres schimmert durch. Die sonderbaren Borsten der Raupe sind bei dieser Vergrößerung nicht zu erkennen. Fundort: Bayerisches Allgäu, Gebiet 7, Anf. VII. 1995, e.o. (Studioaufnahme am 17. VII.). **Abb. 18:** Dieses Bild zeigt eine Raupe im zweiten Stadium. Man erkennt weiße Würzchen, auf denen Haare stehen, die schwarze Sprengelung des Körpers und die dunkle Rücken- sowie die schwache seitliche Linie. Infolge Rückstrahlung von der Blattfläche hat das Tier einen Grünstich. Fundort wie vor, Studioaufnahme 31. VII. 1995. **Abb. 19:** Larve des dritten Stadiums von oben. Sie hat sich gegenüber dem vorigen Stadium nur unwesentlich verändert. Der Nackenschild trägt jetzt den weißen Mittelstrich. Fundort wie vor, Studioaufnahme am 7. VIII. 1995. **Abb. 20:** Im vierten Stadium ergeben sich gegenüber dem dritten keine dramatischen Veränderungen. Die Rückenlinie ist auf dem Abdomen stärker in Flecken aufgelöst, die Seitenlinie als heller Streifen erkennbar. Die Stigmen sind orange gefärbt. Fundort wie vor, Studioaufnahme am 15. X. 1995. **Abb. 21:** Als Folge der unerwarteten Störung durch den Fotografen krümmt sich diese erwachsene Raupe zusammen. Sie hat jetzt eine taubengraue Färbung; die Rückenlinie ist nur noch auf den Brustsegmenten zusammenhängend, auf dem Abdomen hat sie sich in einzelne Punkte aufgelöst. An der Seite zeigt die Larve jetzt einige größere dunkle Flecken. Die Analplatte ist ebenfalls dunkel. Eine Dorsolaterallinie ist ganz schwach angedeutet. In diesem Fall hatte die Raupe die Blätter der Wohnröhre (noch?) nicht angefressen. Württembergisches Allgäu, Gebiet 2, 22. V. 1993. **Abb. 22:** In dieser schmutzigen Heilziest-Blattüte hat bestimmt keine Raupe von *C. floccifera* gewohnt! Es ist vermutlich die verlassene Behausung des Wicklers *Syndemis musculana*. Württembergisches Allgäu, Gebiet 2, 22. V. 1993. **Abb. 23:** Nicht aus jeder Schmetterlingslarve in *Betonica*-Blättern wird einmal ein Heilziest-Dickkopffalter! Die schlanke Form und ihre Behendigkeit im Vorwärts- und Rückwärtsgang zeigen: Diese nackte Raupe wird einmal zu einem „Kleinschmetterling“. Möglicherweise handelt es sich um die Larve von *Syndemis musculana*. Württembergisches Allgäu, Gebiet 1, 7. V. 1994.

Schwarzweißtafel 5 (Seite 48)

Abb. 24: Kopf der Eilarve von *C. floccifera*. Man erkennt gezähnte Borsten (auch auf dem Nackenschild) und links unten die Punktaugen. Fundort: Westallgäuer Hügelland, Untersuchungsgebiet 7, Anf. VII. 1995. **Abb. 25:** Hinterende der Eilarve mit geteilten, gezähnten Borsten, die auf kleinen Warzen stehen. Fundort wie vor. **Abb. 26:** Ausschnitt der Körperoberfläche. Fundort wie vor. **Abb. 27:** REM-Detailaufnahme einer einzelnen Borste. Die gekräuselte Struktur der Hautoberfläche entsteht vermutlich bei der Präparation (Trocknung) des Tieres. Fundort wie vor.

Sie ist mit 1–2 mm langen, Y-förmig geteilten Borsten besetzt (vergleiche Abb. 25, 27), die unter der 10fachen Lupe weiß erscheinen. Diese eigenartigen Borsten waren bereits POWELL (1918) aufgefallen. Am Ende des ersten Stadiums erreicht die Raupe eine Länge von ca. 3,5 mm (POWELL 1918 gibt 2,8 mm an).

2. Larvalstadium: Grundfarbe olivbraun, mit winzigen weißen Fleckchen (10fache Lupe). Kopf und Nackenschild unverändert schwarz. Dunkle Rückenlinie (hier fehlen die weißen Fleckchen) erkennbar. Die Linie zieht sich über den gesamten Rücken und ist gleichbleibend schmal. Im zweiten Stadium werden die Raupen etwa 5,5 mm lang (POWELL 1918: Kopfdurchmesser: 0,6 mm).

3. Larvalstadium: Insgesamt wenig Veränderung gegenüber L₂ (Lupenbeobachtung). Kopf dick, schwarz. Körper dunkel graubraun, mit winzigen weißen Fleckchen, erscheint dadurch grau. Nackenschild dunkelbraun, mit heller Linie in der Mitte. Durchgehende, dünne dunkelbraune Dorsallinie. Schwach angedeutete, unterbrochene Subdorsallinie (oben hell, unten dunkel). Unterseite und Bauchfüße wie Oberseite. Sehr schwache, unterbrochene Lateralinie. Brustfüße dunkelbraun. Stigmen sehr klein, schwarz. Die Raupe ist überall gleichmäßig, aber locker behaart (mit knapp 1 mm langen weißen Haaren). Am Ende dieses Stadiums erreicht die Raupe bis zu 10 mm Länge (POWELL 1918: Kopfkapseldurchmesser 0,75 mm). In diesem Stadium überwintert die Raupe in Oberschwaben.

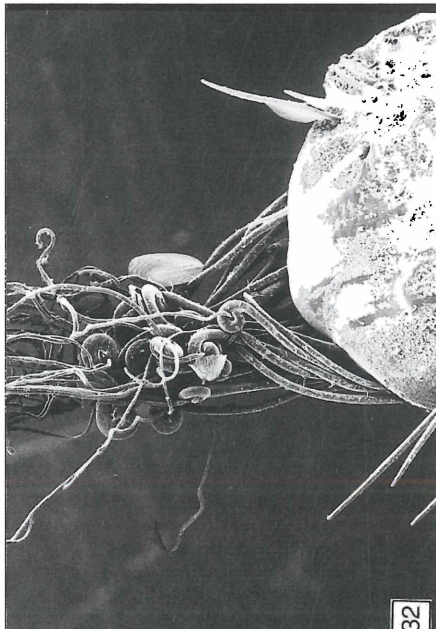
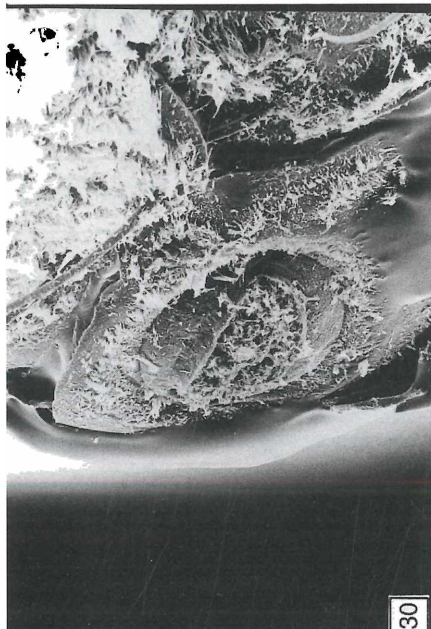
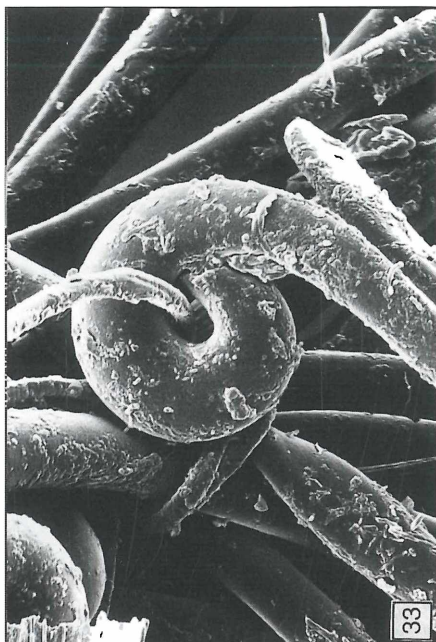
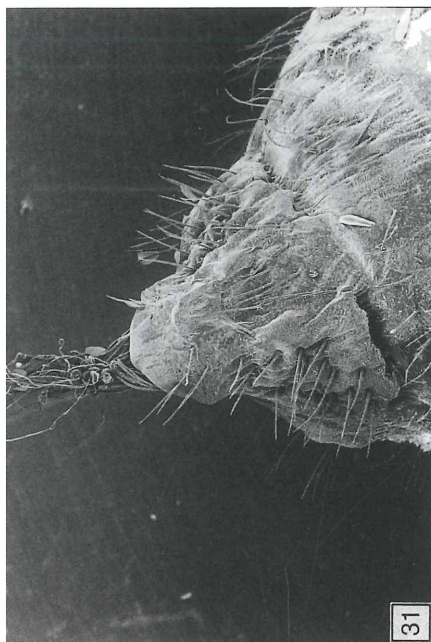
4. Larvalstadium: Kopf schwarz, mit schwarzen und weißen Haaren besetzt. Nackenschild schwarz, in der Mitte dünne weiße Linie. Nackenschild reicht seitlich etwa bis zur Subdorsallinie. Körper grau. Durchgehende dunkelgraue Rückenlinie, die nach hinten schwächer wird und am Anfang jedes Segments etwas verdickt ist. Schwache, aber durchgehende Seitenlinien (dunkelgrau) oberhalb der Stigmen, diese sind jetzt orange. Körper mit sehr kleinen, hellgrauen Wärcchen besetzt, auf denen je ein weißes, 1–2 mm langes Haar steht. Bauch und Bauchbeine dunkelbraun. Brustfüße schwarz. Dreieckige, hellbraune Analplatte. Endlänge 15 mm. (POWELL 1918: Kopfkapseldurchmesser 0,85–1 mm).

5. Larvalstadium: Im letzten Stadium ist die Raupe hellgrau mit längeren weißen Haaren. Der Kopf ist schwarz¹⁴, ebenso der durch eine feine weiße Linie geteilte Nackenschild. Die Rückenlinie ist nur auf den Brustsegmenten

¹⁴ Im Gegensatz zur in der Legende geäußerten Auffassung zeigt die Abbildung bei EBERT & RENNWALD (1991, Band 2: 463) keine „erwachsene Raupe“, sondern ein Tier, das sich in der Häutungsruhe von L₄ nach L₅ befindet. Daher ist auch der Hinweis auf die „fleischroten Nackenflecke“ (als Unterscheidungsmerkmal gegenüber *C. alceae* gemeint) irreführend: Dieser Farbeindruck entsteht bei der fotografierten Raupe nur durch die rötliche neue Kopfkapsel, die durch die darüber gespannte alte Raupenhaut hindurchscheint. In Wirklichkeit sind die „Nackenflecke“ (gemeint ist der Nackenschild) der L₅-Raupe natürlich schwarz mit einem dünnen weißen Strich in der Mitte (vergleiche etwa WEIDEMANN 1995: 609).



Farbtafel 4. Abb. 28: Foto der Weibchenpuppe mit Exuvie in der geöffneten Blatttüte. Die Puppe ist mit einer starken Wachsschicht bedeckt und liegt mit dem Rücken nach oben. Fundort: Bodenseebecken, Untersuchungsgebiet 9 (e.o.), Juli 1994 (Studioaufnahme). Abb. 29: Dasselbe Tier in anderer Perspektive.



durchgehend und auf den Abdominalgliedern in Punkte am Segmentanfang aufgelöst, die lediglich andeutungsweise verbunden sind. Oberhalb der Stigmen kann nahe den Segmentgrenzen ein dunkler Punkt vorhanden sein. Die Endlänge beträgt ausgestreckt ca. 20 mm (vergleiche GROSS 1894). (POWELL 1918: Kopfkapseldurchmesser 1,45 mm.)

Die Bauchfüße der Raupe gehören, wie bei allen Dickkopffalterlarven, zum Typ der sogenannten „Kranzfüße“, das heißt, sie besitzen einen umlaufenden Häkchenkranz. Dieser kommt bei solchen Raupen vor, die in Gespinsten, Minen oder endophag in Holz oder Pflanzenstengeln leben (die meisten „Kleinschmetterlinge“, Cossidae, Sesiidae; vergleiche SCOBLE 1992). Sie stellen eine konvergente Entwicklung dar und haben keine Bedeutung für die Systematik (vergleiche SCOBLE 1992: 116).

In der Literatur finden sich Beschreibungen der Raupe bei PN-SBN (1997); ältere bei GROSS (1894, ausführlich), RÜHL & HEYNE (1895), SPULER (1908; basierend auf Angaben von GRIEBEL), BLASCHKE (1914) und, besonders detailliert, bei POWELL (1918).

4.5 Puppe

Die stets in einer Blattsüte, bei der es sich häufig um die letzte Raupenwohnung handelt, liegende Puppe ist schwarz, erscheint aber durch eine pulverartige Wachsbeschichtung im männlichen Geschlecht bläulich. Sie ist ziemlich dünnchalig. Die weibliche Puppe ist größer, dicker und auch stärker mit Wachs überzogen, so daß sie vergleichsweise sehr hell erscheint (Abb. 28, 29). Die Länge der Puppe beträgt beim ♂ 16–18 mm (n = 5), beim ♀ 17–21 mm (n = 4), die größte Breite 5 mm (♂) beziehungsweise 6 mm (♀). Diese Werte wurden an vom Falter verlassenen Exuvien gemessen.

Der Wachsüberzug, den auch die Puppen der *Pyrgus*-Arten aufweisen, dient vermutlich als Benetzungsschutz. Den Verpuppungsvorgang und die Wachausscheidung bei der verwandten Art *C. stauderi* beschreibt POWELL (1914: 54). Diese beginnt demnach erst ca. 1 Tag nach der Verpuppung: „A ce moment commence à apparaître l'efflorescence farineuse, qui, au bout de deux

Schwarzweißtafel 6

Abb. 30: Ausschnitt der Puppe mit Stigma. Infolge von Ablagerungen ist die Körperoberfläche schlecht zu erkennen. Fundort: Westallgäuer Hügelland, Untersuchungsgebiet 7 (e.o.), Juli 1995. Abb. 31: REM-Aufnahme des Kremasters von oben. Fundort wie vor. Abb. 32: Stärkere Vergrößerung des Kremasters mit Verankerungshaaren und Gespinstfäden. Fundort wie vor. Abb. 33: Detailaufnahme eines Verankerungshaars. Fundort wie vor.

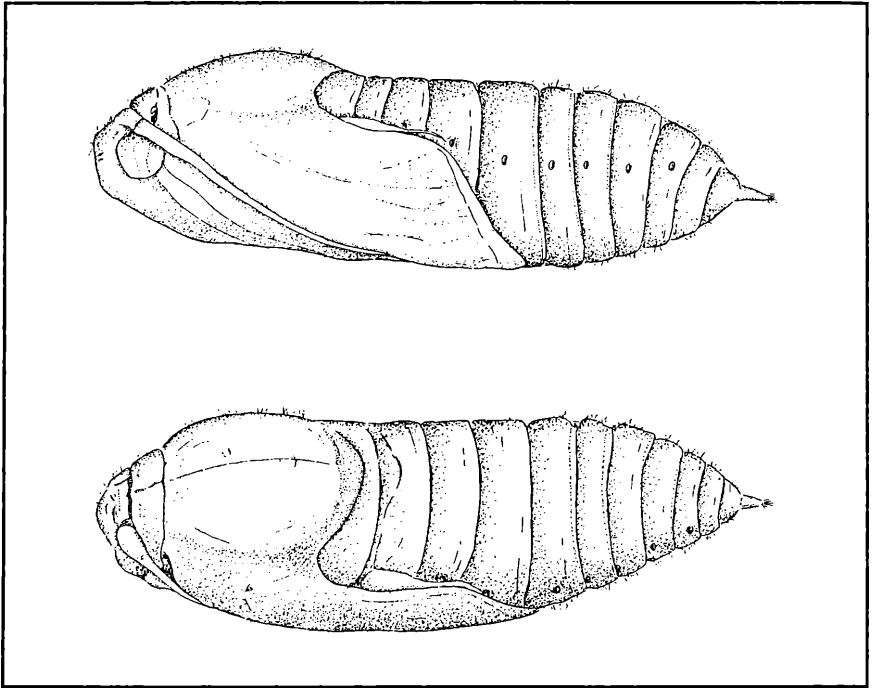


Abb. 34: Dorsolateral- und Lateralansicht der Puppe (Weibchen) von *C. floccifera* mit Borsten. Fundort: Bodenseebecken, Untersuchungsgebiet 9 (e.o.), Juli 1994. Zeichnung: Uta GRÜNERT.

jours, la surface étant alors dure et sèche recouvre plus ou moins abondamment la chrysalide à l'exception de l'œil vitré et, bien entendu, des stigmates; cette pulvérulence blanche est surtout épaisse sur la tête et le thorax; elle est légère sur les ptérorthèques et sur les massues des antennes.“

Weitere Literaturangaben zur Puppe vergleiche BLASCHKE (1914), GROSS (1894) und PN-SBN (1997).

Die Betrachtung der Puppe unter dem REM zeigt am Kremaster kräftige Haare, die am Ende spiral-helixartig aufgerollt sind und zur Befestigung im Gespinst dienen (Abb. 31-33).

5 Verbreitung

Um die baden-württembergischen Vorkommen in einen größeren Zusammenhang einordnen zu können, wird hier ein Überblick über die Verbreitung von *C. floccifera* gegeben. Die meisten Angaben basieren auf Literaturlauswertungen beziehungsweise auf Erkundigungen bei Kollegen; die Zusammenstellung muß daher bezüglich Vollständigkeit und Aktualität heterogen ausfallen.

5.1 Gesamtverbreitung

C. floccifera hat ein großes Verbreitungsgebiet, das von Spanien über Südeuropa und das südliche Mitteleuropa bis nach Mittelasien reicht. Die Ostgrenze der Verbreitung liegt vermutlich in Westsibirien. In Nordafrika ist das Vorkommen der Art unsicher (vergleiche Fußnote 8). Die Zuverlässigkeit von Verbreitungsangaben außerhalb Mitteleuropas ist häufig durch Bestimmungsprobleme und Verwechslungen mit nahe verwandten Arten beeinträchtigt, die erst in neueren Arbeiten ausreichend berücksichtigt werden. Eine recht differenzierte Verbreitungskarte für das Gebiet von Europa enthält TOLMAN & LEWINGTON (1997).

Sicher nachgewiesen wurde *C. floccifera* nach der vorhandenen Literatur in Spanien, Frankreich, Deutschland, der Schweiz, Italien, Österreich, der Slowakei, Polen, Ungarn, dem ehemaligen Jugoslawien, Albanien, Griechenland, Bulgarien, Rumänien, der Osttürkei sowie aus Teilen der ehemaligen Sowjetunion (europäischer Teil: Baltikum, Weißrußland, Ukraine, Rußland, Kaukasus und Zentralasien: Kasachstan).

Vielleicht ist *C. floccifera* in den zusammenhängenden Gebirgszügen Ostanatoliens noch bis in den angrenzenden Iran und/oder Irak verbreitet, immerhin liegen zwei türkische Fundorte in Grenznähe (HESELBARTH et al. 1995). Möglicherweise gibt es auch Vorkommen im Norden von Syrien (EVANS 1949 nennt ein mit „Syria“ bezetteltes Tier in der Sammlung des BMNH).

Eine gründliche Revision der Verbreitung des Heilziest-Dickkopffalters anhand des vorliegenden Sammlungsmaterials und eine vergleichende Darstellung der anderen Arten der Gattung *Carcharodus* wäre dringend erwünscht. Die wenigen neueren entsprechenden Arbeiten (DE JONG 1974, DEVYATKIN 1991, KORSHUNOV & GORBUNOV 1995, HESSELBARTH et al. 1995) sind regional zu sehr isoliert oder in zu großem Maßstab dargestellt, um weitergehende Aussagen zuzulassen. Unsere eigenen Verbreitungskarten, die weitgehend auf Literaturangaben basieren, können die tatsächliche Ausdehnung des von *C. floccifera* besiedelten Gebietes nur ungefähr darstellen. Biogeographisch kann *C. floccifera* zu den eurasiatischen Arten gezählt werden.

Es folgt die Darstellung der Verbreitung von *C. floccifera* nach Ländern. Die Einteilung der Gebiete und deren Reihenfolge wurden aus Gründen der Praktikabilität ausgewählt. Wir behandeln das Bodenseegebiet deshalb als Einheit und besprechen die ostfranzösischen Vorkommen separat. Auf die konkrete Nennung einzelner aktueller Fundorte, sofern sie nicht bereits veröffentlicht wurden, haben wir auf entsprechende Bitten beziehungsweise Vorgaben unserer Informanten verzichtet. Die deutschen und österreichischen Vorkommen sind jedoch alle in den faunistischen Datenbanken Baden-Württembergs (am Staatlichen Museum für Naturkunde, Karlsruhe), Bayerns (Bayerisches Landesamt für Umweltschutz, München) und Österreichs (ZODAT, Forschungsinstitut für Umweltinformatik, Linz) erfaßt, so daß sie bei Bedarf nachgeprüft werden können.

5.2 Verbreitung im Bodenseegebiet¹⁵

Die Verhältnisse in dieser naturräumlichen Einheit, unserem engeren Untersuchungsgebiet, seien hier zusammenhängend dargestellt, obwohl es mehrere Länder umfaßt. Wir verstehen hierunter das südliche Oberschwaben inklusive des bayerischen Teils, das Rheintal im österreichischen Vorarlberg sowie die seenahen Teile des Schweizer Kantons St. Gallen und den Kanton Thurgau.

Noch bis in die erste Hälfte unseres Jahrhunderts hinein war *C. floccifera* hier weit verbreitet (vergleiche Abb. 35), obwohl die Karte unter anderem aufgrund der schon erwähnten Vernachlässigung der HesperIIDae durch die Lepidopterologen, der geringeren Durchforschung in früherer Zeit, von Determinationsproblemen und des lokalen Vorkommens der Art mit Sicherheit unvollständig ist. Die bereits damals vorhandene rückläufige Tendenz führte dann aber rasch zum Verschwinden der Art aus vielen Gebieten. Soweit rekonstruierbar, starb sie bereits in den 40er Jahren im Kanton Thurgau aus (BLÖCHLINGER 1985 meldet letzte Funde von Steckborn am 17. VIII. 1947 und von Müllheim im Juni 1939).

¹⁵ Für den mit den regionalen Gebietsbezeichnungen weniger vertrauten Leser seien hier die verwendeten, sich zum Teil überschneidenden geographischen Ausdrücke kurz erläutert:

- Auf politischen Grenzen beruhende Begriffe: Deutschland mit den Bundesländern Baden-Württemberg (Landkreise Konstanz, Ravensburg, Bodenseekreis) und Bayern (Landkreis Lindau); Österreich (Bundesland Vorarlberg); Schweiz mit den Kantonen St. Gallen und Thurgau.
- Naturräumliche Einheiten: Bodenseebecken, Westallgäuer Hügelland.
- Sonstige Bezeichnungen: Voralpenland (Landschaft in Baden-Württemberg und Bayern südlich von Donau und Schwäbischer Alb bis zum Alpenrand); Oberschwaben (westlicher Teil des Voralpenlandes, vor allem in Baden-Württemberg); Allgäu (Region, die sich zwischen Bodensee und Lech erstreckt).

Auf dem Bodanrück hielt sie sich bis Anfang der siebziger Jahre. S. LEWANDOWSKI (pers. Mitt.), der wenig später den östlichen Teil des Bodanrücks längere Zeit erforschte, hat sie nicht mehr beobachtet, ihm gelang nur der Nachweis eines Falters von *C. alcaeae* (LEWANDOWSKI 1989), den der Erstautor auch in seiner Sammlung gesehen hat.¹⁶ Das Aussterben auf dem Bodanrück ist sicherlich auf den starken Verlust an Moorflächen vor allem durch landwirtschaftliche Intensivierung zurückzuführen. Dieser verschonte bis 1980 lediglich 18 von ursprünglich 72 Mooren mit einem Flächenanteil von ca. 37 % (BUCHWALD 1980). In der Schmetterlingssammlung des Konstanzer Bodensee-Naturkundemuseums befinden sich 3 ♂♂ und 4 ♀♀ des Heilziest-Dickkopffalters, die vermutlich vom Bodanrück stammen, aber unbezettelt sind. Möglicherweise kam *C. floccifera* in der hiesigen Gegend schon vor sehr langer Zeit vor, für seine Nahrungspflanze trifft dies jedenfalls zu, wie ein im Jahre 827 verfaßtes Gedicht von Walahfrid STRABO über die Reichenau beweist (nach SEBALD et al. 1990).

Folgende Fundorte von *C. floccifera* auf dem Bodanrück sind belegt (aus der Datenbank des Staatlichen Museums für Naturkunde, Karlsruhe): Kaltbrunn, Litzelstetten/Bussenried, Wollmatingen und Konstanz. Bei dem Fundort Kaltbrunn handelt es sich um ein ehemals ausgedehntes Niedermoor, die letzten Nachweise von *C. floccifera* datieren vom 13. und 26. VI. 1971 (I. ZWECKER, 2 Tiere in coll. H. MESSMER). Heute ist das Gebiet auf Grund von Entwässerungs- und Intensivierungsmaßnahmen völlig degeneriert, obwohl es inzwischen unter Naturschutz steht. Bei einer Begehung im Mai 1993 war nur eine einzige *B. officinalis*-Pflanze an einem Wegrand vorzufinden. An Tagfaltern flogen unter anderem *Erebia medusa*, *Coenonympha pamphilus*, *Lycaena tityrus*, *Polyommatus semiargus*, *Polyommatus icarus* und *Pyrgus malvae*.

Im Bussenried bei Litzelstetten gelang 1900 ein Nachweis, ein weiterer, möglicherweise am selben Ort, noch 1951, der nur mit „Litzelstetten“ lokalisiert ist. Das heutige NSG Bussenried ist, abgesehen von schmalen Randstreifen, zum größten Teil mit Schilf und Gebüsch zugewachsen, so daß es als Lebensraum für *C. floccifera* nicht mehr in Frage kommt. Ebenfalls von 1900 datiert ein Nachweis von Wollmatingen, heute ein Ortsteil von Konstanz. Der genaue Fundort kann in diesem Fall aber ebensowenig genau lokalisiert werden wie die Eintragung „Konstanz 1952“ in der Datenbank. Möglicherweise wurden diese Tiere auf den Streuwiesen südlich von Wollmatingen gesammelt, von denen heute noch Reste erhalten sind und die mit dem Wollmatinger Ried in Verbindung stehen. Sammler und Verbleib der Belegstücke sind uns in diesen Fällen nicht bekannt.

¹⁶ Der Vollständigkeit halber sei das Fehlen von *C. floccifera* in der alten Liste von LEINER (1829) erwähnt.

Aus den großen Streuwiesenflächen der Naturschutzgebiete Mindelsee und Wollmatinger Ried liegen trotz guter Erforschung in den letzten Jahren (ZINNERT 1983, MARKTANNER 1987–1988 a, b) keine Meldungen von *C. floccifera* vor. In der coll. H. HERRMANN befindet sich ein mit „Wangen/Bodensee“ (östlich von Stein am Rhein gelegen) bezettelt ♂ vom 8. VII. 1956, das laut dazugehörigem Karteiblatt auf einer „sumpfigen Wiese“ (am Bodenseeufer?) gesammelt wurde (Fundpunkt fehlt in EBERT & RENNWALD 1991). Friedrichshafen als Fundort unter Berufung auf einen Gewährsmann LANZ gibt SCHNEIDER (1936) an.¹⁷

Aktuell ist *C. floccifera* in Baden-Württemberg noch im Westallgäuer Hügelland mit mehreren Vorkommen vertreten. Hinzu kommen einige Fundstellen im angrenzenden Bayern und in Vorarlberg.

Aus diesen Habitaten im Bodenseegebiet wurden 9 ausgewählt und von 1992 (je nach Jahr der Entdeckung auch später) bis 1996 genauer untersucht, während die übrigen nur gelegentlich kontrolliert wurden. Kriterien für die Auswahl der Untersuchungsgebiete waren: Alle der 5–6 aktuellen größeren Populationen in Baden-Württemberg sollten untersucht werden. Die 4 bayerischen Vorkommen wurden herangezogen, da sie teilweise individuenreich und daher gut geeignet waren beziehungsweise weil interessante Beobachtungen zu genaueren Untersuchungen veranlaßten.

5.2.1 Baden-württembergische Vorkommen und Untersuchungsflächen

Im Bodenseekreis und im Landkreis Ravensburg sind derzeit 15 Vorkommen von *C. floccifera* bekannt, die sich allerdings bei Zusammenziehung nahe benachbarter Populationen mit mutmaßlichem genetischem Austausch auf 5–6 Vorkommen reduzieren. An dieser Stelle sollen zum besseren Verständnis für den Leser Lage, Größe und Höhe der einzelnen Gebiete erläutert werden, die Habitatstruktur wird hingegen im Abschnitt 9.1 beschrieben. Alle Gebiete liegen im Naturraum Westallgäuer Hügelland. Im einzelnen handelt es sich um:

Gebiet 1 (in ALBRECHT & GOLDSCHALT 1993 als „Habitat A“ bezeichnet): Lage in der Umgebung von Neukirch (Bodenseekreis), 560 m. Fundort abgebildet in EBERT & RENNWALD (1991). Beherbergt eine stabile, aber trotz augenscheinlich günstiger Bedingungen eher kleine Population von *C. floccifera*, die regelmäßig eine partielle 2. Generation hervorbringt. Das Vorkommen ist ziemlich isoliert; es war bereits zu Beginn der Untersuchung bekannt. Das Gebiet steht seit ca. 1993 unter Naturschutz. Gefundene Entwicklungsstadien von *C. floccifera*: Falter, Eier, Larven, Puppen.

¹⁷ Bei Fundortangaben von Belegstücken der coll. LANZ ist Vorsicht angebracht, da diese meist nicht bezettelt sind (vergleiche STEINER 1997: 233).

Gebiet 2 (in ALBRECHT & GOLDSCHALT 1993 als „Habitat B“ bezeichnet und im Ausschnitt abgebildet): Lage südwestlich Wangen (Landkreis Ravensburg), 540 m. Größtes *C. floccifera*-Habitat in Baden-Württemberg, das auf mehreren (ca. 6) Teilflächen einer Metapopulation Lebensraum bietet. Jahrweise trat *C. floccifera* relativ individuenreich auf. Vorkommen bereits zu Beginn der Untersuchung bekannt. Auch dieses Gebiet steht seit ca. 1993 unter Naturschutz. Gefundene Entwicklungsstadien von *C. floccifera*: Falter, Eier, Larven, Puppen.

Gebiet 3: Bei Roggenzell (Landkreis Ravensburg), 530 m. Es handelt sich um eine relativ kleine Streuwiese, das Vorkommen wurde 1995 entdeckt. Gefundene Entwicklungsstadien von *C. floccifera*: Falter, Eier, Larven, Puppen.

Gebiet 4: An einem Weiher nahe der Landesgrenze zu Bayern (Landkreis Ravensburg), 552 m. Wird von einer recht kleinen Population des Heilziest-Dickkopffalters bewohnt. Vorkommen 1994 entdeckt. Gefundene Entwicklungsstadien von *C. floccifera*: Falter, Eier, Larven, Puppen.

Gebiet 5: In der Umgebung von Siberatsweiler (Landkreis Ravensburg), 510 m. Es handelt sich um eine ausgedehnte Streuwiesenfläche, die aber nur noch teilweise in für *C. floccifera* geeignetem Zustand ist, da ein großer Bereich nicht mehr bewirtschaftet wird und mit Schilf zugewachsen ist. Populationsgröße eher gering. Vorkommen 1995 entdeckt. Das Gebiet steht unter Naturschutz. Gefundene Entwicklungsstadien von *C. floccifera*: Falter, Eier, Larven.

In der Umgebung von Gebiet 2 wurde 1997 auf baden-württembergischer Seite eine weitere Fundstelle des Heilziest-Dickkopffalters entdeckt.

Darüber hinaus wurde *C. floccifera*, soweit uns bekannt, an einer Reihe weiterer Fundorte nachgewiesen. Im Bodenseekreis: an einer Stelle im nördlichen Deggenhausertal, im NSG Altweiher bei Oberteuringen, bei Tannau, Kreßbronn-Schachhalde, Degersee-Ostufer (T. MARKTANNER, pers. Mitt.). Im Landkreis Ravensburg: Elitzer See bei Wangen, NSG Sigratzhofer Ried bei Waltershofen (M.G.).

Einige dieser Funde beruhen wohl nur auf Funden umherstreifender Falter, manche jedoch stell(t)en angesichts ihrer isolierten Lage (Deggenhausertal, Oberteuringen) sicher eigenständige Populationen dar, über deren aktuellen Status wir jedoch derzeit aufgrund Mangels an Beobachtungen keine Aussagen machen können. Möglicherweise existieren einige von ihnen noch (zum Beispiel im großen NSG Altweiher bei Oberteuringen). Besonders bemerkenswert ist das ehemalige(?) Vorkommen auf einer Feuchtwiese im Deggenhausertal, das weit außerhalb des heutigen Hauptfluggebietes liegt.

Im Westallgäuer Hügelland wurden von uns (M.G.) darüber hinaus zahlreiche (>25) Streuwiesen gezielt, aber erfolglos nach *C. floccifera*-Faltern bezie-

hungsweise Präimaginalstadien abgesucht. Damit bestätigt sich, daß trotz zum Teil großer Bestände an *B. officinalis* keineswegs alle geeigneten Lebensräume besiedelt werden. Die Ursachen dafür sind uns jedoch im einzelnen noch nicht bekannt.

5.2.2 Bayerische Vorkommen und Untersuchungsflächen

Im Landkreis Lindau gibt es in den Naturräumen Bodenseebecken (1) und Westallgäuer Hügelland (3) nahe der Grenze zu Baden-Württemberg noch 4 aktuelle Vorkommen von *C. floccifera*.

Gebiet 6: Streuwiese bei Hergensweiler an einem Weiher, 540 m. Kleines, aber regelmäßig beobachtetes Vorkommen, das vielleicht auch als südlichster Ausläufer der Metapopulation von Gebiet 2 betrachtet werden kann. Vorkommen bereits zu Beginn der Untersuchung bekannt. Die Fläche steht unter Naturschutz. Gefundene Entwicklungsstadien von *C. floccifera*: Falter, Eier.

Gebiet 7: Streuwiese zwischen Weißensberg und der Landesgrenze, 525 m. Größere Fläche, aber nur teilweise in für *C. floccifera* günstigem Zustand. Trotz teilweise sehr hoher Eizahlen immer nur einzelne Imagines beobachtet. Vorkommen bereits zu Beginn der Untersuchung bekannt. Gefundene Entwicklungsstadien von *C. floccifera*: Falter, Eier, Larven.

Gebiet 8: Nur ein paar hundert Meter westlich von Gebiet 7, 510 m. Obwohl von diesem durch einen Fichtenforst, Fettwiesen und eine vielbefahrene Straße getrennt, bestehen höchstwahrscheinlich Beziehungen zwischen den beiden Vorkommen, da in einem Streuwiesenrest zwischen den beiden Flächen ein Ei von *C. floccifera* gefunden werden konnte. Es handelt sich um eine an einem Hang gelegene Fläche, die wohl nur eine kleine Population beherbergt. Vorkommen 1994 entdeckt. Gefundene Entwicklungsstadien von *C. floccifera*: Falter, Eier, Larven.

Gebiet 9: Großer Streuwiesenkomplex nordwestlich von Lindau, mit 440 m der niedrigstgelegene aktuelle Fundort in Oberschwaben und der letzte im Bodenseebecken. Dieses Habitat wies infolge seiner idealen Bedingungen neben Gebiet 2 die größte *C. floccifera*-Population auf, ist inzwischen aber durch ein Straßenbauprojekt stark beeinträchtigt worden. Vorkommen bereits zu Beginn der Untersuchung bekannt. Verfahren zur Ausweisung als Naturschutzgebiet in Vorbereitung. Gefundene Entwicklungsstadien von *C. floccifera*: Falter, Eier, Larven, Puppen.

Weitere Nachweise gelangen 1997 an zwei Stellen bei Hergatz; bei einer dürfte es sich lediglich um ein gelegentlich besiedeltes „Trittsteinhabitat“ handeln. Auch an der Grenze zu Baden-Württemberg (zur Metapopulation des Gebiets 2 gehörend) wurde ein neues Vorkommen gefunden.

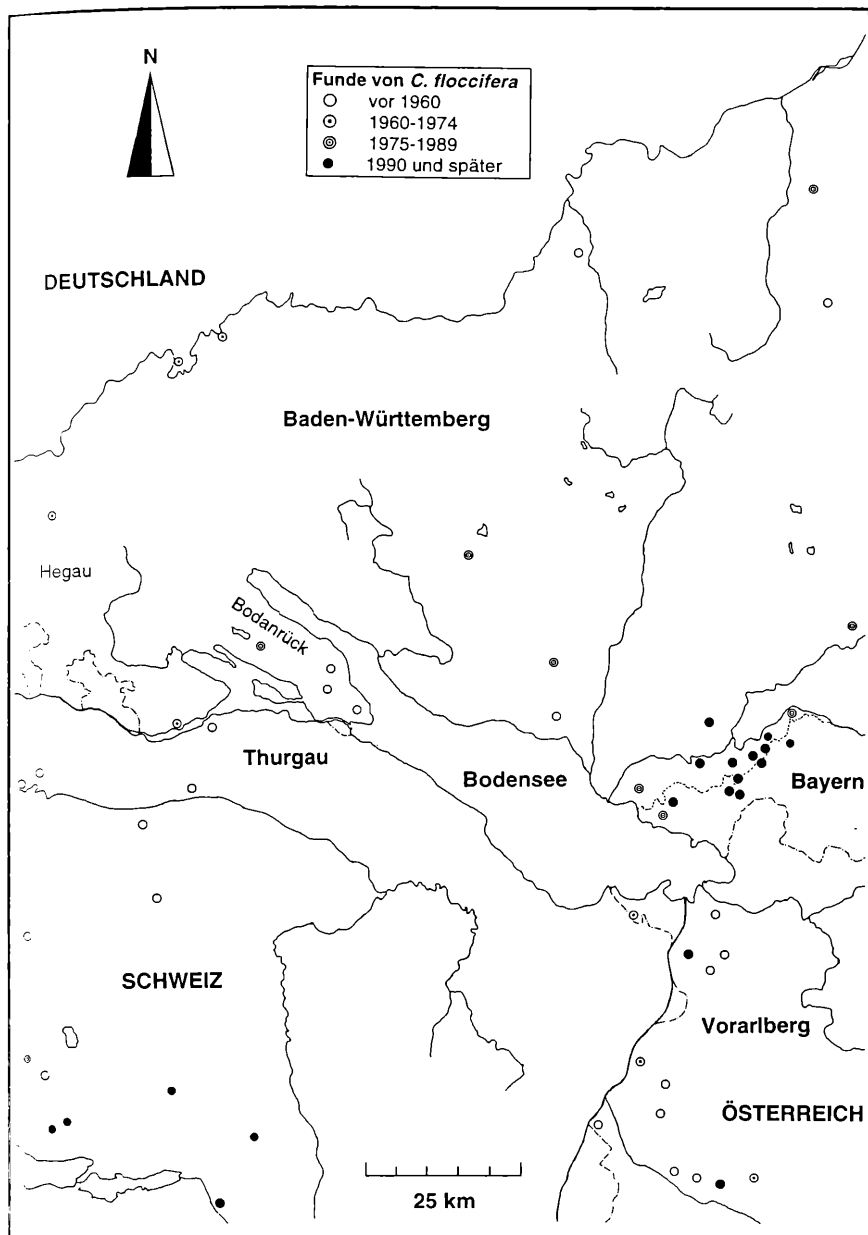


Abb. 35: Ehemalige und aktuelle Verbreitung des Heilziest-Dickkopffalters im Bodenseegebiet. ○ Funde vor 1960, ⊙ 1960–1974, ⊗ 1975–1989, ● Funde 1990 und später. Quellen: Literatur (siehe Text), Korrespondenz, eigene Untersuchungen.

Darüber hinaus sind in der näheren Umgebung von Gebiet 9 einzelne Exemplare von *C. floccifera* an verschiedenen Stellen gefunden worden (MARKTANNER, pers. Mitt.), mit Ausnahme eines seenah gelegenen Naturschutzgebiets dürfte es sich aber nur um umherstreifende Einzeltiere gehandelt haben. Über den Status dieser Population liegen uns keine Erkenntnisse vor, da das Gebiet nicht begangen wurde.

Falls ein Weibchen in der Zoologischen Staatssammlung München vom 30. vi. 1908, das mit „Lindau“ bezettelt ist (Sammler: WOLFSBERGER), tatsächlich von Lindau/Bodensee stammt (es gibt auch einen Ort namens Lindau bei Peißenberg in Oberbayern; dort wurde *C. floccifera* ebenfalls nachgewiesen), könnte es sich damit um den ältesten belegten Fund im östlichen Bodenseebecken handeln.

Fazit: Im östlichen Oberschwaben muß die Art früher zwar lokal, aber weit verbreitet gewesen sein. Sie wurde an insgesamt etwa 30 Stellen gefunden, weitere dürfen jedoch der Beobachtung entgangen und unerkannt erloschen beziehungsweise (vereinzelt) noch zu entdecken sein.

5.2.3 Vorarlberger Vorkommen

Im Vorarlberger Rheintal kam *C. floccifera* früher an zahlreichen Stellen in der gesamten Ebene (drei Fundorte bei Dornbirn, Lauterach, Klaus bei Götzis, Koblach, Bangs), aber auch lokal im Bregenzerwald, im Montafon und mit einem zweiten Schwerpunkt im Walgau (unter anderem Thüringerberg, Sateins, Röns) vor. Aus den zwanziger, dreißiger und fünfziger Jahren liegen mehrere Dutzend Belegexemplare in der Dornbirner Naturschau vor. Die letzten Funde datierten jedoch von 1960; man hielt die Art bereits für verschollen (AISTLEITNER 1992), erst kürzlich wurde sie aber an zwei Plätzen wiedergefunden. Ein Großteil der ehemaligen Fundstellen im Rheintal ist aber mit Sicherheit unwiederbringlich durch Intensivierungsmaßnahmen, Bauprojekte und Entwässerungen zerstört, so daß nur noch wenige (wieder-)entdeckt werden dürften.

Von den aktuellen Fundorten liegt einer im Rheintal (AISTLEITNER & AISTLEITNER 1994), der zweite südlich von Feldkirch im Walgau. Letzterer wurde vom Erstautor gemeinsam mit U. AISTLEITNER am 17. Juni 1995 besichtigt, wobei der Nachweis von zwei Männchen gelang. Dieser Fundort zeichnet sich neben außergewöhnlichem Artenreichtum bei Schmetterlingen auch durch einige interessante phänologische Beobachtungen bezüglich *C. floccifera* aus.

Im Vorarlberger Naturschutzgebiet Rheindelta, einem ausgedehnten Niedermoorkomplex, wurde *C. floccifera* lediglich einmal nachgewiesen (Belegexemplar in der Vorarlberger Naturschau: „Altrhein, Gaiss[au], 13. v. 1959“ Samm-

ler: BRITSCH), bei einer vor kurzem durchgeführten Untersuchung (HUEMER 1994) gelang jedoch kein Wiederfund.

5.2.4 Vorkommen in der Nordschweiz

Aus dem angrenzenden Schweizer Rheintal liegen bisher keine Nachweise von *C. floccifera* vor, D. JUTZELER (pers. Mitt.) hält es aber für möglich, daß sie dort nur übersehen wurde. Da noch einige Niedermoorgebiete existieren, halten auch wir nach den in Oberschwaben und Vorarlberg gemachten Erfahrungen diese Vermutung für durchaus berechtigt (vergleiche auch MALICKY 1965). Die ZODAT-Datenbank enthält drei Angaben von „Spitzenbach b. St. Gallen“ und „Spitzenbachgraben“.

Alte Meldungen liegen für den Kanton Thurgau vor: Müllheim-Pfyn 1939, Steckborn 1947 (BLÖCHLINGER 1985), Aadorf (WEGELIN 1908), bei Frauenfeld mehrfach aber nicht häufig (WEHRLI 1913), vergleiche auch LÖHLE (1979). Bereits MALICKY (1965) konnte sie nicht mehr bestätigen.

5.3 Verbreitung in Mitteleuropa

Für die Länder dieses Gebietes konnte zumindest die aktuelle entomologische Literatur einigermaßen vollständig erfaßt werden. Es zeichnet sich eine nördliche Verbreitungsgrenze ab, die von Nordwestfrankreich über das Rhein-Main-Gebiet (dort heute erloschen) und den bayerisch-österreichischen Donaunraum nach Süd- und Ostpolen sowie Estland reicht.

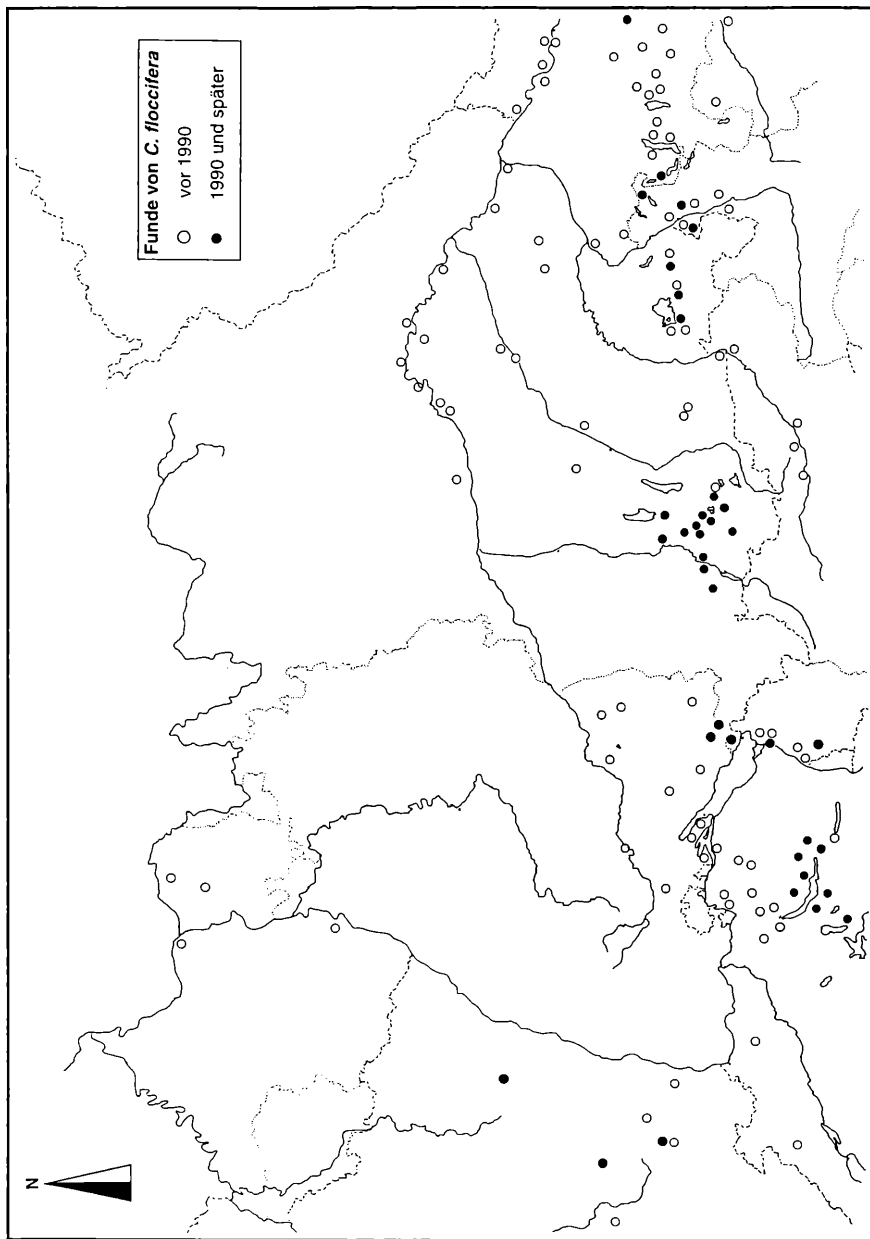
5.3.1 Deutschland

Früher war der Heilziest-Dickkopffalter in Bayern (besonders entlang der Alpen und an der Donau), im Süden Baden-Württembergs, in der Pfalz und in Hessen verbreitet. Weitere Meldungen blieben unbestätigt oder beruhten auf Irrtümern. Heute findet sich die Art außer in Oberschwaben nur noch im südbayerischen Alpenvorland.

5.3.1.1 Baden-Württemberg

Abgesehen von den bereits erwähnten Vorkommen im Bodenseegebiet liegen nach EBERT & RENNWALD (1991) nur von fünf weiteren Fundorten südlich der Donau hinreichend abgesicherte Meldungen vor.¹⁸ Es handelt sich dabei an erster Stelle um das Osterried bei Baustetten zwischen Laupheim und Biberach. G. BAISCH (pers. Mitt.) beobachtete die Art dort bis Mitte der 60er Jahre.

¹⁸ In den von MEINEKE (1982) untersuchten oberschwäbischen Moorgebieten fehlt die Art. Auch G. BAISCH (pers. Mitt.) betont ihr Fehlen in mehreren größeren Moorgebieten des nördlichen und östlichen Oberschwabens. Ebenso gelang kein Nachweis im Wurzacher Ried (KÖPPEL et al. 1994).



Belegtiere datieren vom 18. Juni 1959 (1 ♂), 16. Juni 1960 (2 ♂♂), 20. Juli 1964 (1 ♀) (Sammler: BISCHOF) und vom 17. Juli 1963 (1 ♀) (Sammler: HÄUSSLER). Seiner Auskunft zufolge bestand der nördliche Teil des Riedes („Laupheimer Ried“) aus altem Moorwald, was ihn für *C. floccifera* uninteressant erscheinen läßt, der südliche dagegen war ein Flachmoor, das allerdings zu einem Drittel aufgeforstet wurde. Das „ehemals gute Vorkommen“ in dem von G. BAISCH häufiger besuchten Gebiet ist inzwischen sicherlich erloschen, obwohl dort noch Heilziest vorkommt. Die letzten Tiere wurden hier wahrscheinlich 1978 beobachtet (A. LINGENHÖLE, pers. Mitt.). Er beschreibt den Lebensraum, wo die Falter „zum Teil nicht selten“ flogen, als „trockene Böschung, keine Riedfläche“, bemerkt allerdings einschränkend, daß es sich dabei nur um das Saughabitat gehandelt haben könnte, während die Entwicklung in den benachbarten Streuwiesen erfolgte. Die erwähnte Böschung wurde nach Auskunft von A. LINGENHÖLE völlig aufgeforstet. Sowohl G. BAISCH als auch A. LINGENHÖLE teilten mit, daß ihnen ansonsten im nördlichen Oberschwaben keine weiteren Vorkommen bekannt seien.

Zwei alte Meldungen vom Beginn des Jahrhunderts (Heudorf, Kr. Riedlingen, 1901 und Ringschnait, Kaltenbachtal 1912; aus der Datenbank des Naturkunde-Museums Karlsruhe) belegen die ehemals weitere Verbreitung des Heilziest-Dickkopffalters im nördlichen Oberschwaben. Heudorf (1873, Gewährsmann: TROLL) wird bereits von SCHNEIDER (1936) als Fundort genannt.

Im oberen Donautal bei Friedingen und Beuron wurde *C. floccifera* nach EBERT & RENNWALD (1991) noch in den Jahren 1971 und 1972 in insgesamt 4 Exemplaren von H. KINKLER und W. SCHMITZ beziehungsweise F. NIPPEL gefunden, seither liegen von dort keine Hinweise mehr vor. Die Donau ist jedoch als mögliche Einwanderungsstraße von *C. floccifera* in Betracht zu ziehen, wie eine ganze Reihe von Funden im bayerischen Donaauraum nahelegt (siehe unten). Aus dem dazwischenliegenden Gebiet wurde *C. floccifera* bisher allerdings nicht gemeldet. Daß die Falter „am Rande einer Trockenwiese“ (EBERT & RENNWALD 1991) gefangen wurden, muß nicht unbedingt heißen, daß sich dort auch das Larvalhabitat befand. Die mobilen Imagines können zur Nektarsuche durchaus auch angrenzende Wiesen nutzen, wie eigene Beobachtungen in Vorarlberg zeigen (vergleiche Abschnitt 7.1.4). Wie H. KINKLER auf Anfrage mitteilte, befanden sich die damaligen Fundstellen unten im

Abb. 36: Ehemalige und aktuelle Verbreitung des Heilziest-Dickkopffalters in Mitteleuropa. ○ Funde vor 1990 ● Funde 1990 und später. In dichter besiedelten Gegenden kann ein Verbreitungspunkt mehrere Populationen repräsentieren. Es ist zu berücksichtigen, daß die Angaben bezüglich Aktualität und Fundortgenauigkeit aus sehr unterschiedlichen Quellen stammen. So dürfte es zum Beispiel in Oberösterreich mehr aktuelle Vorkommen geben, als die Karte zeigt. Quelle: Literatur (siehe Text), Korrespondenz.

Donautal, nicht oben auf der trockeneren Hochfläche. Für den Fundort Beuron gibt er als Lebensraum Wiesen mit Großem Wiesenknopf (*Sanguisorba officinalis*) an, was ebenfalls auf feuchten Untergrund hindeutet. Auf der Grundlage dieser näheren Informationen erscheint die Einstufung der Donautalfundorte als „Trockenstandorte“ (EBERT & RENNWALD 1991) nicht mehr stichhaltig, vielmehr fügen sie sich gut in das Habitatschema, das wir für unser engeres Untersuchungsgebiet als typisch erkannt haben. Eine kurze Besichtigung des Donautals im Mai 1996 in Friedingen beziehungsweise Beuron ergab keine Anhaltspunkte für ein aktuelles Vorkommen von *C. floccifera*, da keine extensiv genutzten Feuchtwiesen (mehr) gefunden werden konnten.

Neben den Funden im oberen Donautal liegt nur ein weiterer abgesicherter Nachweis aus dem Hauptnaturraum Schwäbische Alb vor: Ein ♀ in der coll. H. HERRMANN, das er laut seinen Angaben im Biezental bei Zimmerholz (Heugaulb) auf einer „Steppenheide“ am 5. VII. 1970 gefangen hat. Das Tier gehört habituell eindeutig zu *C. floccifera*. Auf dem entsprechenden Karteiblatt findet sich noch der handschriftliche Vermerk „nicht im Heimatblättle“ (= HERRMANN 1968–1969). Ohne genauere Kenntnis der Fundumstände – HERRMANN'S Bezeichnung spricht für einen trockenen Lebensraum – kann dieser Nachweis nicht interpretiert werden, ebensowenig, ob einmal eine Verbindung zwischen den Populationen des Donautals und denjenigen des westlichen Bodenseebeckens bestanden hat.

Die Nachweise dürften allerdings ausreichen, um die Wertung „Schwäbische Alb: Nicht sicher nachgewiesen (Kritische Einzelfunde)“ in EBERT & RENNWALD (1991) dahingehend zu ergänzen, daß *C. floccifera* in diesem Naturraum zwar früher – wenn auch nur randlich und in nicht „naturraumtypischen“ Lebensräumen – vorkam, inzwischen hier aber ausgestorben oder verschollen ist.

An weiteren Angaben aus Baden-Württemberg liegen verschiedene Fundmeldungen von der Schwäbischen Alb (SCHNEIDER 1936) und aus der Oberrheinebene vor. Sie werden allerdings von EBERT & RENNWALD (1991) wegen fehlender Belegstücke und Unstimmigkeiten bei der Bezettelung nicht anerkannt. Im Kraichgau meldet GAUCKLER (1896, 1921) *C. floccifera* vom Turm- und Michaelsberg bei Bruchsal, wobei jedoch die Angabe „am 29. VII. 1942 ... ein frisches Männchen“ phänologisch gar nicht zum Heilziest-Dickkopffalter passen will, sondern viel eher zu *C. alceae*, der dort auch heute noch vorkommt (HASSLER 1993). HASSLER (1993) mag allerdings für den Michaelsberg wegen des Vorkommens der Nahrungspflanze nicht ausschließen, daß *C. floccifera* hier früher tatsächlich „einen Vorposten weitab vom normalen Verbreitungsgebiet besaß“. Dies ist aber auf Grund des trockenen Lebensraums (am Michaelsberg Halbtrockenrasen und Gebüsche, kein Kontakt zu Feuchtgebieten)

ausgesprochen unwahrscheinlich. REUTTI (1898) kann für *C. floccifera* in Baden unter Berufung auf GAUCKLER lediglich den Michaelsberg nennen. Aus dem Stuttgarter Raum liegen hingegen mehrere Meldungen vor: ein Sammlungsexemplar „Stuttgart, SEYFFER 1851“ (in der Sammlung des Staatlichen Museums für Naturkunde, Karlsruhe; EBERT & RENNWALD 1991), „auf blumigen Waldwegen“ (KELLER & HOFFMANN 1861), „Böblingen 1900“ (ohne Belegexemplar; SCHNEIDER 1936) sowie ein Exemplar in der Zoologischen Staatssammlung, München, das mit „Böblingen“ [?, sic!] bezettelt ist (ohne Datumsangaben). Es sei jedoch darauf hingewiesen, daß in der Umgebung von Stuttgart auch die häufig als Begleitarten von *C. floccifera* auftretenden Tagfalter *Euphydryas aurinia*, *Coenonympha tullia* und *Maculinea alcon* seit jeher großräumig fehlen (EBERT & RENNWALD 1991).

5.3.1.2 Bayern

Die Verbreitungssituation von *C. floccifera* stellt sich in diesem Bundesland sehr unterschiedlich dar. Aus Nordbayern wurden mit Ausnahme einer sehr fraglichen Meldung keine Funde von *C. floccifera* bekannt. Ehemalige Vorkommen entlang der Donau und nördlich von München sind erloschen; im schwäbisch-oberbayerischen Alpenvorland gibt es hingegen noch eine ganze Reihe aktueller Populationen.

5.3.1.2.1 Nordbayern

Der einzige Hinweis auf Funde des Heilziest-Dickkopffalters wesentlich nördlich der Donau findet sich bei BINK & WEIDEMANN (1988) beziehungsweise WEIDEMANN (1995). Danach beobachtete E. GARTHE die Art in „Dolomitgeröllhalden der Frankenalb (Tiefenellern, 8. v. 1966 [für *C. floccifera* wäre dies ein ungewöhnlich frühes Datum!], 24. vi. 1967); Weinbergshänge im Maintal nahe Ebelsbach“. Diese Meldung beruht auf einem Irrtum. So schreibt GARTHE (1979: 40) in seiner „Revision der Tagfalterfauna Bambergs“ ausdrücklich: „*Carcharodus flocciferus* Z. In unseren Gebieten nicht festgestellt.“ Dabei liegen sowohl Ebelsbach als auch Tiefenellern in der von GARTHE (1979) bearbeiteten Umgebung Bambergs. Von H. FALKENHAHN (pers. Mitteilung; Publikation in Vorbereitung) erhielten wir Kenntnis eines diesbezüglichen Gesprächs mit E. GARTHE: „Während eines Treffens der ‚Arbeitsgemeinschaft Nordbayerischer Entomologen‘ im Jahre 1987 fragte ihn der Autor [H. FALKENHAHN], warum seine durch WEIDEMANN veröffentlichten *C. flocciferus*-Funde nicht in seiner Tagfalterfauna der Umgebung Bambergs (GARTHE 1980) publiziert worden seien. GARTHE antwortete unzweideutig, er selber habe diese Art in Nordbayern niemals angetroffen, sie sei deshalb auch nicht in seiner Arbeit aufgeführt. WEIDEMANN habe wohl etwas aus ihren persönlichen Gesprächen mißinterpretiert. Trotz seines bereits hohen Alters war GARTHE an-

läßlich dieses Treffens geistig sehr gut aufgelegt, so daß an der Richtigkeit seiner Auskünfte kein Zweifel bestehen kann.“

Die Angabe von SEILER (1888) über Raupenfunde in der Nähe von Nürnberg beruht mit Sicherheit auf Verwechslung mit *C. alceae* (vergleiche Abschnitt 8.1).

5.3.1.2.2 Südbayern (einschließlich Donaauraum)

FALKENHAHN (1988) nennt Nachweise aus dem Donaumoos/Dungau (mit Funddatum nach 1950), der mittleren/südlichen Frankenalb (vor 1951) und dem Bayerischen Wald (nach 1950). Die Quelle der Frankenalb-Meldung dürfte KNÖRZER (1914, 1918) sein, die Herkunft der letzten Meldung ist uns nicht bekannt. Der bayerische Donaauraum zwischen Ingolstadt und Passau war einst ein Verbreitungsschwerpunkt des Heilziest-Dickkopffalters, für den sich eine fast durchgängige Besiedlung abzeichnet.

Ganz im Osten Bayerns wird eine Verbindung zu den Vorkommen im oberösterreichischen Donautal erkennbar. Dies deuten Fundmeldungen aus der Umgebung von Passau durch OSTHELDER (1925: „Vilshofen“, Gewährsmann EGGER) und KREUZER (1936: „mitten in einer ausgedehnten Staatswaldung auf einer etwas sumpfigen Waldwiese“) an. In seinem Untersuchungszeitraum von 1954 bis 1958 nennt SEEBAUER (1960) die Art „im ganzen Gebiet in 2 Generationen auftretend, mehr vereinzelt, nicht häufig“, wobei er sich auf die Region zwischen Vilshofen und der österreichischen Grenze bezieht.

Donauaufwärts findet sich die nächste bekannte Fundstelle bei dem nahe Straubing gelegenen Ort Irlbach. In der Zoologischen Staatssammlung sind von dort folgende Belegstücke vorhanden: 22. VI. 1955 1 ♀, 23. VI. 1955 3 ♀♀, 23. V. 1956 1 ♀, 24. VI. 1956 1 ♀ (Sammler: W. SCHÄTZ).

Sehr gut belegt ist die Umgebung von Regensburg, von wo zahlreiche Funde aus einem Zeitraum von über hundert Jahren vorliegen. Während *C. floccifera* bei HOFMANN & HERRICH-SCHÄFFER (1854-1855) noch fehlt, erwähnen sie ihn (als „*Hesperia marrubii*“) dann im Nachtrag (HOFMANN & HERRICH-SCHÄFFER 1858) zur obigen Arbeit: „Im Juni von E. H. bei Wörth gefangen. – Finden sich auch alte Exemplare in hiesigen Sammlungen, welche nur aus hiesiger Gegend stammen können.“ Auf dieser Meldung beruht wohl auch die Angabe von Regensburg in SPEYER & SPEYER (1862). SCHMID (1885) kann sich dagegen lediglich auf HOFMANN'S Fund bei Wörth berufen. METSCHL (1923) kennt nur zwei Fundstellen („D. H. WAGNER fing ein Männchen bei Brandlberg und M. SÄLZL ein weiteres am 18. VI. 1916 auf den Roither Wiesen bei Fußenberg. Im Kelheimer Gebiet wurde die Art in den letzten Jahren vereinzelt bei Thaldorf gefangen (L. OSTHELDER)“). Insgesamt gelangen Nachweise von mindestens 4

Fundstellen. In der Zoologischen Staatssammlung (München) liegen aus der Umgebung Regensburgs folgende Belegtiere vor: „Regensburg“, 1925, 1928, 1931, 1934, 1935, 1946: 13 Falter (Sammler: WOLFSBERGER, Max SÄLZL); „Regensburg/Roith“ beziehungsweise „Roither Wiesen“, 1926, 1927, 1935, 1938, 1946: 10 Falter (Sammler: Max SÄLZL, E. SCHÜTZE); „Regensburg Umg.“, 1928, 1929, 1939: 9 Falter (Sammler: JÜNGLING, E. PFEIFFER); „Regensburg/Taim[ering]“, 30. vi. 1935: 1 ♂ (Sammler: Max SÄLZL).

Wahrscheinlich waren die mit „Regensburg“ beziehungsweise „Regensburg Umg.“ angegebenen Stellen mit dem ergiebigen Fundort Roith, eventuell auch Taimering identisch. Zur heutigen Situation: SEGERER et al. (1987) können lediglich das Fehlen von *C. floccifera* in der Umgebung Regensburgs konstatieren. Wie L. NEUMAYR auf Anfrage mitteilte, liegen seit den fünfziger Jahren keine Funde mehr vor. Seinen Angaben zufolge wurden die Roither Feuchtwiesen bei Fußenberg, 9 km nordöstlich von Regensburg, bereits vor ca. 40 Jahren zerstört. Mit „Taimering“ sei wahrscheinlich ein „klassischen Fundort“ der Regensburger Entomologen gemeint, ein Auwald ost-südöstlich von Regensburg (Richtung Straubing), von dem heute nur noch Reste erhalten sind. *C. floccifera* kam hier nach L. NEUMAYRS Ansicht ehemals wohl auf Feuchtwiesen im Wald vor.

Die nächste Fundstelle ist der Ort Thaldorf bei Kelheim, von dem ein 1922 gefangenes Männchen (Sammler: FRITZ) in der Zoologischen Staatssammlung erhalten geblieben ist.

Das nahe der Donau zwischen Regensburg und Ingolstadt gelegene Abensberg wird von OSTHELDER (1925) genannt, in der Zoologischen Staatssammlung befinden sich dazu folgende Belegstücke: 23. vi. 1920 1 ♂ (Sammler: L. FRITZ), 20. vi. 1920 1 ♀ (Sammler: L. FRITZ), 24. v. 1948 3 ♂♂ (Sammler: WOLFSBERGER), 2. vi. 1948 1 ♂ (Sammler: WOLFSBERGER). Über den genauen Fundort, den Lebensraum oder spätere Nachweise ist uns hier nichts bekannt.

Die am weitesten westlich gelegenen Fundstellen im bayerischen Donauraum, die zweifelsfrei nachgewiesen sind, liegen im Raum nordwestlich von Ingolstadt. Von dort liegt ein um 1955 gesammeltes Belegexemplar vom Reisberg vor (THÖNY 1995), das offenbar in einem Trockenhabitat gefunden wurde. R. OSWALD (pers. Mitt.) bestätigt dieses Vorkommen: „In den Jahren um 1950 war die Art auch an den südlichen Ausläufern des Fränkischen Jura (Reisberg bei Gaimersheim, nördlich Ingolstadt) festzustellen. Ich habe diesen sehr warmen und trockenen Hang seither nie mehr besucht. Nach mündlicher Mitteilung eines Bekannten soll die Fläche jedoch bebaut worden sein.“ Dazu paßt auch die Angabe von FALKENHAHN (pers. Mitt.): „Die letzte Mel-

derung für ... Nordbayern erhielt die ‚Arbeitsgemeinschaft Nordbayerischer Entomologen‘ aus den 1960er Jahren (O. TIEDEMANN in litt.) von einem Steinbruch im Raum Ingolstadt.“ GARTHE wies die Art schließlich im Altmühltal (Prüm) nach (R. BOLZ, pers. Mitt.). Diese Angaben deuten darauf hin, daß *C. floccifera* möglicherweise zwischen Donau und Altmühl weiter verbreitet war. Diesen Verdacht nähren auch die – leider unsicheren – Angaben von KNÖRZER (1914, 1918). Er fand *C. floccifera* „ziemlich selten“ beziehungsweise „seltener als vorige Art“ (= *C. alceae*) in der Umgebung Eichstatts (Altmühltal). Er erwähnt ausdrücklich, daß er die Art immer nur „an recht trockenen Plätzen“ antraf, obwohl es in der Gegend auch Feuchtwiesen mit *Euphydryas aurinia*, *Maculinea nausithous* und *Coenonympha tullia* gab („Moor bei Buxheim“), die in Oberschwaben und andernorts als Begleitarten des Heilziest-Dickkopffalters auftreten. Genauer, zum Beispiel ob es irgendwo Belegexemplare gibt, ist uns in diesem Fall bedauerlicherweise nicht bekannt. Eventuell beruhen die Angaben KNÖRZERS (1914, 1918) auch auf Verwechslung mit *C. alceae*. Ein abschließendes Urteil können wir darüber nicht abgeben.

Die genauere Aufklärung der (ehemaligen) Verbreitung in Bayern wird durch die Verwechslung von *C. alceae* und *C. floccifera* durch OSTHELDER (1925) stark erschwert.¹⁹ WEIDEMANN (1995) vermutet dies zu Recht, da OSTHELDER (1925) sehr oft Feuchtgebietsfundorte (Dachauer Moos, Ismaninger Moos, Sumpfwiesen bei Ahrain in Niederbayern, Rohrseemoos) für *C. alceae* angibt und daher auch zu dem (falschen) Schluß kommt, *C. alceae* lebe „mit Vorliebe auf Moorzweiden und an trockenen, sonnigen Hängen“. In der Zoologischen Staatssammlung (München) befindet sich ein ♀ von *C. floccifera*, das von OSTHELDER laut Fundortzettel im Ismaninger Moos am 10. VII. 1912 gefangen wurde (OSTHELDER 1925 unter *C. alceae*: „im Ismaninger Moos fing ich abgeflogene Stücke M VII.“ Dies paßt phänologisch sehr gut zu *C. floccifera*). Damit ist der Irrtum OSTHELDERS beziehungsweise seiner Gewährsleute zumindest in diesem einen Fall bewiesen, weitere sind ganz wahrscheinlich. *C. alceae* ist definitiv kein Bewohner von Feuchtgebieten, alle derartigen Meldungen dürften sich auf *C. floccifera* beziehen. Daher dürfen auch das Dachauer und Ismaninger Moos als (ehemalige) Lebensräume von *C. floccifera* gelten.

Die Mooregebiete nördlich von München stellten zusammen mit einigen Stellen in Niederbayern wie Landshut, Eggenfelden (OSTHELDER 1925) und Pfarrkirchen im Rottal (WOLFSBERGER, pers. Mitteilung) den zweiten Verbreitungsschwerpunkt von *C. floccifera* in Bayern dar. Entlang der Isar bestand möglicherweise eine Verbindung zwischen den Populationen im Donaugebiet und

¹⁹ Ähnliche Verwechslungen kamen auch andernorts vor (zum Beispiel in der Steiermark, vergleiche HOFFMANN & KLOS 1914 sowie KÜHNERT 1966, 1978).

im Münchner Raum. Ein weiterer Fundort befand sich mit einiger Wahrscheinlichkeit auf „Sumpfwiesen bei Ahrein [nordöstlich von Landshut] in Niederbayern“ (OSTHELDER 1925, Gewährsleute EGGER, ERTL), der zwar unter *C. alceae* aufgeführt ist, sich aber auf Grund der Lebensraumangabe auf *C. floccifera* beziehen dürfte.

An allen bisher genannten bayerischen Fundorten ist die Art wegen der Zerstörung ihrer Lebensräume²⁰ schon lange verschwunden.²¹ Aktuelle Vorkommen finden sich erst wieder südlich der Seen im Alpenvorland. Diese Vorkommen schließen sich nahtlos an die Populationen in Oberösterreich und Salzburg an. Auch hier hat die Art allerdings Bestandseinbußen erlitten. Aus der Umgebung von Miesbach stammen die letzten Daten aus den achtziger Jahren (WOLFSBERGER 1958 und briefl.), für den von ALBERTI (1964) berichteten Fundort Oberaudorf am Inn kennen wir keine neueren Meldungen mehr.

Dagegen hat sich der Heilziest-Dickkopffalter im unmittelbaren Alpenvorland (Hauptnaturräume Voralpines Hügel- und Moorland, Schwäbisch-Oberbayerische Voralpen und Nördliche Kalkhochalpen) noch an einer ganzen Anzahl von Stellen bis heute halten können.

Die Populationen des Bodenseebeckens und des Westallgäuer Hügellandes wurden bereits besprochen. Östlich dieses heute isolierten Vorkommens liegen die nächsten uns bekannten Fundstellen im südlichen Teil des Landkreises Ostallgäu zwischen Marktoberdorf und Füssen (H. HEHL, A. NUNNER pers. Mitt.). Ob im Landkreis Oberallgäu Fundorte existieren, ist uns nicht bekannt. A. NUNNER (pers. Mitt.) führt das Fehlen im Landkreis Oberallgäu darauf zurück, daß es die „typischen wechselfeuchten Pfeifengras-Streuwiesen (Molinietum caeruleum ... mit Heilziest, Nordischem Labkraut und Färberscharte)“ hier nicht gibt.

Das schwäbisch-bayerische Alpenvorland bildet das am dichtesten vom Heilziest-Dickkopffalter besiedelte Areal in Deutschland. Zahlreiche Populationen sind noch aktuell nachgewiesen oder erst in letzter Zeit entdeckt worden. OSTHELDER (1925) konnte demgegenüber lediglich zwei Fundstellen nennen („Schlehdorf am Kochelsee auf Wiesenhängen E. VII., Moorwiesen südlich des

²⁰ Im Dachauer und Erdinger Moos blieben „von 44000 ha ... bis 1950 noch 5-10 ha Niedermoorfläche erhalten“. Auch für die meisten anderen Gebiete ergeben sich ähnlich katastrophale Verluste, auf Landkreisebene bis zu 80 Prozent in wenigen Jahren (QUINGER et al. 1995: 167 f.).

²¹ Möglicherweise kommt *C. floccifera* doch noch aktuell in der Umgebung von Passau auf der bayerischen Seite der Grenze vor. W. ZEHLIUS-ECKERT (pers. Mitt.) beobachtete am 27. VI. 1989 im Ilztal ein *Carcharodus*-Männchen auf einer extensiv genutzten Viehweide. Dort wuchs Heilziest in größeren Beständen, und es flogen *Maculinea teleius* und *M. nausithous*. Die Bestimmung ist jedoch nicht hundertprozentig sicher. Eine aufmerksame Nachsuche zur Flugzeit in der betreffenden Gegend ist jedenfalls zu empfehlen.

Staffelsees E VI.–A VII. (DINGLER)“) – ein Indiz für die damals geringe Durchforschung der entsprechenden Gebiete.

Heute kommt *C. floccifera* in Südbayern (neben den Fundorten im Bodenseebecken) noch an einer größeren Anzahl von Stellen vor. Dies geht aus den Fundmeldungen in der Datenbank des bayerischen Landesamtes für Umweltschutz und Aussagen von Entomologen (unter anderem A. & W. KRAUS, pers. Mitt., H. LIPSKY, pers. Mitt.) hervor. Schwerpunkte sind die Gegend südlich des Ammersees (Landkreise Weilheim-Schongau, Garmisch-Partenkirchen) und die Landkreise Rosenheim und Traunstein (vergleiche Abb. 36). Von einer Aufzählung der aktuellen Stellen wird hier unter anderem aus Platzgründen abgesehen.

Augsburg wird auf Grund der Beschreibung HÜBNER'S (1803) immer wieder als Fundort genannt (SPEYER & SPEYER 1858, HEPP 1921, OSTHELDER 1925: „bei Augsburg seit HÜBNER nicht mehr gef.“). Woher HÜBNER'S Belegtiere stammen, ist unklar, er selbst (HÜBNER 1803) gibt keinen genauen Fundort an. Soweit wir wissen, liegt kein Nachweis für die Umgebung von Augsburg vor.

Es wäre wichtig, die (ehemalige) Verbreitung von *C. floccifera* gerade im nördlichen Teil Südbayerns (Niederbayern, Donaauraum) genauer aufzuklären, zum Beispiel anhand von Sammlungsauswertungen.

5.3.1.3 Rheinland-Pfalz

Dieses Bundesland beherbergte zusammen mit Hessen die nördlichsten sicher nachgewiesenen und belegten Vorkommen des Heilziest-Dickkopffalters innerhalb der heutigen Grenzen Deutschlands. Sie befanden sich bei Speyer in der Pfälzer Rheinebene sowie bei Mainz.

DE LATTIN et al. (1957) nennen als Fundorte den Böhler Bruch, Hanhofen und Speyer. Diese Populationen wurden – wie die Vorkommen bei Regensburg – über einen Zeitraum von fast hundert Jahren belegt. Die erste Meldung stammt von LINZ (1847), einem in Speyer wohnhaften „Steuer-Controleur“, der in seiner reinen Namensliste der pfälzischen Schmetterlinge auch „*Hesperia altheae*“ ohne weitere Angaben aufführt. RÜHL & HEYNE (1895) erwähnen den „Rheinwald bei Speyer“ als Fundort, ebenso REUTTI (1898) nach einem Gewährsmann WEILER („DISQUÉ hat sie nicht gefunden“). Schon etwas ausführlicher sind die Angaben von GRIEBEL (1909). Er hat die Art „im Juli bei Speyer schon mehrmals gefangen und gezogen“. Daß hier zwar in manchen, sicher nicht jedoch in allen Fällen eine Verwechslung mit *C. alceae* vorlag, zeigt seine Aussage: „Die Raupe Ende Mai in einem zusammengesponnenen Blatt von *Betonica officinalis* und *Althea rosea*“ (GRIEBEL 1909). HEUSER (1942) zählt *C. floccifera* noch zu den „typischen Vertretern der Rheintal-fauna“.

DE LATTIN et al. (1957) müssen dann jedoch das wahrscheinliche Aussterben dieses isolierten Vorkommens vermelden: „Eine in unserem Gebiet höchst lokale und seltene Art, die nur an ganz wenigen Plätzen, die sämtlich in der Rheinebene in nächster Umgebung Speyers liegen, bekannt wurde. In den letzten Jahrzehnten ist sie mit Sicherheit offenbar nur noch im Böhler Bruch gefangen worden, wo sie, eng begrenzt, an einem sonnig gelegenen Waldrand nicht selten flog. Es ist jedoch zu befürchten, daß in den letzten Jahren auch diese Population erloschen ist, da seit 1943 an dieser alljährlich besammelten Stelle kein Falter mehr gefunden worden ist. Im Gegensatz zu anderen in letzter Zeit nicht mehr beobachteten Arten muß hier tatsächlich mit der Vernichtung des Falters gerechnet werden, weil der Zeitpunkt seines Verschwindens mit dem Beginn regelmäßigen Mähens der Böhler-Bruch-Wiesen zusammenfällt; dies, sowie die spätere jahrelange Beweidung mit Schafen und die ganz neuerdings erfolgte, höchst bedauerliche Kultivierung gerade des entomologisch interessantesten Teils dieses Gebiets dürften der Art wohl mit Sicherheit die Lebensbedingungen genommen haben.“

HEUSER (1958) wiederholt im Hinblick auf *C. floccifera* lediglich seine knappen Angaben von 1942. ROESLER (1980) stuft sie noch als „vom Aussterben bedroht“ ein, obwohl sie damals sicher bereits ausgestorben war. In der Roten Liste der rheinland-pfälzischen Schmetterlinge (BLÄSIUS et al. 1987) wird der Heilziest-Dickkopffalter dann endgültig als „ausgestorben, ausgerottet oder verschollen“ bezeichnet, was von ROESLER (1988) übernommen wurde. Diese Wertung und damit den definitiven Verlust der Art für die Lepidopterenfauna der Pfalz bestätigt auch KRAUS (1993): „Von einer eng begrenzten Stelle im Böhler Bruch angegeben. Trotz intensiver Suche wurde sie ... nicht mehr gefunden. Belegstücke befinden sich in den coll. JÖST und HEUSER.“

Wesentlich schlechter belegt sind die Fundorte in der Umgebung von Mainz. In der Literatur findet sich bei LEDERER & KÜNNERT (1961) der Hinweis auf den Ober-Olmer Wald (westlich von Mainz-Lerchenberg, nördlich von Ober-Olm) als zweiten Fundort des Heilziest-Dickkopffalters in Rheinland-Pfalz: „Ob ... [er] dort noch vorkommt, kann ich nicht sagen, da ich in den letzten Jahren diesen wieder heranwachsenden Wald nur dreimal besuchen konnte“. Nach LEDERER & KÜNNERT (1961) war der betreffende Wald 1945 abgeholzt worden, die Funde müssen also wohl aus der Zeit davor stammen. Allerdings dürfte *C. floccifera* kaum im Wald selbst, sondern eher auf Wiesen in Waldlichtungen geflogen sein (vergleiche die Angaben für Hessen). Leider gehen sie nicht näher auf die faunistische Bedeutung dieses Fundortes ein, uns sind auch keine Belegstücke von dort bekannt. HASSELBACH (1981) weist zwar darauf hin, daß die Art in keiner anderen faunistischen Arbeit über Rheinhessen genannt wurde, keine weiteren Funde vorliegen und auch keine Exemplare in der Sammlung des Naturhistorischen Museums in Mainz vorhanden sind.

Dennoch zieht er die Zuverlässigkeit der Fundortangabe von LEDERER & KÜNNERT (1961) nicht in Zweifel und bewertet *C. floccifera* in Rheinhessen als ausgestorben.

Daß der Heilziest-Dickkopffalter mit hoher Wahrscheinlichkeit tatsächlich im Ober-Olmer Wald vorkam, wird durch ein im Senckenberg-Museum (Frankfurt am Main) befindliches Männchen aus der Sammlung A. SEITZ deutlich, das mit „Mombach 4. vi. [19]03“ bezettelt ist. An der von uns überprüften Bestimmung (Haarbusch auf der Vorderflügelunterseite!) und wohl auch an der Authentizität der Fundortangabe sind keine Zweifel möglich. Mombach liegt nur wenige Kilometer nördlich des Ober-Olmer Waldes. Vermutlich kam *C. floccifera* bei Mombach in den Auwiesen entlang des Rheins vor, welche damals noch existierten. Auch auf der gegenüberliegende Flußseite wurde ein Tier gefangen (siehe unter Hessen). Der Fundort Mombach war bisher nicht publiziert. Er zeigt, daß *C. floccifera* früher im Rhein-Main-Gebiet weiter verbreitet gewesen sein dürfte. Das genaue Ausmaß des Vorkommens wird sich jedoch nie mehr feststellen lassen, da die meisten Vorkommen unentdeckt geblieben und mit der rasch fortschreitenden Lebensraumzerstörung einen „stillen Tod“ gestorben sein dürften.

Ein interessantes Detail am Rande: Auch von *Carcharodus lavatherae* befinden sich von Mombach Belegexemplare aus der coll. A. SEITZ in der Sammlung des Senckenberg-Museums (24. vi. [18]96 ♂, 16. vi. [18]95 ♀; vergleiche auch KOCH 1856). Der Lebensraum dieser Art (KOCH 1856: „auf der Mombacher Haide (Wald)“) war der ebenfalls nahe Mombach gelegene Mainzer Sand, der damals viel ausgedehnter war als heute und zahlreichen xerothermophilen Arten Lebensraum bot.

Der Vollständigkeit halber sei noch der Hinweis auf den Fundort Bad Kreuznach, wo ein Gewährsmann Prof. W. REIFF *C. floccifera* von 1894 bis 1899 gefangen haben will (HEPP 1922) genannt. Dieser konnte aber offenbar nicht bestätigt werden und fehlt in der späteren Literatur (FÖHST & BROSKUS 1992, KRAUS 1993). Im Licht der nunmehr nachgewiesenen alten Funde am Rhein bei Mainz erscheint ein Vorkommen bei Bad Kreuznach, das immerhin von seiner naturräumlichen Zuordnung her noch zum Einzugsgebiet der Rheinebene gehört, nicht mehr ganz ausgeschlossen. Beweise dafür dürften jedoch nicht mehr zu erbringen sein.

Möglicherweise gab es sogar ein zusammenhängendes Verbreitungsgebiet von *C. floccifera* entlang des Rheins mit den (belegten) Populationen des Elsaß und bei Speyer beziehungsweise dem Vorkommen bei Frankfurt am Main. Durch sorgfältige Überprüfung alter Sammlungen (Verwechslung mit *C. alceae*!) ließen sich eventuell noch entsprechende Belegstücke auffinden.

5.3.1.4 Hessen

Die Bodenständigkeit der Art ist in diesem Bundesland war lange umstritten, ist aber nach Analyse der Literatur sowie nach der Einsichtnahme in die Sammlung des Senckenberg-Museums zu bejahen. Die Situation in bezug auf Belegstücke ist kritisch (vergleiche OERTER 1988, BROCKMANN 1989), obwohl es sie ehemals (nach HEPP 1921) in mehreren Sammlungen gab. Aufgrund der Vielzahl von Literaturangaben sowie von uns in der Sammlung des Senckenberg-Museums aufgefundener Exemplare kann nunmehr als gesichert gelten, daß *C. floccifera* einst Bestandteil der Fauna Hessens war, allerdings ist er schon seit etwa 70 Jahren ausgestorben.

Dabei stammt aus Hessen möglicherweise die erste Erwähnung dieser Art überhaupt. Bei BERGSTRÄSSER (1780) findet sich auf Tafel 91 als Abb. 1 (Oberseite) und 2 (Unterseite) ein *Carcharodus*-♀ (dem ja der charakteristische Haarbusch des *floccifera*-♂ fehlt!), allerdings relativ grob gezeichnet und koloriert. Das Tier weist einen zentralen weißen Fleck auf der Hinterflügeloberseite auf. Aufgrund der wenig exakten Darstellung ist eine eindeutige Zuordnung zu *C. floccifera* unseres Erachtens problematisch. Im BERGSTRÄSSER-Exemplar der Senckenbergischen Bibliothek/Frankfurter Universitätsbibliothek ist die Kolorierung (bei schwarzgrauer Grundfarbe) bläulich geraten, beim Exemplar der Bibliothek der Münchner Zoologischen Staatssammlung fällt sie grau aus. Der dazugehörige Text auf Seite 39 hilft wenig weiter: „1. 2. Malvenfalter. – eine nirgends abgebildete Verschiedenheit. Vergl. Nomencl. Tab. 40. Fig. 5. 6.“ Die dortige Abbildung von *C. alceae* allerdings ist deutlich anders gezeichnet. Die Grundfarbe dieses Tieres ist braun; vor allem aber weist die Oberseite der Hinterflügel eine kleingemusterte Struktur auf und besitzt keinen weißen Zentralfleck. Zwar erwähnt BERGSTRÄSSER (1780) die Unterschiede zwischen *alceae* und der potentiellen „*floccifera*“ nicht explizit, so daß wir nicht wissen können, ob er die beiden Arten wirklich auseinanderhalten konnte. Ein direkter Vergleich der Falterabbildungen auf den Tafeln 40 und 91 legt allerdings doch den Schluß nahe, daß hier zwei verschiedene Arten vorlagen. Dieser Meinung ist auch HEMMING (1936): „BERGSTRASSER's figures cited by HÜBNER [1790-1793] represent clearly the upper and under side of a female of the species until recently known as *Carcharodus altheae* (HÜBN.) [= *C. floccifera*]. ... There is no text of BERGSTRASSER's Nomenclator relating to the insects figured on plate 91 of that work²², but we may conclude that the insect figured on figures 1 and 2 of that work were taken in the Grafenschaft Hanau-Münzenberg, since the whole of BERGSTRASSER's work was devoted to the description and illustration of the insects of that principality. Ha-

²² Offenbar ist der Text zur Tafel 91 in manchen Exemplaren von BERGSTRÄSSER (1780) nicht enthalten. In der Bibliothek der Zoologischen Staatssammlung (München) war er hingegen vorhanden.

nau-Münzenberg should therefore be taken as the type locality of *Carcharodus alchymillae* ([HÜBNER]).“ Hanau-Münzenberg findet sich in der Literatur verschiedentlich als Typenlokalität von *C. floccifera* (als *altheae* oder *alchymillae*).

Der von BORKHAUSEN (1788) erwähnte „*Papilio altheae*“ ist deutlich als *C. alceae* erkennbar. DIEHL (1793) beschreibt in seiner „Oberhessischen Lepidopterologie“ einen „*Papilio altheae*“ folgendermaßen: „*Alis integris divaricatis fuscis, anticis albo maculatis, posticis punctatis, omnibus lunula media nivea. ... Seltener als die vorhergehenden beyden [„fritillum“, „sao“]. Ich fieng ihn im May“* – was ebenfalls für *C. alceae* spricht.

Aus dem 19. Jahrhundert fehlen Angaben zu hessischen Vorkommen von *C. floccifera*. GLASER (1863) hält „*altheae* GOD.“ für eine „Abänderung“ von *C. alceae* und geht nicht näher auf ihn ein. Die ersten einigermaßen zuverlässigen Beobachtungen aus Hessen stammen von HEPP (1921, 1922, 1926, 1936), der die Art im „Frankfurter Faunengebiet“ gefunden haben will. Er erwähnt insgesamt 9 Falter, die von ihm und zwei anderen Sammlern gefangen wurden. HEPP erkannte die faunistische Sonderstellung der hessischen Funde von *C. floccifera* und bemühte sich darum, die Verbreitung der Art in Deutschland aufzuklären (HEPP 1921, 1922). Er nennt (HEPP 1921) neben seinen eigenen Funden („am 27. Juni [1921] zwei Männer und am 4. Juli ein Weib“) auch je ein Exemplar in den Sammlungen L. PFEIFFER (VI. 1917), H. BEHLING (VI. 1920) und ESSINGER (VI. 1920). HEPP (1922) teilt schließlich noch mit: „Im Frankfurter Faunengebiet wurden auch dieses Jahr von Herrn ESSINGER wieder 3 Exemplare gefangen. *E. altheae* Hb. darf demnach als fester Bestandteil der Frankfurter Fauna angesehen werden.“ Die gefangenen Tiere stammten von mindestens zwei Fundorten (HEPP 1921: „Raupe habe ich noch nicht gefunden. Ihre Futterpflanze (*Stachys germanica*) wächst aber an den Stellen, an denen ich die Falter fing, sehr zahlreich“). Dabei handelte es sich aus heutiger Sicht um bis dahin übersehene Restvorkommen des Heilziest-Dickkopffalters und nicht um neu – durch Einwanderung – entstandene Kolonien, wie HEPP (1921) annahm (vergleiche auch BROCKMANN 1989, siehe aber die Bemerkungen zum Wanderverhalten in Abschnitt 7.5). Das Vorkommen von *S. germanica* an den Fundstellen von *C. floccifera* wäre allerdings ausgesprochen untypisch.²³ Vermutlich verwechselte ihn HEPP aufgrund von „Futterpflanzenangaben“ in den Standardbestimmungsbüchern mit dem tatsächlich an den Fundstellen wachsenden Heilziest (*Betonica officinalis*), der Raupennahrung

²³ Die ökologischen Ansprüche des Deutschen Ziests sprechen sehr dagegen; vergleiche OBERDORFER (1994): „st. u. unbstgd. in krautreich. Rasen-Ges. an Weg- u. Waldrändern, auch im Steinschutt od. an Schuttplätzen ..., Zierpf. (meist nur verwildt.)“ oder KLEINSTEUBER (1996): „In Wärme- und Kalkgebieten meist nur unbeständig verwilderte Zierpflanze“, die eher trockene Lebensräume besiedelt.

von *C. floccifera*. Dies ist um so wahrscheinlicher als *S. germanica* ebenso wie *B. officinalis* rosafarbene Blüten hat.

Nach einer späteren Arbeit (HEPP 1936) fand er die Art im Juni und Juli „selten und lokal“ in den fürstlich-isenburgischen Wäldern: „im Gebück, Seiberts-wiesen“. Es handelt sich dabei um langgestreckte Lichtungen mit Bächen, die den Wald zwischen Neu-Isenburg/Sprendlingen und Dietzenbach durchziehen. Zum Verbleib der Sammlung HEPP gibt es nach BROCKMANN (1990; dort die Belegstellen) zwei Versionen; vermutlich gelangte sie Ende der zwanziger Jahre in das Hamburger Naturhistorische Museum (heute Zoologisches Museum der Universität Hamburg), es kann jedoch nicht ganz ausgeschlossen werden daß sie nach dem Tode HEPPS (1941) das Senckenberg-Museum in Frankfurt erhielt. Bei einer – allerdings nicht sehr gründlichen – Durchsicht von dessen Beständen im Februar 1996 fanden wir dort keine von HEPP gesammelten Falter. Wie Prof. R. ABRAHAM vom Zoologischen Museum Hamburg auf Anfrage mitteilte, befindet sich die Sammlung HEPP nicht in den Beständen des Museums, lediglich einzelne Exemplare, die über die coll. WARNECKE dorthin kamen. *C. floccifera* befindet sich jedoch nicht darunter. Ferner schrieb er: „Wenn die Sammlung HEPP vor 1943 in unser Museum gelangt sein sollte [wovon auszugehen ist], so wäre sie mit großer Wahrscheinlichkeit bei einem Bombenangriff 1943 mit verbrannt.“ Über den Verbleib von Belegstücken aus den coll. PFEIFFER, BEHLING und ESSINGER ist uns nichts bekannt.

STEEG (1961), der betont, er habe nur „tatsächlich einwandfrei bestimmte Funde“ registriert, erwähnt unter *C. floccifera* lediglich die – von der Jahreszahl her mit HEPPS (1921) Angabe übereinstimmenden – Funde BEHLINGS von 1920 („Neuhof²⁴ 20. VI. 1920, Gebückwiese 4. VII. 1920“), was die Angaben von HEPP (1936) bestätigt. Angemerkt sei noch, daß die phänologischen Daten der Frankfurter Funde sehr gut mit unseren eigenen Beobachtungen im Bodenseegebiet übereinstimmen.

Wie W. DE MOLIÈRE freundlicherweise mitteilte, gab es an den Fundorten bei Frankfurt noch in den fünfziger und sechziger Jahren feuchte Wiesen, unter anderem mit *M. nausithous*, was ebenfalls für ein eventuelles ehemaliges Vorkommen von *C. floccifera* dort sprechen würde. Eigene Funde des Heilziest-Dickkopffalters hat W. DE MOLIÈRE beim Gut Neuhof nicht gemacht. Inzwischen ist der Lebensraum durch Überbauung zerstört.

Der Fundort bei Neu-Isenburg ist zwar bis zum noch möglichen Auffinden von Belegexemplaren aus den Sammlungen HEPP oder BEHLING mit einer kleinen Unsicherheit behaftet, allerdings spricht alles für ein ehemaliges Vorkommen des Heilziest-Dickkopffalters auf den von HEPP (1936) genannten

²⁴ Das Gut Neuhof liegt südwestlich der Gebück- und Seiberts-wiesen an einem Waldrand.

Flächen. „Waldwiesen“ werden immer wieder in der Literatur als Lebensräume von *C. floccifera* genannt. Auch einige seiner Habitate in Oberschwaben könnte man so bezeichnen.

Abgesehen von diesen durch die obengenannten Literaturstellen lange bekannten Fundorten lagen – sieht man von den unsicheren Angaben des 18. Jahrhunderts ab – bisher keine weitere Meldungen aus Hessen vor. Um so überraschter waren wir daher, als sich bei der Durchsicht der Sammlung des Senckenberg-Museums (Frankfurt am Main) ein habituell *C. floccifera* zugehöriges Weibchen aus der coll. A. SERTZ fand, dessen Fundortzettel mit „Rheingau 15. VI. [18]96“ beschriftet ist. Als Rheingau wird das rechtsrheinische Gebiet von Wiesbaden bis Rüdesheim bezeichnet. Ebenso wie das Belegtier von Mainz-Mombach (siehe oben) dürfte es in den Feuchtwiesen, die damals noch den Fluß begleiteten, gesammelt worden sein. Auch wenn die Fundortangabe reichlich ungenau ist, so handelt es sich doch unbestreitbar um ein hessisches Tier.

Zudem fanden sich in derselben Sammlung fünf weitere *floccifera*-Falter, deren Nadel lediglich Zettelchen mit den Nummern 6255 bis 6259 trägt. In der Handbibliothek der Sektion Entomologie II des Senckenberg-Museums befinden sich einige Notizbücher (Fundortkladden), in denen handschriftlich neben fortlaufenden Nummern Artnamen, Fundorte und Datumsangaben stehen. Ausweislich des Titels in „Heft 2 – No. 3001-6500“ handelt es sich dabei um das „Verzeichniss der Complettierten Koch'schen Schmetterlings-Sammlung für die Ausstellung /89“(?)²⁵, das möglicherweise von Adalbert SERTZ angelegt wurde. Die Einträge dort unter den einzelnen Nummern lauten:

6255	<i>Carcharodes</i>	<i>althaeae</i>	bei KOCH ²⁵ als „289. <i>Malvae</i> FBR., Frankfurt“ bezeichnet
6256	"	"	steckte unter 6255
6257	"	"	" " "
6258	"	"	" " "
6259	"	"	1878 in Darmstadt ²⁶ gefangen

Trotz der etwas eigenwilligen Bezettelung ist davon auszugehen, daß damit zumindest ein weiterer Fundort, nämlich Darmstadt, für Hessen belegt ist.

²⁵ Damit ist offenbar die ursprüngliche Sammlung von KOCH gemeint. – Im 19. und frühen 20. Jahrhundert wurden in vielen Museen die gesamten Sammlungsbestände öffentlich ausgestellt – eine heute unvorstellbare Tatsache, die durch Ausbleichen und mechanische Zerstörung zum Verlust vieler Originalfalter und Typen geführt hat. Bei solchen Ausstellungen wurden meist die Etiketten abgenommen, gegen einheitliche Nummernetiketten ausgetauscht und die Daten in ein Buch (eben diese erwähnten Kladden, die auch für andere Sammlungsbestände jener Zeit, etwa Teile der alten SERTZschen Sammlung, in der Sektionsbibliothek Entomologie II in Senckenberg noch existieren) übertragen.

²⁶ Darunter steht durchgestrichen „Juni 1896 in Genua gefangen“, dabei dürfte es sich aber lediglich um einen Schreib-/Übertragungsfehler handeln, da dann die beiden folgenden Tiere mit den Nummern 6260 und 6261 die Bezeichnung „Genua“ tragen.

Die Tiere 6256 und 6259 sind ♂♂ und somit eindeutig habituell bestimmbar. Genauere Angaben sind leider nicht verfügbar. Immerhin war früher zum Beispiel *Coenonympha tullia* „um Darmstadt nicht selten“ (GLASER 1863).

Fazit nach der Sichtung aller Angaben und sorgfältiger Abwägung: *C. floccifera* kam noch bis zum Beginn dieses Jahrhunderts sehr lokal in Hessen, und zwar mindestens zwischen Darmstadt und Frankfurt sowie im Rheingau, vor. Auch die zeitliche und örtliche Häufung der Fundmeldungen durch mehrere Entomologen und die Sammlungsexemplare belegen dies hinreichend. Er ist dann aber, wahrscheinlich als Folge von Veränderungen in der landwirtschaftlichen Bewirtschaftungsweise, Bebauung und Industrialisierung und anderer Landschaftsveränderungen, die gerade den Rhein-Main-Raum besonders stark umgestalteten²⁷, wohl noch in den 20er Jahren ausgestorben.

5.3.1.5 Thüringen

Sämtliche Angaben von *C. floccifera* aus diesem Bundesland beruhen mit Sicherheit auf Fehlbestimmungen und sind bereits in früherer Literatur korrigiert worden, was aber nicht verhindern konnte, daß sie gelegentlich in neueren Arbeiten wieder auftauchten.

Zum ersten Male von hier erwähnt wurde *C. floccifera* von BANDERMANN (1921) in einer Erwiderung auf die Arbeit von HEPP (1921). In einer kurzen Notiz teilt er mit, daß er am 5. Juni 1918 ein Weibchen in der Dölauer Heide (bei Halle an der Saale) gefangen habe. Fundstelle war „ein breiter Graben, der mit allerlei bunten Blumen bewachsen“ war, nahe bei einer Eisenbahnlinie. Er bemerkt noch, daß er die Art in den folgenden Tagen und Jahren nie wieder aufgefunden hat. In einer weiteren Arbeit von BANDERMANN (1928) über die Dölauer Heide und die Umgebung von Halle heißt es dann: „*Carcharodus althaeae* HBN. wurde am Bahndamm nach Nietleben im Juni einigemal angetroffen.“ Beide Angaben beruhen auf Fehlbestimmungen.

Etwas widersprüchlich ist die Darstellung des Heilziest-Dickkopffalters in BERGMANN'S Mitteldeutschland-Fauna. Im Rahmen der kritischen Zusammenstellung der faunistischen Literatur Thüringens (BERGMANN 1951) erwähnt er zunächst die Arbeit von BANDERMANN (1928) (BANDERMANN 1921 fehlt hingegen in seinem Verzeichnis) und führt weiterhin aus: „Ein Sonderdruck wurde mir vom Verfasser freundlichst zur Verfügung gestellt. Zweifelhafte Arten haben mir zur Prüfung vorgelegen. Auf Grund derselben sind zu streichen: ..., *Carch. althaeae* HB., ...“ BERGMANN stand also zunächst den Meldungen BANDERMANN'S zu Recht sehr skeptisch gegenüber. Im folgenden Band 2 zählt

²⁷ STEEG (1961) spricht von Veränderungen „während der letzten vierzig Jahre“, die teilweise zum völligen Verschwinden einst ergiebiger Fundorte führten.

BERGMANN (1952) die Art dagegen aufgrund „neuer Funde“ nunmehr doch zum Arteninventar des Landes: „In Mitteldeutschland wurde am 19. August 1951 das erste sichere Stück, ein Weibchen, von Josef MICHEL bei Eisleben ... gefunden“. Er bildet auch den betreffenden Falter neben einem Exemplar von *C. alceae* ab. Sogar ein von BANDERMANN als *C. floccifera* eingereichtes und als *C. alceae* erkanntes Belegtier erscheint ihm im Licht des neuen „Belegtiers“ nunmehr als Verwechslung. BERGMANN (1952): „Die Art war bereits von BANDERMANN [1928] ... gemeldet. Das mir gesandte Belegstück war aber *C. alceae* Esp., eine sehr ähnliche Art, die wohl versehentlich an Stelle der tatsächlich gefundenen *C. altheae* Hb. mir vorgelegt wurde.“

Bald jedoch stellte ALBERTI (1955) klar, daß es sich auch bei MICHEL'S Fund um einen Bestimmungsfehler handelte. BERGMANN (1955) erkannte dies umgehend an: „*C. altheae* ist aus der Liste der mitteldeutschen Tagfalter zu streichen. Die in Abb. 401a dargestellten Falter sind beide *C. alceae*, wie eine nachträgliche Genitaluntersuchung durch Dr. ALBERTI bei dem einer *C. altheae* sehr ähnlichen größeren Falter ergab.“ Die von BANDERMANN gefundenen Tiere gehörten sicherlich ebenso zu *C. alceae*.

In der DDR-Fauna (REINHARDT 1983) und von REINHARDT & THUST (1993) wird *C. floccifera* nicht mehr erwähnt. Die Korrekturen der Fundmeldungen von BANDERMANN (1921) sind EBERT & RENNWALD (1991) offenbar entgangen, was dort zu Vermutungen bezüglich eines potentiellen Wanderverhaltens führte (vergleiche den folgenden Abschnitt und die Anmerkungen zum Wanderverhalten).

5.3.1.6 Mecklenburg-Vorpommern

Auch die Angaben für dieses Bundesland beruhen eindeutig auf einem Irrtum. Für Mecklenburg-Vorpommern gibt es strenggenommen gar keine Meldung von *C. floccifera*. Es existierte ursprünglich nur eine fehlerhafte Synonymangabe für die tatsächlich dort gefundene *C. alceae*: „*Malvarum* ILL. = *Altheae* H. V. VI. n. s bei Greifsw.[ald] auf dem Friedhofe²⁸. Rp. an *Malva silv.[estris]* Pp. 14 Tg.“ (PAUL & PLÖTZ 1872). Aus unerfindlichen Gründen interpretierte jedoch SPORMANN (1909) diese Angabe als Nachweis von *C. floccifera*, und KNÖRZER (1914) schrieb sie daraus einfach ab. Auf dieses Werk berief sich schließlich wiederum HEPP (1921), und aus dieser Quelle gelangte sie zum vorläufigen Ende ihrer Odyssee auch noch in EBERT & RENNWALD (1991) – was ihr vielleicht „ewiges Leben“ verleihen wird. Tatsächlich aber korrigier-

²⁸ *C. alceae* wurde als Raupe früher anscheinend häufiger auf Friedhöfen gefunden, wie eine Mitteilung ähnlichen Inhalts für Brünn beweist (DOLESCHALL 1909). Auch in (Bauern-)Gärten kam sie vor (und wurde immer wieder für *C. floccifera* gehalten, vergleiche zum Beispiel OBERTHÜR 1910 oder HOFFMANN & KLOS 1914).

te bereits HEPP (1922) die Meldung als Irrtum, auf den er durch einen Brief WARNECKES hingewiesen worden war. Allerdings fand diese zweite Arbeit von HEPP in der Folgezeit wesentlich weniger Beachtung. Auch MEYER & URBAHN (1933: 156) sowie URBAHN & URBAHN (1939) stellten den Irrtum von PAUL & PLÖTZ (1872) noch einmal klar (vergleiche auch LOMMATZSCH 1928–1930 und 1930/31).

An diesem Beispiel sieht man, wie schnell sich selbst eine absolut substanzlose Falschmeldung in der Literatur ausbreitet und wie zäh sie sich über lange Zeit darin zu halten vermag. Entsprechende Korrekturen haben es in dieser Hinsicht offenbar deutlich schwerer! Man darf hoffen, daß dieser Irrtum nunmehr endgültig ausgerottet ist. Fazit: *C. floccifera* kam niemals in Mecklenburg-Vorpommern vor. Die nächstgelegenen Vorkommen liegen beziehungsweise lagen in Schlesien.

5.3.2 Frankreich: Vogesen und Elsaß

Der Heilziest-Dickkopffalter wurde hier verschiedentlich lokal nachgewiesen, wobei die meisten Funde aus den Vogesen beziehungsweise ihrem zur Rheinebene hin abfallenden Osthang stammen. In der Ebene selbst wurde *C. floccifera* nur selten gefunden, er ist hier, soweit bekannt, seit 1984 ausgestorben (J.-J. FELDTRAUER, pers. Mitt.). Einige Fundorte wurden erst in den 80er Jahren entdeckt. Aktuell sind in den Vogesen drei bekannt, je einer in den Départements Haut-Rhin und Bas-Rhin sowie eine im Département des Vosges, also schon auf lothringischem Gebiet (J.-J. FELDTRAUER, pers. Mitt.).

Bei DE PEYERIMHOFF (1880) fehlt die Art noch. MACKER & FETTIG (1894) dagegen erwähnen ein Weibchen aus dem Kastenwald (Rheinebene). BROMBACHER (1920–1923) nennt einen aus phänologischen Gründen unwahrscheinlichen Fund vom 6. August 1911 auf dem Bollenberg (er gibt auch *C. alceae* von dort als zahlreich an). BOEHM (1990) erwähnt ohne genaue Angabe einen inzwischen zerstörten Fundort sowie einen weiteren in den Vogesen. Nach LE MARCHAND (1926) dort bei Saint-Etienne, PICARD (1948 b) berichtet als weiteren Fundort Fort de Parmont westlich von Remiremont (Sammler LE MARCHAND). PICARD (1948 b) erwähnt ferner Belegexemplare aus der coll. SCHLUMBERGER von Guebwiller und vom Nonnenbruch.

SCHUEBEL (1985) gibt die Mittleren Vogesen als Fundort an, in kleinen, extrem lokalen Kolonien (insgesamt weniger als fünf); in der Ebene ausgestorben oder kurz davor. Weitere Literaturstellen: FELDTRAUER (1989), SCHUEBEL (1985), WEISS (1979: Kastenwald, Nonnenbruck [recte: Nonnenbruch], ALBERTI (1955, 1964).

5.3.3 Schweiz

Carcharodus floccifera war hier früher die am weitesten verbreitete Art der Gattung (VORBRODT 1911) und kam im ganzen Land vor (KAUFFMANN 1951). Die (ehemaligen) Populationen im Bodenseegebiet wurden bereits erwähnt. In den letzten Jahren konnte sie – ebenso wie in Deutschland und Österreich – an einigen Stellen in der Nordschweiz erstmals nachgewiesen werden, so in den Kantonen Glarus, St. Gallen und Schwyz (JUTZELER 1990, 1992). Im Kanton Zürich gibt es noch ca. 10 Fundstellen (C. & H. SCHIESS-BÜHLER, pers. Mitt.). Sie konzentrieren sich heute allerdings auf den südlichen Teil des Kantons. Zahlreiche alte Vorkommen, die im Gebiet zwischen Zürich, Winterthur und Schaffhausen noch in der ersten Hälfte dieses Jahrhunderts, an einer Stelle mindestens bis 1968 bestanden, sind erloschen (D. JUTZELER, pers. Mitt., Verbreitungskarte). Parallel dazu ist *C. floccifera* in weiten Teilen der Schweiz stark zurückgegangen. GONSETH (1987) kann in seiner Verbreitungskarte nur noch einen geringen Anteil neuerer Meldungen aufführen.

Aus der Region um Biel (Westschweiz) verschwand die Art schon zwischen 1900 und 1925 (BRYNER 1987). Auch für den Kanton Genf existieren nur alte Meldungen von randlichen Bereichen (BOILLAT 1994). Für den Kanton Schaffhausen wird sie in frühen Werken noch angegeben, wenn auch als „selten“ (PFAEHLER 1922, der sich auf ältere, wohl zuverlässige Angaben von WANNER-SCHACHENMANN beruft), später gab es dann keine Nachweise mehr – bereits um 1920 wurde sie vergeblich gesucht (SCHIESS-BÜHLER 1993). Dasselbe Schicksal widerfuhr *C. floccifera* im Schweizer Jura, wo sie ebenfalls ausgestorben ist (PN-SBN 1997).

Im Wallis sowohl in der trockenwarmen Talzone (Inden, Martigny; FAVRE 1899, dort heute verschwunden; PN-SBN 1997) als auch bis in subalpine Stufe (Lötschental 2000 m, SCHMIDLIN 1948). Weitere faunistische Angaben für die Schweiz siehe SPEYER & SPEYER (1858), DE ROUGEMONT (1901), WHEELER (1903), WEGELIN (1908), WEHRLI (1913), VORBRODT (1911, 1927, 1928, 1929, 1930), VORBRODT & MÜLLER-RUTZ (1914), VERITY (1934), SCHMIDLIN (1948), RAPPAZ (1979), REZBANYAI-RESER (1993), SCHIESS-BÜHLER (1993).

Die größte Fundortdichte ist heute im Kanton Tessin vorzufinden, während sonst nur zerstreute Vorkommen festzustellen sind. Die aktuellsten Angaben zur Verbreitung mit einer Karte enthält PN-SBN (1997).

5.3.4 Liechtenstein

C. floccifera kommt in dem kleinen Alpenstaat nicht vor (AISTLEITNER & AISTLEITNER 1996), obwohl es im Rheintal noch Feuchtwiesen mit interessanten Falterarten (zum Beispiel *Coenonympha oedippus*) gibt. Nahegelegene Vor-

kommen befinden sich jedoch in Vorarlberg und eventuell auch im Schweizer Rheintal.

5.3.5 Österreich

C. floccifera kommt (kam?) in allen Bundesländern vor (vielleicht mit Ausnahme Osttirols, HUEMER & TARMANN 1993), dürfte heute aber wohl nur noch in Oberösterreich und vielleicht in der Südsteiermark einigermaßen gut vertreten sein. In anderen Landesteilen (Kärnten, Steiermark) ist sie stark zurückgegangen (REICHL 1992). Im Gegensatz zu Teilen der Westalpen ist *C. floccifera* in den österreichischen Alpen anscheinend kaum verbreitet oder kommt nur ganz lokal vor. Die Funde konzentrieren sich auf tiefergelegene Gebiete wie Flußtäler.

Noch bis Anfang der sechziger Jahre war *C. floccifera* in Vorarlberg weit verbreitet, die dortigen Vorkommen wurden bereits besprochen (vergleiche Abschnitt 5.2.3). Im Bundesland Salzburg (EMBACHER 1990, 1993) gibt es die Art nur noch an wenigen Stellen, doch gelangen unlängst Neunachweise. Aus Tirol werden bereits von OCHSENHEIMER (1807) Sammlungsexemplare erwähnt. Nach 1960 liegt nur noch ein einziger Fund aus diesem Bundesland vor (REICHL 1992).

In Oberösterreich hat die Art offensichtlich einen Verbreitungsschwerpunkt (KUSDAS & REICHL 1973, MACK 1985 – dort zahlreiche Fundortangaben –, vergleiche ferner GROSS 1894, 1901, LÖBERBAUER 1958–1959, REICHL 1992, FOLTIN 1953, GROSS 1901, HAUDER 1901, SKALA 1946). Sie ist, wie der Verbreitungskarte von KUSDAS & REICHL (1973) zu entnehmen ist, vor allem entlang der Donau sowie im Alpenvorland und stellenweise in den Alpen verbreitet. In der Sammlung des Senckenberg-Museums (Frankfurt am Main) befinden sich mindestens zwei Falter von Steyr (Sammler: GROSS) vom Ende des letzten Jahrhunderts.

Steiermark: Für die Umgebung von Graz wird *C. floccifera* zu den seltensten Tagfalterarten gezählt (HABELER 1965), vergleiche auch HOFFMANN & KLOS (1914), KIEFER (1938), MEIER (1963), SCHIEFERER & MEIXNER (1912–1913). KÜHNERT (1966, 1978) wies sie an verschiedenen Stellen nach. Im Burgenland „nur wenige Funddaten“ (ISSEKUTZ 1971, 1972); FISCHER (1929–1932) gibt sie von vier Stellen an. In Niederösterreich lediglich ganz im Westen und Osten vorkommend (REICHL 1992).

5.4 Verbreitung in Osteuropa

Es konnten nur einzelne Literaturangaben ausgewertet werden, die eine ungefähre Übersicht geben. Ein generelles Problem bei faunistischen Meldun-

gen ist die Gefahr von Verwechslungen mit *C. orientalis*, gerade in älteren Arbeiten.

5.4.1 Polen²⁹

Auch wenn sein Vorkommen gelegentlich bezweifelt wurde (vergleiche STEPHAN 1923), so fällt die südliche Hälfte Polens eindeutig in das Verbreitungsgebiet des Heilziest-Dickkopffalters. NEUTSTÄDT & VON KORNAZKI (1842), die deutliche habituelle Unterschiede gegenüber *alceae* erkennen, stellen fest: „Der Falter fliegt in den nächsten Umgebungen Breslau's ziemlich häufig, und ist fast allenthalben in Schlesien anzutreffen.“ Eine Angabe für Schlesien („WOCKE“; Quelle ist uns unbekannt) wird von STANDFUSS (1857) angezweifelt, spätere Autoren bestätigen aber das Vorkommen von *C. floccifera* (vergleiche WOCKE 1872-1874). RÜHL & HEYNE (1895) erwähnen Krakau und Lemberg als Fundorte. SCHUMANN (1903) nennt die Art für die Umgebung Posens „sehr selten. Bei Hohensee auf den Warthewiesen“. Daß hier sicher keine Verwechslung mit *C. alceae* vorlag, ergibt sich aus den Begleitarten *Euphydryas aurinia* und *Coenonympha hero*, was auf einen Feuchtlebensraum hindeutet (vergleiche auch SPEISER 1903).

WOLF (1927) erwähnt als Fundorte: „Im Walde von Clarencranst, Leubuscher Wald Kr. Brieg, früher auch im Oswitzer Walde bei Breslau (Dr. WOCKE [1872-1874])“, er gibt auch Informationen zur Lebensweise („Ende Juni und Juli wenig verbreitet und selten, in lichten Laubwäldern der Ebene. Die Raupe von Herbst bis Mai, Juni auf *Betonica officinalis* u. *Stachys*-Arten im Blatt eingesponnen; Verpuppung in einem zusammengesponnenen Blatte“). Das Vorkommen in „lichten Laubwäldern“ hatte bereits WOCKE (1872-1874) festgestellt.

MEYER et al. (1924-1925) meldeten die Art als „nicht mehr aufgefunden“, diese Einschätzung beruhte aber auf der fehlerhaften Angabe von PAUL & PLÖTZ (1872) für Greifswald, was MEYER & URBAHN (1933) klarstellten. Daher ist abschließend festzuhalten, daß *C. floccifera* sowohl in Vorpommern als auch im heute polnischen Teil Pommerns sei jeher fehlte (vergleiche URBAHN & URBAHN 1939). SPEISER (1903) gibt Posen als Fundort an.

Der Heilziest-Dickkopffalter scheint auch aktuell noch in Polen vorzukommen. Laut KRZYWICKI (1970, 1982) „sehr lokal und selten auf Waldwiesen in Zentral- und Südpolen“. Die Verbreitungskarte von KRZYWICKI (in DABROWSKI & KRZYWICKI 1982) zeigt eine Reihe historischer Fundorte an Oder und Warthe in Westpolen sowie im östlichen Landesteil um den Mittellauf der Weich-

²⁹ Nicht ausgewertet werden konnte ROMANISZYN & SCHILLE (1930-1931), nur unzureichend KRZYWICKI (1967).

sel. Jedoch sind nur zwei Vorkommen bis 1978 belegt, wovon das eine westlich von Krakau als im raschen Verschwinden begriffen bezeichnet wird.

Im Urwald von Białowieża an der Grenze zu Weißrußland existiert ein Vorkommen, das von KRZYWICKI (1967) als Reliktbestand aus wärmeren Zeiten angesehen wird und an der Nordgrenze der Verbreitung in Polen liegt. Es ist bis 1978 belegt (KRZYWICKI in DABROWSKI & KRZYWICKI 1982). Die neueste verfügbare Literatur (BUSZKO 1997) und Auskünfte polnischer Entomologen belegen das aktuelle Vorkommen von *C. floccifera* an zwei Fundorten (Białowieża und bei Kattowitz) (E. BROCKMANN, pers. Mitteilung; Gewährsmänner: Bogdan JOROSZWICZ, Natural History Museum, Białowieża National Park und Edward PALIK, Krakau). „Die Art ... ist und war in den letzten Jahrzehnten nicht häufig (einzelne Stücke werden jedes Jahr gesehen).“

Auch in den angrenzenden baltischen Staaten Lettland und Litauen kommt *C. floccifera* noch vor (vergleiche Abschnitt 5.6.2).

5.4.2 Tschechien (Böhmen und Mähren)

C. floccifera ist anscheinend in diesem Land seit jeher sehr lokal und selten gewesen und kam wohl nur ganz im Osten nahe der slowakischen Grenze vor. Inzwischen ist er höchstwahrscheinlich ausgestorben.

STERNECK (1929), der alle vorliegenden faunistischen Angaben aus Böhmen erfreulich kritisch prüfte, kann in seiner Artenliste zu *C. floccifera* zwar zwei Funde (Radotin und Váp. Podol) aufzählen, merkt aber an: „Beide Angaben stammen von demselben Sammler, bei dem auch bei anderen Arten mehrfach Zettelverwechslungen vermutet wurden. Es erscheint daher doch vorsichtiger, erst eine weitere Bestätigung der Funde abzuwarten, bevor die Art unter die böhmischen Schmetterlinge aufgenommen wird“. Eine solche Bestätigung wurde jedoch später nicht mehr bekannt.

Aus Mähren liegen ebenfalls Meldungen vor: DOLESCHALLS (1909) Beschreibung („Ich fand die Rp. im Sept. eingesponnen an Eibisch im Garten. Sie überwinterten im Gespinst, verpuppten sich Anfang April und ergaben den Falter am 25. April“) beweist jedoch eindeutig eine Verwechslung mit *C. alceae* und ist daher zu streichen. SKALA (1912) übernahm den Irrtum DOLESCHALLS (1909).

PAČL & SMELHAUS (1948) geben dagegen, neben der Korrektur einiger Falschmeldungen, zwei „sichere“ Fundorte an (Hády bei Brünn und Senorady bei Mohelno). Das Tier von Hády stellte sich aber bei einer Nachprüfung durch ALBERTI als *C. orientalis* heraus (MOUCHA & NOVAK 1960), wodurch das Vorkommen in Tschechien insgesamt unsicher wird (vergleiche auch die Anga-

ben zur Slowakei). DE JONG (1974) erwähnt lediglich den Fund von *C. orientalis* nach MOUCHA & NOVAK (1960) und geht auf die umstrittenen tschechischen Funde von *C. floccifera* nicht weiter ein.

KUDRNA & KRALIČEK (1991) bewerten *C. floccifera* schließlich als „im Gebiet [Tschechien] nachgewiesenermaßen oder mit an Sicherheit grenzender Wahrscheinlichkeit ausgestorben“, was aber immerhin eine ehemalige Bodenständigkeit voraussetzen würde. Nach LAŠTŮVKA (1993) sind „die existierenden Belegexemplare von ... *C. flocciferus* ... wahrscheinlich eingeschleppte Einzelfalter“; die Art wird aus der mährischen Fauna gestrichen. Dieser Auffassung schließt sich auch KUDRNA (1994) an.

5.4.3 Slowakei

Zur Verbreitung in der (Tschecho-)Slowakei bemerken PACLT & SMELHAUS (1948): „This species shows an extremely limited occurrence in this country since only one record is available the last decennium (Sturovo, South Slovakia).“ MOUCHA & NOVAK (1960) bezeichnen ältere Angaben aus der Literatur als „unverlässlich, weil alle Belegstücke fehlen“. Sie konnten für *C. floccifera* aber zwei Fundorte angeben, wobei sie ein Männchen (det. ALBERTI) bei Kováčov selbst nachwies. DE JONGS (1974) Verbreitungskarte enthält lediglich einen Fundpunkt in der Slowakei.

KULFAN & KULFAN (1991) zählen *C. floccifera* zu den „verletzbaren Arten (vulnerable species)“ mit lokaler Verbreitung in niedrigen Lagen (bis 500 m) und geben ergänzend an: „*Carcharodus flocciferus* ... bewohnt xerotherme Standorte (Waldsteppen, trockene Waldwiesen, sonnige und felsige Hänge usw.).“ Diese Aussage deckt sich nicht mit unseren Erkenntnissen über die Lebensräume der Art in Mitteleuropa, kann hier aber auf Grund des Mangels an näheren Informationen zur Ökologie der Art in der Slowakei nicht weiter kommentiert werden. Andererseits liegen aus Rußland einige entsprechende Meldungen von (Wald-)Steppengebieten vor.

5.4.4 Ungarn

EVANS (1949) erwähnt 9 ♂♂ und 3 ♀♀ in der Sammlung des BMNH aus Ungarn. DE JONG (1974) gibt in seiner Verbreitungskarte eine Reihe von Fundorten aus Nordungarn an. Nach BÁLINT (1991) Vorkommen nur in einem Streifen vom zentralen Landesteil in den Nordosten. Bei den von GUERNEY (1913) gemeldeten Funden kann es sich auch um *C. orientalis* gehandelt haben. Allerdings ist man sich über dessen Bodenständigkeit in Ungarn nicht einig: DE JONG (1974) gibt die Art von zwei Fundstellen an, BÁLINT (1991) erwähnt sie hingegen nicht.

5.4.5 Ehemaliges Jugoslawien

Der Verbreitungskarte von JAKŠIĆ (1988) zufolge ist *C. floccifera* hier in den meisten Landesteilen vertreten. Da keine zeitliche Differenzierung vorgenommen wird, ist nicht bekannt, ob das Verbreitungsgebiet kleiner geworden ist. Fundortkonzentrationen sind in Slovenien, im Donaauraum und an der dalmatinischen Küste und ihrem Hinterland festzustellen. In den zentralen Landesteilen wurde die Art bloß vereinzelt festgestellt. *C. orientalis* wird nur aus Mazedonien und von zwei Stellen nördlich von Dubrovnik angegeben. Ob BURGERMEISTER (1964) echte *floccifera* vorlagen, ist zweifelhaft. Er beschreibt sie als klein und blaß gefärbt. Möglicherweise handelte es sich um *C. orientalis* (diese Art fehlt in seiner Liste).

Die Verbreitungskarte von SCHAUER & JAKŠIĆ (1988) zeigt zahlreiche Funde in Jugoslawisch-Mazedonien. EVANS (1949) erwähnt zwei ♂♂ in der Sammlung des BMNH aus Bosnien. Weitere Nachweise für diesen Raum finden sich in den Arbeiten von DE JONG (1974), REICHL (1992), THURNER (1964) sowie ALBERTI (1955, 1963).

5.4.6 Albanien

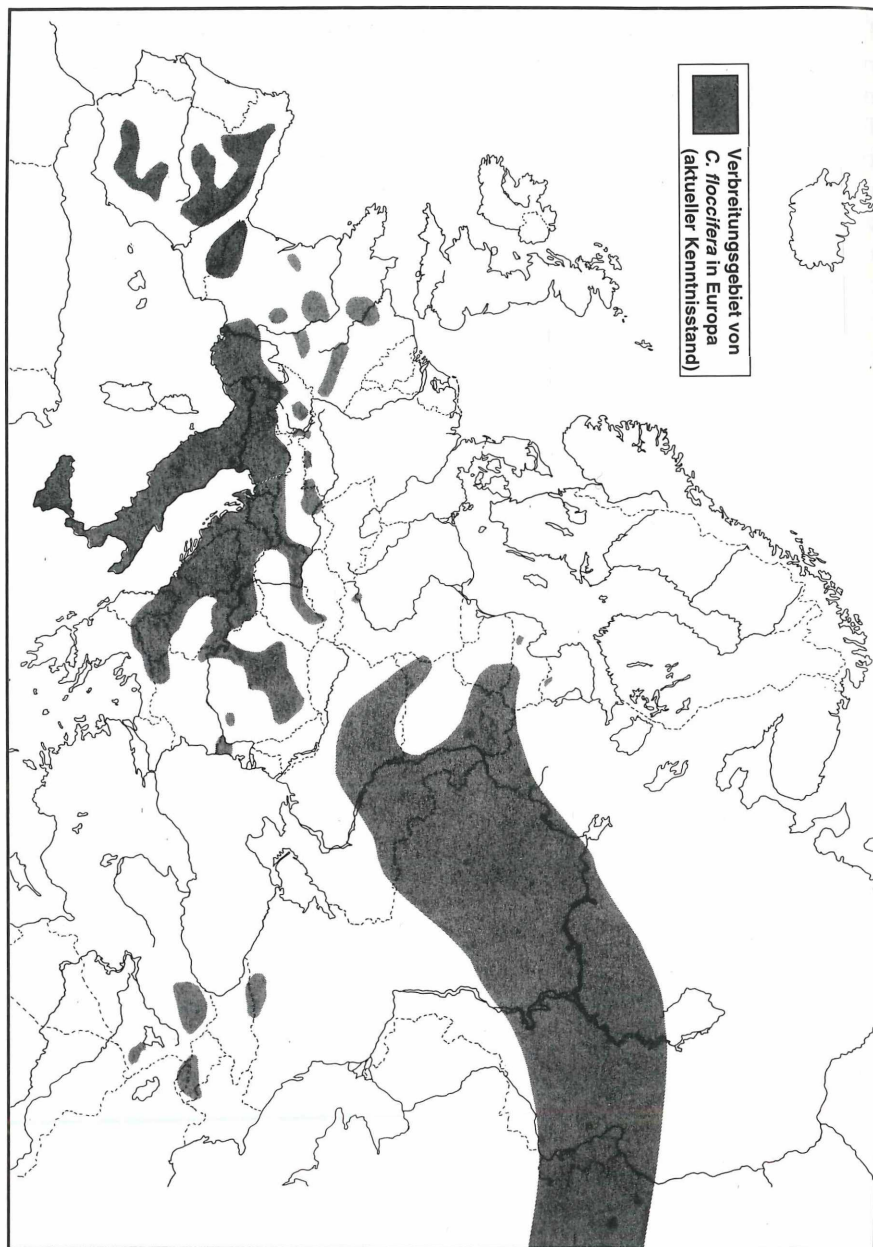
Es liegen Angaben aus der Literatur vor, die nach ALBERTI (1965) allerdings zumindest teilweise auf Verwechslungen mit *C. orientalis* beruhen dürften. Neuere Arbeiten über dieses Gebiet sind uns nicht bekannt.

5.4.7 Rumänien

Wegen möglicher Verwechslung mit der damals noch nicht als eigene Art erkannten *C. orientalis* sind ältere Literaturangaben auch in diesem Fall problematisch. CARADJA (1895–1896) berichtet unter anderem von Funden im Juni „auf einer feuchten Waldwiese in Grumazesti“, die phänologisch und ökologisch gut mit unseren Beobachtungen in Oberschwaben übereinstimmen.

DE JONGS (1974) Verbreitungskarte enthält acht Fundpunkte sicherer Falter von *C. floccifera* im Westen des Landes. RÁKOSY & WEBER (1986) nennen zwei Funde von Sighișoara (Schäßburg, Siebenbürgen) und bezeichnen *C. floccifera* als seltene südliche Art. Eine Liste mit Verbreitungskarte, die uns S. MIHUT (pers. Mitt.) freundlicherweise aus Daten von Sammlungsmaterial, Sammlungskatalogen und Literaturangaben zusammenstellte, zeigt über die zentralen Landesteile verstreute Fundpunkte. Ein zweites Areal erstreckt sich im Südosten Rumäniens entlang der bulgarischen Grenze.

Rumänien beherbergt nach der Artenliste von POPESCU-GORJ (1987) außer *C. floccifera* noch *C. alceae* und *C. lavatherae*, nicht hingegen *C. orientalis*, was doch etwas verwundert.



5.4.8 Bulgarien

Auch hier besteht das leidige Problem der unsicheren alten Funde (zum Beispiel GRAVES 1928 a, der Funde großer, dunkler Falter meldet). In der Verbreitungskarte von DE JONG (1974) sind einige Fundstellen genitalüberprüfter Tiere im Südwesten des Landes eingezeichnet. Nach KRZYWICKI (1981), der in den Jahren 1969 bis 1974 im Land sammelte, „selten im Flachland, nicht häufig im Vorgebirge“. Er gibt folgende Fundorte an: Balkengebirge (Botevgrad, Kalover), Rila-Massiv (Rilski manastir – bis 1700 m –, Velingrad, Septemvri), Pirin-Massiv (Razlog). ALBERTI (1955) erwähnt (mit Genitalabbildung) ein ♀ aus dem Rhodope-Gebirge. Nach GANEV (1985) kommen in Bulgarien neben *C. floccifera* auch *C. alceae*, *C. lavatherae* und *C. orientalis* vor.

5.4.9 Griechenland

Laut HIGGINS & RILEY (1970) bedarf das Vorkommen hier der Bestätigung. Nach den Angaben von DE JONG (1974) und KOUTSAFTIKIS (1974), der einen Nachweis aus „Mittelgriechenland (Sterea)“ meldet, kann aber davon ausgegangen werden, daß *C. floccifera* hier bodenständig ist, wenn auch wohl nur lokal (vorwiegend im Gebirge?). Analog zu den zahlreichen Vorkommen im ehemals jugoslawischen Mazedonien (SCHAUDEK & JAKŠIĆ 1988) sind auch lokale Nachweise aus Nordgriechenland vorhanden, etwa im Vernongebirge, wo VAN DER POORTEN (1982) über syntopes Vorkommen mit *C. orientalis* berichtet. TAYMANS et al. (1984) melden einen weiteren Fundort aus der griechischen Provinz Mazedonien (Kilkis), wobei sie sich auf eine Literaturangabe berufen. TOLMAN & LEWINGTON (1997) zählen eine ganze Reihe von Fundorten auf.

Ein Vorkommen auf dem Peloponnes dagegen ist nicht so sicher. JOHNSON (1965) meldet diese Art von Chelmos auf dem nördlichen Peloponnes. Die Genitaluntersuchung eines im BMNH befindlichen und mit „Chelmos“ bezettelten Tieres durch DE JONG (1974) ergab Zugehörigkeit zu *C. floccifera*. BROWN (1977) bemerkt jedoch, das von DE JONG (1974) untersuchte Belegtier sei „an old example ... and it is possible that it is wrongly labelled, especially as no other authority has confirmed this record“. LEESTMANS & ARHEILGER (1987-1988) folgen in ihrer zusammenfassenden Arbeit über die Tagfalterfauna des Chelmosmassivs der Ansicht BROWNS (1977) und listen *C. floccifera*

Abb. 37: Verbreitung des Heilziest-Dickkopffalters in Europa (grau unterlegt) nach derzeitigem Kenntnisstand. Die verwendeten Ausgangsdaten sind in Genauigkeit und Aktualität sehr heterogen. Verbreitungskarten in der Literatur sind zum Teil undifferenziert (zum Beispiel für die Iberische Halbinsel) oder fehlen ganz (Frankreich, Italien, Slowakei, Ungarn, Bulgarien, Griechenland, Albanien). Quelle: Literatur (siehe Text).

unter „espèces douteuses“. Hier sind weitere Meldungen abzuwarten. *C. orientalis* wurde dagegen sicher von Chelmos nachgewiesen, es handelt sich sogar um den Typenfundort der 1913 von REVERDIN beschriebenen Art (GRAVES 1928 b).

Nach der von PAMPERIS (1997) erstellten Verbreitungskarte liegen 9 Fundorte im Norden des Landes (Mazedonien und Tessalien). Dagegen konnte das Vorkommen auf dem Peloponnes weder bestätigt noch gestrichen werden. *C. orientalis* ist hingegen ist nach PAMPERIS (1997) im gesamten Land sowie auf zahlreichen Inseln der Ägäis verbreitet. Die Determinationen von PAMPERIS sind jedoch offensichtlich in einer Vielzahl von Fällen unzuverlässig.

5.5 Verbreitung in Süd- und Westeuropa

Dazu werden hier die Iberische Halbinsel, Frankreich (außer Vogesen und Elsaß) sowie Italien gezählt. *C. floccifera* ist in diesen Gebieten weit verbreitet. Verwechslungen mit *C. alceae* und *C. baeticus* kamen gelegentlich vor.

5.5.1 Portugal, Spanien und Andorra

Während in der Literatur eine weite Verbreitung von *C. floccifera* in Spanien nie angezweifelt wurde, ist die Datenlage betreffend **Portugal** sehr unbefriedigend. Zwar gibt BRETHERTON (1966) an: „*R. alchymillae* Hb. ... throughout Spain, Portugal and Italy“, es wird aber aus dieser Stelle nicht ersichtlich, auf welche Angaben er sich dabei stützt. Im Standardwerk von MANLEY & ALLCARD (1970) liest man: „We have not found any record of this species from Portugal.“ Bei ZERKOWITZ (1946) fehlt jeder Hinweis auf *C. floccifera*, auch QUERCI (1931–1932) kann keine Anhaltspunkte für ein Vorkommen in Portugal nennen.

Wie die Verbreitungskarte bei GÓMEZ BUSTILLO & FERNÁNDEZ RUBIO (1974) suggeriert, kommt *C. floccifera* in ganz **Spanien** vor, nicht jedoch in Portugal, wobei sich die Art ziemlich genau an die spanisch-portugiesische Staatsgrenze zu halten scheint. Die Unsicherheit bezüglich der Faunistik von *C. floccifera* (GÓMEZ BUSTILLO & FERNÁNDEZ-RUBIO 1974: „muy rara y localizada – en distintas regiones ibéricas“) dürfte auch hier wieder auf ihre Ähnlichkeit mit *C. alceae* und *C. baeticus* zurückzuführen sein (GÓMEZ BUSTILLO & FERNÁNDEZ-RUBIO 1974: „Existe gran confusión entre *C. boeticus* [sic] y *C. flocciferus* ZELLER“). RIBBE (1909–1912) ist sich nicht sicher, „ob die echte *altheae* in Andalusien vorkommt“ (im Gegensatz zur „var.“ *baeticus*). Ein neueres Werk (FERNÁNDEZ-RUBIO 1991) gibt hingegen eine fast flächendeckende Verbreitung des Heilziest-Dickkopffalters auf der Iberischen Halbinsel an: „Se la encuentra en casi toda la Península Ibérica, excepto en borde suroccidental“ (also Portugal südlich von Lissabon, laut seiner Verbreitungskarte).

Wie genauere regionale Kartierungen zeigen, bestehen gebietsweise aber auch große Verbreitungslücken, so etwa in der an Portugal grenzenden Extremadura (Provinzen Cáceres und Badajoz). GARCÍA-VILLANUEVA et al. (1997) erwähnen im Hinblick auf *C. floccifera* für ihr Untersuchungsgebiet lediglich zwei Literaturmeldungen (DE CASTRO 1983 und CALLEJO 1977). Im ersten Fall stellte sich nachgewiesenermaßen eine Verwechslung mit *C. alceae* heraus; die zweite Meldung ist unsicher und wird nicht als Nachweis für die Region anerkannt. Hingegen ist *C. alceae* in der Extremadura weit verbreitet, mit Einschränkungen gilt dies auch für *C. baeticus*.

TOLMAN & LEWINGTON (1997) zufolge ist *C. floccifera* in Spanien „sporadic, very local and generally uncommon“ sowie vorwiegend in den Gebirgen verbreitet („Cantabrian Mts., S. de Gredos, S. de Guadarrama; S. de Segura; Montes Universales; S. de la Demanda; Pyrenees“).³⁰ Für Nordspanien ist ein ähnliches Bild lokaler Vorkommen zu konstatieren (GÓMEZ DE AZIPURA 1977). Aus Galicien sind nur einige Einzelstücke bekannt (FERNÁNDEZ VIDAL 1988; 1991: 41). In Katalonien soll es hingegen zahlreiche Fundpunkte geben (Verbreitungskarte im Internet: <http://www.emporion.net/papallones/fitxes/0035.htm>.)

Für Andorra konnte eine Artenliste im Internet gefunden werden (<http://www.dragonet.es/usuarios/dolsa/andorra.htm>), die das Vorkommen von *C. floccifera* belegt, es fehlen jedoch genauere Hinweise, auch über die Zuverlässigkeit der Quelle.

5.5.2 Frankreich

Das Fehlen eines neueren faunistischen Werks für das Gebiet von Frankreich ist eine höchst bedauerliche Lücke in der entomologischen Literatur. Sie machte den Rückgriff auf teilweise veraltete regionale Arbeiten und persönliche Auskünfte notwendig, um wenigstens ein ungefähres Verbreitungsbild für *C. floccifera* zu erhalten.

Nach J. J. FELDTRAUER (pers. Mitt.) zieht sich das Verbreitungsgebiet von *C. floccifera* von den Pyrenäen durch Südfrankreich (Provence) an den französischen Alpen entlang bis hinauf ins Elsaß (Vogesen, Rheinebene). Vorkommen nördlich oder westlich des Zentralmassivs sind spärlich. Es liegen jedoch Hinweise auf Vorkommen bis in den Raum Paris vor, die aber erloschen zu sein scheinen: „Cette espèce ... a disparu de notre région (et peut-être aussi de Côte-d'Or). Signalée par E. BERCE de Lardy, de Tigery, de la forêt de Bondy et du bois Sainte-Geneviève“ (ESSAYAN in ESSAYAN et al. 1978). Bereits SPEYER &

³⁰ *C. floccifera* kommt auf der Iberischen Halbinsel offenbar nicht flächendeckend vor (vergleiche die Verbreitungskarte bei TOLMAN & LEWINGTON 1997).

SPEYER (1858) bezeichnen die Vendée als westliche Verbreitungsgrenze. ALBERTI (1964) gibt St. Martin-Vésubie als Fundort an.

Laut FRIONNET (1906) kam *C. floccifera* damals in folgenden französischen Départements vor: Basses-Alpes, Var, Bouches-du-Rhône, Pyrénées-Orientales, Haute-Garonne, Hautes-Pyrénées, Basses-Pyrénées, Auvergne, Indre, Cher, Eure-et-Loir, Eure, Seine, Aube, „R: Larivour“, Saône-et Loire, Haute-Marne. Nach LHOMME (1923-1936) „çà et là et localisé“; er erwähnt außer den Alpen und Pyrenäen zusätzlich Charente, Lozère, Puy-de-Dôme, Savoie, Oise, Seine-et-Oise. In der Sammlung des BMNH befinden sich nach EVANS (1949) Belegtiere von unter anderem Paris, Digne, Aude und Isère.

Einige weitere Angaben aus regionalen faunistischen Werken: Südfrankreich: Ardèche (CLEU 1953). In der Provence „très localisé en petites colonies relictuelles. Absente des Maures, elle existe en revanche dans l'Estérel“ (NEL 1985). BROCKMANN (pers. Mitt. 1998) fand ein Exemplar im Massiv S. Baume. Gard: an verschiedenen Stellen (PICARD 1948a), Nîmes und l'Aigoual (GAILLARD 1952-1953). Pyrenäen: „Villefranche, Vernet, Porté; assez commun“ (DUFAY 1961). OBERTHÜR (1910) erwähnt *C. floccifera* von Paris und Rennes, bei letzterem Fundort (dem Garten des Autors) liegt allerdings sicher Verwechslung mit *C. alceae* vor.

Ein Verbreitungsschwerpunkt kristallisiert sich nach der Auswertung einiger Literaturstellen und nach persönlichen Mitteilungen von J.-J. FELDTRAUER und M. SAVOUREY in den französischen Alpen (Savoyen³¹, Basses Alpes bis Nizza, vergleiche auch WEHRLI 1924) heraus. J.-J. FELDTRAUER bezeichnet sie dort als „relativ häufig; ich habe sie immer an den typischen feuchten Stellen von 1400 m bis 2200 m angetroffen“. HEINRICH (1923): Digne. In der coll. HERRMANN befindet sich ein Weibchen vom Col de Larche, ca. 2000 m (30. VII. 1983). Dort war die Art bereits von POWELL (1918) gefunden worden. NEL (1985) resümiert: „Fort commune dans l'étage subalpin des Alpes“. RÉAL (1945-1946) konnte *C. floccifera* dagegen in der Umgebung von Grenoble und im Gebiet von Vercors nicht nachweisen. Aus Burgund liegen seit über 100 Jahren keine Meldungen mehr vor (DESCIMON et al. 1980). Weitere Angaben für Frankreich finden sich bei VERITY (1947) und WHEELER (1903).

Ebenso wie auf allen anderen Mittelmeerinseln außer Sizilien (vergleiche VERITY 1940) fehlt *C. floccifera* auch auf Korsika. Zwar nennt sie STANDEN (1893) von dort, dabei handelt es sich aber ziemlich sicher um eine Verwechslung mit *C. alceae*. Die Meldung von FRIONNET (1906) beruht wohl nicht auf eigenen Beobachtungen, sondern auf einer unzuverlässigen älteren Literaturan-

³¹ Eine Liste, die uns M. SAVOUREY freundlicherweise zur Verfügung stellte, umfaßt nahezu fünfzig Fundorte.

gabe. In späteren Werken wird *C. floccifera* von Korsika nicht mehr gemeldet (vergleiche LHOMME 1923–1935, RUNGS 1988).

In der Gesamtschau ist *C. floccifera* in Frankreich weit verbreitet und kommt (beziehungsweise kam) bis in den Norden des Landes vor. Im Westen dünnen die Fundorte allerdings rasch aus, es ist fraglich, ob die Charente heute noch besiedelt ist. Völliges Fehlen ist für die Bretagne und die Normandie zu konstatieren, gleiches gilt für den gesamten Südwesten des Landes (von den Pyrenäen abgesehen). Der Rückzug aus der Region Paris dürfte, ähnlich wie im Rhein-Main-Gebiet, auf anthropogene Ursachen zurückzuführen sein.

5.5.3 Italien

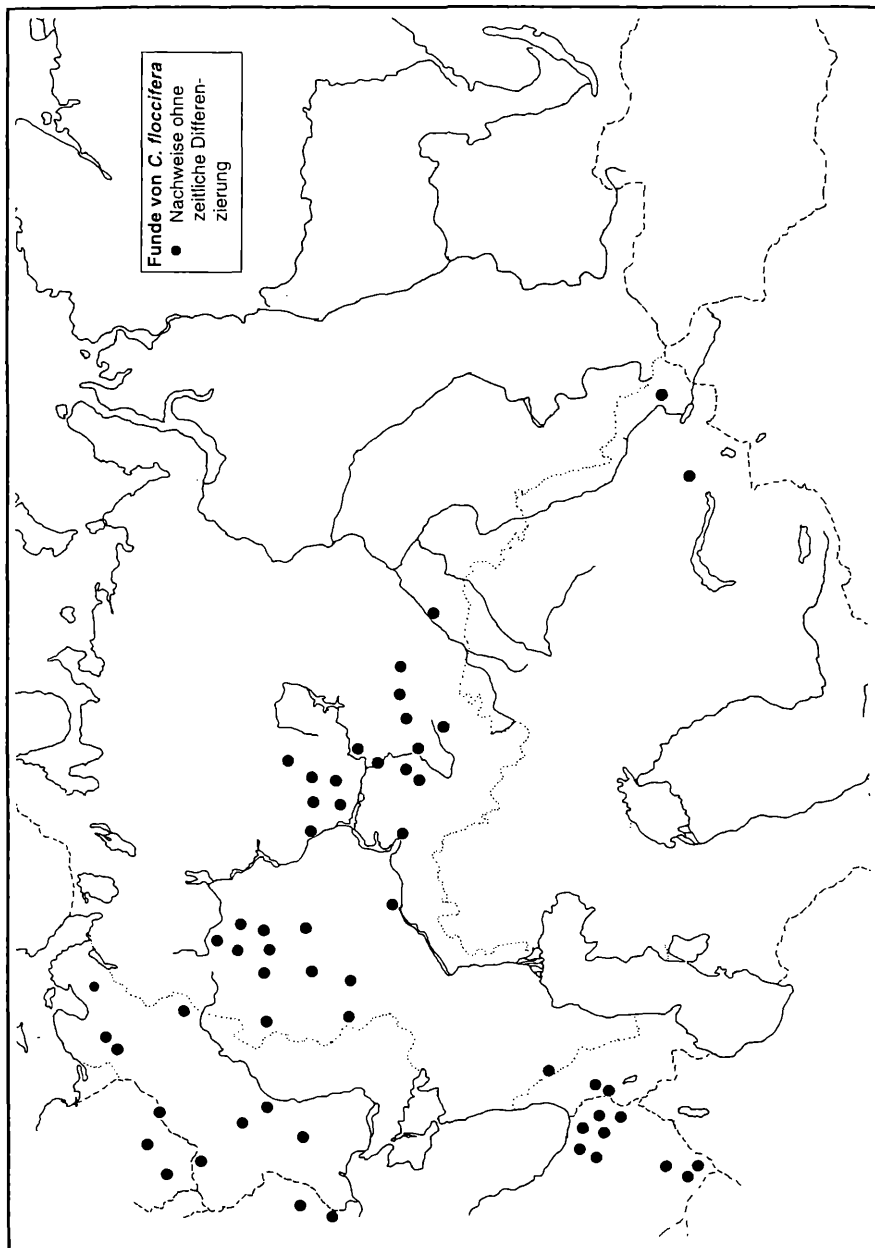
Nach VERITY (1940) und MARIANI (1943) ist *C. floccifera* im ganzen Land einschließlich Sizilien, nicht jedoch auf Sardinien³² verbreitet. Konkrete Fundortangaben liegen zum Beispiel für das Aostatal (BROCKMANN 1984–1988, KÜHNERT 1979, WHEELER 1903), die Toskana (VERITY 1919, STEFANELLI 1900), Süditalien (PARENZAN 1975) und Sizilien (CERNIGLIARO et al. 1992) vor. In der coll. BREHM (Rendsburg) befindet sich ein Falter vom Ledro-See (östlich des Gardasees). Westlich und östlich dieses Sees konnten nach SALA (1996) in den letzten Jahren eine Reihe von neuen Nachweisen erbracht werden. Der Heilziest-Dickkopffalter gilt dort jedoch als „a very local and scarce species“ (SALA 1996: 75).

Anderenorts scheint *C. floccifera* weit verbreitet und nicht selten zu sein, so meldet sie etwa PARENZAN (1975) von verschiedenen Fundorten in Apulien und Lukanien (Süditalien) als „diffusa e comune ovunque“. An seinen 11 Untersuchungsstellen konnte er sie überall nachweisen, übrigens ebenso wie *C. alcaeae*, während *C. baeticus* im Gegensatz dazu nur höchst lokal an einer einzigen Stelle gefunden wurde. Dagegen geben ORTALI & BERTACCINI (1987) an: „poco comune in Romagna“. Auch in Sizilien wurde *C. floccifera* an einer ganzen Reihe von Stellen nachgewiesen (CERNIGLIARO et al. 1992). Nach RAGUSA (1919) sogar „comunissima in tutta l'isola“.

5.6 Verbreitung in der Türkei und der ehemaligen Sowjetunion

In diesen Ländern befindet sich die südöstliche und östliche Grenze des bekannten Verbreitungsgebiets von *C. floccifera*, wobei deren genauer Verlauf nicht exakt bekannt ist.

³² Es existieren zwei neuere Literaturangaben über angebliche Funde auf dieser Insel: DE PRINS & IVERSEN (1996) und BALLETTTO & CASSULO (1995). Es handelt sich bei beiden um reine Checklisten für größere Gebiete ohne Detailangaben. Hier sollten noch weitere Meldungen beziehungsweise Spezialpublikationen abgewartet werden.



5.6.1 Türkei

Noch ALBERTI (1955) hat das Vorkommen von *C. floccifera* in der Osttürkei (nach einem Belegtier von Kazikoparan) bezweifelt, weil damals in der Umgebung keine weiteren Funde bekannt waren und sich viele alte „Belegstücke“ nach Genitalüberprüfung als *C. orientalis* entpuppten. Jedoch änderte er bereits wenig später (ALBERTI 1964) seine Meinung, als er im Kaukasus den Heilziest-Dickkopffalter an verschiedenen Stellen nachweisen konnte. Auch DEVIATKIN (1991) gibt an, ein Belegtier von Kazikoparan zu besitzen.

Es erübrigt sich an dieser Stelle, auf ältere Literatur näher einzugehen, da dank HESSELBARTH et al. (1995) eine sehr gute, neue Türkeifauna vorliegt. Aus ihr geht hervor, daß *C. floccifera* ausschließlich in Nord- und Südostanatolien in höheren Gebirgslagen lokal verbreitet ist. Meldungen aus dem Westen des Landes stellten sich ausnahmslos als Verwechslungen mit *C. orientalis* heraus (vergleiche auch ALBERTI 1964, OLIVIER 1993, DEVIATKIN 1991). Im Vergleich zu den anderen türkischen *Carcharodus*-Arten (*C. alceae*, *C. lavatherae*, *C. stauderi* und *C. orientalis*) weist *C. floccifera* das kleinste Verbreitungsgebiet auf.

5.6.2 Ehemalige Sowjetunion

Aus der aufgefundenen und auswertbaren Literatur über dieses riesige Areal ergibt sich lediglich ein lückenhaftes Verbreitungsbild. KORSHUNOV (1972 a) nennt in seiner knappen Auflistung den europäischen Teil der UdSSR, die Krim, den Kaukasus sowie das sowjetische Zentralasien und den Süden Westsibiriens als Verbreitungsgebiet. In seiner zusammenfassenden Arbeit gibt DEVIATKIN (1991; hier auch weitere, *C. floccifera* nennende faunistische Literatur aus Rußland) an: „C belt and S of European USSR, N to Yaroslavl' and Kirov, C and S Urals, Siberia E to Krasnoyarsk, the Forecaucasus (Kislovodsk), Transkaukasia (Armenia, Gyanja), NE Kazahkstan, Altai“. Seine – leider sehr großmaßstäbliche – Verbreitungskarte zeigt Vorkommen im Baltikum und in der nördlichen Ukraine. In Weißrußland dürfte es Vorkommen im Białowieża-Wald geben, für dessen polnischen Teil der Heilziest-Dickkopffalter schon bestätigt wurde (siehe oben).

Neuere Angaben für die baltischen Staaten bestätigen *C. floccifera* für Litauen („rare, local“, aber in mehreren Verwaltungsbezirken des Landes, IVINSKIS 1993) und sogar Lettland (DE PRINS & IVERSEN 1996). Nachdem noch in der neuesten Literatur (VIIDALEPP 1995, VIIDALEPP & REMM 1996) jeder Hinweis

Abb. 38: Ungefähre Verbreitung des Heilziest-Dickkopffalters in der ehemaligen Sowjetunion und der Türkei. Er fehlt offenbar in den südlichen Landesteilen. Unsicher sind die Verbindung zwischen dem Hauptareal und den Vorkommen im Kaukasusraum und Zentralasien. Quelle: Literatur (siehe Text).

auf die Art aus Estland fehlte, wurde der der Heilziest-Dickkopffalter 1995 zum ersten Mal nachgewiesen (KÖSTNER et al. 1996; J. VIIDALEPP, pers. Mitt.) Demnach wurde ein Exemplar am 6. Juli 1995 auf Blüten an einem Straßenrand nahe dem Tünder-See in Valgamaa (Südestland) gefunden. Das Belegtier dürfte sich in der Sammlung des Zoologischen Museums der Universität Tartu befinden. Die nördlichsten Fundorte von *C. floccifera* in Lettland sind Dobele und Suntai. In Litauen sind etwa zehn Fundorte bekannt.

J. VIIDALEPP (pers. Mitteilung) vermutet, daß der Neunachweis in Estland auf Wanderverhalten zurückzuführen ist: „Earlier data from Lithuania and, after this, from Latvia, indicate a northward dispersion of this species. The single Estonian specimen may be also a casual migrant, of course, but there are other clear indications of northward movements of areals' northern boundaries in Baltic countries, *Drymonia dodonaea*, *Campaea margaritata* a. o. species as examples.“ Die Frage, ob dies eine zutreffende Interpretation ist oder ein bisher lediglich übersehenes autochthones Vorkommen entdeckt wurde, kann noch nicht abschließend beantwortet werden.

Interessant ist der Hinweis von DEVYATKIN (1991) auf die Verhältnisse im Süden der Ukraine: *C. floccifera* wird „in S Ukraine popably completely replaced by *C. orientalis*; despite the fact that *C. flocciferus* was many times recorded by many authors until recently (NEKRUTENKO 1985) in Crimea reliable reports are so far lacking“. Zum Beispiel wird *C. floccifera*, nicht jedoch *C. orientalis* von KORSHUNOV (1964) für die Krim genannt. Dies gilt auch für die Angaben von MOSKALENKO (1992) für die Region Charkov-Dnjepropetrowsk. Nach der Verbreitungskarte von KORSHUNOV & GORBUNOV (1995) besiedelt *C. floccifera* im asiatischen Teil Rußlands einen schmalen Streifen im Süden bis Zentralasien. Seine Verbreitung erstreckt sich damit auf Gebiete nördlicher und östlicher als der von *C. alceae* bewohnte Raum, während *C. orientalis* generell nur weiter im Süden vorzukommen scheint.

Im Gegensatz zu ALBERTI (1964, 1969) verneint DEVYATKIN (1991) ein Vorkommen von *C. floccifera* in Kaukasus selbst, obwohl die Art in dessen nördlichem und südlichem Vorland fliegt: „The absence of this species in the Great Caucasus (where it is represented by a special form of *C. orientalis*) and the finding of this species in the Forecaucasus and Transcaucasia may be hypothetically explained by the division of a continuous W European range approximately at the latitude of Hungary into 2 parts which approach the Main Caucasian mountain range from the N and from the S; one of them is mainly of plain occurrence including steppe and forest-steppe zones of European USSR and Siberia, including Altai and probably N Kazhakstan (where no records are yet available), while the other part of the range includes the Balkan countries and N Turkey and ends in Minor Caucasus.“

Durch das Fehlen von *C. floccifera* in der westlichen und zentralen Türkei (siehe oben) erscheint diese These aber fraglich. Die nähere Untersuchung der Verbreitung der Art im Kaukasus und dessen Umgebung wäre sehr wünschenswert.

Bei Funden von ALBERTI (1964), die dieser in Teberda und Dombai, im Dombai-Ulgen-Tal und unterhalb des Kluchorpasses (1400–2400 m) gemacht hatte, handelt es sich nach DEVYATKIN (1991) möglicherweise um *C. orientalis teberdinus* DEVYATKIN, 1990: „It is not excluded that exactly this subspecies of *C. orientalis* was recorded in Teberda and Dombai by ALBERTI (1964) as *C. flocciferus*; in all materials from these localities I have examined, I did not find any specimens of *C. flocciferus*.“ ALBERTI (1969) besaß selbst offenbar keine *C. orientalis* aus dem Kaukasus, sondern hielt lediglich sein „Vorkommen in den Randlagen“ für möglich. Für Abchasien, für das ALBERTI (1964) *C. floccifera* bereits vermutet hatte, liegt inzwischen ebenfalls eine Literaturmeldung vor (MILJANOWSKI 1964, zitiert nach ALBERTI 1969).

LUKHTANOV & LUKHTANOV (1994) melden Funde aus Westsibirien: Südural, südlicher Teil der Westsibirischen Ebene, Ostkasachstan und Südaltaï. Ob durch das letztere Gebiet bereits die Ostgrenze der Gesamtverbreitung von *C. floccifera* bestimmt wird, ist unklar und bedarf weiterer Untersuchung. LUKHTANOV & LUKHTANOV (1994) schweigen sich diesbezüglich aus. KORSHUNOV (1972 b) erwähnt *C. floccifera* nicht. ALBERTI (1955) nennt ein mit „Urals centr. Sajmonowsk, BARTEL, 28. VII. 1908“ aus der coll. PÜNGELER bezetztes Pärchen und ein Männchen aus der coll. STAUDINGER von Saisan in Zentralasien. KORSHUNOV (1978) meldet *C. floccifera* in den südsibirischen Gebirgen von der Kusnietzki-Hochebene und dem östlichen Teil des Saisan-Gebirges.

Nach TUZOV (1993) „Centr. and S. European part, S. Siberia, Small Caucasus, Armenian plateau, Kazakhstan, Altai“. ANIKIN et al. (1993) geben *C. floccifera* für die Distrikte Wolgograd, Saratow, Samara und Baschkirien an. LASTUCHIN (1993) meldet *C. floccifera* als lokal von zwei Stellen in der Nähe von Severnyi und Kriuschy am Mittellauf der Wolga (bei Tscheboksary), Lebensraum sind dort Waldsteppen. Die unsichere Meldung von KRULIKOWSKY (1908) vom nahegelegenen Kasan gewinnt dadurch wieder an Glaubwürdigkeit. *C. orientalis* fehlt dort (KORSHUNOV 1972 a, DEVYATKIN 1991). Die nördliche Verbreitungsgrenze von *C. floccifera* verläuft offenbar vom Baltikum über die Gegenden nördlich von Moskau zum Zentralural. Ein ebenfalls weit nördlich gelegener Fundort wird mit Krasnoufinsk (nördlich von Ufa) angegeben (HOYNINGEN-HUENE 1904), der ausdrücklich auf die Haarflocke auf der Flügelunterseite des Männchens hinweist.

In Jakutien (MRAČEK 1989) und Turkmenistan (DARICHEVA & DEVYATKIN 1990), wo es keine (Wald-)Steppen gibt, fehlt *C. floccifera*.

In seiner unmittelbar vor Abschluß dieses Textes erschienenen Arbeit faßt DEVYATKIN (1997) die Verbreitung von *C. floccifera* in der ehemaligen Sowjetunion folgendermaßen zusammen: „The central and S. European parts to Ciscaucasian slopes and Transcaucasia (lacking in the Caucasus Major), the Altai, W. and S. Siberia up to Yenisei River/Krasnoyarsk in the east.“ Die drei abgebildeten Tiere stammen aus der Region Moskau.

5.7 Höhenverbreitung

Vorkommen in Deutschland reichen von der planaren (Rheinebene bei Speyer und Mainz um 100 m) über die kolline bis in die montane Stufe (Bodenseegebiet ca. 430–600 m, Bayern ca. 300 m im Donauebiet, 500–850 m im Alpenvorland). Höhergelegene Vorkommen in subalpinen Lagen sind jedoch in Deutschland bisher nicht bekannt geworden.

Ganz anders ist hingegen die Situation in den Süd- und Westalpen: Hier steigt *C. floccifera* häufig auf bis zu 2000 m (zum Beispiel im Walliser Lötschental: SCHMIDLIN 1948, FORSTER & WOHLFAHRT 1976, VORBRODT 1927 oder im Südtiroler Schnalstal: ZODAT-Meldung), an manchen Stellen, besonders in Frankreich, jedoch auch noch deutlich darüber. M. SAVOUREY (pers. Mitt.) fand in Savoyen zahlreiche Populationen zwischen 1300 und 2500 m („pour ma part, je l'ai vu au maximum vers 2400–2500 mètres à la Croix de fer et au Mont Cenis, et je suis a peu près certain que c'étaient des petites populations et non des individus isolés“). Seine Meinung wird auch von J.-J. FELDTRAUER (pers. Mitt.) geteilt. Im Departement Gard wurde die Art von GAILLARD (1952–1953) bei l'Aigoual auf 1360 m gefunden. Im Elsaß von der Ebene bis 800 m (SCHEUBEL 1985).

In Österreich tritt *C. floccifera* auch in den Alpen eher in niedrigeren Lagen auf und bevorzugt(e) die wärmeren Flußtäler von Rhein und Ill (Vorarlberg), Inn (Innsbruck, Kufstein) und Donau. In Oberösterreich vorwiegend in Donaunähe und im Alpenvorland verbreitet, in den Alpen selbst hauptsächlich in den Tälern („im Gebirge wohl nur ausnahmsweise Höhen bis 1200 m erreichend“, KUSDAS & REICHL 1973; nach GROSS 1894 auf „Wald- und Gebirgswiesen ... bis 1300 Meter“). LÖBERBAUER (1958–1959) fand die Art in Höhen von 800–900 m. Weitere Angaben vergleiche MACK (1985). Die mit Höhenangaben versehenen ZODAT-Angaben zeigen den Schwerpunkt der Höhenverbreitung zwischen 300 und 600 Metern. Die unterschiedliche Höhenverbreitung in den West- und Ostalpen steht möglicherweise mit den klimatischen Gegebenheiten in Zusammenhang.

Schweiz: JUTZELER (1990, 1992) wies die Art in den zentralen Landesteilen auf 400–800 m nach, doch beträgt ihre gesamte Höhenverbreitung 350–1800 m

(GONSETH 1987), einzelne Nachweise gelangen noch bis 2000 m (Lötschental, SCHMIDLIN 1948).

In Italien kommt *C. floccifera* in der Poebene sowie in der montanen Stufe vor (BALLETO et al. 1982, BALLETO & KUDRNA 1985). BROCKMANN (1984–1988) wies die Art auf 700–1300 m im Aostatal nach³³, KÜHNERT (1979) ebendort auf 2000 m. Auf Sizilien melden CERNIGLIARO et al. (1992) Funde zwischen 200 und 1125 Metern.

Für Spanien geben GÓMEZ BUSTILLO & FERNÁNDEZ-RUBIO (1974) als Obergrenze 1300 m, MANLEY & ALLCARD (1970) 5250 Fuß (ca. 1600 m) an, nach FERNÁNDEZ-RUBIO (1991) beträgt die Höhenverbreitung von Meeresniveau bis 1800 m. Ob diese Marke zum Beispiel in den Pyrenäen noch überschritten wird, ist unbekannt. Für die französische Seite der Ostpyrenäen gibt DUFAY (1961) Höhen bis 1200 m an.

DE JONG (1974) erwähnt eigene Funde von *C. floccifera* in Mazedonien: „I collected *flocciferus* near Mavrovo (75 km SW of Skopje) only above the tree line at 2000 m and all other Macedonian *flocciferus* specimens examined (14) with records on the altitude were captured between 1400 and 2000 m, except two specimens from 1100 m. However, the 32 Macedonian *orientalis* specimens examined were captured below 1100 m, except two specimens from 1600 m.“ SCHAIDER & JAKŠIĆ (1988) geben als Höhenverbreitung im Gegensatz dazu „collin-montan, weit verbreitet“ (*C. floccifera*) beziehungsweise „collin-subalpin, lokal“ (*C. orientalis*) an.

Nach PAMPERIS (1997) beträgt die Höhenverbreitung in Griechenland von Meeresniveau bis 2000 m (zum Vergleich *C. orientalis*: 0–1600 m).

ALBERTI (1964, 1970) gibt Kaukasus-Funde aus Höhen zwischen 1400 und 2400 m an. In der Osttürkei liegen die meisten Fundorte von *C. floccifera* in Höhen zwischen 2000 und 2500 m, nur wenige zwischen 1500 und 2000 m. Vereinzelt wurden Tiere sogar noch oberhalb der 3000-Meter-Höhenlinie gesammelt (HESSELBARTH et al. 1995). Zum Vergleich: *C. orientalis* fliegt in Kleinasien bis auf Meeresniveau herab, er überschreitet hingegen nur selten 1500 m Seehöhe. Funde oberhalb 2000 m sind offenbar eindeutige Ausnahmen, kommen aber gelegentlich auch bei dieser Art vor (HESSELBARTH et al. 1995). In der Türkei erreicht *C. floccifera* somit seine höchstgelegenen Fundstellen. In Teilen ihres Verbreitungsgebietes ist diese Art offenbar ein ausgesprochener Gebirgsbewohner.

³³ BROCKMANN (pers. Mitt. 1998, auch Aostatal): „Oberhalb der Baumgrenze (das heißt ca. 1800–2100 m, eventuell auch höher?) entlang der Gletscherbäche hohe Bestandsdichten.“

Möglicherweise spielt die Höheneinnischung bei der Arttrennung zwischen *C. floccifera* und *C. orientalis* eine Rolle. ALBERTI (1964) meint: „Offensichtlich bevorzugt *orientalis* trockenwarmes Kontinentalklima, *altheae* eher feuchtes oder kühleres und somit auch Höhenklima.“ In dieser Absolutheit ist die These ALBERTIS offenbar nicht haltbar, da *C. orientalis* im Großen Kaukasus anscheinend in einer besonderen Höhenform (ssp. *teberdinus*) vorkommt (DEVYATKIN 1991); für das Chelmos-Massiv (Griechenland) wird ähnliches berichtet (BROWN 1977). Ohnehin ist für die Beantwortung dieser Fragen erst noch die Klärung der Larvalhabitate beider Arten in ihrem östlichen Verbreitungsgebiet erforderlich.

6 Phänologie

Die Angaben zur Phänologie des Heilziest-Dickkopffalters sind widersprüchlich. Die offenen Fragen können trotz wesentlicher Fortschritte auch für unser engeres Untersuchungsgebiet noch nicht abschließend beantwortet werden.

6.1 Ausgangssituation

In der Literatur herrscht Uneinigkeit, was die Generationenzahl von *C. floccifera* betrifft. Ein Teil der Autoren (EBERT & RENNWALD 1991, WEIDEMANN 1995) vertritt die Auffassung, die Art habe nur eine einzige (Flugzeit Juni und Juli), andere gehen von zwei aus (BROCKMANN 1989, FAVRE 1899, FERNÁNDEZ-RUBIO 1991). FORSTER (in FORSTER & WOHLFAHRT 1976) wiederum gibt für Mitteleuropa zwei Generationen (Mai/Juni und August/September), für die Alpen aber nur eine an.

Eine differenziertere Sichtweise findet sich für Vorarlberg bei AISTLEITNER (1992), der sich auf größeres Sammlungsmaterial ($n = 40$, Phänologiedigramm) stützen konnte. Zwar wurden die meisten Tiere zwischen Mitte Juni und Mitte Juli gesammelt, doch liegen auch sechs Falter vom Mai (Extremdaten: 7. v. 1959³⁴ und 13. v. 1959, vier vom August und zwei vom September (Extremdaten: 1. IX. 1935 und 16. IX. 1934 vor. AISTLEITNER (1992) kommt in seiner Analyse zu dem Schluß, daß es sich bei *C. floccifera* um eine Art handle, die „obligatorisch oder fakultativ bivoltin“ ist, das Abundanzmaximum gibt er für den 6.-10. Juni an.

Aus Deutschland lagen bisher fast ausschließlich Sommerfunde vor. Das früheste Tier, ein Männchen, wurde am 8. v. 1930 gefangen (Prien am Chiemsee, E. PFEIFFER, abgebildet in FORSTER & WOHLFAHRT 1976, Tafel 28, aufbe-

³⁴ Diese Angabe ist der früheste belegte Fund eines Falters von *C. floccifera* in Mitteleuropa!

wahrt in der Zoologischen Staatssammlung München), wobei es sich um einen ganz außergewöhnlich frühen Nachweis handelt. METSCHL & SÄLZL (1923) geben für Regensburg Funde am 18. VI. 1916 an. OSTHELDER (1925) berichtet Funde von Ende Juni bis Ende Juli. EBERT & RENNWALD (1991) melden für das baden-württembergische Alpenvorland neben einem Tier vom 16. V. 1963 ausschließlich Juni- und Juli-Daten. Im rheinland-pfälzischen Böhler Bruch trat *C. floccifera* in einer Generation vom 16. VI. bis 16. VII. auf (DE LATTIN et al. 1957).

Herbstfunde sind aus Deutschland nur spärlich bekannt geworden. Für die Umgebung von Passau gibt SEEBAUER (1960) zwei Generationen an, leider ohne weitere Einzelheiten. Gleiches gilt für die Meldung von WOLFSBERGER (1958): „Die 2. Generation bei Pfarrkirchen im Rottal nicht selten (RAMBOLD).“ Befragte Entomologen stellten *C. floccifera* nur im Juni und Juli fest (zum Beispiel A. & W. KRAUS, R. OSWALD, L. WIHR, alle pers. Mitt.).

Aus der Nordschweiz (Kanton Thurgau) liegt ein August-Nachweis vor: 17. VIII. 1947, Müllheim (BLÖCHLINGER 1985). Für das Wallis gibt FAVRE (1899) „en printemps et en juillet“ an. Aus dem Phänologiediagramm von GONSETH (1987) ergibt sich eine Flugzeit von Anfang Mai (Einzelfund bereits Anfang April(?)) bis Anfang September. Das Maximum ist Anfang Juli (n = 66) zu beobachten. Nach KAUFFMANN (1951) zwei Generationen: „Die I. Generation beginnt im Tiefland gegen Ende April-Anfang Mai, ... die Hauptmasse ist aber im Juni im Flug. Die II. Generation erscheint gegen Mitte August und ist an manchen Orten noch bis Mitte September zu treffen. Die I. Generation scheint im Durchschnitt zahlreicher als die II. zu sein. Im Gebirge ist die Art von Juni bis August, je nach Höhe, zu finden in einer langen einzigen Generation.“ SCHMIDLIN (1948) gibt demgegenüber „zwei Generationen von April bis Ende Mai und von Juli bis Oktober“, in höheren Lagen „nur in einer Generation“ an. VORBRODT (1927) vermeldet als Flugzeit für das Lötschental im Wallis den Zeitraum vom 4. VI. bis 5. IX., was auf eine zweite Generation hindeutet. Im Tessin angeblich vom 18. IV. bis 20. VI. und vom 1. VII. bis 6. X. (VORBRODT 1930), derselbe Autor gibt die Raupenzeit vom 16. VI. bis 4. X. und nach der Überwinterung 15. IV. bis 6. VI., doch bleibt leider unklar, auf welcher Beobachtungsbasis diese Daten beruhen. Das neueste Werk über die Schweizer Dickkopffalter kommt auf der Basis zahlreicher Beobachtungen zu dem Schluß, daß *C. floccifera* hier „an den meisten Lokalitäten“ einbrütig ist (gerade auch im Tessin, dem südlichsten Landesteil!), „an wenigen Orten konnte eine sichere 2. Generation festgestellt werden“ (PN-SBN 1997), wobei offengelassen wird, wie vollständig diese ist. Die Flugzeitangaben stimmen mit den von uns in Oberschwaben ermittelten überein (2. Generation im August/September: Kantone Bern, Graubünden).

In Oberösterreich „Hauptflugzeit ... Juni und Juli“, es liegen aber auch wenige Meldungen vom Mai (Extremdatum: 11. v. 1918, ♀) und mehrere vom August (Extremdatum: 29. VIII. 1937) vor (KUSDAS & REICHL 1973). Die Autoren schließen daraus auf eine zweite Generation unter besonders günstigen Bedingungen. HABELER (1965) gibt für die Umgebung von Graz „2 Generationen“ an. Unter den wenigen Funden ist ein Männchen „Ragnitztal 390 m 27. VIII. [19]60“. HOFFMANN & KLOS (1914) geben für die Steiermark Funde im Juni, aber auch Mai und August („bei Stainz ... wohl in zwei Generationen“) an. Nach KÜHNERT (1966) im Bezirk Deutschlandsberg zwei Generationen im Juni und September. Burgenland: Juli (FISCHER 1929–1932). Oberösterreich: Funde von Ende Mai („in warmen Jahren“) bis Juli („einmal ... ausnahmsweise anfangs August. Trotz der weit auseinandergehenden Flugzeit scheint die Art nur in einer Generation vorzukommen“ (GROSS 1901). HELLEWEGER (1911–1914) fing einen Falter am 29. VIII. 1912 am Sandbühel bei Hötting (Tirol). Im Burgenland angeblich zwei Generationen (PINKER 1958 gibt Augustfunde von Unterwart an). Unter den taggenau datierten Angaben von MACK (1985) finden sich die allermeisten Funde von Mittel Juni bis Mitte Juli, einzelne noch bis Mitte August. Selten sind Angaben aus dem Mai (Steyrling, 17. v. 1920; Mantscha im Grazer Bergland, 24. v. 1951).

Die ZODAT-Meldungen (Stand: Mai 1995, n = ca. 250) zeigen einen Beginn der Flugzeit Anfang Mai; früheste Funde: 7. v. 1959 (Bludesch/Vorarlberg); 7. v. 1960 (Plesching); 9. v. 1971 (Hundsheim bei Hainburg); 11. v. 1918 (Abtsdorf am Attersee); 11. v. 1943 (Terfens); 13. v. 1959 (Bludesch/Vorarlberg); 14. v. 1950 (Götzis/Vorarlberg). Insgesamt stammen nur sehr wenige Meldungen (n = 14) aus diesem Monat. Ab Anfang Juni steigt die Zahl gemeldeter Falter stark an und bleibt bis Mitte Juli auf relativ hohem Niveau. Dann sinkt die Zahl bis Mitte August bis auf fast Null, um anschließend wieder leicht zuzunehmen; dies dürften Tiere der partiellen zweiten Generation sein. Von Mitte August bis Ende September wurden insgesamt 16 Falter beobachtet.

Im Elsaß: „vole en deux générations de fin mai à fin juin et de fin juillet à fin août“ (FELDTRAUER 1989). An den Fundorten in den Vogesen (700 bis 1000 m) nur eine Generation (J.-J. FELDTRAUER, pers. Mitt.), in der Ebene in einem inzwischen zerstörten Habitat trat eine „(partielle?) zweite Generation“ auf (J.-J. FELDTRAUER, pers. Mitt., Gewährsmann: KUMMERER). In den Vogesen gelang ein Nachweis eines Falters der zweiten Generation (28. VIII. 1934, PICARD 1948 b), der belegt, daß diese auch in höheren Lagen auftreten kann. SCHEUBEL (1985) gibt hingegen nur eine Generation an.

In Italien sind zwei Generationen anscheinend die Regel: Zwar spricht VERITY (1920) von drei Generationen, doch ist dies mit Sicherheit unzutreffend. In

seinem großen Standardwerk (VERITY 1940) beschreibt er die Phänologie von *C. floccifera* detailliert wie folgt: „La schiusura primaverile comincia, nei piani, molto piu tardi di quella dell'*alceae*, in quanto gl'individui precoci compaiono solo agli ultimi di maggio e la massa, di solito, nella prima metà di giugno, con ♀♀, però, anche nei primi giorni. Quest'ultimo fatto mi aveva, a un tempo, indotto a credere che, nell'Italia peninsulare ci fosse una II generazione, la quale schiudesse alla fine di giugno e in luglio, caratterizzata dalla frequenza della forma *fulvipinnulis*; che ciò possa succedere in località ed annate propizie, con schiusura precoce della I generazione, non è, forse, da escludersi, ma, in via ordinaria, mi sono convinto che le schiature di codesta epoca sono tardive della I e sono più abbondanti quando la primavera è stata fredda o molto piovosa. La II generazione costante e vera è quella che comincia a schiudere in agosto, con farfalle dall'aspetto nettamente diverso da quello precedente; la massa appare la principio di settembre, ma le ♀♀, sempre molto meno frequenti dei ♂♂, piuttosto verso la fine e fino alla metà di ottobre et oltre. Tutto questo, secondo le mie osservazioni continuate a Firenze, ma ritengo, dai dati veduti, che lo stesso, avvenga in tutto la penisola. Viceversa, di Sicilia ... ma con una sola generazione, non l'ho vista chi di giugno e ZELLER la ricorda di aprile e maggio a Siracusa; si può spiegare la mancanza di un secondo ciclo col disseccarsi delle Labiate, su cui dovrebbe sviluppare la larva. Anche nell'Italia settentrionale vi è, senza dubbio, costantemente una II generazione, salvo nelle valli alpestri più fredde, ma la I è la principale e molte larve, a sviluppo lento, anche se sono sgusciate al principio di luglio, non arrivano alla quarta muta che alla fine d'agosto e cadono in letargo, verso la fine di settembre, prima di compiere la quinta, per cui vi sono dei ceppi monogoneutici accanto ad altri, a sviluppo rapido e digoneutici.“ STEFANELLI (1900, Toskana): „Da maggio alla metà di ottobre“, ORTALI & BERTACCINI (1987) zufolge „da maggio a settembre in due generazioni“, ebenso PARENZAN (1975), der von zwei Generationen (April bis Juni und Juli/August) ausgeht. Für das Aostatal: Funde Mitte Juli auf 700–1300 m (BROCKMANN 1984–1988)³⁵ beziehungsweise auf 2000 m „einzeln am 6. VIII. 1973“ (KÜHNERT 1979). QUERCI (1931–1932) formuliert „La mia convinzione è che la specie abbia una sola generazione che schiude gradatamente quando le circostanze d'ambiente glie lo permettono.“ Auch RAGUSA (1919) gib für Sizilien nur eine Generation an. In der Toskana fand er Falter von Juni bis August. In der Umgebung des Gardasees tritt *C. floccifera* offenbar in nur einer Generation von Juni bis August auf (SALA 1996). CERNIGLIARO et al. (1992) melden Funde in Ostsizilien zwischen dem

³⁵ BROCKMANN (pers. Mitt. 1998) ergänzt: „Flugzeit überall [in den Hochlagen und am Talgrund] vor allem in der 2. Julihälfte und in den August hinein, aber wohl auch Funde – nicht von mir und nicht gesehen – im Juni. Es liegt zuwenig (oder gar kein) Material vor, um eine 2. Generation im Talgrund abzutprüfen.“

19. v. (350 m) und 13. vi. (1100 m). Die unterschiedlichen Angaben zeigen, daß ohne die Berücksichtigung der Präimaginalstadien bei Aussagen zur Generationenfolge Vorsicht angebracht ist.

Aus Südeuropa liegen verschiedene Hinweise auf eine Sommerruhe der Raupe während der trockenheißen Jahreszeit vor, die dazu führt, daß *C. floccifera* dort nur eine Generation im Jahr hat. Ursache dafür ist Nahrungsmangel, weil die Nährpflanzen vertrocknen und erst nach den Herbstregen wieder austreiben. Für Italien melden dies VERITY (1940, siehe oben), RAGUSA (1916; Sizilien), für die Provence in Frankreich NEL (1985)³⁶. Ähnliches hatte bereits der verdienstvolle POWELL (1918) notiert: „Au Pacanaglia [Alpes Maritimes], avant mon départ, j'ai remarqué que tous les plants de la Labiée, choisie par la ♀ d'*Altheae* pour la ponte, se desséchaient; avant la fin de l'été, ces plants seront certainement secs. Il n'est pas possible que la chenille d'*Altheae* atteigne toute sa taille avant le dessèchement de sa nourriture. Il me semble probable qu'elle doit aestiver, au moins partiellement; peut-être recommence-t-elle à se nourrir après le pluies d'automne, car il est vraisemblable que la Labiée donne quelques feuilles nouvelles à cette époque?“ Möglicherweise stellt die Fähigkeit der Raupe, je nach den örtlichen Verhältnissen eine Sommerruhe einzulegen, eine Anpassung an wechselrockene Standortverhältnisse dar.

Einige weitere Angaben zu Frankreich: „In the mountains of the Basses-Alpes it seldom emerges before mid-July“ (ROWLAND-BROWN 1916). In der Ardèche im Juni (CLEU 1953), in der Haute-Provence im Juli und August (nur zwei Exemplare, DUFAY 1965–1966). Für die Pyrenäen meldet DUFAY (1961) den Zeitraum Mai–September ohne Generationenangabe. Laut GAILLARD (1952–1953) im Département Gard zwei Generationen, er erwähnt allerdings nur Juli-Funde, ebenso PICARD (1948 a).

In Spanien angeblich zwei Generationen (Mai/Juni und Juli/August; GÓMEZ-BUSTILLO & FERNÁNDEZ-RUBIO 1974, FERNÁNDEZ-RUBIO 1991). Nach MANLEY & ALLCARD (1970) treten Falter zwischen April und September auf. QUERCI (1931–1932) erwähnt Funde in Katalonien von Juli bis 3. September, von Sarrañá de Cuenca vom 22. Mai bis 20. Juni.

³⁶ Interessanten Beobachtungen finden sich bei NEL (1985): „La durée de l'unique génération peut être assez longue selon les stations et l'altitude (du 20 mai au 28 juillet). ... Ce sont les chenilles des 3^e et 4^e stades qui hivernent. D'autre part, on observe un repos estival en août-septembre comme chez *Carcharodus lavatherae* et *Pyrgus sidae*.“ Das Phänologiediagramm von „Signes, forêt domaniale des Morières, 700 m, Var“ (wohl zumindest teilweise auf Freilandbeobachtungen basierend) datiert die Puppenphase bereits auf Anfang Mai, den Falterflug der einzigen Generation von Ende Mai bis Anfang Juli.

In der Slowakei Fund eines Männchens am 25. v. 1958 (MOUCHA & NOVAK 1960). RÁKOSY & WEBER (1986) bezeichnen *C. floccifera* für Sighișoara (Schäßburg) im zentralrumänischen Siebenbürgen als zweibrütig, wobei sie sich allerdings nur auf zwei Männchen vom 6. v. 53 und 16. vii. 1971 stützen. In Polen sollen zwei Generationen „im Mai sowie im Juli und August, und sogar noch im September“ auftreten (KRZYWICKI 1970). BUSZKO et al. (1996) geben Mitte Juni bis Mitte Juli an. Vermutlich sind die Verhältnisse hier ähnlich wie in Oberschwaben (siehe unten) gelagert. Baltikum: In Litauen im Juni und Juli (IVINSKIS 1993). Eine umfangreiche Liste aus Rumänien (n = 75), die wir S. MIHUT (pers. Mitt.) verdanken, zeigt einen eindeutigen Schwerpunkt der Flugzeit von Mitte Juni bis Anfang August. Nur einzelne Meldungen stammen aus dem Mai (6. v. 1963, Sighișoara; 19. v. 1983, Hagieni) beziehungsweise Ende August bis September (Extremdatum: 19. ix. 1919, Bukarest).

Aus dem östlichen Teil des Verbreitungsgebiets liegen nur wenige Angaben vor: In Westsibirien von Mai bis Juli (LUKHTANOV & LUKHTANOV 1994) beziehungsweise „von Juni bis Mitte August, eine oder zwei Generationen“ (KORSHUNOV & GORBUNOV 1995). Ein alter Nachweis aus dem Ural nördlich Ufa datiert vom 27. Juni (ein stark abgeflogenes Männchen, HOYNINGEN-HUENE 1904). DEVYATKIN (1997) resümiert: „Flight period: June-July, in the south possibly in two generations.“ In den Gebirgen der Osttürkei tritt *C. floccifera* von Anfang Juli bis Mitte August auf, er ist hier – was angesichts der Höhenverbreitung naheliegt – offensichtlich einbrütig (HESSELBARTH et al. 1995). In Griechenland dauert die Flugzeit von April bis August, die Generationenzahl ist jedoch unklar (PAMPERIS 1997).

Wegen des Mangels an Freilandbeobachtungen war die Entwicklung der Präimaginalstadien lange unklar, noch EBERT & RENNWALD (1991) vermuteten Überwinterung der erwachsenen Raupe analog zur Phänologie von *C. alceae*. Auch die von HOFMANN & MARKTANNER (1995) vertretene Auffassung „Überwinterung ... gelegentlich auch als Puppe“ trifft nicht zu (in diesem Fall müßten Falter bereits im Frühling und nicht erst im Sommer auftreten). Dabei hatte bereits GROSS (1894) in seiner auf einer Zucht basierenden guten Arbeit alle wesentlichen Aspekte korrekt dargestellt. SPULER (1908, wohl auf persönliche Mitteilungen von GRIEBEL zurückgehend), gibt eine Dauer des Puppenstadiums von 20 Tagen an.

ROWLAND-BROWN (1916) berichtet: „Dr. CHAPMAN [die Quelle wurde von uns nicht überprüft] records a pupa found near Cannes on March 6th, 1899“. Diese Angabe erscheint uns für *C. floccifera* viel zu früh und würde eher auf *C. alceae* zutreffen.

6.2 Einfluß des Wetters

Das Wetter ist einer der wichtigsten Einflußfaktoren auf Insektenpopulationen (vergleiche DENNIS 1993). Niedrige Temperaturen können die Präimaginalentwicklung verzögern und hohe sie beschleunigen. Auch die Generationenzahl ist oft wetterabhängig. Bestimmte Witterungseinflüsse können zudem die Abundanz der Arten positiv oder negativ beeinflussen.

Das Klima im östlichen Oberschwaben ist atlantisch geprägt. Die mittlere wirkliche Lufttemperatur pro Jahr liegt zwischen 8 und 9°C im Bodenseebecken und geht parallel zur Höhenlage im württembergischen und bayerischen Allgäu auf 6–7°C zurück (EBERT & RENNWALD 1991). Die aktuellen Fundorte von *C. floccifera* liegen im Bereich von 7–8°C. Bei den Niederschlägen macht sich der Rückstauereffekt der Alpen bemerkbar in einer Zunahme der mittleren jährlichen Niederschlagssummen von unter 800 mm im westlichen Bodenseegebiet bis auf knapp 1800 mm im Grenzgebiet zu Österreich (EBERT & RENNWALD 1991). Die Habitate des Heilziest-Dickkopffalters liegen im Bereich zwischen 1000 und 1400 mm.

Auf eine interessante Korrelation zwischen klimatischen Werten und der Verbreitung von *C. floccifera* macht – auf Bayern bezogen – R. BOLZ (pers. Mitt.) aufmerksam. Demnach benötigt die Art folgende Bedingungen:

- Durchschnittliche Lufttemperatur im Jahr > 7°C.
- Durchschnittliche Lufttemperatur im Juli > 16°C.
- Durchschnittliche Lufttemperatur im April > 6°C.
- Durchschnittliche Lufttemperatur in der Vegetationsperiode > 12°C.
- Andauer der frostfreien Zeit mindestens 180 Tage im Jahr.
- Keine deutliche Korrelation zwischen Niederschlagssummen und dem Verbreitungsareal.

Für Baden-Württemberg standen uns keine entsprechend genauen Klimadaten zur Verfügung. Zumindest für die durchschnittliche Jahrestemperatur können wir aber die Feststellungen von R. BOLZ bestätigen.

6.3 Untersuchungsergebnisse

6.3.1 Imagines

Nachdem wir in unserer vorbereitenden Arbeit (ALBRECHT & GOLDSCHALT 1993) auf Grund weniger widersprüchlicher Einzelfunde noch kein schlüssiges Phänologiekonzept darstellen konnten, darf die jahreszeitliche Entwicklung von *C. floccifera* im deutschen Bodenseegebiet dank zahlreicher Freilandbeobachtungen von Faltern und Präimaginalstadien nunmehr als weitge-

hend aufgeklärt gelten: Der Heilziest-Dickkopffalter ist hier einbrütig mit einer im Untersuchungszeitraum (1994–1996; in diesen Jahren wurde gezielt auf spätfliegende Falter geachtet) regelmäßig auftretenden partiellen 2. Generation (vergleiche Abb. 39).³⁷

Die Flugzeit dauert an den deutschen Fundstellen in der Regel von Mitte Juni bis Mitte oder Ende Juli sowie von Ende August bis Mitte September. Frühere Falter sind gelegentlich anzutreffen. An einer Stelle in Vorarlberg treten sie offenbar regelmäßig schon Ende (vielleicht sogar Mitte) Mai auf. 1995 flogen dort Falter vom 17. Juni (eigene Beobachtung). Am 10. Oktober desselben Jahres stellte U. AISTLEITNER (pers. Mitt.) noch ein Weibchen fest. Dabei handelt es sich um den einzigen Oktober-Fund und den mit Abstand jahreszeitlich spätesten Nachweis, der uns bekannt geworden ist. Vermutlich ist dieser Extremwert auf den um ca. 2,2°C kühleren September dieses Jahres zurückzuführen, der den Schlupf des Tieres bis zu den warmen Tagen im Oktober hinauszögerte. Auch im September 1996 flogen an dieser Stelle wieder Tiere einer zweiten Generation (U. AISTLEITNER, pers. Mitt.). Unter Berücksichtigung alter Nachweise (siehe oben) stammt aus Vorarlberg damit sowohl der jahreszeitlich früheste als auch der späteste bekannte Falterfund in Mitteleuropa. Inzwischen wurde auch aus dem österreichischen Bundesland Salzburg ein Beleg für eine partielle 2. Generation bekannt: GROS wies bei Kuchl am 25. ix. 1994 ein Exemplar nach (EMBACHER 1997).

Die Belege für die partielle zweite Generation an den oberschwäbischen Fundstellen sollen hier wegen ihrer Bedeutung einzeln aufgeführt werden:

- 26. viii. 1994, Gebiet 9: 1 geschlüpfte Puppe in frischen(!) *Betonica*-Blättern, 2 noch nicht geschlüpfte Puppen.
- 7. ix. 1994, Gebiet 9: 12.00–13.15 Uhr bei sonnigem und warmem Wetter (Föhn) 2 geschlüpfte Puppen, 2 ♂♂, 1 ♀, Eiablage³⁸.
- 19. ix. 1994, Gebiet 9: 14.35–15.20 Uhr bei leichter Bewölkung und ca. 20°C 1 abgeflogenes ♂ und 1 weitere leere Puppe. Trotz Schlechtwetterperiode seit dem 12. ix. (Kälte bis knapp über 0°C, Regen) ist der Falter noch aktiv! Am 27. ix. keine Falter mehr nachweisbar.

³⁷ Die Interpretation von HESSELBARTH et al. (1995, Bd. 1: 199), die aus unseren früheren Angaben zur Phänologie von *C. floccifera* (ALBRECHT & GOLDSCHALT 1993) auf Überwinterung im Puppenstadium in Oberschwaben schließen, ist unzutreffend! *C. floccifera* überwintert hier ausschließlich als halb erwachsene Raupe und keinesfalls als Puppe. Erwachsene Raupen im Spätsommer verpuppen sich, und Puppen entlassen noch im selben Jahr den Falter oder gehen bei kaltem Wetter zugrunde. Die Puppe kann mit hoher Wahrscheinlichkeit nicht erfolgreich überwintern.

³⁸ Dieser Fortpflanzungserfolg ist ein Beleg dafür, daß es sich bei den Herbsttieren in Oberschwaben zumindest in diesem einen Fall um eine echte zweite Generation und nicht nur um noch im gleichen Jahr geschlüpfte Nachkommen der Sommerfalter handelte.

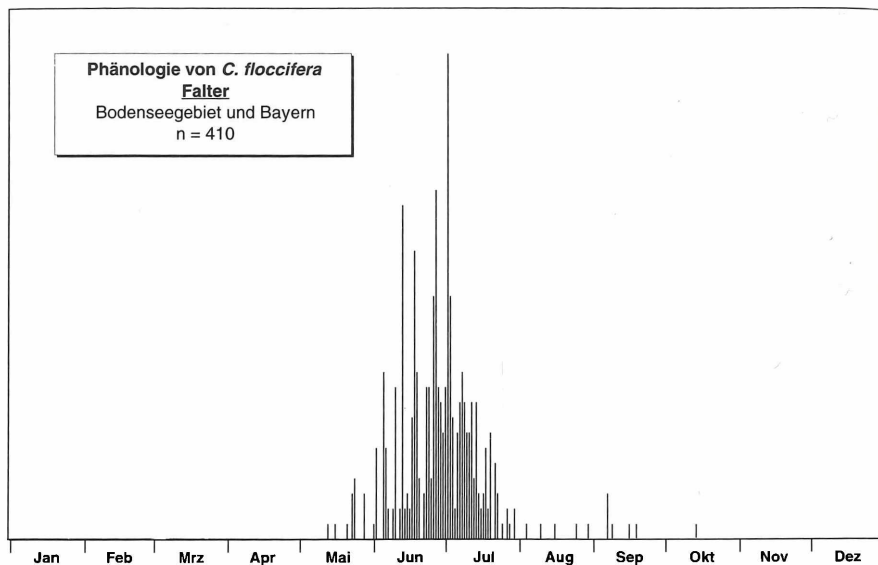


Abb. 39: Phänologiediagramm (Imagines) für das Bodenseegebiet und Bayern, n = 410 (Beobachtungssumme aus allen Untersuchungsjahren; Meldungen aus der LfU-Datenbank). Die zweite Generation, aber auch deren vergleichsweise schwaches Auftreten sind deutlich erkennbar.

- 9. ix. 1995, Gebiet 1: 2 leere Puppenhüllen, 1 frisches ♂.
- 17. viii. 1996 Gebiet 1: 1 noch nicht geschlüpfte Puppe, 1 L₄-Larve. Nachkontrolle am 31. viii.: Die Puppe ist verlassen, die Raupe voll erwachsen.

Auffallenderweise wurden die Belege für die zweite Generation lediglich in zwei der Untersuchungsgebiete gefunden, obwohl auch mehrere andere Lebensräume im Herbst gezielt kontrolliert wurden.

Die Flugzeitunterschiede in Oberschwaben waren im Untersuchungszeitraum recht gering, soweit dies aus der teilweise schmalen Datenbasis einzelner Jahre abgeleitet werden kann. Vor dem 15. Juni gab es praktisch keine Beobachtungen, nach dem 15. Juli nur sehr wenige. 1996 flogen noch am 18. vii. zahlreiche Falter (es gab bereits L₁-Larven) in mehreren Gebieten, die Flugzeit dauerte sicherlich noch einige Tage länger. 1997, das durch einen verregneten Juni und Juli auffiel, waren sogar noch am 29. vii. in den Gebieten 2, 3 und 9 einzelne abgeflogene Tiere unterwegs. In den ersten drei Augustwochen fehlen Nachweise völlig. Die Flugzeit der Herbstfalter reicht dann vom 7. September (1994) über den 9. September (1995) bis zum 19. September

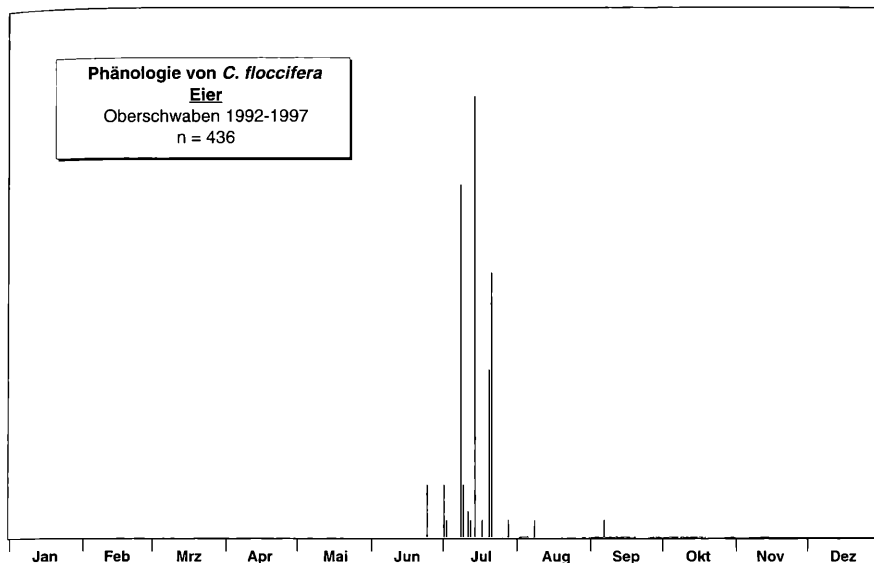


Abb. 40: Eifunde in Oberschwaben (baden-württembergischer und bayerischer Teil), n = 436 (Beobachtungssumme aus allen Untersuchungsjahren).

(1994). Für 1994 und 1996 ist die zweite Generation durch frisch geschlüpfte Puppen Ende August beziehungsweise Anfang September belegt.³⁹

Zum Vergleich seien hier die Extremdaten der von uns beobachteten Falter aus den Jahren 1993 bis 1997 angegeben (vergleiche Tabelle 3). Diese erheben keinen Anspruch auf Vollständigkeit (vor allem im Hinblick auf die Herbstgeneration), da die Beobachtungsintensität unterschiedlich war, geben allerdings gewisse Anhaltspunkte.

Tabelle 3: Flugzeitdaten von *C. floccifera* in den Beobachtungsjahren (Bodenseegebiet).

Jahr	1993	1994	1995	1996	1997
Erster Falter	16. vi.	17. vi./7. ix.	10. vi./9. ix.	15. vi.	5. vi.
Letzter Falter	3. vii.	12. vii./19. ix.	22. vii./9. ix.	18. vii.	29. vii.
Falter gesamt	40	42	42	20	42

³⁹ Bei Funden leerer Puppen im Spätsommer ist eine genaue Beachtung ihres Erhaltungszustandes wichtig, da gelegentlich auch Exuvien von im Juni/Juli geschlüpfen Faltern noch nach einigen Wochen gefunden werden können. Sie sind aber an der nur noch in Resten vorhandenen Wachsbestäubung und der Verfärbung der Blätter, in die sie eingesponnen sind, erkennbar.

6.3.2 Präimaginalstadien⁴⁰

Eifunde datieren im Gefolge der Falterflugzeit von Ende Juni (25. vi. 1994, Gebiet 1; bis in die zweite Julihälfte (21. vii. 1994, Gebiet 8, etwa die Hälfte der zahlreichen Eier ist bereits verlassen). Auch eine Eiablage der Herbstfalter (7. ix. 1994, Gebiet 9) wurde registriert. Die Jungraupen schlüpften in der Zucht nach ca. 2 Wochen aus dem Ei (GROSS 1894 spricht von 16 Tagen). Die ersten von ihnen traten im Freiland am 10. Juli auf (1994, Gebiet 9; zu dieser Zeit flogen auch noch Falter). Anschließend gelangen im Juli und August zahlreiche Funde, da die Junglarven noch relativ häufig sind und ein auffälliges Fraßbild erzeugen.

Sie wachsen im Hochsommer zunächst rasch heran, wobei sie sich zweimal häuten. Anfang August befinden sich die meisten schon im dritten Stadium (Nachweise zum Beispiel am 5. viii. 1995: 2 L₃ im Gebiet 5, 1 L₂ und 6 L₃ am 9. viii. 1995 im Gebiet 2 oder je eine L₃ in den Gebieten 1 und 3 am 17. viii. 1996). Im Laufe dieses Monats jedoch geht die Nahrungsaufnahme – wie sich aus den immer geringer werdenden Fraßspuren ablesen läßt – kontinuierlich zurück und wird in der Regel Anfang bis Mitte September weitgehend eingestellt. In der Zucht waren im Herbst 1995 einige Tiere bereits Anfang September inaktiv; im Freiland fanden wir zum Beispiel am 9. ix. 1995 im Gebiet 2 zwei Junglarven, die sich zur Überwinterung in kleine Heilziest-Blättchen eingesponnen hatten.

Das Überwinterungsstadium ist L₃ (eigene Beobachtungen in Freiland und Zucht, vergleiche auch PN-SBN 1997). WEIDEMANN (1995) zufolge überwintert die kleine Raupe, er nennt jedoch kein Stadium explizit. GROSS (1894) gibt dazu passend an „überwinterten ziemlich klein“. Ein geringer Teil der Tiere (leider können wir keine nähere Schätzung über dessen Anteil abgeben) entwickelt sich jedoch rasch weiter, um sich bereits Ende August oder Anfang September zu verpuppen. Bei günstigem Wetter schlüpfen dann bald die Imagines der partiellen zweiten Generation. Nicht in allen Fällen scheint dies auch zu gelingen. Eine Raupe, die im Gebiet 1 am 29. viii. 1993 fast erwachsen war, hatte am 4. x. erst das Vorpuppenstadium erreicht (das Temperaturen waren im September und Oktober unterdurchschnittlich). Bei der Überprüfung des Gespinstes am 13. xi. stellte sich heraus, daß ihr die Verpuppung nicht mehr gelungen und sie der herbstlichen Kälte zum Opfer gefallen war.

⁴⁰ Die konkreten Fundangaben sollen nur als Beispiele dienen und stellen keine vollständige Liste unserer Nachweise dar.

Relativ häufig fanden wir bereits im Hochsommer größere Raupen. So zum Beispiel im Gebiet 1 am 8. VIII. 1993 eine 1 cm lange L_4 - Raupe und am 8. VIII. 1995 ebendort sogar zwei schon fast erwachsene Larven sowie eine dritte, die sich in der Häutungsruhe von L_4 nach L_5 befand (ferner 2 L_2 und 3 L_3). Am 20. VIII. 1995 waren zwei der großen Tiere bereits verpuppt. Vermutlich stammten diese Tiere von den (nicht beobachteten) Faltern ab, die bereits Anfang Juni (Funde leerer Puppenhüllen am 10. VI.) in einer kurzen Schönwetterperiode geschlüpft waren und Eier gelegt hatten. In der nachfolgenden Schlechtwetterphase dürften diese Larven einen Entwicklungsvorsprung vor den nachfolgenden Larven erlangt haben, die aus erst Ende Juni bis Mitte Juli abgelegten Eiern schlüpften (Ablagebeobachtungen im Gebiet 1 noch am 15. VII.). Ähnliche Gründe dürften auch für die Entwicklungsunterschiede zwischen zwei Raupen verantwortlich sein, die am 29. VII. 1997 in nur 10 cm Abstand gefunden wurden (Gebiet 3). Während sich die eine im ersten Stadium befand – gleichzeitig waren auch noch nicht geschlüpfte Eier vorhanden –, hatte die andere sich bereits zum vierten Stadium entwickelt.

Das unterschiedliche Wachstum der Sommerraupen zeigen auch unsere Funde am 18. VIII. 1993 in Gebiet 1: Dort war neben zwei 1 cm langen Tieren, die sich zu einer zweiten Generation entwickelten eine nur 5 mm lange Larve anzutreffen. Am selben Tag fanden wir im Gebiet 2 lediglich zwei kleine Raupe, die bei einer Nachkontrolle am 29. VIII. nicht gewachsen waren. Dasselbe wurde bei einer zweiten Überprüfung am 4. X. festgestellt. Im Gebiet 9 fanden sich am 26. VIII. 1994 in unmittelbarer Nachbarschaft 3 L_3 - und 1 L_4 - Raupe neben einer bereits verlassenen und zwei noch nicht geschlüpfen Puppen. Am 7. IX. waren dann neben den Jungraupen mehrere Falter unterwegs. Ähnliche Verhältnisse am 9. IX. 1995 in Gebiet 1: 2 leere Puppenhüllen, 1 frisches ♂ und 1 L_3 - Raupe. 1996 dann ebendort am 17. VIII. 1996 1 noch nicht geschlüpfte Puppe, 3 L_1 - und 1 L_4 - Larven. Bei einer Nachkontrolle am 31. VIII. 1996 war die Puppe verlassen und die größere Raupe völlig erwachsen – trotz des in diesem Jahr feuchten und kühlen Sommerwetters.

Die Zahl der Raupennachweise geht in Laufe des September zurück, da die Tiere dann bereits weniger häufig sind (und wir in diesem Monat auch weniger Exkursionen unternahmen). Nach der herbstlichen Wiesenmäh (in Flächen des Vertragsnaturschutzes ab 15. September) können Raupen nur noch an nicht gemähten Stellen gefunden werden. Auf diese Weise gelang auch der Nachweis der Überwinterung im Raupenstadium, durch zwei Beobachtungen derselben Tiere im Herbst und im darauffolgenden Frühjahr (9. IX. 1995 und 24. V. 1996, Gebiet 2; 1. IX. 1995 und 23. V. 1996, Gebiet 9) bewiesen. Die Raupen, die aus Eiablagen der partiellen 2. Generation hervorgehen, dürften im Laufe des September das dritte, überwinterungsfähige Stadium erreichen.

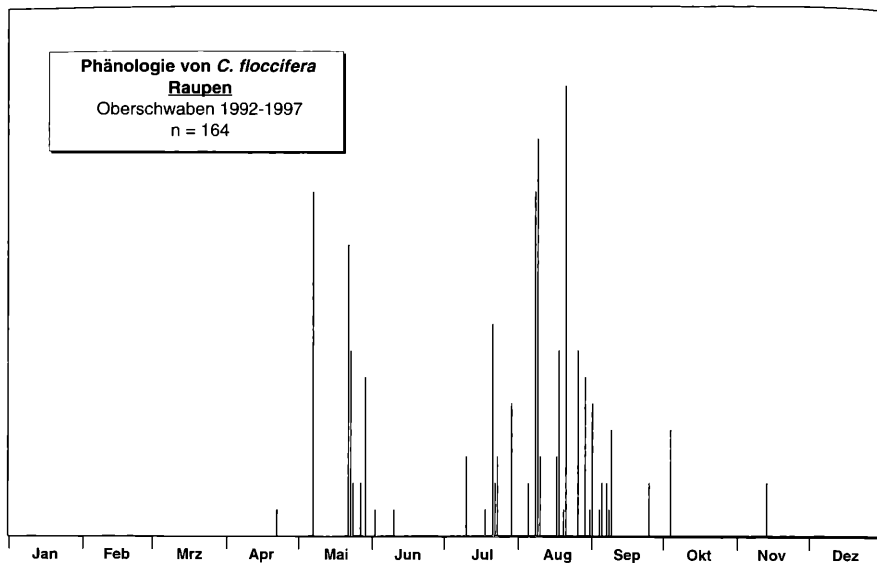


Abb. 41: Raupenfunde in Oberschwaben (baden-württembergischer und bayerischer Teil), n = 164 (Beobachtungssumme aus allen Untersuchungs Jahren).

Entsprechend unserer Beobachtungstätigkeit, die wir meist im April wieder aufnahmen, datieren dann Funde von mittelgroßen bis erwachsenen Larven noch den ganzen Mai hindurch bis Anfang (vereinzelt auch Mitte) Juni: 2. iv. 1995 (Gebiet 1) eine L_4 -Larve; 7. v. 1995 (Gebiet 1): vier L_5 (zwei davon ziemlich erwachsen, zwei weitere noch kleiner) und vier L_4 ; bei einer Nachkontrolle am 22. v. ist eines der Tiere bereits verpuppt; 7. v. 1995 (Gebiet 2): ein Tier in Häutungsruhe $L_{4/5}$; Nachkontrolle am 2. v.: Tier ist in L_5 ; 7. v. 1995 (Gebiet 8) eine L_4 ; 7. v. 1995 (Gebiet 9) zwei L_5 , zwei L_4 ; 22. v. 1993 (Gebiet 2) zwei erwachsene Raupen; 23. v. 1996 (Gebiet 1) sechs L_5 ; 24. v. 1996 (Gebiet 2) eine L_5 , (Gebiet 1) eine L_5 ; 27. v. 1995 (Gebiet 4) eine L_5 , eine L_4 ; 29. v. 1997 (Gebiet 3) drei L_5 , drei Vorpuppen; 2. vi. 1994 (Gebiet 1) ein erwachsenes Tier.

Puppenfunde machten wir in der zweiten bis vierten Junidekade, ausnahmsweise schon Ende Mai: 22. v. 1995 (Gebiet 1): zwei Puppen; 10. vi. 1995 (Gebiet 1): von vier Puppen bereits zwei geschlüpft; 11. vi. 1993 (Gebiet 2): eine Puppe; 17. vi. 1995 (Gebiet 9): eine Puppe; 19. vi. 1995 (Gebiet 1): die zwei nachkontrollierten Puppen noch nicht geschlüpft. 25. vi. 1994 (Gebiet 1): eine Puppe. 1995 waren im Gebiet 1 bereits am 22. Mai zwei Tiere verpuppt (es wurden jedoch gleichzeitig noch Raupen gefunden), so daß ein Flugzeitbeginn Ende Mai auch in Oberschwaben möglich erscheint. Das Gebiet wurde

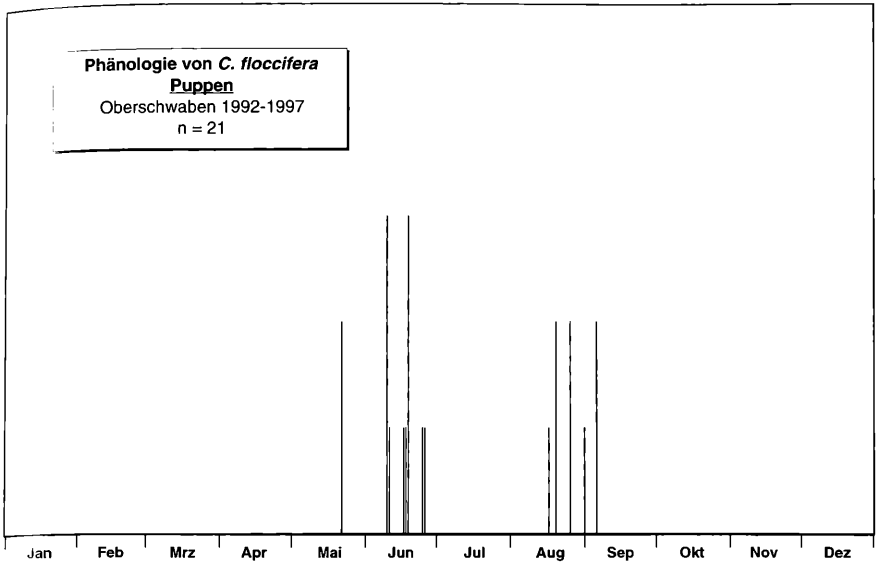


Abb. 42: Puppenfunde in Oberschwaben (baden-württembergischer und bayerischer Teil), n = 21 (Beobachtungssumme aus allen Untersuchungsjahren).

erst am 10. vi. nach einer mehrwöchigen Schlechtwetterperiode wieder aufgesucht, wobei zwei Puppen geschlüpft waren, zwei weitere aber noch nicht. Die Puppenruhe beträgt, wie durch Zuchtergebnisse belegt, etwa zwei Wochen.

Welche Ursachen zum Auftreten einer zweite Generation führen (denkbar: genetisch bedingt, durch Temperatur oder Tageslänge beeinflusst), läßt sich derzeit nicht sagen, ebenso ist unklar, wieso diese bisher nur in zwei der neun Untersuchungsgebiete festgestellt wurde. Methodische Gründe reichen als Erklärung unserer Ansicht nach nicht aus. Ebenso ist die Frage, welche Faktoren andernorts zum Auftreten früher Mai-Falter führen, noch offen.

Die Möglichkeit, daß es sich bei den früh beziehungsweise spät fliegenden Tieren um zwei unabhängige Stämme handelt, kann nach unserem Dafürhalten ausgeschlossen werden. Der Grund dafür ist, daß die Herbsttiere in so geringer Zahl auftreten und zudem zu einer Zeit fliegen, in der oft schon sehr ungünstiges Wetter herrscht. Eine erfolgreiche Fortpflanzung dieser Tiere ist nicht in jedem Jahr gesichert, obwohl sie andererseits auch nicht ausgeschlossen ist, wie die Beobachtung des eierlegenden ♀ am 7. ix. 1994 zeigt. Weitere Untersuchungen zu dieser Frage sind sehr erwünscht.

	Jan	Feb	Mrz	Apr	Mai	Jun	Jul	Aug	Sept	Okt	Nov	Dez
Falter						■	■		■			
Ei						■	■		■			
Raupe	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
Puppe						■		■				

Abb. 43: Idealisertes Phänogramm der Entwicklungsstadien von *C. floccifera* in Oberschwaben.

Zum Abschluß noch ein Vergleich mit der Flugzeit einiger typischer Begleitarten während des Untersuchungszeitraumes: *Euphydryas aurinia* fliegt deutlich früher als *C. floccifera*, nur allerletzte abgeflogene Tiere sind manchmal noch unterwegs, wenn die frischen Männchen des Dickkopfs erscheinen, so zum Beispiel am 17. VI. 1994 in Gebiet 1. Dagegen beginnt *Argynnis paphia* (LINNAEUS, 1758) an umliegenden Waldrändern gerade in Erscheinung zu treten, wenn die Flugzeit von *C. floccifera* soeben zu Ende gegangen ist, oder es kommt allenfalls zu ganz geringen Überschneidungen (dasselbe gilt auch für *Maculinea alcon*). Parallel mit dem Heilziest-Dickkopffalter sind in den Pfeifengraswiesen zu finden: *Argynnis aglaja*, *Brenthis ino*, *Melitaea diamina* (erscheint etwas später), *Melitaea parthenoides*, *Melanargia galathea*, *Aphantopus hyperantus*, *Ochlodes venatus*, *Plebeius argus*, *Maculinea teleius*, *M. nausithous* (erscheint etwas später).

6.4 Populationsdynamik

Der Heilziest-Dickkopffalter ist eine Art mit niedrigen Individuendichten auch in optimal erscheinenden Habitaten. Dies gilt für die uns persönlich bekannten Flugstellen und wird von anderen Entomologen bestätigt, zum Beispiel von D. JUTZELER (pers. Mitt.), PN-SBN (1997), WEIDEMANN (1995), A. & W. KRAUS (pers. Mitt.): „nur einzelne beziehungsweise wenige Falter, in zwei Fällen je etwa 15–20“, Beobachtungen an 15 Fundorten im Landkreis Weilheim-Schongau. R. OSWALD (pers. Mitt.): „1991 und 1992 ... jeweils etwa 5–6 Falter ... 1993 waren es deutlich mehr Falter (ca. 20 Stck.)“, Landkreis Garmisch-Partenkirchen.

Nur gelegentlich finden sich gegenteilige Beobachtungen, vor allem aus Gebirgslagen: So beschreibt E. BROCKMANN (pers. Mitt.) Ansammlungen Dutzender Falter an einem Bergbach im Aostatal (Norditalien). G. EMBACHER (pers. Mitt.) formuliert für das österreichische Bundesland Salzburg: „Die Populationen dort [auf 1000 bis 1200 m Höhe] sind doch um einiges stärker als die der Flachlandwiesen [um 500 m].“ Die Tatsache, daß größere Mengen von Faltern meistens an Saugstellen beobachtet wurden, läßt vermuten, daß die Tiere aus einem weiteren Umkreis zusammenkamen. ALBERTI (1964) berichtet

aus dem Kaukasus, daß er die Falter dort „in ganzen Scharen“ angetroffen habe. HESSELBARTH et al. (1995) geben jedoch für die Osttürkei an: „Die Falter werden fast nur einzeln gefunden, was vermutlich mit unterschiedlich langen Entwicklungszeiten der einzelnen Individuen zusammenhängt.“

Wie eingangs bereits erläutert, fingen oder markierten wir in unseren Untersuchungsgebieten keine Falter, so daß Rückschlüsse auf die Zahl der gleichzeitig und insgesamt in einem Lebensraum vorkommenden Imagines kaum zuverlässig möglich sind. Es kann daher nur geschätzt werden, daß kaum jemals mehr als 8–12 Falter gleichzeitig in einem Lebensraum auftraten. In guten Gebieten konnten zu günstigen Zeiten maximal 4 Falter gleichzeitig beobachtet werden (13. vi. 1997, Gebiet 9). Die Gesamtgröße einer Population in Oberschwaben dürfte (heutzutage) 2–3 Dutzend Imagines nicht überschreiten. Möglicherweise gibt es aber auch Ausnahmen, wie Beobachtungen im Gebiet 9 vermuten lassen. Dort sichteten wir am 13. vi. 1997 mindestens 11 Tiere; es kann geschätzt werden, daß insgesamt doppelt so viele Falter unterwegs waren. Allerdings ist das Gebiet auf Grund seiner Größe sehr unübersichtlich, so daß wir nicht ausschließen können, daß einige der sehr mobilen Falter mehrfach gezählt wurden.

Daß es in Oberschwaben derzeit noch Metapopulationen der Art gibt, ist mit Ausnahme von Gebiet 2 und eventuell 7/8 sehr unwahrscheinlich. Die einzelnen Vorkommen sind räumlich isoliert und liegen zum Teil mehrere Kilometer entfernt voneinander, durch Fettwiesen, Verkehrswege und Wälder (meist Fichtenforste) getrennt. Lediglich in zwei Gebieten entlang der Grenze zwischen den Bundesländern Bayern und Baden-Württemberg befinden sich mehrere Lebensräume in Entfernungen unterhalb eines Kilometers.

Es ist möglich, daß die niedrige Schnitthöhe bei der Mahd eine Ursache für die geringe Zahl von Faltern ist: Wie in den Abschnitten „Gefährdung“ und „Schutz“ noch näher erläutert wird, fallen ihr zahlreiche überwinterte Jungraupen in ihren Wohnröhren zum Opfer. Die Tiere werden entweder direkt getötet oder mit dem Mähgut abgeräumt. Dabei kann ein sehr hoher Prozentsatz aller Individuen erfaßt und die Population stark geschädigt werden. In den Alpen dürften derartige Effekte wegen der anderen Nutzung (in der Regel Beweidung) eine geringere Rolle spielen.

7 Verhalten

In diesem Abschnitt werden die Ergebnisse unserer Freilandbeobachtungen des Falters und seiner ersten Stände, ergänzt um Informationen aus der Literatur (relativ ausführliche Angaben zum Beispiel bei PN-SBN 1997), dargestellt.

7.1 Falter

Wie alle Tagfalter hat auch *C. floccifera* ein umfangreiches und interessantes Verhaltensrepertoire im Zusammenhang mit Nahrungsaufnahme und Fortpflanzung entwickelt. Vor allem die Balz ist sehr bemerkenswert.

7.1.1 Thermobiologie

Die Falter bevorzugen sonniges und warmes Wetter. Bei prallem Sonnenschein und Temperaturen um 30°C fühlen sie sich – im Gegensatz zu dem sie beobachtenden Entomologen – durchaus wohl und fliegen zur Nahrungsaufnahme, auf der Suche nach Weibchen und zur Eiablage munter umher.

Tagfalter sind ausgesprochen abhängig von der Sonneneinstrahlung. „Thermobiologische Aspekte spielen eine große Rolle bei praktisch allen Verhaltensweisen der Tagfalter. Sie sind zu berücksichtigen beim Blütenbesuch, bei der Eiablage, bei der Wahl des nächtlichen Ruheplatzes und ganz besonders im Zusammenhang mit dem ‚Revierverhalten‘ und der Geschlechterfindung“ (EBERT & RENNWALD 1991). Tagfalter haben zwei Strategien entwickelt, um die für den Flug notwendige Betriebstemperatur zu erreichen: „Reflexionssonnen“, bei dem das Licht in den V-förmig gehaltenen, meist hell gefärbten Flügeln hin- und hergeworfen wird um schließlich auf den Körper zu fallen (typisch: Gattung *Pieris*) und „Absorptionssonnen“, welches das einfallende Sonnenlicht direkt ausnutzt. Letzteres wird in Abhängigkeit von der vom Falter eingenommenen Haltung nochmals in „Rücken-“ und „Seitenstellung“ (typisch: Gattung *Colias*) unterschieden (ausführlichere Informationen und Literaturangaben zum Beispiel im Abschnitt „Thermobiologische Aspekte des Schmetterlingsfluges“ in EBERT & RENNWALD 1991, Bd. 1: 105–108).

Die Thermobiologie von Hesperiidien ist an anderen Arten (zum Beispiel *Ochloides venatus*) ausführlicher untersucht worden (vergleiche DREISIG 1995). Die dort gewonnenen Ergebnisse können aber nicht ohne weiteres auf *Carcharodus floccifera* übertragen werden, da *O. venatus* eine ausgesprochene „perching species“ ist und eine abweichende Flügelstellung beim Sonnen zeigt.

Bei *C. floccifera* handelt es sich um einen „Absorptionssonner“ in „Rückenstellung“, wie dies bei den Pyrginae üblich ist. Die Falter sonnen sich unseren zahlreichen Beobachtungen zufolge stets mit waagrecht ausgebreiteten Flügeln, wobei sie gerne auf Heilziest-Blüten sitzen. Häufig steht das Sonnen in Verbindung mit der Nahrungsaufnahme (vorher, nachher) oder der Eiablage. Wenn die Tiere ihre optimale Körpertemperatur erreichen, werden die Flügel langsam in V-Stellung gebracht. Bei großer Hitze im Hochsommer sahen wir allerdings auch mehrfach Falter, die ihre Flügel über dem Rücken schlossen und nicht mehr flogen, um Überwärmung zu vermeiden.

Offene Bodenstellen scheinen für diese Art beim Sonnen zumindest in den oberschwäbischen Lebensräumen keine Rolle zu spielen. Obwohl es sie in manchen Pfeifengraswiesen, vor allem trockeneren (beziehungsweise entwässerten), zahlreich gibt, konnte dennoch von uns nie ein Falter beobachtet werden, der sich dort niederließ. Lediglich einmal setzte sich ein frisches ♂ am 2. Juli 1995 mittags bei schwülwarmem Wetter und starker Bewölkung am Rande der durch Straßenbau zerstörten Streuwiese (Gebiet 9) kurz auf die dort aufgeschüttete und noch nicht begrünzte Böschung. Möglicherweise verzichtet der Heilziest-Dickkopffalter bei uns auf das Sonnen an offenen Bodenstellen, weil die hohen Lufttemperaturen im Sommer einen zusätzlichen Windschutz, wie er am Boden gegeben ist, überflüssig machen.

7.1.2 Aktivitätszeit und Ruhehaltung

Die Falter werden morgens erst recht spät munter. So flog ein Weibchen am 2. VII. 1994 (Gebiet 1), das um 9.45 Uhr (MESZ) beim Sonnen angetroffen wurde, noch nicht freiwillig. Trotz wolkenlosem und warmem Wetter begannen die ersten Falter an diesem Tag erst kurz vor 11 Uhr mit Such- und Nahrungsflügen. Abends endet ihre Aktivitätszeit im Hochsommer zusammen mit der anderer Falter im gleichen Lebensraum (*Melitaea diamina*, *M. parthenoides*) zwischen 18 und 19 Uhr.

Während die meisten Tagfalter nachts ihre Flügel über dem Rücken zusammenlegen, zeigen die Mitglieder der Gattung *Carcharodus*, soweit bekannt, ein völlig anderes Verhalten. Sie schlagen die Flügel dachförmig nach unten, wie es viele Nachtfalter tun. Dies gilt für *C. alceae* (Abbildung bei WEIDEMANN 1995), bei dem dieses Verhalten schon lange bekannt ist; vergleiche ZELLER (1847), *C. lavatherae* (Abbildung bei BINK 1992), und auch für *C. stauderi* (POWELL 1914 schildert: „la position assez curieuse, souvent adopté par les *Carcharodus* au repos, les ailes ouvertes et déprimées en toit, les antennes baissées et l'abdomen relevé en courbe“). Daneben hat aber auch *Erynnis tages* (vergleiche ZELLER 1847, Abbildung bei EBERT & RENNWALD 1991, oder die Beobachtungen von SPEYER 1879 an „eingezwängerten“ Faltern) eine ähnliche Ruhehaltung. Diese Art krümmt allerdings ihr Abdomen nicht empor.

C. floccifera bildet keine Ausnahme von der typischen *Carcharodus*-Ruheposition. Ausführlich beobachteten wir dieses Verhalten am Abend des 2. VII. 1994 im Gebiet 2, als sich ein Männchen ab 19.30 Uhr auf einem Heilziest-Blütenährchen zur Übernachtung festsetzte (vergleiche Abb. 44). Auf den noch geschlossenen graugrünen Blütenähren des Heilziests sind die Falter gut getarnt. Ob die Falter die ganze Nacht dort verbringen oder sich später am Abend noch in tiefere Vegetationsschichten zurückziehen, ist nicht bekannt.

Die Ruhehaltung wird manchmal – offenbar in Abhängigkeit von der Lufttemperatur – auch tagsüber eingenommen, wenn die Sonne von Wolken verdeckt wird. Während die Falter im Hochsommer dann lediglich die Flügel in Erwartung eines baldigen Wiedererscheinens der Sonne flach ausbreiteten oder die Ruheposition nur andeutungsweise einnahmen, zeigten sie bei kühlem Wetter sehr rasch die typische, voll ausgeprägte Ruhestellung: so zum Beispiel am 17. Juni 1994 oder noch deutlicher am 9. September 1995, einem recht kühlen Tag (ca. 15°C), an dem sich die Sonne immer nur kurze Zeit zeigte. Ein Männchen der partiellen 2. Generation saß auf einer Teufelsabbiß-Blüte und saugte, nahm jedoch innerhalb weniger Sekunden die ausgeprägte Ruhehaltung ein, sobald die Sonne verschwand. Nachdem sie wieder schien, dauerte es längere Zeit, bis der Falter zum gewöhnlichen Absorptionsverhalten mit ausgebreiteten Flügeln übergang.

Bereits TUTT (1896 a) beobachtete die Ruhehaltung in den französischen Alpen: „Newly emerged specimens of this species rest with the wings outspread. ... The end of the abdomen is turned very strikingly upwards.“ Nach einer ergänzenden Angabe von TUTT (1896 b) gilt dies nur für frische Tiere: „A very fine specimen rested naturally with outspread wings, ... and continued to do so for several days, ... a worn specimen of the same species rested in quite orthodox butterfly fashion.“

Ein schönes Foto von einem ♂ in der Ruheposition enthält PN-SBN (1997). ♀♀ in Ruheposition konnten von uns noch nicht gefunden werden, sie dürften sich aber nicht wesentlich anders verhalten als die Männchen, wie die Beschreibung bei POWELL (1918: 346) vermuten läßt.

7.1.3 Nahrung

Wie alle einheimischen Hesperiidien ist auch *C. floccifera* ein eifriger Blütenbesucher. Seine Rüssellänge befähigt ihn zur Nektaraufnahme auch aus Blüten mit relativ tiefen Kelchen. Die wichtigste Nektarquelle ist in den oberschwäbischen Lebensräumen die Raupennahrungspflanze Heilziest (*Betonica officinalis*), an dem die Tiere meist blütenstet saugen. Wie bei unseren zahlreichen Begehungen deutlich wurde, zieht diese Pflanze in Oberschwaben sicherlich mehr als 90 Prozent der Blütenbesuche von *C. floccifera* auf sich. Gelegentlich beobachteten wir aber auch Falter bei der Nahrungsaufnahme an den Blüten anderer Gewächse. Es handelte sich im einzelnen um folgende Pflanzen (nach der Beobachtungszahl geordnet, vergleiche auch ALBRECHT & GOLDSCHALT 1993):

Mehrmals saugte *C. floccifera* an:

- *Trifolium pratense* (Rotklee): 13. vii. 1992, 18. vi. 1993, 17., 25. vi. 1994 (M.A.),

- *Centaurea jacea* (Wiesenflockenblume): 13. VII. 1992, 18. VI. 1993, 9. IX. 1995, 18. VI. 1996 (M.A.),
- *Prunella vulgaris* (Gewöhnliche Braunelle): 13. VII. 1992, 18. VI. 1993 (M.A.),
- *Lotus uliginosus* (Sumpf-Hornklee): 2. VII. 1994, 7. VII. 1995 (M.A.),
- *Lotus corniculatus* (Gewöhnlicher Hornklee): 5. VI. 1997, 14. VI. 1997 (R.T.).

Einzelnachweise liegen vor von:

- *Ranunculus* cf. *acris* (Scharfer Hahnenfuß): 13. VII. 1992 (M.A.),
- *Origanum vulgare* (Gewöhnlicher Dost): 8. VII. 1991 (M.G.),
- *Salvia pratensis* (Wiesensalbei): 13. VII. 1989 (M.G.),
- *Lychnis flos-cuculi* (Kuckuckslichtnelke): 13. VII. 1992 (M.A.),
- *Cirsium* cf. *palustre* (Sumpfkrazdistel) (M.A.): 25. VII. 1994 (M.A.),
- *Senecio jacobaea* (JakobsGREISKRAUT): 13. VII. 1992 (M.A.),
- *Myosotis palustris* agg. (Sumpfergößmeinnicht): 13. VII. 1992 (M.A.),
- *Viola canina* (Hundsveilchen): 18. VI. 1993 (M.A.),
- *Platanthera bifolia* (Weiße Waldhyazinthe): 17. VI. 1994 (M.A.),
- *Succisa pratensis* (Teufelsabbiß): 9. IX. 1995 (M.A.),
- *Vicia cracca* (Vogelwicke): 18. VI. 1993 (M.A.),
- *Inula salicina* (Weidenblättriger Alant): 12. VII. 1997 (R.T.).

Es fiel uns auf, daß *C. floccifera* vor allem dann andere Blüten als die des Heilziests nutzt, wenn das *Betonica*-Angebot gering ist: manchmal zu Beginn der Flugzeit im Juni sowie besonders im Herbst bei Auftreten der partiellen 2. Generation. Dann weicht *C. floccifera* in erster Linie auf rotblühende Pflanzen mit tiefen Kelchen (Rotklee und Wiesen-Flockenblume haben für Schmetterlinge attraktive Blüten) aus. Dann erst folgen mit Einzelbeobachtungen die übrigen Pflanzen. Eine bemerkenswerte Ausnahme war der ausdauernde Blütenbesuch eines Weibchens am Sumpf-Hornklee (2. VII. 1994, Gebiet 7). Es saugte mindestens siebenmal hintereinander an Blüten von *L. uliginosus*, wobei es sich einmal 20 und einmal 60 Sekunden demselben Blütenstand widmete, obwohl gleichzeitig reichlich Heilziest blühte. Auch am 7. Juli 1995 (Gebiet 4) saugte ein Weibchen zweimal an dieser Pflanze. Ungewöhnlich war ein Besuch an der Orchidee *Platanthera bifolia*, die vorwiegend von Kleinschmetterlingen besucht wird (OBERDORFER 1994).

Die Hauptflugzeit von *C. floccifera* ist im allgemeinen ziemlich genau mit der Blüte des Heilziests synchronisiert. Jedoch beobachteten wir jahr- und ge-

bietsweise deutliche Unterschiede. Während 1993 zum Beginn der Falterflugzeit (18. vi.) der Heilziest im Gebiet 2 bereits in voller Blüte stand, war dies im Gebiet 1 mitnichten der Fall. Folgerichtig besuchten die Falter dort häufig andere Pflanzen wie Wiesen-Flockenblume und Rotklee, da die wenigen *Betonica*-Blüten ihren Nahrungsbedarf anscheinend nicht sättigen konnten.

Im Herbst ist für die Falter das Nahrungsangebot insgesamt recht spärlich: An guten Nektarpflanzen blühen zu dieser Zeit abgesehen von einzelnen verspäteten *B. officinalis* nur noch Flockenblumen (*Centaurea jacea*) und der Teufelsabbiß (*Succisa pratensis*). Es gelangen folgende Feststellungen: Am 7. ix. 1994 konnte bei sonnigem Wetter und ca. 25°C (Föhn) von 12 Uhr bis 13.15 Uhr etwa zehnmal Blütenbesuch von zwei ♂♂ im Gebiet 9 an *Betonica* beobachtet werden, besonders in Wolkenpausen, während die Falter ansonsten Suchflüge nach den ♀♀ durchführten. Es fiel auf, daß die Tiere das sonstige Blütenangebot (Minze, Teufelsabbiß, Blutweiderich und Färberscharte) im Untersuchungszeitraum nicht beachteten. Am 9. ix. 1995 saugte ein ♂ im Gebiet 1 wiederholt an Teufelsabbiß, zudem einmal an Wiesenflockenblume. Es standen kaum andere Blüten zur Verfügung, außerdem herrschte kühles, sehr windiges Wetter. Der Falter konnte nur kurze Zeit aktiv beobachtet werden, weil er meistens seine Ruhehaltung einnahm. Eine Bewertung, welche Nektarpflanzen die Herbsttiere bevorzugen, ist aus diesen wenigen Beobachtungen noch nicht möglich.

Eindeutig gemieden werden von *C. floccifera* die – optisch den Heilziest-Blütenständen sehr ähnlichen – Knabenkräuter (*Dactylorhiza* sp.) sowie – von der 2. Generation – die Färberscharte (*Serratula tinctoria*), wie am 7. ix. 1994 im Gebiet 9 festgestellt werden konnte. Allerdings war in diesem Fall noch ein überraschend gutes Angebot an spätblühendem Heilziest vorhanden, das die Falter nutzten.

Zur Falterflugzeit im Juni und Juli sind die die Streuwiesen umgebenden Fettwiesen im Allgäu zumeist gemäht und bieten auf weiten Strecken kaum blühende Pflanzen – abgesehen davon werden die dort überwiegenden Löwenzahn- und Wiesenbärenklau-Blüten ohnehin nur von wenigen Schmetterlingsarten besucht. In den spät gemähten Extensivwiesen findet man dagegen zahlreiche Nektarquellen. Diese werden daher – außer von den stets eifrigen Bienen und Hummeln – neben den in den Streuwiesen einheimischen Faltern (an *B. officinalis* beobachteten wir zum Beispiel *Brenthis ino*, *Ochlodes venatus* und *Zygaena trifolii*) auch von herumziehenden Faltern (*Pieris*-Arten, *Vanessa cardui*, *Inachis io*) gerne besucht.

Aus der Literatur liegen Saugmeldungen für den Heilziest-Dickkopffalter von *Betonica officinalis* (EBERT & RENNWALD 1991, KUSDAS & REICHL 1973) und der

Sumpfkatzdistel vor (EBERT & RENNWALD 1991, Gewährsmann: MARKTANNER). PN-SBN (1997) nennen neben *B. officinalis* auch *Jasione montana* (Bergkugelblume, im Tessin), Schafgarben, Knautien, Skabiosen und Minzen. Weitere Angaben von Blüten als Nahrungsquelle fehlen in der Literatur. In den persönlichen Mitteilungen von Kollegen wird die starke Bevorzugung von *B. officinalis* bestätigt (A. & W. KRAUS, H. LIPSKY). Darüber hinaus beobachteten sie Blütenbesuch an *Cirsium rivulare* (Landkreis Weilheim-Schongau, A. & W. KRAUS). J.-J. FELDTRAUER berichtet von Blütenbesuch an „Kompositen“ in den französischen Alpen.

Interessante Beobachtungen zur Blütenbiologie von Hesperiden (*Thymelicus*, *Hesperia* und *Ochlodes*) finden sich bei PFAFF (1995) und PFAFF & XYLANDER (1995, 1996). Präferenzen für bestimmte Pflanzen entstehen demnach infolge einer „Konditionierung der Falter“ durch die Pflanzenarten, durch deren Blühzeit zu Beginn der Falteraktivität, die Abundanz der Nektar bereithaltenden Pflanzen und die morphologische Adaptation der Falterrüssel an die Blütengestalt“ (PFAFF & XYLANDER 1996). Dies trifft im wesentlichen auch auf das Verhältnis zwischen *B. officinalis* und *C. floccifera* zu, dessen Flugzeit in Oberschwaben gut mit der Hauptblüte von *B. officinalis* korreliert. Eine weiterführende Literaturstelle zum Zusammenhang von Nektarkonzentration und Saugverhalten von Dickkopffaltern ist PIVNICK & McNEIL (1985 a).

An anderen Nahrungsquellen als Blüten wurde *C. floccifera* von uns bislang nicht beobachtet. Dagegen berichtet BROCKMANN (pers. Mitt.) von zahlreichen Tieren, die am Rande eines Gebirgsbaches im Aostatal (Norditalien) am feuchten Boden saugten. Auch in der Literatur finden sich vereinzelt Meldungen über entsprechendes Verhalten, die vor allem aus alpinen Lebensräumen stammen. Diese Falter sind wohl ausschließlich ♂♂, die auf diese Weise ihren hohen Mineralienbedarf decken.⁴¹ Weshalb die von uns beobachteten Tiere – im Gegensatz übrigens zu *Thymelicus silvestris* und *T. lineola*, die in Oberschwaben beim Saugen am Boden beobachtet wurden (M.G.) – diesen Bedarf nicht haben, ist uns nicht bekannt.

GROSS (1901) meldet aus Oberösterreich: „Ein Exemplar fieng ich am 21. Juni 1898 an einer nassen Wegstelle in der Nähe der Kirchenmühle bei Kirchdorf“. BROCKMANN (1984–1988) berichtet von einem ♀(!), das im Aostatal am Wasser (gemeint ist wohl ebenfalls feuchter Boden) saugte. Für die französischen Alpen erwähnt J.-J. FELDTRAUER (pers. Mitt.): „Die Falter sammeln sich an feuchten (salzhaltigen?) Stellen mit anderen Dickkopffaltern (*Pyrgus*-Arten) manchmal zahlreich.“ Entsprechende Angaben machen PN-SBN (1997).

⁴¹ Zur grundsätzlichen Bedeutung des Saugens an der Erde vergleiche die Untersuchungen von PIVNICK & McNEIL (1987) an *Thymelicus lineola*.

Auch ALBERTI (1970) beschreibt seine Fundstellen im Kaukasus als „feuchte Wegstellen“, wo die Männchen zwischen 1400 und 2400 m zum Teil „scharrenweise“ vorkamen. Aus dem benachbarten Abchasien liegen ebenfalls entsprechende Hinweise vor (MILJANOWSKI 1964, zitiert nach ALBERTI 1970). KORSHUNOV & GORBUNOV (1995) schreiben: „Männchen sitzen gerne auf Wegen und Straßen und sind öfter auf nassem Boden anzutreffen.“ Insgesamt scheinen also feuchte Erdstellen eine bedeutsame Rolle für *C. floccifera*, allerdings nur(?) in Gebirgsgebenden, zu spielen.

Von Exkrementen, die Hesperiden ansonsten ebenfalls gerne besuchen, liegt nur ein Hinweis vor: „Lugergraben auf Mist [sic!] 6. VII. 1929“ (GALVAGNI 1953–1955). Leider erfahren wir nichts Genaueres über die Fundstelle und das Verhalten des Falters an dieser bei Waidhofen an der Ybbs in Niederösterreich gelegenen Stelle (*C. alceae* fehlt in der Artenliste von GALVAGNI 1953–1956).

7.1.4 Suchverhalten der Männchen

Bei Tagfaltermännchen sind zwei Strategien zur Partnersuche festzustellen. Sie werden als „Perching“ beziehungsweise „Patrolling“ bezeichnet. Unter ersterem versteht man das Warten der ♂♂ an bestimmten, meist exponierten Stellen, unter letzterem aktive Suchflüge nach ♀♀, zum Beispiel im Nektar- oder Larvalhabitat. Dabei kommen auch Übergänge vor (ausführlichere Erläuterungen zu diesem Thema vergleiche SCOTT 1974 oder EBERT & RENNWALD 1991, Bd. 1: 102–105; dort auch weiterführende Literatur). Perching ist typisch für Dickkopffalter. Es kann unter anderem bei Vertretern der Gattung *Pyrgus* beobachtet werden.

Bei *C. floccifera* handelt es sich jedoch nach unseren sehr zahlreichen eigenen Beobachtungen in Oberschwaben um eine ausgesprochene „patrolling species“, bei der allenfalls gelegentlich Perchingverhalten vorkommt. Letztere Verhaltensweise wurde von uns nur ganz selten festgestellt, so zum Beispiel am 17. VI. 1994 in Gebiet 9 oder am 17. VI. 1995 an der Fundstelle im Walgau (Vorarlberg). Dort nahmen zwei Männchen ihre Sitzwarte auf hochwüchsigen Gräsern (*Bromus erectus*) an einem Weg durch einen Halbtrockenrasen ein. (Der Raupenlebensraum liegt hingegen mit hoher Wahrscheinlichkeit in einer unmittelbar benachbarten Feuchtwiese.)

Aus anderen Gebieten liegen jedoch gegenteilige Beobachtungen vor. PN-SBN (1997) erwähnen „ein ausgesprochenes Revierverhalten ... auf einer erhöhten Stelle“, wobei alle vorbeifliegenden Schmetterlinge kurz angefliegen werden. Arteigene ♂♂ werden diesen Angaben zufolge ausdauernd verfolgt (bis zu 30 m beziehungsweise 10 s). Eine ähnliche Beobachtung verdanken

wir A. NUNNER (pers. Mitt.), der im Landkreis Landsberg am Lech am 25. Juni 1994 bei vier frischen Faltern folgendes Verhalten feststellte. „Sitzen teilweise auf Heilziest. Wird einer aufgescheucht und fliegt in den Bereich der anderen Falter, so ‚umwirbeln‘ sich diese in der Luft und schrauben sich dabei mehrere Meter weit in die Höhe (ähnlich wie *Colias hyale*).⁴² Die Falter wurden dann aus den Augen verloren.“ Auch T. MARKTANNER (pers. Mitt.) berichtet von einem ♂, das Perchingverhalten am Rande einer Streuwiese im württembergischen Allgäu zeigte. J.-J. FELDTRAUER berichtet aus Frankreich: „Das ♂ scheint ein ‚Territorialverhalten‘ zu haben. Ich habe das immer wieder beobachtet.“

Vermutlich ist das Suchverhalten der Männchen von *C. floccifera* temperaturabhängig: Bei generell niedrigen Temperaturen oder vormittags bevorzugen sie das Perching (beim Sitzen können sie sich in der Sonne aufwärmen), ansonsten findet Patrolling statt. Daß dieses Verhalten deutlich überwiegt, wäre dann durch die im Sommer höheren Temperaturen zu erklären. Herbstfalter in Oberschwaben verhalten sich wie die Sommertiere. Dafür liegt aber bisher nur eine Beobachtung, noch dazu bei warmem Wetter, vor: 7. IX. 1994, Gebiet 9: ♂♂ führen bei sonnigem, warmem Wetter (ca. 25°C; Föhn) Suchflüge durch. ♀ legt Eier ab (1 Ei gefunden). ♂♂ suchen ausdauernd die wenigen vorhandenen Heilziest-Blüten ab. Ca. 10mal Blütenbesuch der ♂♂ an *Betonica* beobachtet (besonders in Wolkenpausen).

Ebenfalls denkbar wäre, daß die ♂♂ als Sitzwarte Strukturen benötigen, die sich vom sonstigen Bewuchs deutlich unterscheiden wie zum Beispiel Büsche oder Wege. Diese fehlen aber in den oberschwäbischen Habitaten der Art weitgehend. Als dritte Erklärung für die widersprüchlichen Beobachtungen zum Suchverhalten der Männchen wäre denkbar, daß regionale Unterschiede vorliegen. Auch für diesen Punkt gilt: weitere Freilandbeobachtungen (und ihre Veröffentlichung) sind sehr erwünscht.

Beim Patrolling fliegen die ♂♂ im Hochsommer unermüdlich von einer Heilziest-Blüte zur nächsten ohne sich zu setzen. Die Falter orientieren sich im Flug stets bodennah; die Flüge führen sie niedrig über die Vegetation hinweg. Der Flug wird nur gelegentlich von einer kurzen Pause zur Nektaraufnahme oder Sonnen unterbrochen. Sie suchen das Nektarhabitat (das mit dem Larval- und Paarungshabitat identisch ist) flächendeckend nach blütenbesuchenden ♀♀ ab. Vermutlich spielt die optische Wahrnehmung der Färbung (eventuell auch der UV-Reflexion, vergleiche SILBERGLIED 1984) bei der Partnererkennung eine wichtige Rolle. Dafür spricht eine Beobachtung am 27. Juni 1996 im Gebiet 9. Ein ♂ wurde während der Balz mehrfach von einem aufge-

⁴² Eine ganz ähnliche Beobachtung gelang uns (R.T.) im Gebiet 9 am 22. VII. 1997: Dabei flogen zwei sich umkreisende Tiere, vermutlich ♂♂, ca. 7 Meter schräg in die Höhe.

geschlagenen Notizbuch (kariertes Recyclingpapier) angelockt. Auch noch geschlossene Heilziest-Blüten oder die Köpfchen des Spitzwegerichs werden auf Grund ihrer ♀-ähnlichen Farbe gelegentlich angefliegen (zum Beispiel 17. vi. 1994 in Gebiet 9).

Hat das ♂ schließlich ein ♀ aufgespürt, so beginnt es umgehend mit der Balz, die im folgenden Abschnitt ausführlich beschrieben wird.

7.1.5 Balzverhalten

Über den grundsätzlichen Ablauf der Balz sind wir mittlerweile zufriedenstellend informiert, die Interpretation der Beobachtungen bereitet jedoch noch Schwierigkeiten.

7.1.5.1 Freilandbeobachtungen

Anders als zum Beispiel *Pyrgus malvae* oder *Ochlodes venatus*, die die Paarung nach einem Verfolgungsflug ohne größere Umstände eingehen (eigene Beobachtungen, unveröffentlicht), hat der Heilziest-Dickkopffalter ein überraschend vielgestaltiges Balzverhalten. Seine Komplexität ist vergleichbar mit den in dieser Hinsicht gut untersuchten Arten *Argynnis paphia* (vergleiche MAGNUS 1950) und *Hipparchia semele* (vergleiche TINBERGEN et al. 1942).

Wie bei verschiedenen Pärchen beobachtet werden konnte, umfaßt das stets gleiche Grundmuster der Balz drei deutlich voneinander unterscheidbare Phasen, die aufeinander folgen und zum Teil ausdauernd wiederholt werden (vergleiche Abb. 52). Das prinzipielle Verhalten wurde von uns bereits beschrieben (ALBRECHT & GOLDSCHALT 1993), inzwischen gelangen uns aber bei neuen Freilandbeobachtungen detailliertere Einblicke in das Balzgeschehen. Insgesamt konnte die Balz bisher zehnmal beobachtet werden: 27. vi. 1992 (Gebiet 2), 17. vi. 1994 (Gebiet 9), 24. vi. 1994 (Gebiet 9, zweimal), 7. vii. 1995 (Gebiet 9, zweimal), 27. vi. 1996 (Gebiet 9, zweimal) und 5. beziehungsweise 13. vi. 1997 (Gebiet 9). In allen Fällen fand sie zur Mittagszeit oder am frühen Nachmittag (zwischen 12.00 und 16.30 Uhr) bei wolkenlosem bis leicht bewölktem Himmel und sommerlichen Temperaturen (um 25 °C) statt.

Wir beobachteten zwei Möglichkeiten, wie die Geschlechtspartner aufeinandertreffen: Entweder entdeckt das ♂ auf seinem Suchflug ein auf einer Blüte sitzendes ♀ und landet bei ihm, oder die Partner begegnen sich während des Fluges in der Luft. In diesem Fall setzt sich das ♀ sofort auf eine freistehende Pflanze, häufig eine Heilziestblüte. Unmittelbar nachdem beide Tiere sitzen, beginnt die Balz. Während das ♂ der aktive Partner ist, verhält sich das ♀ im wesentlichen passiv. Es sitzt mit fast geschlossenen Flügeln ruhig da, stülpt jedoch während der gesamten Dauer der Balz seinen Ovipositor deutlich sichtbar aus.

Bei der **Phase 1**, die hier als „**Flügelstreichen**“ bezeichnet werden soll, positioniert sich das ♂ dem ♀ direkt gegenüber. Dabei berühren sich die Palpen der Tiere und ihre Fühler sind überkreuzt; die Fühler des ♀ liegen über denen des ♂ (Fotobelege, vergleiche Abb. 48, 49). Daraufhin beginnt dieses, zunächst ein Flügelpaar horizontal (oder leicht abwärts nach Art eines angedeuteten „Klopfens“) ruckartig nach vorn und etwas langsamer wieder zurück zu bewegen, wobei der Vorderflügel weit vom Hinterflügel abgespreizt wird. Dies wird etwa zehnmal wiederholt, wie am 24. vi. 1994 und am 7. vii. 1995 festgestellt werden konnte. Dann folgt die andere Seite ebenso. Die Dauer dieses Abschnitts beträgt insgesamt ca. 10–20 s.

Bei dieser Balzphase streicht das ♂ mit dem auf der Flügelunterseite befindlichen Haarbüschel über die Fühler des ♀ hinweg und überträgt möglicherweise Pheromonpartikel direkt auf die Rezeptoren der weiblichen Fühler. Vermutlich kann das ♂ durch die Fühlerhaltung sicherstellen, daß die Fühler des ♀ mit dem Haarbüschel der Flügelunterseite in Kontakt kommen, indem es sie nach oben drückt.

Als **Phase 2** folgt ein „**Rundflug des Männchens**“, das heißt, es fliegt in geringer Entfernung wenige Sekunden (3–5) um das ruhig sitzende ♀ herum. Gelegentlich führen diese Flüge das ♂ auch weiter von seiner Partnerin weg (zum Beispiel am 7. vii. 1995: ca. 5 m), es kehrt aber wieder zu ihr zurück. Der Zweck dieser Flüge ist unklar. Womöglich verteilt dabei das ♂ Pheromone (vergleiche Abb. 50).

Die **Phase 3** stellt der „**Paarungsversuch**“ dar: Das ♂ landet unmittelbar neben dem ♀, wobei die Köpfe der Tiere in dieselbe Richtung zeigen. Sofort nach der Landung krümmt das ♂ sein Abdomen mit gespreizten Valven zum ♀ hin und versucht die Paarung einzugehen (vergleiche Abb. 51). Weigert sich das ♀, so zuckt es mit dem Abdomen kurz nach oben und weicht dadurch dem ♂ aus. Dieses erkennt augenblicklich die Ablehnung und setzt sich unverzüglich wieder dem ♀ gegenüber, worauf der Balzzyklus mit der Phase 1 wieder von vorne beginnt.

Dieses Spiel kann sehr häufig wiederholt werden, ohne daß das ♂ in seinen Bemühungen entmutigt wird. So wurde am 24. vi. 1994 eine Balzdauer von 15 min festgestellt, wobei die Tiere bereits balzten, als sie gefunden wurden. Die tatsächliche Dauer lag also noch höher; die Balz blieb in diesem Fall allerdings erfolglos. Am 27. Juni 1992 dauerte die Balz geschätzte 10 min (ein ganzer Film mit 36 Aufnahmen konnte währenddessen belichtet und gewechselt werden, und auch auf einem zweiten Film gelangen noch mehrere Aufnahmen). Am 7. vii. 1995 durchlief ein ♂ zwischen 16.35 Uhr und 16.42 Uhr 15 Balzzyklen (ebenfalls erfolglos). Auch die Balz am 5. vi. 1997 dauerte mit ca. 15 min sehr lange, blieb jedoch gleichfalls ohne Resultat.

Die längste beobachtete (erfolglose) Balz dauerte knapp 20 min (27. vi. 1996, Gebiet 9), dabei handelte es sich um einen Anflugversuch mit einem gezüchteten, einen Tag alten Weibchen. Beobachtungsprotokoll: Wetter: Schleierwolken, 20–25°C. 15.40: ♀ nahe bei einem ♂ freigelassen, es wird sofort angebalzt. Phase 1: 10–15mal Flügelstreichen, dabei wird die Fühlerkolbe des ♀ ganz gezielt mit dem Haarbusch auf der Vorderflügelunterseite bepinselt. Phase 2 (Rundflug) wird ausgelassen (zu kühl?); das ♀ verweigert die Paarung. 15.50: Zweites ♂ taucht auf. Minutenlange, heftige Auseinandersetzungen zwischen den ♂ unmittelbar am ♀ und in der Luft. Die ♂♂ versuchen sich auf der Blüte gegenseitig wegzudrücken, dabei gleichzeitig erfolglose Paarungsversuche. Auch in der Luft wollen sie sich abdrängen. Nach ca. 4–5 min verlieren die „aufgeregten“ ♂♂ den Kontakt zum ♀, fliegen aber immer noch hektisch um dessen Sitzplatz herum (15.55–16.00). Später wird das ♀ noch mehrmals angebalzt, wobei der Rundflug jetzt meistens ausgeführt wird, es verweigert aber hartnäckig die Paarung. Balzdauer jeweils ca. 5–10 min, einmal sogar knapp 20 min. Bei der Paarungsverweigerung weicht das ♀ nur ganz wenig mit dem Abdomen aus. In der 1. Phase legt das ♂ seine Fühler prinzipiell unter die des ♀, der Haarbusch wird ganz konsequent über die Fühlerkolben-Unterseite des ♀ geführt (5–10mal). Dabei preßt das ♂ seine Palpen fest an die des ♀ und drückt sie dabei manchmal weit nach unten. Beim Rundflug hält sich das ♂ meist etwas seitlich-obenhalb des ♀.

Gelegentlich unternimmt das ♀ kurze Flüge, um den Bedrängungen des ♂ zu entgehen. Sie enden aber in der Regel nach wenigen Metern, da dieses seine Partnerin sofort verfolgt und zum erneuten Niedersitzen veranlaßt. Hat das ♂ auch nach längeren Bemühungen keinen Erfolg, so bricht es die Balz ab und fliegt weiter. Manchmal verliert das ♂ auch beim Rundflug den Kontakt zum reglos sitzenden ♀. Zeigt sich das ♂ hingegen willig, so erlaubt es die Paarung, und das ♀ nimmt die typische antagonistische Tagfalter-Paarungshaltung ein.

7.1.5.2 Diskussion des Balzverhaltens

Aus den geschilderten Beobachtungen ergeben sich mehrere Fragen:

- Weshalb balzt das ♂ derart intensiv und ausdauernd, auch ohne daß eine Paarung zustandekommt?
- Welche Rolle spielen seine Duftschuppen?
- Welchen Zweck erfüllt das Ausstülpen des Ovipositors durch das ♀?

7.1.5.2.1 Dauer des Balzverhaltens

Es ist davon auszugehen, daß ein unverpaartes ♀ von *C. floccifera* in der Regel nur kurz angebalzt wird, bevor die Paarung stattfindet. Diese These stützt unsere Beobachtung der erfolgreichen Balz, aber auch P. SONDEREGGER (pers.

Mitt.) machte eine vergleichbare Feststellung. Allerdings dürften wohl in jedem Fall alle drei Balzphasen zumindest einmal durchlaufen werden. Die ♀♀ von *C. floccifera* haben offenbar keine spezifische „mate-refusal-posture“ (wie zum Beispiel die *Pieris*-Arten, die den Hinterleib steil emporrichten und die Flügel flach ausbreiten), da das unverpaarte ♀ während der Balz dieselbe Stellung einnahm wie die ♀♀ bei den anderen beobachteten (erfolglosen) Balzvorgängen. Leider konnten wir in der Literatur überhaupt keine Beobachtungen zum Balzverhalten anderer *Carcharodus*-Arten finden. Ein ganz kurzer Ausschnitt aus der Balz von *C. alceae*, die einer der Autoren (M.A.) im Wallis beobachtete, läßt keinen Vergleich mit *C. floccifera* zu.

Ein Grund für ein ausdauerndes Anbalzen auch eindeutig paarungsunwilliger ♀♀ könnte sein, daß diese sich öfter als nur einmal paaren. Nach einer Erhebung von BURNS (1968) unter anderem an amerikanischen Dickkopffaltern kamen bei allen untersuchten sieben Hesperiiinae-Arten und auch beim einzigen einbezogenen Vertreter der Pyrginae mehrfache Paarungen vor. Sie sind also auch für *C. floccifera* nicht von vornherein auszuschließen. Sicherheit über diese Frage ließe sich allerdings nur durch Auszählung der Spermatothoren in getöteten ♀♀ gewinnen. Dieses Vorgehen ist in unseren Untersuchungsgebieten im Bodenseegebiet derzeit nicht zu verantworten.

Bei *Pieris napi* (bei dieser Art kommen wiederholte Paarungen vor) wurde nachgewiesen, daß ♂♂ erkennen können, ob ein ♀ bereits begattet ist oder nicht (FORSBERG & WIKLUND 1989, zitiert nach HESSELBARTH et al. 1995). Wenn sich ein ♀ nur einmal paaren würde, wäre es für das ♂ ineffektiv, seine Partnerin hartnäckig anzubalzen, was aber offensichtlich häufig vorkommt⁴³. BURNS (1968) nannte spekulativ einen möglichen Zusammenhang zwischen Populationsdichte und Paarungshäufigkeit. Danach würden sich ♀♀ individualschwacher Vorkommen bereitwilliger paaren; dadurch ist auch die Quote jungfräulicher ♀♀ höher, weil die ♂♂ häufiger eine Kopula mit bereits verpaarten ♀♀ eingehen („This suggests that in less dense populations, in which ♂♂ encounter ♀♀ less often, ♀♀ mate more readily when the opportunity does arise. The fact that many more virgins ... as well as more multiple matings were found indicates that ♀♀ are mated less efficiently: because ♀♀ are more receptive, ♂♂ mate more frequently in lower-density populations but

⁴³ Daß eine ausdauernde Balz auch bei anderen Tagfaltern auftreten kann, zeigt die Beschreibung von LEDERER (1941), der eine erfolgreiche Kopula bei *Gonepteryx rhamni* nach 25minütiger Balzdauer beobachten konnte. Durch intensives Anbalzen werden gelegentlich auch zunächst unwillige Weibchen zur Paarung veranlaßt, was einen Selektionsvorteil für Männchen mit nachdrücklichem Balzverhalten darstellt (SCOTT 1973). In dessen Arbeit finden sich im übrigen zahlreiche interessante Angaben zum Balzverhalten und zur Paarung, die hier aus Platzgründen nicht ausführlicher dargestellt werden können, sowie weiterführende Literaturhinweise.

often mate with already mated ♀♀, thereby leaving a larger proportion of the total ♀ population unmated at any given point in time“).

Vorteile wiederholter Paarungen sind aus Sicht des ♂, daß die Spermien der letzten Paarung alle danach gelegten Eier befruchten (Erhöhung des Fortpflanzungserfolges), aus Sicht des ♀ die Verbesserung der Versorgung der Eier mit bestimmten Nährstoffen oder Spurenelementen (SCOTT 1973).

7.1.5.2.2 Rolle der Duftschuppen während der Balz

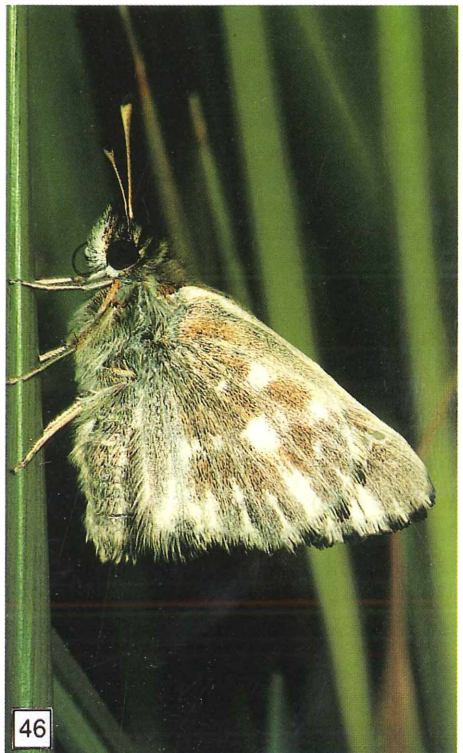
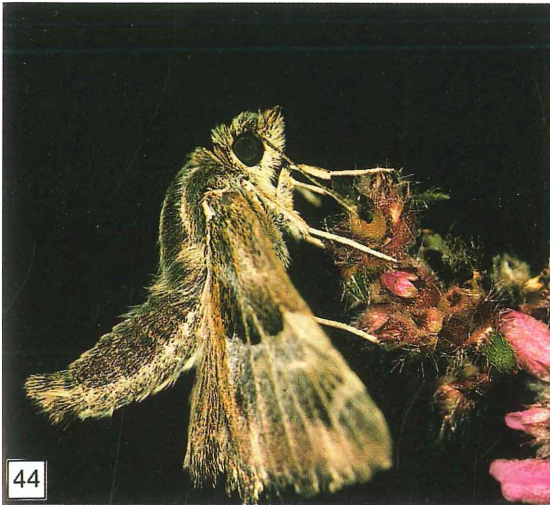
Diese Frage kann im Zusammenhang dieser Arbeit nur andiskutiert werden, da sie ein sehr komplexes Themengebiet anschneidet, auf welchem Amateur-entomologen rasch an Grenzen stoßen. Außerdem ist *C. floccifera* wegen ihrer Seltenheit keine Art, die sich für Experimente eignen würde.

Für das Vorhandensein und die Wirkungen von Pheromonen bei *C. floccifera* gibt es als Anhaltspunkte bisher lediglich die morphologischen Ausbildungen der Schuppen der Costalfalte (die gemeinhin als Androkonien gedeutet werden, vergleiche SELLIER 1972 und HALFTER et al. 1990). Eine geschlossene Beweiskette ist nur unter großem Aufwand zu erbringen. Mit entsprechendem Aufwand ist dies allerdings möglich: PIVNICK et al. (1992) wiesen an *T. lineola* nach,

- daß die Paarungsrate bei jungfräulichen ♀♀ um 30–40 % zurückging, wenn den ♂♂ die auf den Vorderflügeln in Feldern konzentrierten Duftschuppen entfernt oder die Fühler der ♀♀ mit Nagellack abgedeckt wurden,
- daß die Androkonien im Laufe der Zeit Sollbruchstellen ausbilden, an denen Teile während der Balz abbrechen,

Farbtafel 5

Abb. 44: Männchen in ausgeprägter Schlafhaltung: Flügel und Fühler sind nach unten geschlagen, das Abdomen wird nach oben gekrümmt. Der Hinterleib ist beim Männchen schlank und endet mit einer Haarquaste. Württembergisches Allgäu, Gebiet 2, 2. VII. 1994 (19.30 Uhr). **Abb. 45:** Aufnahmen, auf die Naturfotografen auch bei häufigen Schmetterlingsarten oft jahrelang warten müssen, gelangen hier gänzlich unerwartet: die Dokumentation des Schlupfvorgangs im Freiland. Ein Falter ist soeben aus seiner (markierten) Puppe geschlüpft und an einer Binse emporgeklettert. Innerhalb weniger Minuten entfalten sich die Flügel. Württembergisches Allgäu, Gebiet 2, 26. VI. 1995 (ca. 12.30 Uhr). **Abb. 46:** Nur ein paar Minuten später haben die Flügel ihre volle Größe erreicht. Bis das Tier, ein ♂, allerdings flugfähig ist, muß es noch eine Weile warten. Württembergisches Allgäu, Gebiet 2, 26. VI. 1995. **Abb. 47:** Ein seltener Anblick in den oberschwäbischen Streuwiesen: ♂ von *C. floccifera* beim Perching und gleichzeitigem Sonnen. Üblicherweise fliegen die Männchen Heilziestbestände auf der Suche nach Weibchen ab. Bayerisches Bodenseebecken, Gebiet 9, 17. VI. 1994.



- in elektrophysiologischen Versuchen (Elektroantennogrammen) eine deutliche Reaktion resultierte, wenn weibliche Fühler mit Luft in Kontakt kamen, die über männliche Vorderflügel geströmt war; dabei war die Stärke der Reaktion abhängig vom Alter der ♂♂.

Die Wirkung von Pheromonen wird entscheidend beeinflusst von der Bauweise der Androkonien, der Freisetzung der Pheromone beziehungsweise der Pheromonträger, dem Übertragungsweg auf das ♀ und schließlich ihrer Rezeption durch das ♀.

7.1.5.2.3 Bauweise der Androkonien

Die Ergebnisse der REM-Bilder (vergleiche Abb. 8 a-f, 9 a-e, insbesondere die Vergrößerungen der Schuppen des Costalrandes) weisen starke Ähnlichkeit mit den entsprechenden Strukturen bei *C. alceae* auf (dünne, dicht gepackte Gliederschuppen mit dazwischen stehenden breiteren Schuppen [Stützschuppen]; vergleiche HALFTER et al. 1990; SELLIER 1972), die von diesen Autoren als Androkonien gedeutet werden. Auch die generelle Bauweise (viel schmaler als Deckschuppen) und die Anordnung in dichter Packung ist analog zu den Androkonien zum Beispiel von *Thymelicus lineola* (vergleiche PIVNICK et al. 1992). Daher kann auch bei *C. floccifera* mit hinreichender Wahrscheinlichkeit davon ausgegangen werden, daß es sich um Duftschuppen handelt. Die Form der Haare der Flügelunterseite ermöglicht es uns hingegen nicht, diese eindeutig als Androkonien anzusprechen. Ihre Funktion muß bis auf weiteres offengelassen werden.

7.1.5.2.4 Freisetzung der Pheromone und Übertragung der Duftpartikel

Durch die Bauweise der Schuppen des Costalrandes mit ihren zahlreichen Einschnürungen drängt sich die Vermutung, es handele sich um Sollbruchstellen, förmlich auf. Diese Meinung teilen HALFTER et al. (1990): „Einige Arten der Hesperiidae [zum Beispiel *C. alceae*] besitzen Androkonien, deren Schuppenschaft eine Gliederkette bildet, die leicht in ihre einzelnen Glieder zerfällt. Diese Androkonien werden damit zum Träger beziehungsweise Überträger von Duftmolekülen.“ Belege dafür fand SELLIER (1972). Er konnte bei *Hesperia comma*, *Ochlodes venatus* und *Thymelicus silvestris* einzelne abgebrochene Glieder der Androkonien auf den Antennen der ♀♀ feststellen und in REM-Aufnahmen dokumentieren. Es ist daher naheliegend, daß sich auch bei *C. floccifera* während der intensiven Balz einzelne Elemente der Duftschuppen ablösen und auf die Fühler des ♀ gelangen. Dagegen betonen PIVNICK et al. (1992), daß sie bei *T. lineola*-♀♀ nie diese als „Osmophoren“ bezeichneten Gebilde fanden.

Während der Balz kommen die Duftschuppen (in der Phase 1 des „Flügelstreichens“ in ausreichend engen Kontakt mit den Fühlern des ♀, um eine direkte Übertragung von Duftstoffen zu ermöglichen. SCOTT (1986: 58) vermutet, daß bei den Pyrginae „the costal fold seems to pop open when the wing is drawn forward in courtship“. Bei *C. floccifera* konnten wir ein Öffnen der Falte während der Balz jedoch noch nicht beobachten. Auch auf zahlreichen Fotos ist es nicht zu erkennen. Es sei allerdings darauf hingewiesen, daß der Haarbüsch der ♂-Flügelunterseite nach unseren Beobachtungen wesentlich intensiver mit den Fühlern des ♀ in Berührung kommt. PIVNICK et al. (1992) vermuten bei *T. lineola*, daß die Osmophoren vom ♂ während eines kurzen Schwirrflugs um das ♀ herum freigesetzt werden. Da auch *C. floccifera* diesen Umkreisungsflug ausführt, wäre er ebenfalls als Zeitpunkt für eine Pheromonabgabe vorstellbar.

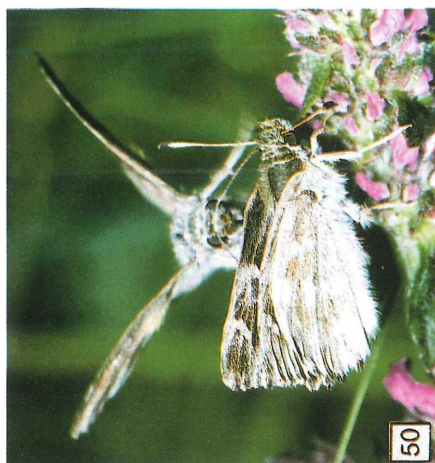
7.1.5.2.5 Wirkung der Pheromone auf das Weibchen

Allgemein wird männlichen Pheromonen eine die Paarungsbereitschaft des ♀ fördernde Wirkung zugeschrieben (SCOTT 1973), doch weist BOPPRÉ (1984) darauf hin, daß ihre Funktionen differenzierter zu betrachten sind. Es ist zum Beispiel wahrscheinlich, daß die ♀♀ auch die „Qualität“ der männlichen Pheromone erkennen können, die wiederum vor allem von der Zahl freigesetzter Pheromonpartikel und vom Alter des ♂ abhängig ist und möglicherweise einen Indikator für dessen Eignung als Geschlechtspartner darstellt. Danach treffen sie dann möglicherweise die Entscheidung, ob die Paarung eingegangen oder verweigert wird (vergleiche PIVNICK et al. 1992 und PIVNICK & McNEIL 1985 b). Entsprechende Untersuchungen liegen bei *Thymelicus lineola* vor (PIVNICK & McNEIL 1992). Umfangreiche Informationen über den Einfluß chemischer Botenstoffe auf das Verhalten von Tagfaltern finden sich bei BOPPRÉ (1984).

7.1.5.2.6 Ausstülpfen des Ovipositors

Wie bereits beschrieben, stülpfen die ♀♀ von *C. floccifera*, während sie vom ♂ angebalzt werden, permanent ihren Ovipositor aus. Es ist nach unseren bisherigen Beobachtungen nicht klar, ob nur paarungsunwillige ♀♀ den Ovipositor ausstülpfen und dabei möglicherweise eine Pheromon abgeben, der dem ♂♂ ihre fehlende Paarungsbereitschaft signalisiert (vergleiche SCOTT 1973), oder ob dieses Verhalten generell während der Balz auftritt.

Bei einigen Arten der Unterfamilie Pyrginae (zum Beispiel Gattung *Erynnis*) ist ein auf dem Abdomen des ♀ befindliches Duftorgan nachgewiesen worden (DE JONG 1975), bei *Carcharodus* fehlen allerdings derartige Beobachtungen.



7.1.6 Kopula

Die Paarung konnte bisher erst in drei Fällen beobachtet werden, allerdings nur einmal vom Eingehen der Kopula bis zur Trennung der Falter. Allgemeingültige Aussagen sind somit noch nicht möglich.

Während der Paarung waren die Tiere häufig recht unruhig und liefen auf der Sitzpflanze umher. Dabei muß das ♂ dem stärkeren ♀ folgen. Die verpaarten Falter können bei Störungen auch fliegen, wobei das ♀ das reglos herabhängende ♂ trägt (eigene Beobachtung am 18. Juni 1993 in Gebiet 2; in allgemeiner Form für die Hesperiiidae auch von HESSELBARTH et al. 1995 und MILLER & CLENCH 1968 bestätigt, von SCOTT 1973 auch für *C. lavatherae*). Ähnliche Wahrnehmungen gibt es bei amerikanischen Dickkopffaltern, wobei auch hier das ♀ flog. Die sichere Verbindung der beiden Partner wird durch die hochkomplexen Genitalapparate gewährleistet (DE JONG 1978).

Gelegentlich findet ein suchendes zweites ♂ die verpaarten Tiere, die es sodann teilweise energisch bedrängt. Die beiden Partner lassen sich jedoch nicht beirren (beobachtet am 7. Juli 1995, Gebiet 9).

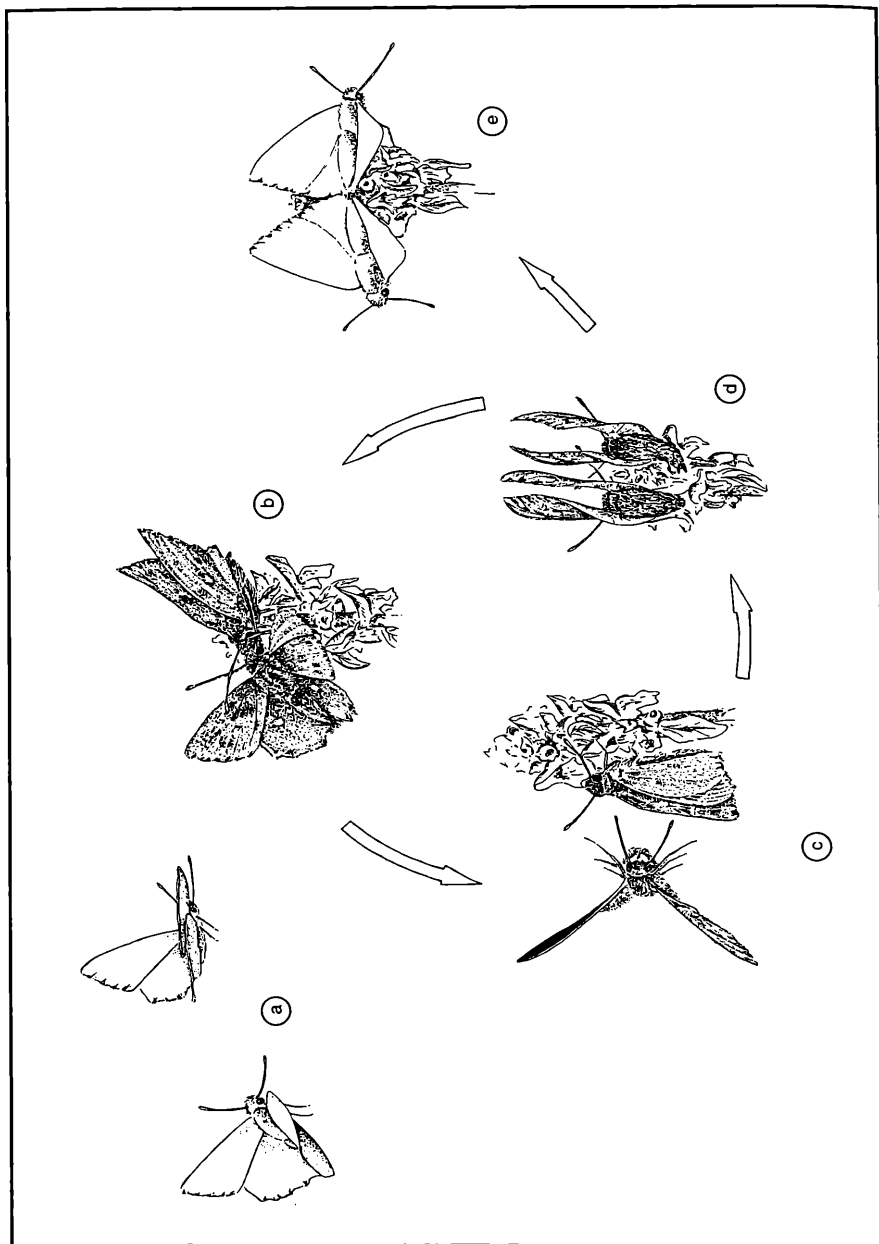
Auf Grund der geschilderten intensiven Suche der ♂♂ nach paarungsbereiten ♀♀ ist es für den Beobachter ziemlich unwahrscheinlich, ein noch unverpaartes ♀ im Freiland zu entdecken, bevor dies einem der ständig aktiven ♂♂ gelingt.⁴⁴ Somit dürfte es fast nicht möglich sein, ohne exorbitanten Zeitaufwand oder viel Glück eine erfolgreiche Balz im Freiland mitverfolgen zu können. Alle in den Jahren 1992 und 1994 beobachteten Balzvorgänge blieben ohne das gewünschte Ergebnis.

Somit wurde beschlossen, am 7. Juli 1995 ein durch Zucht am Vortag erhaltenes ♀ im Ursprungshabitat freizulassen, zu verfolgen und auf eine erfolgreiche Kopula durch ein Freiland-♂ zu hoffen. Erfreulicherweise verlief dieses

⁴⁴ Bei den Untersuchungen von BURNS (1968) lag die Rate jungfräulicher Weibchen je nach Art zwischen 0 und 5 % (Ausnahmefall: 22 %); wobei die Dickkopffalter eher einen höheren Anteil aufwiesen als die Papilionoidea.

Farbtafel 6

Abb. 48: Auf diesem Bild sind die intensiven Bemühungen des ♂ (links) um das ♀ zu erkennen (Phase 1). Seine vom ♂ nach oben gehaltenen Fühler werden durch das Flügelstreichen wahrscheinlich mit dessen Pheromonen in Kontakt gebracht. Württembergisches Allgäu, Gebiet 2, 27. vi. 1992. **Abb. 49:** Phase 1 aus anderer Perspektive. Der ausgestülpte Ovipositor des ♀ ist deutlich sichtbar. Fundort wie vor. **Abb. 50:** Ein Schnappschuß der Phase 2. Das ♂ umkreist kurz seine Partnerin. Bayerisches Bodenseebecken, Gebiet 9, 24. vi. 1994. **Abb. 51:** Phase 3 ist der Paarungsversuch. Das zum ♀ hin gekrümmte Abdomen mit den gespreizten Valven ist hier vom Hinterflügel des ♂ verdeckt. Bayerisches Bodenseebecken, Gebiet 9, 24. vi. 1994.



Vorhaben programmgemäß, und es gelang erstmals die Beobachtung des gesamten Balz- und Paarungsablaufs.

Beobachtungsprotokoll:

Wetter leicht bewölkt, leichter bis mäßiger Wind, ca. 25–30°C.

- 14.30 Das ♀ wird in der Nähe eines vorüberfliegenden ♂ aus seinem Transportbehälter freigelassen. Es wird sofort verfolgt und angebalzt, worauf es sich rasch niederläßt. Es setzt sich auf eine Heilziestblüte und wehrt das ♂ mit einem Bein ab. Das ♂ gibt nach 2–3 Umrundungen des ♀ auf. ♀ saugt. Vermutlich war das ♀ so kurz nach dem Freilassen ohne vorheriges Sonnen und/oder Saugen noch nicht paarungsbereit.
- 14.35 Das ♀ sitzt ruhig mit hochgeklappten Flügeln auf der Heilziestblüte in der Vegetation und putzt sich. Von den gelegentlich vorbeipatrouillierenden ♂♂ wird es nicht beachtet (vermutlich zu unauffällig im Pflanzenwuchs; die ♂♂ fliegen hauptsächlich offen zugängliche Blüten an). Sie unterbrechen den Suchflug gelegentlich für einen kurzen Blütenbesuch. Interaktionen zwischen ♂♂ sind kurz (nur wenige Umrundungen). Da sich nichts tut, wird das ♀ zum Fliegen veranlaßt, es setzt sich nach ca. 20 m wieder auf eine Blüte. Hier wird es vorübergehend noch einmal eingefangen und bei Annäherung eines ♂ wieder freigelassen. Das ♂ reagiert jedoch nicht, und das ♀ setzt sich nach ca. 10 m Flug erneut auf eine Blüte.
- 14.50 Das ♀ wird dort von einem ♂ entdeckt und angebalzt. Nach ca. 1½ bis 2 min wird die Paarung eingegangen. Zuvor je 2mal rechts/links Flügeln klopfen und ein Rundflug mit mehreren Ankoppelungsversuchen des ♂ (seitlich). Das ♀ sitzt währenddessen in typischer Haltung (Flügel zusammengeklappt). Nach dem Eingehen der Paarung nimmt das ♂ die Oppositionsstellung ein. Die Partner sind recht unruhig und sitzen während der Paarung kaum still, sondern marschieren auf der Blüte umher, wobei das ♀ die Richtung vorgibt. Die Tiere zappeln auch viel mit den Beinen herum.
- 15.20 Ein zweites ♂ attackiert erfolglos die Kopula.
- 15.50 ♀ saugt Nektar.
- 16.00 Tiere sitzen für kurze Zeit ruhig.
- 16.30 Tiere noch in Kopula.
- 16.45 Ebenso.
- 16.50 Kopula ist beendet. Das Ende wurde nicht direkt gesehen, da sich der Beobachter in ca. 10 m Entfernung befand, dadurch ist aber auch jegliche Störung ausgeschlossen. Die Gesamtdauer der Paarung betrug somit 135 ± 5 min. Das ♀ besucht Blüten und wird im Habitat belassen.

Abb. 52: Balzzyklus von *C. floccifera*. Nachdem sich die Partner begegnet sind (a), setzt sich das ♀, und mit dem „Flügelstreichen“ des ♂ (b) beginnt die Phase 1. Darauf folgt als Phase 2 der „Rundflug“ (c) und der Paarungsversuch (d; Phase 3). Ist er erfolgreich, nehmen die Falter die Paarungsstellung (e) ein, andernfalls beginnt der Zyklus mit Phase 1 von neuem. Zeichnung: Uta GRÜNERT.

Über die Dauer der Kopula ist uns über diese Einzelbeobachtung hinaus nichts Genaueres bekannt, da bei zwei anderen Paarungen der Anfang und/oder das Ende nicht festgestellt werden konnte. Die Dauer des überprüften Teils betrug in einem Fall (18. VI. 1993) ca. 135 Minuten (12.30 h–14.45 h; Beginn und Ende unbekannt), während sich zwei Falter am selben Tag in einem anderen Gebiet um 17.15 Uhr infolge einer unbeabsichtigten Störung sofort trennten.

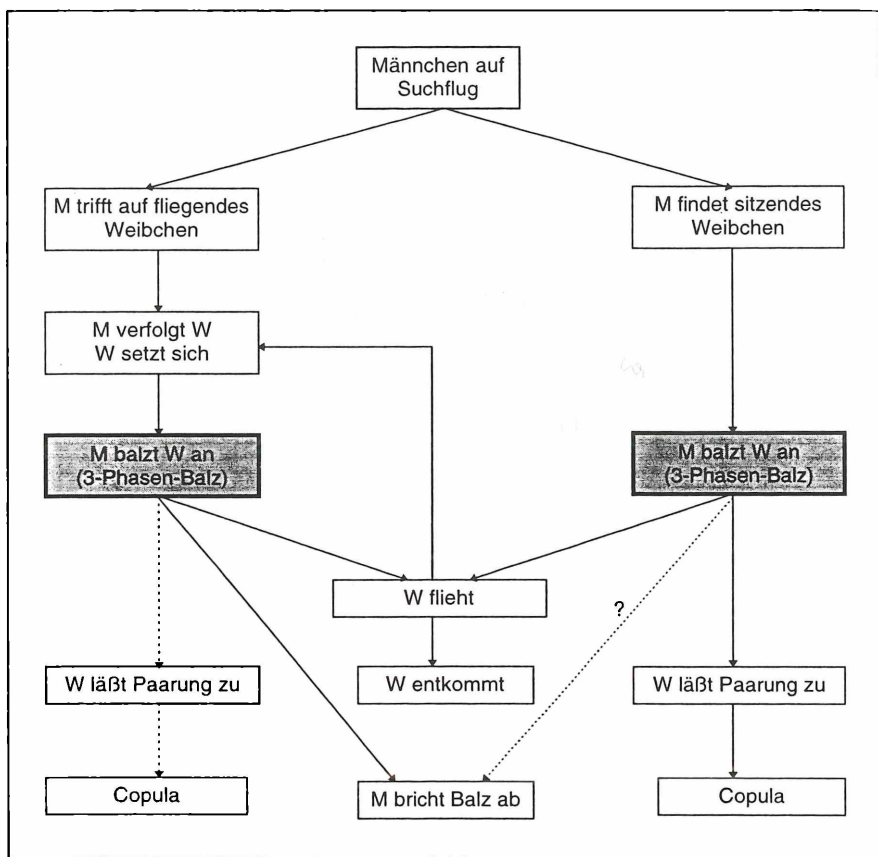


Abb. 53: Schematische Darstellung der bisher beobachteten Männchen-Weibchen-Interaktionen während der Balz (gestrichelter Pfeil: noch nicht direkt beobachtet).

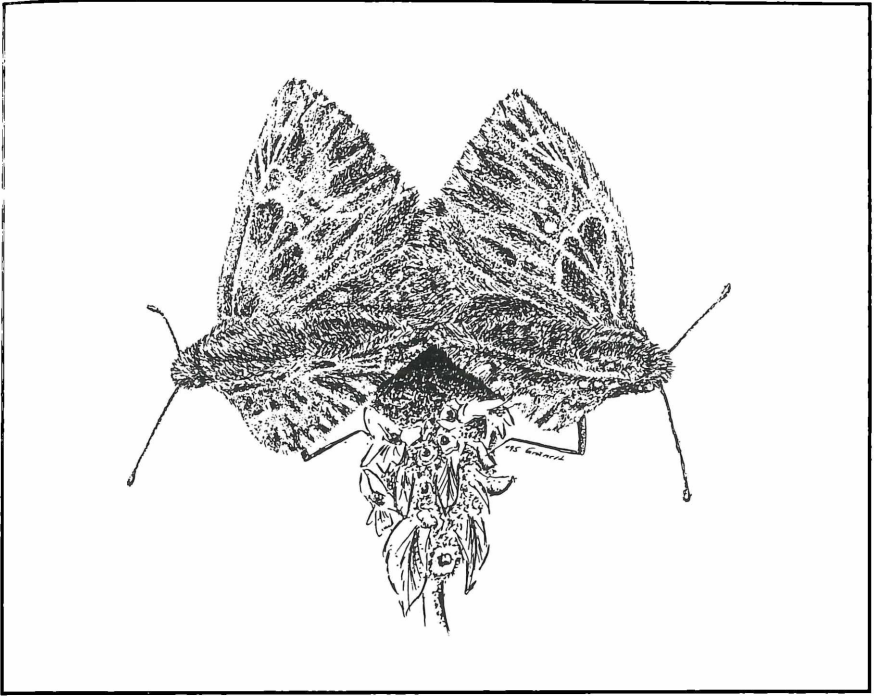


Abb. 54: Kopula von *C. floccifera*. Zeichnung: Uta GRÜNERT.

7.1.7 Eiablage

Bei der Eiablage wird vom ♀ üblicherweise je ein einzelnes Ei auf die Oberseite eines Blattes von *Betonica officinalis* (Heilziest) abgesetzt. Dabei werden einjährige, sterile Blattrosetten deutlich bevorzugt, es werden jedoch auch vereinzelt blühende Pflanzen mit Eiern versehen. In einem Extremfall wurden an einer blühenden Pflanze 5 Eier gefunden, dies entsprach einem Drittel der an diesem Tag im Habitat gefundenen Eier (22. vii. 1995, Gebiet 3). Nach unseren bisherigen Feststellungen (mehrere Dutzend beobachtete Ablagen, gut 400 gefundene Eier) sind dies aber Ausnahmen (< 10 Prozent). Für die Raupen wird die Überwinterung an blühenden Pflanzen zu einem großen Problem, weil sie verdorren und keine kleinen grüne Blättchen bieten, in denen die Larven geschützt die kalte Jahreszeit verbringen. Anders ist dies, wenn die Raupe noch im gleichen Sommer erwachsen wird. Am 17. viii. 1996 fanden wir im Gebiet 1 eine Puppe an einer blühenden Heilziestpflanze. Fraßspuren deuteten darauf hin, daß die Raupe zumindest einen Großteil ihrer Entwicklung an dieser Pflanze absolviert hatte.

Die Eier werden am häufigsten in die vertiefte Ansatzstelle des Blattstiels gelegt, wo sie wenig auffallen. Zweithäufigste Befestigungsstelle ist eine beliebige Stelle auf der Mittelrippe des Blattes, gelegentlich auch eine Seitenrippe. Die Ablage auf die Unterseite beobachteten wir nur ein einziges Mal bei einem annähernd senkrechtstehenden Blatt (19. Juni 1993, Gebiet 9).

Ganz aus dem Rahmen fällt die am 12. VII. 1997 im Gebiet 9 festgestellte Ablage an einen jungen Blütenstand von *Betonica officinalis*. Dabei brachte das ♀ das Ei in ca. 25 cm Höhe zwischen Blütenknospen an den Kelch an.

Legephasen wechseln regelmäßig mit Sonnen und Blütenbesuch ab. Die Falter bevorzugen dabei die wärmsten Stunden des Tages. Das ♀ ist bei der Eiablage wählerisch und prüft die Eignung potentieller Ablagepflanzen, indem es langsam und niedrig durch die Vegetation schwirrt. Nach der Landung überzeugt es sich (wohl durch Geruchsreize) davon, daß es sich tatsächlich um den Heilziest handelt⁴⁵, und „tastet“ daraufhin mit dem Ovipositor die Blattoberfläche nach einer Vertiefung ab, bevor es ein Ei anbringt (vergleiche Abb. 55). Dabei krümmt das ♀ sein Abdomen, läuft mit nach oben geklappten Flügeln rückwärts Richtung Blattansatz und legt dort schließlich ab (erst wenn die Legeröhre auf Widerstand trifft?). Die Dauer des gesamten Vorgangs beträgt ungefähr 5–10 Sekunden.⁴⁶

Nachdem ein Ei abgelegt wurde, fliegt der Falter rasch ab. Mehrere Eier auf einem Blatt stammen also immer von verschiedenen Ablagen (und/ oder verschiedenen ♀♀), da die Tiere nicht prüfen, ob das ausgewählte Blatt schon mit einem Ei besetzt ist. So kann es zu einer Häufung mehrerer Eier pro Blatt kommen (vergleiche auch unten): 39 Eier, die im Gebiet 8 am 21. VII. 1994 gefunden wurden, waren folgendermaßen auf einzelne Heilziest-Pflanzen beziehungsweise -blätter verteilt (Tabelle 4):

⁴⁵ Auch Blätter anderer Pflanzen wurden wiederholt angefliegen und überprüft. Konkrete Beobachtungen gelangen uns an *Succisa pratensis*, *Prunella vulgaris*, *Plantago lanceolata* und *Eupatorium cannabinum*. Zur Ablage kam es jedoch in keinem Fall. Die Weibchen orientieren sich im Fernbereich offenbar optisch an den Blattumrissen!

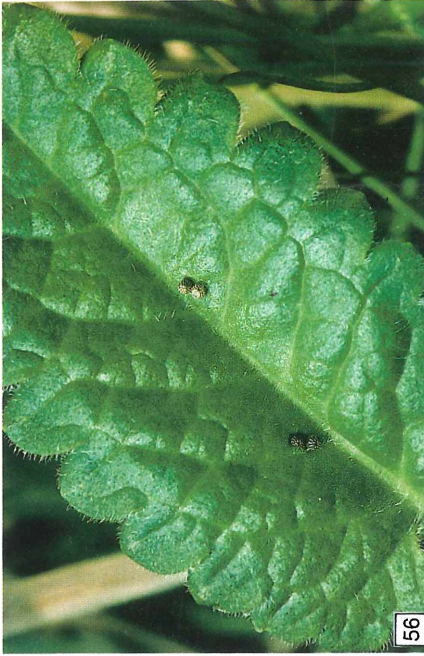
⁴⁶ Die wenigen Angaben zur Eiablage in der Literatur (GROSS 1894, POWELL 1918, KUSDAS & REICHL 1973, NEL 1985, EBERT & RENNWALD 1991) decken sich weitgehend mit unseren eigenen Beobachtungen.

Tabelle 4: Verteilung von Eiern des Heilziest-Dickkopffalters auf einzelne Pflanzen und Blätter (21. VII. 1994, Gebiet 8).

Eier pro Heilziest-Pflanze	Verteilung Eier pro Blatt
8	1 / 2 / 2 / 3
6	3 / 3
5	?
5	1 / 4
3	1 / 1 / 1
3	3
3	1 / 1 / 1
2	2
1	1
1	1

Zur Ablagegeschwindigkeit und den näheren Umständen einige Angaben aus protokollierten Beobachtungen:

- 19. VI. 1993, Gebiet 9: Ein ♀ legt von 12.15–12.25 drei Eier ab, davon eines auf die Blattunterseite.
- 25. VI. 1994, Gebiet 1: Je ein Ei um 11.30, 11.32, 11.34, 11.35, 11.38, 11.40 (Ende der Verfolgung). Alle Eier werden auf der Blattoberseite nahe dem Stengelansatz auf der Blattoberseite des Heilziests abgelegt, 1 Ei auf ein Blatt am Stengel einer demnächst blühenden Pflanze.
- 2. VII. 1994, Gebiet 9: 11.35 bis 11.45 innerhalb von 10 Minuten 4 Eier.
- 2. VII. 1994, Gebiet 7: 12.40: Eiablage (2 E) an offener Stelle (ausgetrocknete Pfütze). *Betonica* steht nur zerstreut in der Fläche. Das ♀ sucht mit der Abdomenspitze auf der Blattfläche (Oberseite) anscheinend gezielt nach Widerstand (Vertiefungen, Rinnen), bevor das Ei abgelegt wird. Weitere Ablage unmittelbar am Rand des gemähten Bereichs: 2 Eier werden kurz nacheinander an dasselbe *Betonica*-Blatt gelegt, dazwischen ein kurzer Suchflug, der aber am gleichen Blatt endet, das erneut belegt wird (das ♀ erkennt offenbar nicht, ob schon ein Ei am Blatt vorhanden ist, beziehungsweise kümmert sich nicht darum). Anschließend weiterer Suchflug im gemähten Randstreifen (erfolglos).
- 9. VII. 1995, Gebiet 7: Einen Falter um 15.55 Uhr bei sehr warmem Wetter aus der Vegetation aufgeschreckt, besucht Blüten (*Betonica*). 16.00 Uhr Eiablage im Randstreifen. Dann ruht der Falter im Randstreifen (auf Hahnenfußblatt). Die Flügel sind nach oben geklappt, genaue parallele Ausrichtung nach der Sonne, um die Einstrahlung möglichst gering zu halten.



16.10 Uhr fliegt der Falter ab und beginnt erneut mit der Ablage. Ein zweiter Falter zeigt um 16.05 Uhr ebenfalls Ablageverhalten. 16.15: Ein ♀ legt innerhalb von 3 min 2 Eier und ruht anschließend auf *Betonica*-Blüte am Rand der Streuwiese. ♀ landet gelegentlich auf den falschen Pflanzen (3mal auf Klee), verläßt diese aber sogleich wieder. 16.30: ♀ legt innerhalb von 10 min 3 Eier. 16.50: ♀ landet auf Spitzwegerich, fliegt aber nach kurzem Fühlertasten weiter, ebenso nach Landung auf bereits mit 2 Eiern belegtem *Betonica*-Blatt. Wenn das ♀ die Ablagehaltung nicht problemlos einnehmen kann, wird kein Ei gelegt.

- 15. VII. 1995, Gebiet 1: 13.15 Eiablagebeobachtung. Falter schwirrt langsam und niedrig durch die Vegetation und orientiert sich optisch, wobei er 3mal auf den falschen Pflanzen landet (2mal *Succisa pratensis*, 1mal *Prunella vulgaris*). 4 Eier an *Betonica* abgelegt: 13.20, 13.25, 13.27, 13.30. Bei der Ablage läuft das ♀ nervös umher, um die korrekte Ablageposition einnehmen zu können, es bewegt das Abdomen hin und her. Zwischendurch Saugen (an Heilziest) und Sonnen (auf Ziest-Blütenähren) mit ausgebreiteten Flügeln. 13.32: Ende der Beobachtung.

Neben einem reichlichen Angebot einjähriger *B. officinalis*-Pflanzen muß ein Eiablagestandort auch im Hinblick auf Exposition und Vegetationsstruktur bestimmte Bedingungen erfüllen. So ist eine gute Zugänglichkeit der Heilziestpflanzen wichtig.⁴⁷ Heilziest-Blattrosetten, die in hohem, dichtem Gras wachsen, werden nicht mit Eiern belegt. Die Ablagestellen sind fast immer während des gesamten Tages prall besont.

⁴⁷ Offene Bodenstellen sind keine notwendige Voraussetzung für die Ablage.

Farbtafel 7

Abb. 55: Bei der Eiablage tastet das ♀ die Blattoberfläche sorgfältig mit dem Ovipositor ab, um eine günstige Stelle auf der Mittelrippe zu finden. Die nach unten gesenkten Fühler zeigen an, daß es den Geruch der Pflanze prüft. Bayerisches Bodenseebecken, Gebiet 9, 2. VII. 1994. **Abb. 56:** Mit einer so hohen Zahl von Eiern belegte *B. officinalis*-Bätter haben wir nur selten gefunden. Trotz ihrer Anordnung in Zweiergruppen ist anzunehmen, daß sie von vier getrennten Eiablagen stammen. Sie sind ein Beleg für die hohe Attraktivität dieser Ablagepflanze. Bayerisches Allgäu, Gebiet 7, 9. VII. 1995 (Studioaufnahme, 10. VII. 1995). **Abb. 57:** So sieht eine von einer *C. floccifera*-Raupe bewohnte *B. officinalis*-Pflanze im Spätsommer aus. Die Jungraupe (sie ist jetzt im dritten Stadium) hat bereits drei der jüngsten Blätter angenagt und ihre Mittelrippe durchgebissen. Ältere Blätter werden hingegen verschmäht. In der nabelförmigen Vertiefung des mittleren ist noch die leere Eihülle als weißer Fleck erkennbar. Bayerisches Bodenseebecken, Gebiet 9, 8. VIII. 1993. **Abb. 58:** Wer nach fleißiger Suche zwei derart befressene und zusammengesponnene Heilziest-Bätter findet, darf sich berechnete Hoffnungen machen, darin eine *C. floccifera*-Raupe im letzten Stadium vorzufinden. Württembergisches Allgäu, Gebiet 4, 27. V. 1995.

Eine hohe *Betonica*-Deckung ist von entscheidender Bedeutung. In einem Ab-lagehabitat im Gebiet 9 wurden auf drei jeweils 0,25 m² großen Flächen zwei-mal 5 und einmal 4 Eier gefunden. Der Deckungsgrad von *Betonica* lag bei 30 % (auf 2 Flächen) beziehungsweise 20 %.

Die Bedeutung der mikroklimatischen Verhältnisse konnte 1995 im Gebiet 7 nachgewiesen werden (vergleiche Abb. 59). Im Randbereich der Streuwiese, die an eine Fettwiese grenzt, gibt es einen 45 Meter langen und 4 Meter breiten Streifen, auf dem typische Streuwiesenpflanzen wachsen. Am 26. Juni war der Randstreifen zusammen mit der Fettwiese zum ersten Mal gemäht worden, viel später als üblich, da vorher wochenlang schlechtes Wetter ge-herrscht hatte. Am 9. Juli hatte die Vegetation gerade nachzuwachsen begon-nen und eine Höhe von 5-10 cm erreicht, die unberührte Streuwiese daneben war jedoch ca. 50 cm hoch. In diesem leicht geneigten, nach Westen expo-nierten Randstreifen konnten zwei ♀♀ bei der Eiablage an ganz kleinen, meist nur aus 2 Blättern bestehenden Heilziestpflanzen beobachtet werden.

Bei einer nachfolgend vorgenommenen Suche nach den Eiern wurden inner-halb einer Stunde auf der nur 90 m² umfassenden Fläche des Randstreifens

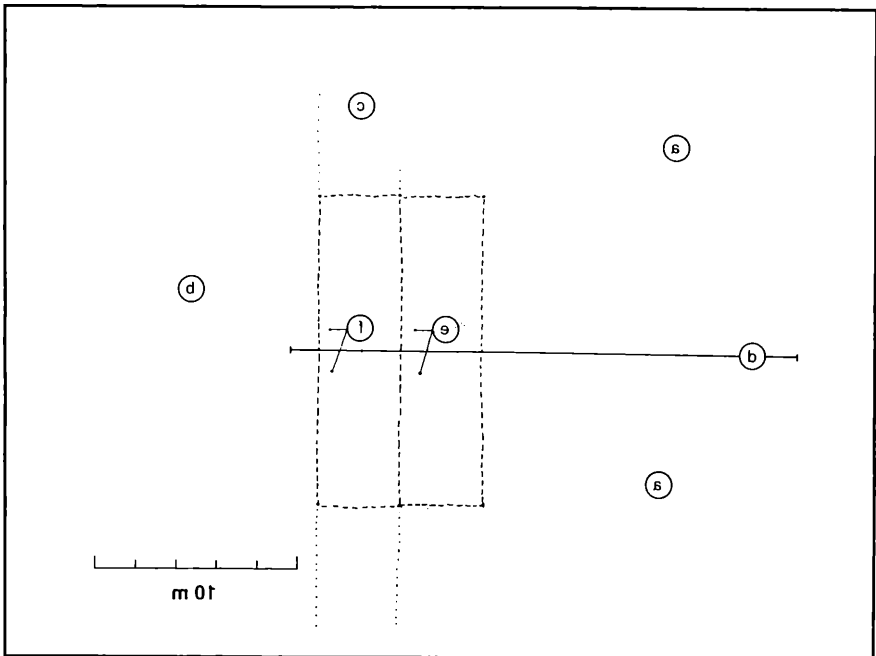


Abb. 59: Skizze von Gebiet 7 (Ausschnitt) mit bevorzugten Eiablagestellen. Die Linie stellt die Transektstrecke von Abb. 64 beziehungsweise Tab. 6 dar. a) Streuwiese, b) Fettwiese, c) Randstreifen, d) Transektstrecke, e) Probefläche 1 (Streu-wiese), f) Probefläche 2 (Randstreifen).

nicht weniger als 52 Eier von *C. floccifera* gefunden. In der Streuwiese, die hier relativ dichtwüchsig ist, gelangen bei einer 15 Minuten dauernden stichprobenartigen Suche keine Eifunde.

Am 16. VII. 1995 wurde die Untersuchung wiederholt⁴⁸ und diesmal systematisch durchgeführt. Ein 15 Meter langer und 4 Meter breiter Teil in der Mitte des Randstreifens wurde ausgewählt, ebenso ein unmittelbar angrenzender, gleich großer Teil der Streuwiese als Vergleichsfläche. Die konsequente Eisuiche erbrachte in der gemähten Probefläche schließlich 133 Eier (Suchdauer zu zweit 90 Minuten), in der Streuwiesen-Probefläche dagegen nur 4 Eier (45minütige Suche zu zweit⁴⁹). Die methodischen Schwierigkeiten mögen etwas zu diesem deutlichen Unterschied beigetragen haben, da die Suche in hoher Vegetation recht mühsam ist. Die Ergebnisse dürften dennoch vergleichbar sein, da auch durch wesentlich längere Suche in der Streuwiese die Zahl gefundener Eier dort nur unwesentlich zu steigern gewesen wäre. Die durchschnittliche⁵⁰ Eidichte betrug im Randstreifen ca. $3/m^2$, in der Streuwiese dagegen nur ca. $0,05/m^2$, war also 60mal niedriger. Sehr nahe am Rand der Fettwiese wurden im Randstreifen keine Eier mehr gefunden, da hier infolge Eutrophierung der Heilziest fehlte.

Dabei waren die Eier folgendermaßen auf die Blätter verteilt: 66mal 1 Ei pro Blatt, 21mal 2 Eier pro Blatt, 7mal 3 Eier pro Blatt, 1mal 4 Eier pro Blatt. Daneben gab es aber auch noch zahlreiche unbelegte Pflanzen. Insgesamt fanden sich allein auf den 90 Quadratmetern des Randstreifens nach intensiver Suche 298(!) Eier des Heilziest-Dickkopffalters, und das in einem Gebiet, wo noch nie mehr als 3 Falter gleichzeitig festgestellt wurden! Übrigens war noch keines der Eier geschlüpft.

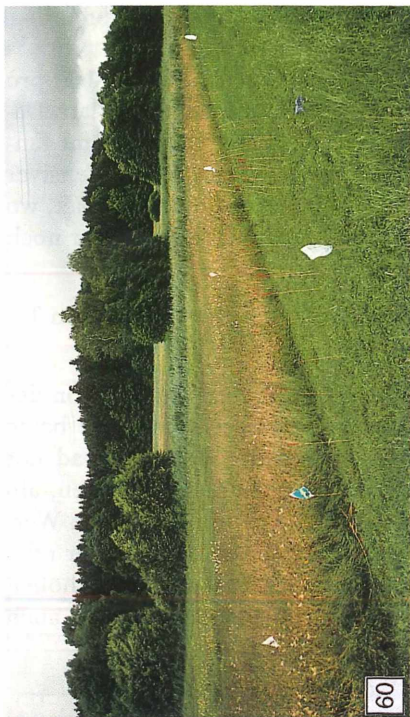
Bei der Vegetationshöhe und Deckung in den Probeflächen wurden die in Tabelle 5 angegebenen Werte ermittelt.

Abschließend wurde eine 25 m lange und 2 m breite Transektstrecke von der Pfeifengraswiese durch den Randstreifen in die Fettwiese gelegt, die beide Probeflächen durchquerte (vergleiche Abb. 59) und der Deckungsgrad der Vegetation in verschiedenen Höhengschichten in einzelnen einheitlichen, abgrenzbaren Abschnitten durch Schätzung ermittelt. Die entsprechenden Werte weisen eventuell absolute Abweichungen bis zu $\pm 10\%$ auf, sind aber relativ zueinander vergleichbar, da sie nach einheitlicher Methodik erhoben wurden. Es sind unterschiedliche Vegetationshöhen und Deckungen auch

⁴⁸ Stefan HERTZ sei auch an dieser Stelle für seine wertvolle Unterstützung gedankt.

⁴⁹ Die unterschiedliche Suchdauer erklärt sich durch die in der Streuwiese wesentlich geringerer Zahl zur Eiablage geeigneter Pflanzen und den höheren Dokumentationsaufwand im Randstreifen.

⁵⁰ Stellenweise waren sehr hohe Eidichten ($10-20/m^2$) anzutreffen.



innerhalb der Streuwiese zu erkennen. Die Probefläche 2 (das heißt der Randstreifen) fällt durch ihren niedrigen Bewuchs auf: Nur ein minimaler Teil der Vegetation überschreitet hier die Wuchshöhe von 10 cm (Tabelle 6).

Tabelle 5: Vegetationshöhe und -deckung in den beiden Probeflächen (Fettwiese zum Vergleich) (16. VII. 1995, Gebiet 7).

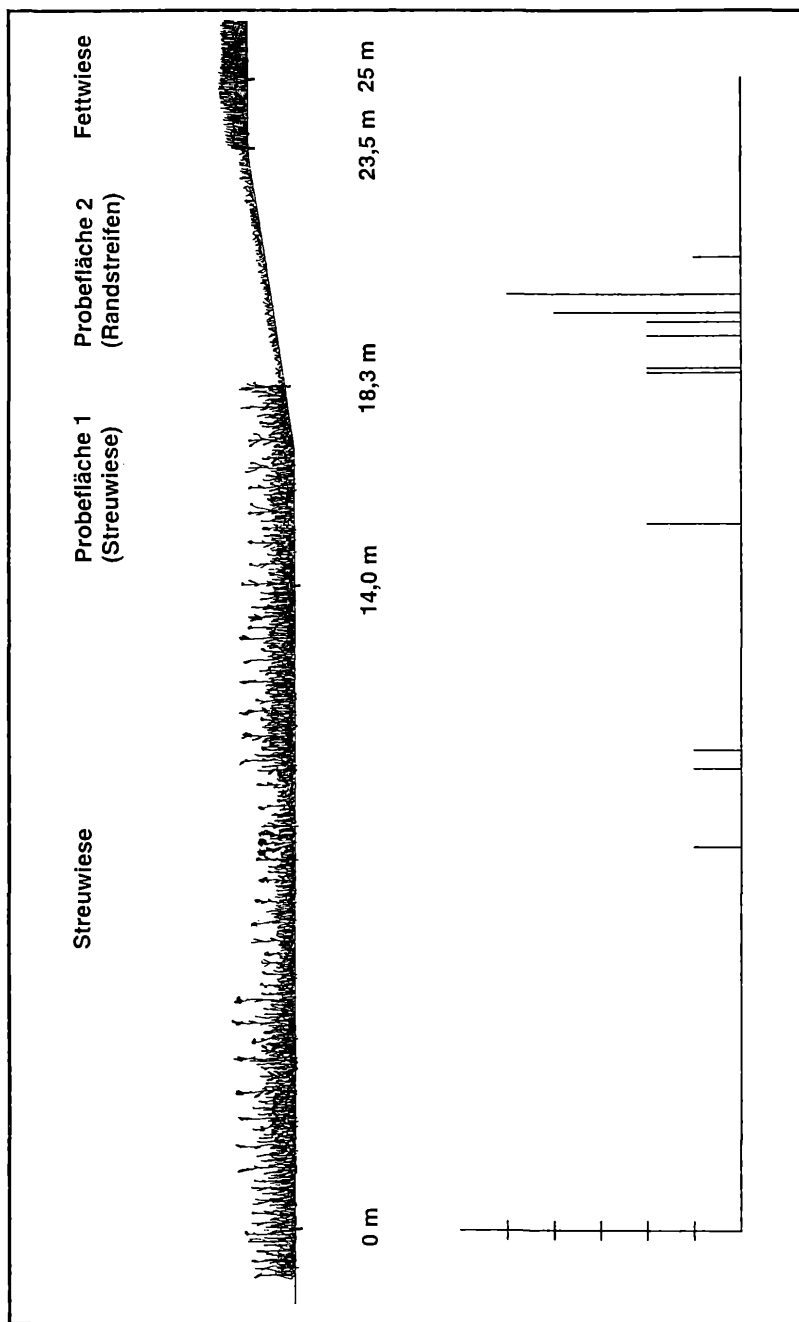
Probefläche 1 (Streuweise)		Probefläche 2 (Randstreifen)		Fettwiese	
Schichthöhe	Deckung	Schichthöhe	Deckung	Schichthöhe	Deckung
30-80 cm	40 %	0-10 cm	80 %	30-70 cm	20 %
0-30 cm	100 %	Moose	15 %	0-30 cm	100 %
offener Boden	—	offener Boden	15 %	offener Boden	—

Tabelle 6: Deckungsgrad in Prozent der Vegetation in verschiedenen Höhengschichten und an verschiedenen Stellen der Transektstrecke (16. VII. 1995, Gebiet 7).

Transekt- strecke	Meföhöhe [cm]												
	0	10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	>100	
	Streuweise außerhalb Probefläche 1												
0,0-1,0	100	95	80	40	10	5	3	1	1	1	1	—	
1,0-3,5	100	100	95	70	30	20	5	3	3	3	1	1	
3,5-5,0	100	100	90	60	30	20	5	1	1	—	—	—	
5,0-7,0	100	100	80	30	20	5	1	1	1	—	—	—	
7,0-11,0	100	90	60	5	3	1	1	1	1	—	—	—	
11,0-14,0	100	100	70	30	20	5	3	1	1	1	—	—	
	Probefläche 1 (Streuweise)												
14,0-16,0	100	100	70	30	10	5	1	1	1	1	—	—	
16,0-18,3	100	100	80	60	30	10	3	1	1	1	1	—	
	Probefläche 2 (Randstreifen)												
18,3-23,5	97	20	3	1	1	—	—	—	—	—	—	—	
	Fettwiese												
23,5-24,7	100	90	80	20	5	1	1	—	—	—	—	—	
24,7-25,0	100	100	95	40	30	20	3	1	—	—	—	—	

Farbtafel 8

Abb. 60: Untersuchung der Eiverteilung im Gebiet 7. In der Gesamtansicht mit Blickrichtung Nordwest sind rechts im Vordergrund die Fettwiese und der durch seine niedrige Vegetation auffallende, leicht abschüssige „Randstreifen“ erkennbar. Die Plastiktüten markieren die Eckpunkte der Probeflächen 1 und 2. **Abb. 61:** In dieser Aufnahme sind alle Fundstellen mit Eiern besetzter *Betonica*-Pflanzen mit Stäben markiert. Die Massierung im Randstreifen ist deutlich sichtbar. **Abb. 62:** In der ungestörten Streuwiese ist die Vegetation dicht und auch hochwüchsig. **Abb. 63:** Ganz im Gegensatz hierzu der Randstreifen: Die höchsten Gewächse erreichen gerade 30 cm. — Alles im Bayerischen Allgäu, Gebiet 7, 16. VII. 1995.



Auf der Transektfläche von 25 mal 2 Metern waren die Eier von *C. floccifera* wie in Tabelle 7 dargestellt verteilt.

Tabelle 7: Verteilung der Eier von *C. floccifera* auf der Transektfläche.

Transektstrecke [m]	Anzahl Eier
Streuweise außerhalb Probefläche 1	
8,5	1
10,0	1
10,4	1
Probefläche 1 (Streuweise)	
15,3	2
Probefläche 2 (Randstreifen)	
18,6	2
18,7	2
19,4	2
19,7	2
19,9	4
20,3	5
21,1	1
Fettwiese	
23,5-25	0

Wodurch kommt es zu dieser starken Bevorzugung des niedrigwüchsigen Randstreifens bei der Eiablage durch die eierlegenden ♀♀? Offenbar spielen die Vegetationsstruktur und damit das Mikroklima entscheidende Rollen. Anders läßt sich die derart massive Ablage in einer relativ kleinen Fläche nicht erklären. Als weitere Ursachen wären denkbar:

- Die nach der Mahd wieder etwas nachgewachsenen, zarten *Betonica*-Pflänzchen (in „Einjährigen-Qualität“). Anmerkung: Nach DOLEK et al. (1994; zitiert nach QUINGER et al. 1995) bevorzugt *C. floccifera* „relativ früh während der Flugzeit gemähte Bereiche“.
- Die günstige Vegetationsstruktur: leichtere Zugänglichkeit der Ablagepflanzen, da es keine hohe Umgebungsvegetation wie in der Streuwiese gab.
- Hohe Attraktivität des Übergangs von hoch- zu niedrigwüchsiger Vegetation für die Weibchen („Randeffect“).

Abb. 64: Vegetationsstruktur auf der Transektfläche in den Bereichen Streuwiese, Randstreifen, Fettwiese (schematisiert) und Zahl der in den einzelnen Abschnitten gefundenen Eier. a) Streuwiese außerhalb Probefläche 1, b) Probefläche 1 (Streuweise), c) Probefläche 2 (Randstreifen), d) Fettwiese, e) Anzahl der an der jeweiligen Position der Transektstrecke innerhalb eines zwei Meter breiten Streifens gefundener Eier von *C. floccifera*.

Angemerkt sei noch, daß sich die Ablage in diesem Teil der Wiese für *C. floccifera* als sehr nachteilig erwies: Kurze Zeit nach unserer Untersuchung wurde der Randstreifen zusammen mit der Fettwiese erneut abgemäht, wobei fast alle Jungrauen zu Tode kamen.

7.1.7.1 Vegetationstransect Gebiet 7

Zur genaueren Beschreibung der verschiedenen Transectflächen wurden pflanzensoziologische Aufnahmen durchgeführt. Die Vegetation des Transekts gliedert sich in drei Bereiche, die durch Vegetationsaufnahmen am 9. VIII. 1995 dokumentiert wurden (Tabelle 8). Es wurden je eine Aufnahme der Streuwiese, des Intensivgrünlandes (16 m²) und der Übergangzone (Streifen von 1 m auf 10 m) zwischen beiden Vegetationseinheiten angefertigt.

Der Streuwiesenbereich kann vegetationskundlich zur Labkraut-Pfeifengraswiese (*Galio-Molinietum caeruleae*) gerechnet werden. *Betonica officinalis* kommt hier in einer Vegetationsdeckung bis zu 15 % der Fläche vor. Die umliegenden, 4–5mal gemähten Wirtschaftswiesen zählen dagegen zu den artenarmen Italienisch-Raigras-Wiesen (*Lolietum multiflori* DIETL et LEHMANN 1975) (DIETL 1995), in denen *Betonica officinalis* nicht vorkommt. Im Übergangsbereich fehlen hochwüchsige und spätblühende Arten durch die frühe Mahd Ende April/Anfang Mai weitgehend. Niedrige Rosettenpflanzen wie *Succisa pratensis* und *Betonica officinalis* werden gefördert, gelangen aber durch die bald folgende Mahd nicht zur Blüte. Bei zu geringer Schnitthöhe werden auch die Blätter des Heilziests verletzt. *Betonica officinalis* kommt im Übergangsbereich mit einer Vegetationsdeckung von bis zu 25 % der Fläche vor und wird so durch die frühmahdbedingte Niedrigwüchsigkeit als Eiablagehabitat für *C. floccifera* besonders interessant.

Die ökologische Einordnung der Vegetationszonen des Transekts zeigt den standörtlich bedingten, starken Feuchtezahl-Gradienten zwischen der in der feuchten Senke wachsenden Labkraut-Pfeifengraswiese und der frischen Italienisches-Raigras-Wiese in Hanglage (Tabelle 9). Nutzungsbedingt ist der extreme Unterschied zwischen der ungedüngten, stickstoffarmen Labkraut-Pfeifengraswiese und der intensiv mit Gülle versorgten, stickstoffreichen Italienisches-Raigras-Wiese. Die Bodenreaktion ist in allen Vegetationszonen in etwa gleich. Der Übergang nimmt ökologisch eine Zwischenstellung zwischen der Streuwiese und dem Intensivgrünland ein.

Tabelle 8: Vegetationstransect Wirtschaftsgrünland-Streuwiese. **A:** *Galio borealis-Molinietum* (Streuwiese), **B:** Übergangsbereich (Randstreifen), **C:** *Lolietum multiflorum* (Fettwiese). **Seltene Arten:** 1: *Veronica serpyllifolia* +, *Cerastium holosteoides* +; 2: *Cirsium oleraceum* +; 3: *Carex flava* +, *Carex lepidocarpa* +, *Hypericum maculatum* +, *Inula salicina* +, *Lysimachia vulgaris* +, *Phragmites australis* +, *Ranunculus nemorosus* +, *Rhinanthus serotinus* +.

	A	B	C
Feldschicht (%)	100	95	95
Artenzahl	36	17	12
<i>Molinia coerulea</i> agg.	3	–	–
<i>Galium boreale</i>	B	–	–
<i>Leontodon hispidus danubialis</i>	A	–	–
<i>Euphrasia rostkoviana</i>	M	–	–
<i>Carex panicea</i>	M	–	–
<i>Potentilla erecta</i>	M	–	–
<i>Briza media</i>	M	–	–
<i>Gentiana asclepiadea</i>	1	–	–
<i>Holcus lanatus</i>	M	–	–
<i>Cuscuta epithymum</i>	M	–	–
<i>Carex pallescens</i>	1	–	–
<i>Equisetum palustre</i>	1	–	–
<i>Dactylorhiza majalis</i>	1	–	–
<i>Centaurea jacea</i>	1	–	–
<i>Luzula campestris</i>	1	–	–
<i>Epipactis palustris</i>	1	–	–
<i>Parnassia palustris</i>	1	–	–
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	1	–	–
<i>Betonica officinalis</i>	A	–b	–
<i>Succisa pratensis</i>	1	M	–
<i>Galium uliginosum</i>	1	1	–
<i>Filipendula ulmaria</i>	1	1	–
<i>Juncus acutiflorus</i>	A	M	–
<i>Trifolium pratense</i>	1	B	–
<i>Ranunculus acris</i>	1	1	–
<i>Lotus corniculatus</i>	A	M	–
<i>Plantago lanceolata</i>	M	A	+
<i>Rumex acetosa</i>	–	M	–
<i>Vicia cracca</i>	–	1	–
<i>Trifolium repens</i>	–	–b	1
<i>Cardamine pratensis</i>	–	1	1
<i>Bellis perennis</i>	–	+	1
<i>Prunella vulgaris</i>	–	M	1
<i>Lolium multiflorum</i>	–	–	3
<i>Poa trivialis</i>	–	–	M
<i>Taraxacum officinale</i> agg.	–	–	M
<i>Anthriscus sylvestris</i>	–	–	1
<i>Rumex obtusifolius</i>	–	–	1
<i>Cirsium rivulare</i>	+	A	–

Tabelle 9: Ökologische Einordnung der Vegetationszonen des Transektiv in Gebiet 7 nach ELLENBERG et al. (1992). **Feuchte:** 5: Frischezeiger, 7: Feuchtezeiger; **Stickstoff:** 3: stickstoffarm, 5: mäßig stickstoffreich, 7: stickstoffreich; **Reaktion:** 5: Mäßigsäurezeiger, 7: Schwachsäure- bis Schwachbasenzeiger.

Vegetation:	Galio-Molinietum	Übergang	Lolietum multiflori
Feuchtezahl Mittel / Median	7,0 / 6,9	6,0 / 6,2	5,0 / 5,2
Stickstoffzahl Mittel / Median	2,9 / 3,0	4,1 / 5,0	6,8 / 7,0
Reaktionszahl Mittel / Median	6,5 / 7,0	6,6 / 7,0	6,2 / 6,5

7.2 Raupe

Nur selten erwiesen sich im Freiland gefundenen Eier bei Nachkontrollen als steril, die im Freiland gefundenen waren nach einiger Zeit (etwa 2 Wochen) fast immer verlassen. Beim Schlupf aus dem Ei frißt die Raupe an dessen Spitze ein Loch, das in etwa ihrem Kopfdurchmesser entspricht. Die Schalenreste werden nie vertilgt, sondern die leere Hülle bleibt auf dem Ablageblatt zurück (zahlreiche eigene Zucht- und Freilandbeobachtungen). Dadurch ist ein Ablagenachweis auch noch einige Zeit nach dem Schlupf der Raupe möglich, wenn diese zum Beispiel einem Freißfeind zum Opfer gefallen ist.

Nachdem die Larve das Ei verlassen hat, begibt sie sich auf die Blattoberseite nahe dem Stengelansatz und legt dort ein dürftiges Gespinstchen aus wenigen Fäden an, unter dem sie ruht (in der Zucht). Dieses Verhalten beschreiben auch GRÖSS (1894) und POWELL (1918): „La toute jeune chenille se glisse entre les poils blancs de la feuille, de façon à atteindre la feuille même; elle file de la soie, mais, au début, on ne constate pas la formation d'une 'tente'; d'ailleurs elle est très bien protégée par les poils de la feuille et par ses propres poils.“ Im weiteren Verlauf des 1. Larvalstadiums beginnt die Raupe aber damit, die für die Dickkopffalter typische „Blattüte“ anzulegen, in welcher sie sich von nun an – abgesehen von kurzen Phasen der Nahrungsaufnahme – stets aufhalten wird.

Im Freiland konnte in vielen Fällen festgestellt werden (zum Beispiel 21. VII. 1994, Gebiet 8; 22. VII. 1995, Gebiet 7), daß die Eiraupe das Blatt, auf dem das Ei abgelegt wurde, verläßt und auf ein ganz kleines, junges Blättchen (um 1 cm Länge) überwechselt, in das sie sich einspinnt und das sie befrißt. Als Schema, das allerdings noch keine Allgemeingültigkeit beanspruchen kann, kristallisiert sich heraus: Die Ablage erfolgt an größere, gut zugängliche und leicht auffindbare (oft aufliegende) Blätter, die Jungrauen leben dann in den

zarten, jüngsten Blättchen im Zentrum der Pflanzen. Das Ablage- ist in der Regel nicht das erste Fraßblatt. Dabei ist auch das Wachstum des Ablageblattes während zwei Hochsommerwochen zu bedenken. Beispiel (22. VII. 1995, Gebiet 7): Bei einer Pflanze mit 3 belegten Blättern über 3 cm (insgesamt 6 Eier, davon 4 geschlüpft) sind die Ablageblätter völlig unberührt, aber 3 kleine (< 1,5 cm) Blättchen in der Mitte sind bereits abgebissen und ganz vertrocknet. Meistens, aber nicht immer nagt die Raupe den Stiel des Blattes an, so daß es welkt und leichter befressen werden kann.

Eine einzelne Pflanze kann in der Regel nicht mehr als 2 Jungraupen bis zum Winter ernähren, da das Angebot an kleinen Blättchen begrenzt ist. Dies dürfte auch der Hauptgrund dafür sein, daß die Eier einzeln abgelegt werden. Werden zu viele Eier auf einer einzelnen Pflanze angebracht, sind Verluste unter den Jungraupen wohl unvermeidlich.

Fast das gesamte Leben der Raupe spielt sich in den Blatttüten ab. Wird eine solche geöffnet, verschließt sie die Raupe alsbald wieder durch eifriges Spinnen. Dabei werden einige aus zahlreichen Einzelfäden bestehende Fäden quer über die Blattspreite gezogen, die beim Trocknen offenbar eine Spannung erzeugen und dadurch das Blatt zusammenziehen. Die Blattränder werden zusätzlich zusammengesponnen. Es bleibt ein Ausgang offen, durch den die Raupe das Gespinst zur Nahrungsaufnahme beziehungsweise Kotabgabe verlassen kann. Die großen Raupen im Frühjahr fressen (auch im Freiland) stets die Spitze ihrer Blattröhre ab und beißen gelegentlich die Mittelrippe oder den Blattstengel dicht unterhalb der Spreite fast durch. Ansonsten werden aber die Wohnblätter verschont und Blätter in der Umgebung angenagt.

Die Raupe geht bei der Anlage einer neuen Wohnröhre folgendermaßen vor (Beobachtungsprotokoll, Zucht): 1. Sie legt ein Sitzpolster auf der Blattoberseite an. 2. Danach spinn sie einen starken Querfaden im vorderen Blatteil. Dieser besteht aus vielen Einzelfäden, die die Raupe durch Hin- und Herbewegen des Kopfes erzeugt. Der Faden setzt an den Blatträndern an. 3. Anschließend erfolgt der Ausbau des flächigen Polsters und eine Erkundung der Lage der Blattränder. 4. Querfaden am unteren Blatende, ebenfalls an den Blatträndern ansetzend, weniger stark als der erste (der Blattrand ist dort bereits eingebogen). Erneute Blattrand-Lageerkundung. Die Raupe drückt wiederholt mit dem Kopf gegen das Blatt, vermutlich um die Stärke des Fadens zu testen. 5. Anlage eines dritten Querfadens? (Abbruch der Beobachtung nach ca. 30 min.) Am Ende ist das Blatt oben immer noch leicht geöffnet, aber netzförmig mit kreuz und quer laufenden Fäden zugesponnen. Auch benachbarte Blätter werden mit einzelnen Verbindungsfäden einbezogen.

Die Raupen des Heilziest-Dickkopffalters sind sehr träge und bewegen sich freiwillig nur soviel wie unbedingt notwendig (Ausnahme: Zucht an Schnittfutter, wo die Raupen gelegentlich längere Zeit umherlaufen bis sie ein neues Fraßblatt annehmen). Zur Nahrungsaufnahme verlassen die Larven im Frühjahr die Wohnröhre und entfernen sich einige Zentimeter von ihr. (Der Nahrungsbedarf der großen Tiere ist zu hoch, um ihn, nach Art der Jungraupen, mit Befressen der Wohnröhre decken zu können. Die Larven müßten sonst zu häufig umziehen.) Nach GROSS (1894) fraßen die Raupen (wohl in der Zucht) „stets außerhalb“ ihrer Wohnröhren. Wir sahen allerdings nur in sehr seltenen Fällen Larven außerhalb ihrer Blattgespinste, und zwar sowohl im Freiland als auch in der Zucht unter Freilandbedingungen. Dies läßt darauf schließen, daß sie sich nur wenige Male am Tage zur Nahrungsaufnahme begeben. Dazu paßt auch, daß auch die erwachsenen Tiere offenbar relativ wenig Blattmaterial verbrauchen, wie die nicht besonders ausgedehnten Fraßspuren an den *Betonica*-Pflanzen zeigen. Ein Beispiel (20. VIII. 1995, Gebiet 1): An der Fundstelle einer Puppe waren im Umkreis von 20 cm um die vermutliche Ablagestelle nacheinander mindestens 5 *Betonica*-Blätter bewohnt und zum Teil gefressen. Dann hatte sich die Raupe in den ebenfalls teilweise befressenen Blättern Nr. 6 und 7 (sie gehörten zu einer Pflanze, die bereits geblüht hatte) verpuppt (vergleiche Abb. 65).

Die Raupen flüchten jedoch ziemlich flink in ihre Wohnung, sobald sie bei der Nahrungsaufnahme gestört werden. So konnte am 2. Juni 1994 in Gebiet 1 am frühen Nachmittag eine Raupe, die zwei Dritteln ihrer Länge aus ihrer Röhre hervorschaute, beim Fressen überrascht werden. Anscheinend hatte sie aber die Erschütterung des Bodens wahrgenommen und kroch rasch rückwärts in ihre Wohnröhre, aus der sie nicht mehr hervorkam. Am 24. Mai 1995 flüchtete im Gebiet 9 eine erwachsene Raupe, die außerhalb ihrer Röhre gefressen hatte, eilig in dieselbe, nachdem eine größere Spinne auf die Raupe zugehauert war. Da die Raupen in der Natur und in der Zucht nur selten beim Fressen beobachtet werden konnten, ist unsicher, ob sie vorwiegend tag- oder nachtaktiv sind. Zumindest in zwei Fällen fraßen erwachsene Tiere im Freiland tagsüber. PN-SBN (1997) geben an „Nahrungsaufnahme nur nachts“, dagegen teilt GROSS (1894) mit, daß die Raupen „am liebsten in vollem Sonnenschein“ fraßen.

Die Raupen ziehen bei der Fortbewegung stets einen Spinnfaden vor sich her. Sie sind wegen ihrer Kranzfüße auf das Vorhandensein eines Spinnpolsters angewiesen. Zur Verteidigung kann die Raupe, wie in einem Fall (in der Zucht) festgestellt, einen schwach bräunlichen Saft aus der Mundöffnung ausspeien. Damit beschmierte sie die Pinzette, mit der sie ergriffen worden war.

Außer zur Nahrungsaufnahme wird die Larve bei der Kotabgabe aktiv. Die Wohnröhre wird stets saubergehalten, in ihr ist nie(!) auch nur ein einziger Kotballen zu finden (dies fiel bereits GROSS 1894 auf genauso wie POWELL 1918: „Comme d'habitude chez les Hesperies, les crottes sont lancées au loin et ne restent jamais dans les tentes occupées par les chenilles“). Zusammengepackte Heilziestblätter, die Kotballen enthalten, können beispielsweise von der Raupe des Wicklers *Syndemis musculana* (HÜBNER, 1799)⁵¹ (Tortricidae) hervorgerufen werden (vergleiche Abb. 22, 23). Zumindest die jungen Larven von *Carcharodus floccifera* (in den ersten vier Stadien) schleudern ihren Kot analog zum Verhalten vieler anderer Hesperiidae (eigene Zuchtbeobachtungen an *Erynnis tages*, *Ochlodes venatus* und *Thymelicus silvestris*) mittels einer speziellen anatomischen Vorrichtung am Hinterleibsende weit von sich (bei Zucht in Behältern war er stets überall verteilt). Ob sich die erwachsenen Larven in dieser Hinsicht genauso verhalten, konnte mangels ausreichender Beobachtungen nicht zweifelsfrei geklärt werden. In einem Fall (Zuchtbeobachtung im Garten bei einer erwachsenen Larve) kroch sie rückwärts auf die Öffnung der Röhre zu und streckte kurz das Hinterende hervor. Der Kot wurde bei dieser Einzelbeobachtung nicht weggeschleudert, sondern fiel lediglich herab. Dann verschwand das Tier rasch wieder in seiner Röhre. In einem Fall (29. v. 1997, Gebiet 3) fanden sich Kotballen einer erwachsenen Larve noch in 20 cm Entfernung auf umliegenden Blättern.

Besonders im Spätsommer verläßt die Raupe eine einmal bezogene Blattwohnung nur noch ungerne. Selbst wenn diese (bei Zucht auf Schnittfutter) von Schimmel befallen wird, verharrt sie dennoch weiter darin. Der Beginn der Winterruhe kann daran erkannt werden, daß die Raupen sich von Grau nach Braungrau verfärben und träger werden. In mehreren Fällen blieben die Raupen auch nach der Verbringung auf eingetopftes Futter in der alten Blattröhre, bis dieses völlig zerfallen war. Es ist davon auszugehen, daß ungeschützte Raupen nicht erfolgreich überwintern können. Bei Zucht unter Freilandbedingungen verschwanden auf diese Weise mehrere Raupen, bei GROSS (1894) kam es demgegenüber zu keinen Verlusten. Daher ist es für die Zucht günstig, die Tiere möglichst bald auf eingetopftes Futter zu setzen.

⁵¹ Vielen Dank an W. NÄSSIG für die genitalmorphologische Bestimmung des gezogenen Falters. – Die Raupe von *Syndemis musculana* lebt unseren Beobachtungen zufolge im Hoch- und Spätsommer in zusammengespannten Heilziestblättern, die von der Bauweise her *C. floccifera* sehr ähneln. Oft beißt sie auch die Blattstiele durch. Im Zuchtversuch überwinterte die erwachsene Wicklerlarve in einem dichten Gespinst, in dem sie sich im Frühjahr ohne weitere Nahrungsaufnahme verpuppte und bald den Falter ergab. Nach HANNEMANN (1961) handelt es sich bei *S. musculana* nicht um eine auf *Betonica* spezialisierte Art („polyphag und gemein“), die somit kein spezifischer Nahrungskonkurrent von *C. floccifera* ist. – Im übrigen könnten auch andere polyphage Kleinschmetterlingsraupen in Gespinsten an *Betonica officinalis* fressen.

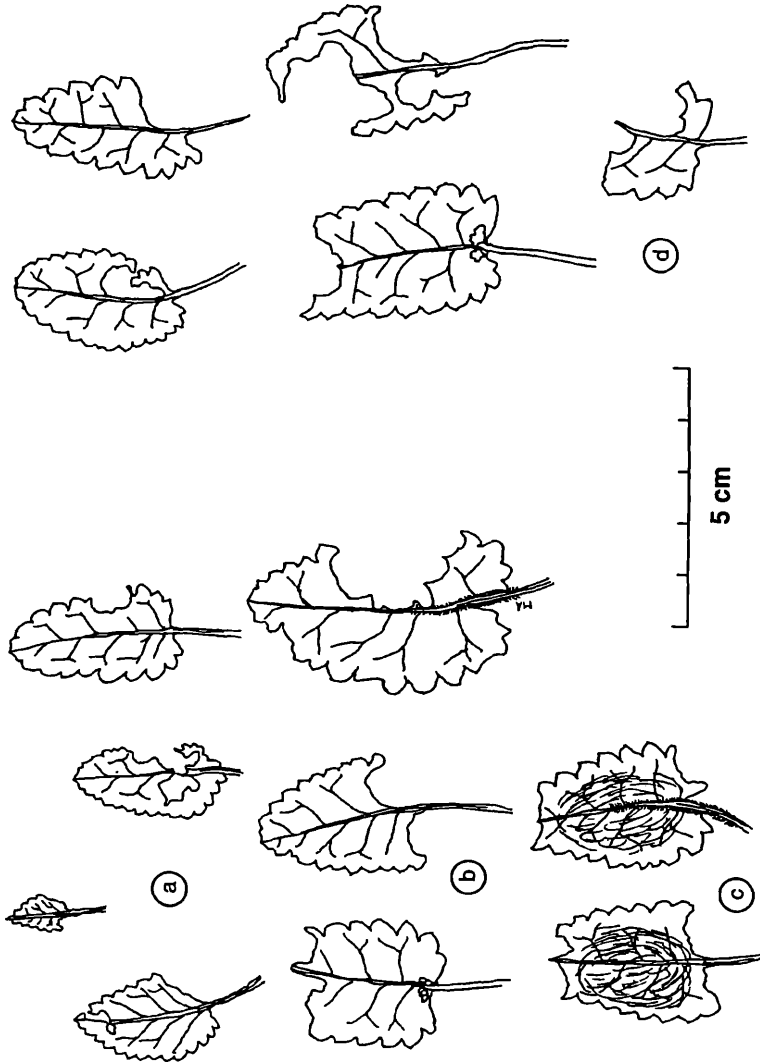


Abb. 65: Fraßbilder einer Raupe von *C. floccifera*. a–c nacheinander von derselben Raupe befallene Blätter; **65 a:** Lungraupe, **65 b:** erwachsene Raupe, **65 c:** Puppenröhre (oberes und unteres Blatt mit Gespinnst und angefressen Blattspitzen); **65 d:** weitere angenagte Blätter von anderen Fundstellen. Nach eingesammelten Freilandblättern gezeichnet, leicht schematisiert.

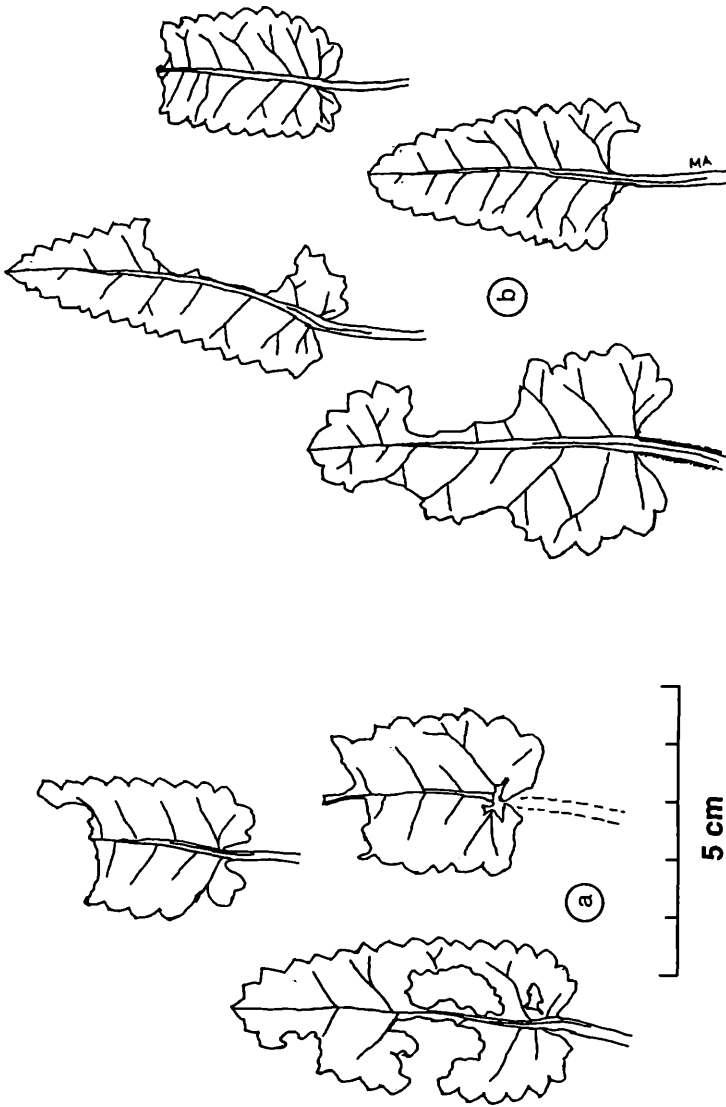
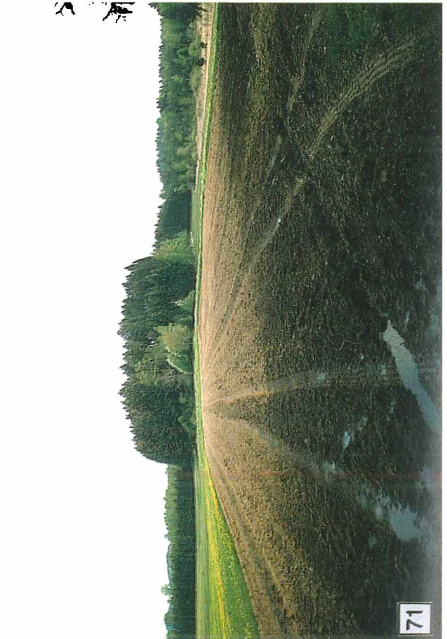
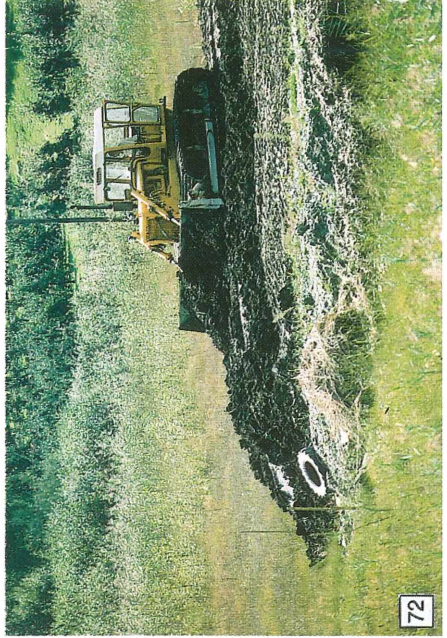


Abb. 66: Weitere Fraßbilder der Raupe an Blättern von *Betonica officinalis*. 66 a: Fraßspuren der Jungraupe (Mitte August), 66 b: Fraßspuren von erwachsenen Tieren (Mai).





Zur Überwinterung zieht sich die Raupe, wie bereits erwähnt, in ganz kleine, bodennahe Blättchen der Nahrungspflanze zurück, die sie gut verspinnt (Funde zweier Jungraupen zum Beispiel am 13. xi. 1993 in Gebiet 2). In zwei Fällen gelang es, die identische Raupe an Stellen (brachgefallener Bereich beziehungsweise Grabenrand), die nicht gemäht wurden, im Frühjahr wieder aufzufinden und somit ihre erfolgreiche Überwinterung zu dokumentieren. Eines der Tiere saß sogar nachweislich noch an derselben Pflanze, an der es sich schließlich auch verpuppte (vergleiche Abschnitt 6.3.2).

Farbtafel 9 (Seite 156)

Abb. 69: In solchen Töpfen wurde *C. floccifera* mehrfach ex ovo gezüchtet. Sie standen fast ein Jahr im Garten des Erstautors. Im Frühjahr treibt *B. officinalis* kräftig aus. Friedrichshafen, 19. iv. 1995. **Abb. 70:** Durch Mahd im Hochsommer können Streuwiesen bewohnende Insekten schwer geschädigt werden. Die Auswirkungen sind weniger gravierend, wenn, wie hier, Ausweichflächen erhalten bleiben. Württembergisches Allgäu, Gebiet 2, 9. vii. 1995. **Abb. 71:** An diesem Beispiel erkennt man mehrere Gefährdungsursachen für *C. floccifera* und seine Habitate (links vor dem Fichtenriegel und rechts in einem Streifen vor der Schilffläche): Aufforstungen (links im Hintergrund) und zunehmende Intensivierung. Die Pflützen auf dem Maisacker im Vordergrund sind nicht Wasser, sondern Gülle! Württembergisches Allgäu, Gebiet 2, 1. v. 1993. **Abb. 72:** Für eine Reithalle und einen Übungsparcours wurden 1993/94 im Gebiet 9 wertvolle Pfeifengraswiesen und ein Mehlprimel-Kopfbinsenried (mit Sibirischer Schwertlilie, Breitblättrigem Wollgras und Knabenkräutern) zugeschüttet. Praktisch, wenn man dabei gleich auch noch seinen Müll beseitigen kann! Diese Fläche gehört zum einzigen deutschen Lebensraum der Schiefkopfschrecke *Ruspolia nitidula*. Bayerisches Bodenseebecken, Gebiet 9, 7. ix. 1994.

Farbtafel 10 (Seite 157)

Abb. 73: Der Straßenbau in Gebiet 9 stellt einen brutalen Eingriff in eine bis dahin noch großflächig intakte Streuwiesenlandschaft dar. Die Reste der extensiv genutzten Flächen, ehemals das wohl beste Entwicklungshabitat von *C. floccifera* in allen von uns untersuchten Gebieten, sind hinter den Baumaschinen kaum noch zu erkennen. Bayerisches Bodenseebecken, Gebiet 9, 24. iv. 1994. **Abb. 74:** Die verbliebenen Streuwiesen (hinter den Bäumen im Mittelgrund) sind zwischen Fettwiesen, neuer Straße (deren Verlauf hier durch einen vorübergehend zur Untergrundverdichtung angelegten Kiesdamm markiert wird) und einer riesigen neuen Reithalle, für die auf einer Fläche von über einem Hektar Aufschüttungen vorgenommen wurden, eingezwängt. Bayerisches Bodenseebecken, Gebiet 9, 13. xi. 1993. **Abb. 75:** Grabenfräsung in den durch Straßen- und Hallenbau ohnehin schwer geschädigten Streuwiesen von Gebiet 9. Der Schlamm ist meterbreit auf den Streuwiesen verteilt (im Vordergrund im vergangenen Herbst überall Jungraupenfunde von *C. floccifera*), und die Gräben sind doppelt so breit und tief wie vorher. Zudem wurden parallel zur Straße Gräben neu angelegt. Bayerisches Bodenseebecken, 22. iv. 1995. **Abb. 76:** Ein Ergebnis der Grabenfräsung: Unter Schlammmassen verendete Raupe von *C. floccifera*. Bayerisches Bodenseebecken, Gebiet 9, 7. v. 1995.

7.3 Puppe

Sie befindet sich immer, wie von uns durch Überprüfung zahlreicher Freilandpuppen und einiger gezüchteter Tiere festgestellt werden konnte, in einer von der Raupe angefertigten, mit Gespinst ausgekleideten Blattröhre. Dabei handelt es sich in manchen Fällen um die letzte Fraßröhre, wie aus entsprechenden Spuren (besonders an der Blattspitze) hervorgeht (vergleiche Gross 1894). Gelegentlich aber wird extra eine neue Röhre aus einem oder zwei Blättern angefertigt. Das Gespinst ist dichter als in den Fraßröhren. Unter natürlichen Bedingungen liegt die Puppe stets mit dem Rücken nach oben (vergleiche Abb. 28) und weitgehend eben. Der Kopf zeigt in Richtung auf die Blattspitze, wo das Gespinst schwächer ist und somit den Schlupf erleichtert. Oft ist dort auch die Blattspitze von der Raupe angefressen.

Die Puppenruhe dauert ca. zwei Wochen (Zuchtbeobachtungen); das genaue Verpuppungsdatum kann wegen der Schwierigkeiten bei der Beobachtung nicht angegeben werden:

- Eine am 26. VIII. 1994 gefundene Puppe entließ den Falter am 6. IX.
- Ein Tier, das sich um den 21. VI. 1995 verpuppte, schlüpfte am 6. VII.
- 1996 schlüpfen Tiere, die sich etwa zwischen 12. und 18. Juni verpuppt hatten, am 26. VI. sowie am 1., 5. und 9. VII.

In der Zucht schlüpfen die Falter zu unterschiedlichen Tageszeiten: entweder am späten Vormittag (10–11 Uhr) oder nachmittags um etwa 17 Uhr. Dank eines glücklichen Zufalls konnte auch im Freiland bei der Nachkontrolle einer markierten Puppe der Schlupf des Falters beobachtet werden (26. VI. 1995, Gebiet 2). Dieser, ein Männchen, kroch um 12.30 h bei sonnigem, etwas wolkigem Wetter (der erste richtig schöne Tag nach langwöchigem Regen- und Schauerwetter) aus seinem Puppengespinst hervor. Bereits im Gespinst hatte er, wie eine spätere Überprüfung ergab, einen Teil des Mekoniums abgegeben. Rasch erklimmte das Tier eine etwa 15 cm entfernt stehende Binse, wo es sich in ca. 20 cm Höhe festsetzte. Bereits nach 5 Minuten waren seine Flügel, die es nach hinten geklappt hatte, zur vollen Größe entfaltet, aber noch weich. Diese rasche Flügelentwicklung ist typisch für die Hesperiidae und wurde auch bei Zuchttieren regelmäßig festgestellt. Um 12.48 Uhr, also 18 min nach dem Verlassen des Gespinsts, breitete es die Flügel flach aus. Anschließend saß es noch mindestens eine Stunde ohne Anstalten zum Abflug zu machen. In Wolkenphasen nahm es die „Schlafhaltung“ ein, allerdings nicht so ausgeprägt wie der Falter auf Abb. 44.

Beobachtungsprotokoll (vergleiche Abb. 45 und 46):

- 12.30 Der Falter schlüpft soeben aus der markierten Puppe und läuft an einer in der Nähe stehenden Binse rasch empor. Seine Flügel sind noch klein und werden erst am Ruheplatz aufgepumpt. Die Fundstelle ist im Verlauf des Frühjahrs ziemlich stark zugewachsen und nicht mehr so lückig-niedrigwüchsig wie noch 1994.
- 12.35 Die Flügel sind vollständig entfaltet, aber noch nach oben geschlagen.
- 12.48 Falter klappt Flügel um (waagrechte Haltung). Anschließend sitzt das Tier ruhig an der Binse, während die Sonne von Wolken verdeckt ist. Es hat eine schwach ausgeprägte Schlafhaltung eingenommen.
- 13.00 Die Sonne kommt hervor, Falter klappt Flügel nach oben. Nachdem die Sonne wieder verschwunden ist, nimmt das Tier erneut die Schlafhaltung ein.
- 13.35 Nach 5 Minuten ununterbrochenem Sonnenschein wird der Falter unruhig und gibt zwei Tropfen bräunliches Mekonium ab
- 13.40 Nach versehentlicher Störung fliegt der Falter ab, jedoch noch sehr unsicher. Er setzt sich rasch wieder.
- 13.50 Ende der Beobachtung. Falter fliegt noch nicht freiwillig. Die Puppe im Gespinst liegt mit dem Rücken nach oben. Im Gespinst hat das Tier bereits einen Teil des Mekonioms abgegeben.

7.4 Prädatoren und Parasitoide

Es gelangen bisher keine direkten Beobachtungen. Als **Prädatoren** der Falter kommen unter anderen Krabbenspinnen (Thomisidae) in Frage, die man in den Pfeifengraswiesen zur Flugzeit häufig auf Blüten lauern sieht, unter anderem auch am Heilziest. Es ist durchaus möglich, daß ihnen gelegentlich auch ein Falter von *Carcharodus floccifera* zum Opfer fällt, ab und zu sahen wir sie mit getöteten Bienen oder in einem Fall auch mit einem ♂ von *Ochloides venatus*. Radnetzspinnen sind zur Haupt-Falterflugzeit in den Streuwiesen kaum sichtbar vertreten, die oft sehr zahlreichen Zebraspinnen (*Argiope bruennichi*) treten erst ab August auffälliger in Erscheinung.

Ein direkter Nachweis von **Parasitoiden** gelangen uns ebenfalls nicht, da wir keine Freilandraupen einsammelten. In zwei Fällen jedoch (21. VII. 1994, Gebiet 4; 8. VIII. 1995, Gebiet 1) fanden wir jeweils eine leere Puppenhülle, deren vorderer Teil etwa in der Mitte des Thorax rund abgeschnitten war und die eine größere Schlupfwespe (Ichneumonidae?) entlassen haben muß. Trotz sehr vieler Freilandfunde von Raupen in allen Stadien stießen wir nie auf eine durch Parasitoide getötete Larve (etwa mit Brackwespenkokons, wie man sie bei anderen Raupen, zum Beispiel *Euphydryas aurinia*, gelegentlich sieht). SHAW (1990) weist darauf hin, daß die Brackwespengattung *Microgaster* in Gespinsten lebende Raupen befällt, darunter auch *C. alceae*. Von dieser Art wird teilweise starke Parasitierung, besonders der Raupen der Sommerge-

neration, berichtet (EBERT & RENNWALD 1991). Da es sich dabei um einen r-Strategen mit mehreren Generationen und daher auch höherer Ausbreitungs- und Vermehrungsrate handelt, ist eine stärkere Parasitierung plausibel. Es wäre denkbar, daß Vertreter der *Microgaster*-Gruppe auch als Parasitoide von *C. floccifera* in Frage kommen.

Am 9. August 1995 wurde ferner in Gebiet 7 eine L₃-Raupe aufgefunden, auf deren Rücken sich kurz hinter dem Kopf eine kleine rote Milbe festgebissen hatte.

7.5 Wanderverhalten

Bei Schmetterlingen wird prinzipiell zwischen sogenannten K- und r-Strategen unterschieden (vergleiche etwa WEIDEMANN 1995: 52 ff., wobei diese Begriffe im Sinne WEIDEMANNs nicht ganz mit den Lehrbuchdefinitionen übereinstimmen). K-Strategen sind spezialisierte, ortstreue, von den Ressourcen ihres Lebensraums abhängige Arten, deren Populationsgröße von dessen Kapazitäten bestimmt wird. Die andere Gruppe ist mobil, wenig spezialisiert und kann in einer Vielzahl von Lebensräumen beobachtet werden (zum Beispiel Wanderfalter).

C. floccifera kann im Bodenseegebiet³² als „Einbiotop-Bewohner“ bezeichnet werden, worunter nach WEIDEMANN (1995) „Arten, die sich in allen ihren Stadien ... in einem einzigen Biotop aufhalten und diesen in der Regel nicht verlassen“ zu verstehen sind (vergleiche BROCKMANN 1989). Darüber hinaus ist die Art jedoch auch „Verschiedenbiotop-Bewohner“ (WEIDEMANN 1995: „Arten, die mehrere unterschiedliche Biotope beziehungsweise Assoziationen bewohnen, und sich in diesen wie Einbiotop-Bewohner verhalten“). Im Falle des Heilziest-Dickkopffalters sind dies vorwiegend Feuchtwiesen, ferner jedoch auch Trockenlebensräume und alpine Lebensräume (vergleiche Abschnitt 10.1).

Hinweise auf echtes Wanderverhalten liegen bei dieser Art kaum vor. Sie wären auch bei einem K-Strategen wie *C. floccifera* eher ungewöhnlich. Gelegentlich allerdings wurde er auch schon außerhalb seines Entwicklungshabitats angetroffen. So berichtete MARKTANNER (pers. Mitt.) von einem Falter, den er 1979 auf einer Waldschneise im Westallgäuer Hügelland antraf, etwa fünf Kilometer von der nächsten bekannten Population entfernt. Für eine kleinräumige Mobilität beziehungsweise einen Expansionsdrang spricht auch

³² Einzige von uns selbst beobachtete Ausnahme war die Fundstelle im Vorarlberger Walgau, wo die ♂♂ zum Perching (möglicherweise auch zum Blütenbesuch) einen Weg durch einen Halbtrockenrasen benutzten, der direkt an eine Feuchtwiese (das wahrscheinliche Larvalhabitat) grenzt. In unseren oberschwäbischen Untersuchungsflächen ist es für die Falter wenig sinnvoll, ihren Ursprungsbiotop zu verlassen, weil diese von lebensfeindlichen Fettwiesen oder Fichtenforsten umgeben sind.

der Fund eines einzelnen Eis am 21. Juli 1994 in einem kleinen Streuwiesenrest im Landkreis Lindau (zwischen den Gebieten 7 und 8 gelegen), der mit Sicherheit nicht ständig besiedelt ist. Allerdings liegen hier die nächsten Vorkommen nur wenige hundert Meter entfernt. Sie werden durch ein kleines Gehölz, mehrere Fettwiesen und eine Straße sowie durch einen ca. 100 m breiten, alten Fichtenforst getrennt.

In einem weiteren Fall gelang M. GOLDSCHALT am 12. VII. 1994 der Nachweis eines ♀ in einer degenerierten Streuwiese, in der nur sehr wenig Heilziest wuchs und wo auch bei verschiedenen Kontrollen keine weiteren Tiere nachgewiesen werden konnten. In diesem Fall beträgt die Entfernung zum nächsten ständig besiedelten Vorkommen (Gebiet 3) ca. 1 km. Diese Beobachtung deutet darauf hin, daß die Weibchen am Ende der Flugzeit bei Expansionsflügen ihre Ursprungshabitate verlassen können. Ähnliches wird in der Literatur auch für andere Tagfalter berichtet.

Aus den bisherigen Indizien können folgende Schlüsse gezogen werden: *C. floccifera* verhält sich trotz seiner guten Flugfähigkeit wie ein typischer ortstreuer K-Strategie, der allenfalls kurze Entfernungen zu nahegelegenen Biotopen zurücklegt. Großräumige Wanderungen führt er mit hoher Wahrscheinlichkeit nicht durch. Für den Schutz dieser Art bedeutet dies, daß auch kleine Reste von Streuwiesen als Trittsteine und für eine Ausbreitung beziehungsweise Versuche der Wiederbesiedelung erhalten bleiben sollten.

EBERT & RENNWALD (1991) hatten im Gegensatz dazu auf Grund der irrtümlichen Meldungen von HEPP (1921) und BANDERMANN (1921) und den dort genannten „Nachweisen“ in Pommern und Thüringen ein „Wanderverhalten“ vermutet. Diesen Vermutungen wird durch die Korrekturen dieser Meldungen, die EBERT & RENNWALD (1991) offenbar entgangen sind, die Grundlage entzogen (siehe oben, Abschnitte 5.3.1.5 und 5.3.1.6). Auch BROCKMANN (1989) hält es für möglich, daß die Art migriert, nennt aber keine Belege für seine Vermutung. In Italien wird *C. floccifera* als eher stationäre Art eingestuft (Stufe 2 auf einer Skala von 1 bis 5), *C. alceae* merkwürdigerweise aber auch (BALLETO & KUDRNA 1985).

Letzter Indikator für das ausgeprägt schwache Wanderverhalten der Art ist die Tatsache, daß es *C. floccifera* nicht gelungen ist, die Mittelmeerinseln zu besiedeln – abgesehen von Sizilien, das allerdings auch den geringsten Abstand vom Festland hat und in den Eiszeiten zeitweilig landfeste Verbindung mit Süditalien hatte.

7.6 Nachweismethoden

Die oft sehr lokalen Vorkommen von *C. floccifera* wurden in vielen Fällen übersehen, wie Neufunde und Wiederentdeckungen aus den letzten Jahren in verschiedenen Gegenden Süddeutschlands, in Vorarlberg und Salzburg zeigen (vergleiche AISTLEITNER & AISTLEITNER 1994, EMBACHER 1993). Gründe dafür sind einerseits mangelnde Durchforschung, andererseits auch die generelle Vernachlässigung der Dickkopffalter durch die Entomologen. Auch kann die Art selbst zur Flugzeit leicht übersehen werden, wenn man nicht speziell auf sie achtet. Um derartige Schwierigkeiten zu reduzieren, wird hier ein kurzer Überblick darüber gegeben, wie die einzelnen Stadien des Heilziest-Dickkopffalters mit möglichst geringem Aufwand zu finden sind.

Mit Vorkommen der Art ist in Deutschland theoretisch in allen Feuchtwiesen entlang des Alpenrandes zu rechnen, sobald sie größere Bestände des Heilziests beherbergen (weitere Einzelheiten hierzu im Abschnitt 9.1).

Die einfachste Nachweismethode für *C. floccifera* ist die Suche nach den Faltern. Das Überprüfen von blühenden Heilziestbeständen Ende Juni/Anfang Juli sollte normalerweise nach spätestens einer Stunde (in Abhängigkeit von der Gebietsgröße) eine Aussage darüber zulassen, ob die Art in einem bestimmten Gebiet vorkommt. Trotz ihrer unauffälligen Zeichnung ist sie bei entsprechender Aufmerksamkeit gut zu registrieren, da besonders die ♂♂ sehr aktiv sind und bei gutem Wetter dauernd im Lebensraum herumfliegen.

Die Suche nach Eiern ist bei einiger Erfahrung (die aber teilweise durch Ausdauer ersetzt werden kann) ebenfalls zu empfehlen und durchaus erfolgversprechend. Wie oben geschildert, sollten niedrigwüchsige, sterile *Betonica*-Blattrosetten bevorzugt an gut besonnten Stellen ohne hohe Vegetation abgesehen werden. Das Ei hebt sich dunkel von der Blattoberfläche ab. Nachteil dieser Methode ist, daß sie nur kurze Zeit anwendbar ist, weil die Raupen recht bald schlüpfen und die leeren Eier dann wesentlich schlechter sichtbar sind.

Recht gut lassen sich auch die Jungraupen Anfang August in zusammengeknüpften, häufig auch angewelkten Heilziest-Blättern aufspüren. Deren Unterseite sticht hell aus der umgebenden, meist noch sattgrünen Vegetation heraus. Im Spätsommer werden die Pflanzen der Streuwiesen teilweise braun, die bewohnten Blätter fallen dann weniger auf. Auch werden die Tiere auf Grund der Verluste unter ihnen langsam weniger. Nach der herbstlichen Mahd der Wiesen ist die Raupensuche sehr schwierig und nur noch an Stellen, die der Mahd entgangen sind, zu empfehlen.

Die großen Raupen können dann wieder im Frühjahr mit einiger Aussicht auf Erfolg gesucht werden, auch wenn ihre Zahl dann stark abgenommen hat und deswegen dringend davon abzuraten ist, Exemplare zu entnehmen. Die beste Zeit dafür ist nach unseren Erfahrungen in Oberschwaben der Monat Mai. Dann nämlich hat sich der Heilziest bereits gut entwickelt, während die umgebende Vegetation noch relativ niedrig ist. Die zusammengesponnenen Blätter mit dem typischen, ausgeprägten Fraßbild lassen sich mit etwas Suchaufwand durchaus finden. Wiederum empfiehlt sich die Suche an Stellen mit größeren Beständen (Deckungsgrad > 20 %) des Heilziests.

Bei quantitativen Erhebungen sollten alle eingesponnenen Blätter vorsichtig geöffnet werden, weil die Raupen von Kleinschmetterlingen (zum Beispiel des Wicklers *Syndemis musculana*), wie bereits erwähnt, häufig ein sehr ähnliches Fraßbild an den Heilziest-Blättern hervorrufen. Ihre Gespinste sind allerdings an dem reichlich enthaltenen Kot leicht zu erkennen. Der Habitus der *flocifera*-Larve schließt Verwechslungen mit anderen Schmetterlingsraupen aus.

8 Nahrungs- und „Futterpflanzen“

Nach dem von EBERT & RENNWALD (1991) vorgestellten Begriffen stellen „Futterpflanzen“ (oder „Fütterungspflanzen“) mehr oder weniger geeignete Pflanzen zur Ernährung der Larven in der **Zucht** dar. „Nahrungspflanzen“ hingegen sind Arten, die als Eiablage- beziehungsweise Raupenfraßpflanzen konkret im **Freiland** nachgewiesen worden sind. Dabei betonen EBERT & RENNWALD (1991) zu Recht, daß Zucht- und Freilandangaben streng getrennt werden und (zum Beispiel bei Veröffentlichungen) auch als solche gekennzeichnet werden müssen. Dieser Einteilung soll hier uneingeschränkt gefolgt werden, da allein Freilandbeobachtungen Bedeutung für die Kenntnis und den Schutz von Schmetterlingen haben. Leider wird auf eine entsprechende Unterscheidung besonders in der älteren Literatur wenig Wert gelegt, sondern es finden sich – noch dazu meist ohne nähere Angaben – Freiland- und Zuchtbeobachtungen zusammen mit abbeschriebenen Futterpflanzen. Diese haben neben Bestimmungsfehlern an Schmetterlingen und Pflanzen den unübersichtlichen Wirrwarr bei der Raupennahrung von *C. floccifera* verursacht. Im folgenden soll die historische Entwicklung des Kenntnisstandes über die Nahrungspflanzen von *C. floccifera* dargestellt und mit den eigenen Untersuchungsergebnissen verglichen werden.

8.1 Angaben aus der Literatur

Bis in die jüngste Vergangenheit war über die Raupen-Nahrungspflanzen von *C. floccifera* kaum etwas Sicheres bekannt. Zwar geistern zahlreiche „Futterpflanzen“ durch die Literatur; echte, als solche gekennzeichnete Freilandangaben sind jedoch mehr als selten. Wirft man einen Blick in die einschlägigen Werke aus den letzten gut hundert Jahren, so soll die Larve von *C. floccifera* einen gar bunt gemischten Speisezettel haben, siehe Tabelle 10.

Tabelle 10: In der Literatur genannte „Futter-“ und Eiablage- beziehungsweise Raupennahrungspflanzen von *C. floccifera*. Nicht aufgenommen sind hier bis auf wenige Ausnahmen Angaben aus Werken, die lediglich Pflanzengattungsnamen aufzählen, sich ausdrücklich auf andere, hier erwähnte Arbeiten berufen oder aus sonstigen Gründen in diesem Zusammenhang irrelevant sind.

Pflanzenfamilie Art	Autor(en) (FETT: aus der Quelle hervorgehende eindeutige oder sehr wahrscheinliche Freilandnachweise)
Lamiaceae (Lippenblütler)	
<i>Betonica (Betonica) officinalis</i> (Heilziest, Gebräuchlicher Ziest, Betonie)	ALBRECHT & GOLDSCHALT (1993), BERGMANN (1952), BOILLAT (1993), EBERT & RENNWALD (1991), FELDTRAUER (1989), FORSTER & WOHLFAHRT (1976), GRIEBEL (1909), GROSS (1894), HAUDER (1901, Gewährsmann: GROSS), KAUFFMANN (1951), KUSDAS & REICHL (1973), NEL (1985), REBEL (1910), VERITY (1940), WEIDEMANN (1995), WOLF (1927)
<i>Stachys (Betonica) hirsuta</i>	NEL (1985)
<i>Stachys affinis</i>	GROSS (1894) (Zuchtfutter)
<i>Stachys silvatica</i> (Waldziest)	BERGMANN (1952), BLAB & KUDRNA (1982), BOILLAT (1993), FORSTER & WOHLFAHRT (1976), KAUFFMANN (1951), KOCH (1988), RAPPAZ (1979), DE ROUGEMONT (1901) (?), vergleiche Kommentar), VORBRODT (1911–1912, 1930)
<i>Stachys germanica</i> (Deutscher Ziest)	BERGMANN (1952), BLAB & KUDRNA (1982), DUFAY (1961), KAUFFMANN (1951), KOCH (1988), LHOMME (1923–1935), RAPPAZ (1979), VORBRODT (1911–1912, 1930)
<i>Stachys recta</i> (Aufrechter Ziest)	BOILLAT (1993), BLAB & KUDRNA (1982), DUFAY (1961), FORSTER & WOHLFAHRT (1976), LHOMME (1923–1935), POWELL (1918) (als „Futterpflanze“), THURNER (1948)
<i>Stachys alpinus</i> (Alpenziest)	KAUFFMANN (1951), FORSTER & WOHLFAHRT (1976), POWELL (1918) (?), vergleiche Kommentar)
<i>Stachys palustris</i> (Sumpfwaldziest)	TOLMAN & LEWINGTON (1997)
<i>Stachys scardica</i>	TOLMAN & LEWINGTON (1997)
<i>Marrubium vulgare</i> (Echter Andorn)	BOILLAT (1993), DUFAY (1961), GOMEZ BUSTILLO & FERNÁNDEZ-RUBIO (1974), KRZYWICKI (1970), LHOMME (1923–1935), MANLEY & ALLCARD (1970), RAGUSA (1919), RAPPAZ (1979)

<i>Marrubium peregrinum</i> (Ungarischer Andorn)	DUFAY (1961), KRZYWICKI (1970), LHOMME (1923–1935), BLASCHKE (1914), HAUDER (1901, Gewährungsmänner: ROGENHOFER, DORFMEISTER), RÜHL & HEYNE (1895)
<i>Marrubium supinum</i>	GOMEZ BUSTILLO & FERNÁNDEZ-RUBIO (1974)
<i>Marrubium alysson</i>	GOMEZ BUSTILLO & FERNÁNDEZ-RUBIO (1974)
<i>Marrubium hispanicum</i>	RAGUSA (1916)
<i>Leonurus cardiaca</i> (Echter Löwenschwanz)	LUKHTANOV & LUKHTANOV (1994) (nach KRULIKOWSKY 1907)
<i>Thymus roegneri</i>	DEVYATKIN (1997)
Malvaceae (Malvengewächse)	
<i>Althea rosea</i> (Eibisch, Stockrose)	DOLESCHALL (1909) („Eibisch“), GRIEBEL (1909), RAPPAZ (1979) („ <i>Altheae</i> “), SEILER (1888), THURNER (1948) („ <i>Althea</i> “), WEGELIN (1908)
<i>Malva neglecta</i> (Gänsemalve)	LUKHTANOV & LUKHTANOV (1994) (nach KRULIKOWSKY 1907)
Rosaceae (Rosengewächse)	
<i>Alchemilla vulgaris</i> (Gemeiner Frauenmantel)	GOMEZ BUSTILLO & FERNÁNDEZ-RUBIO (1974)
<i>Alchemilla arvensis</i>	GOMEZ BUSTILLO & FERNÁNDEZ-RUBIO (1974)
<i>Alchemilla coromeopoides</i>	GOMEZ BUSTILLO & FERNÁNDEZ-RUBIO (1974)

Insgesamt werden also nicht weniger als 21 Pflanzenarten aus drei Familien als „Futterpflanzen“ genannt, wobei die Liste vermutlich nicht vollständig ist und sich durch weitere Recherchen noch verlängern ließe. Mit der Realität hat sie nur wenig zu tun, wie gleich gezeigt werden soll. Der Schwerpunkt der Literaturangaben liegt auf der Familie Lamiaceae (Lippenblütler, insbes. Gattung *Betonica*); das Malvengewächs *Althea rosea* (Eibisch, Stockrose) wird ebenfalls recht häufig genannt. Ganz aus dem Rahmen fallen dagegen die nur von GOMEZ BUSTILLO & FERNÁNDEZ-RUBIO (1974) aufgezählten Frauenmantelarten sowie der Löwenschwanz (*Leonurus cardiaca*) und *Thymus roegneri* (Lamiaceae).

Auf konkreten, auch als solche kenntlich gemachten Freilandbeobachtungen (Eiablagen, Raupenfunde) beruhen lediglich 4–5 Angaben, die vorwiegend in neueren Arbeiten zu finden sind (EBERT & RENNWALD 1991 sowie KUSDAS & REICHL 1973, POWELL 1918, ALBRECHT & GOLDSCHALT 1993, WEIDEMANN 1995, GROSS 1894). Möglicherweise um Freilandfunde handelte es sich teilweise auch bei GRIEBEL (1909).

Wie ist dagegen der ganze Rest an dubiosen Angaben zustande gekommen? Ein Großteil davon beruht sicherlich auf kritiklosem Abschreiben alter, zu meist fehlerhafter Informationen, die sich problemlos über lange Zeiträume hinweg aus den Standardwerken in Lokal- und Regionalfaunen und umge-

kehrt fortpflanzen. Auf Quellenangaben wurde dabei oft großzügig verzichtet. Dies ist ein weitverbreiteter Mißstand, der trotz gelegentlicher Kritik an dieser Praxis auch noch so manches ziemlich neue Werk betrifft. EBERT & RENNWALD (1991, Band 1: 91 ff.) haben am Beispiel mehrerer Tagfalterarten anschaulich geschildert, wie zäh sich falsche Angaben jahrzehnte-, teilweise sogar jahrhundertlang in der Literatur halten können.

Bereits der erste Entomologe, der *C. floccifera* eindeutig als eigene Art erkannte, nämlich HÜBNER (1803), legte den Grundstein zu der Misere. Er verlieh ihr den lange Zeit gebräuchlichen Namen „*Papilio altheae*“ und belegte sie auch ganz konsequent mit dem deutschen Namen „Eibischfalter“, der sich bis in neuere Werke (zum Beispiel BLAB & KUDRNA 1982) hinein, also fast 200 Jahre(!), ohne kritische Nachprüfung erhalten hat. Die Bezeichnung „Eibischfalter“ ist jedoch als (deutsches) Synonym für den heutigen Malven-Dickkopffalter (*C. alcaeae*) bereits in der Literatur des 18. Jahrhunderts in Gebrauch gewesen (ESPER 1780, BORKHAUSEN 1788).

Erst EBERT & RENNWALD (1991) beendeten diesen Zustand mit ihrer gelungenen Neuschöpfung „Heilziest-Dickkopffalter“. Auf welcher Beobachtunggrundlage die Namengebung HÜBNERs damals zustande kamen, läßt sich heute nicht mehr nachvollziehen, es ist jedoch am naheliegendsten, eine Raupenverwechslung mit *C. alcaeae* anzunehmen, deren Artverschiedenheit von *C. floccifera* bis weit ins 19. Jahrhundert hinein umstritten war – sofern überhaupt ein Freilandfund die Basis bildete. Die Larve von *C. alcaeae* wurde tatsächlich schon öfters auf dem Malvengewächs Eibisch oder Stockrose (*Althea rosea*) gefunden (vergleiche zum Beispiel EBERT & RENNWALD 1991, URBAHN & URBAHN 1939 und ESPER 1780). Sie war also bereits den „Urvätern der Entomologie“ gut bekannt. Die Stockrose ist eine alte Kulturpflanze, sie findet sich vor allem in Bauerngärten und ansonsten nur selten verwildert in Schuttunkrautfluren. Sie stammt aus dem östlichen Mittelmeergebiet (OBERDORFER 1990). Als Freiland-Raupennahrung von *C. floccifera* spielt sie mit Sicherheit keine Rolle. Dies gilt auch für die beiden anderen bei uns vorkommenden Eibischarten sowie für Malvengewächse überhaupt.

HÜBNERs Namensfestlegung und die Determinationsprobleme haben zu kuriosen Meldungen späterer Autoren geführt: So berichtet etwa SEILER (1888): „Bei Durchsicht eines Speichers, auf dem Vegetabilien (Droguen) in trockenem Zustande eingelagert sind, fand ich aussen an den Säcken von Herba altheae – Eibischkraut, eine Menge kleiner, ca. 15 mm langer walziger, grauer behaarter Rüpchen mit grossem schwarzen Kopf, die träge herumliefen um anscheinend ein Plätzchen zum Verpuppen zu suchen. Alljährlich, vom Frühjahr bis Sommer, kommen aus dem Inneren der Vegetabiliensäcke ‚Maden‘ oft in Unmenge heraus ans Licht, um sich, wenn die Zeit der Reife gekom-

men, zu verpuppen; es sind dies die verschiedensten Sorten Micros, meist Pyraliden und Tineiden, von denen sich ja viele, wie bekannt, von trockenem Futter nähren. Ich sammelte einige Dutzend der beschriebenen Art, neugierig, was sich daraus wohl entwickeln würde, that sie in einen Raupenkasten mit trockenem Eibischkraut gefüllt und wartete die Verpuppung ab, die alsbald auch erfolgte. Die Räupchen fertigten am Deckel oder zwischen den trockenen Blättern ein leichtes Gespinnst und lieferten eine kleine braune, grau bestäubte Puppe, wie eine kleine Noctue oder Pyralide. ... Heut nun, nach 3 Wochen, finde ich in dem Kasten 3 Stück *Spilothyrus Altheae* AB. [sic!], hübsche, kräftige Exemplare. – Es ist mir neu, dass sich Tagfalter-Raupen derart von trockenem Gemüse nähren; das Kraut war im Sommer 1887 in der Gegend von Nürnberg gesammelt, wahrscheinlich mit den Eiern des Falters, die sich nun im Herbst entwickelt und deren Raupen sich den Winter über genährt hatten.“ SEILER war hier dem Irrtum erlegen, daß, was *altheae* heißt, auch *Althea* fressen müsse, und hatte daher seine Falterbestimmung kurzerhand über die Raupenfraßpflanze vorgenommen. Aus heutiger Sicht läßt sich hinter den fraglichen Tieren unschwer *C. alceae* erkennen, dessen Raupe tatsächlich erwachsen überwintert und sich im Frühjahr ohne weitere Nahrungsaufnahme verpuppt (EBERT & RENNWALD 1991, auch von anderen Autoren – bereits von FREYER 1842 – bestätigt). Deshalb kann sie auch nachträglich vom Verdacht befreit werden, sich von „trockenem Gemüse nähren“ zu müssen. Man muß SEILER jedoch zugute halten, daß zur damaligen Zeit noch so gut wie nichts – zumindest nichts Richtiges, vergleiche FREY (1880) – über die Raupennahrung von *C. floccifera* bekannt war. Ähnliche Verwechslungen kamen auch andernorts vor (zum Beispiel DOLESCHALL 1909, siehe oben unter Abschnitt 5.4.2). Die Arbeit von SEILER (1888) wurde von VORBRODT (1911–1912) ohne Kommentar als Literaturangabe unter *C. altheae* aufgeführt, allerdings erwähnte er selbst den Eibisch nicht als „Futterpflanze“ in seinem Text.

Auf Literaturangaben von Malvengewächsen wird im folgenden nicht mehr eingegangen, da sie lediglich abgeschrieben sind beziehungsweise auf Bestimmungsfehlern beruhen. In der neuesten Literatur tauchen sie glücklicherweise kaum noch auf.

Die Autoren des 19. Jahrhunderts trugen offenbar kaum etwas dazu bei, die Raupennahrungspflanzen von *C. floccifera* aufzuklären: HEINEMANN (1859) nennt noch keine „Futterpflanze“, dasselbe gilt für WILDE (1860, 1861). Andere übernahmen lediglich den alten Irrtum von den Malven (FREY 1880). Erst gegen Ende des letzten beziehungsweise zu Beginn dieses Jahrhunderts gelangen dann aber offenbar die ersten sicheren (Freiland-)Nachweise, die aber leider meist schlecht dokumentiert sind.

Dabei hatte bereits GROSS (1894) einige ganz wesentliche Beobachtungen gemacht. Er schrieb: „Anfangs Juli hatte ich Gelegenheit ein ♀ dieser Spezies zu beobachten, welches seine bräunlichen ... Eier einzeln an den Blättern von *Betonica officinalis* absetzte.“ Leider blieb GROSS' Beobachtung weitgehend unbeachtet, sieht man einmal von HAUDER (1901) ab, der sie wiederholte, und FRIONNET (1906), der GROSS' Arbeit in seinem Literaturverzeichnis führt. Später taucht sie ein letztes Mal im „Lepidopterorum Catalogus“ (SHEPARD 1931–1936) auf. Bei MACK (1985) ist sie zwar ein Hinweis auf GROSS im Text erwähnt, der Aufsatz fehlt aber im Literaturverzeichnis.

Hochinteressant sind zudem die folgenden Beobachtungen von GROSS (1894): „DORFMEISTER fand die Raupe in Steiermark auf *Marrubium peregrinum*, welches hier nicht vorzukommen scheint, die der Var. *baeticus* wurde im Süden ebenfalls auf Marrubien gefunden. Nach der eingangs erwähnten Beobachtung [der Eiablage] und den Flugorten glaube ich für hier [Oberösterreich] *Betonica* als Hauptnahrungspflanze derselben ansehen zu dürfen, zweifelsohne kommt sie aber noch auf weiteren verwandten Pflanzen vor, da sie auch die ihr versuchsweise vorgelegte, ihrer eßbaren Knollen wegen eingeführte, japanische *Stachys affinis* gerne annahm.“ Wie wenig Beachtung die Arbeit von GROSS (1894) fand, zeigt sich auch daran, daß *Stachys affinis* (glücklicherweise) in keiner folgenden „Futterpflanzen“-Liste von *C. floccifera* auftaucht.

RÜHL & HEYNE (1895) liefern außer einer einwandfreien Raupenbeschreibung eine konkrete Pflanze: „[Raupe] lebt eingesponnen in Blättern von *Marrubium peregrinum* (fremder [= Ungarischer] Andorn).“ Leider wird nichts Genaueres über Fundort und -umstände mitgeteilt. Vermutlich kam der Heilziest-Dickkopffalter durch den (lange als Unterart von *C. floccifera* betrachteten) *C. baeticus* (Synonym: *marrubii*!), als dessen Nahrungspflanze schon früh unter anderem *Marrubium vulgare* nachgewiesen worden ist (FOULQUIER 1918), zum Andorn als „Futterpflanze“. Es gibt kaum Hinweise zu konkreten Raupenfunden von *C. floccifera* an *Marrubium*. Ausnahme sind lediglich – neben der bereits zitierten Stelle bei GROSS (1894) – zwei weitere österreichische Meldungen. HAUDER (1901) formuliert: „Herr GROSS in Steyr machte mir die Mittheilung, dass die Raupe an *Betonica officinalis* lebt, nach ROGENHOFER und DORFMEISTER an *Marrubium peregrinum* (Andorn).“ SCHIEFERER & MEIXNER (1912–1913) schreiben „DORFM.[EISTER] e larv.“ ohne nähere Angaben. Damit liegen insgesamt drei⁵³ Hinweise auf einen möglichen (Freiland-?)Fund der Raupe an *Marrubium* durch DORFMEISTER vor, es gelang uns jedoch unglücklicherweise nicht, die entsprechende Originalquelle ausfindig zu machen, somit müssen die näheren Umstände von DORFMEISTERS Fund ungeklärt

⁵³ Der Vollständigkeit halber sei auch darauf verwiesen, daß auch SPULER (1908) DORFMEISTER und ROGENHOFER erwähnt, allerdings ebenfalls ohne nähere Quellenangabe.

bleiben. Die „*Marrubium*-Spur“ kann nicht mit vollständiger Sicherheit für *C. floccifera* ausgeschlossen werden. Bevor jedoch keine einwandfreien neuen Raupennachweise von *Marrubium*-Arten vorliegen, sollten diese nicht zu den Nährpflanzen von *C. floccifera* gezählt werden.

DE ROUGEMONT (1901) führt dann den Waldziest in die Literatur ein: „*S. althaeae*, Hb. — La chenille ne vit pas sur les malvacées, comme le nom fait supposer et comme FREY (1880) le dit; mais bien dans les feuilles repliées de *Stachys silvatica*. C'est M. GUÉDAT qui a découvert cette chenille près de Tramelan.“ Raupenbeschreibung und phänologische Angaben erscheinen plausibel. Ein Freilandfund durch GUÉDAT lag ganz offensichtlich vor, so daß sich lediglich die Frage erhebt, ob DE ROUGEMONT'S Gewährsmann vielleicht ein Fehler bei der Bestimmung der Pflanze unterlaufen ist. Für den Waldziest gilt bis auf weiteres dieselbe Einschätzung wie für die *Marrubium*-Arten.

FRIONNET (1906) kann bereits eine Liste von 8 Pflanzenarten der Gattungen *Marrubium*, *Stachys* und *Althea* nennen, wobei es sich aber nur um eine Zusammenstellung aus der älteren Literatur handelt. Immerhin werden die Quellen (vorbildlich, aber nicht nur zur damaligen Zeit leider eine Ausnahme!) nachvollziehbar angegeben.

Inwieweit der von KRULIKOWSKY (1907) (in LUKHTANOV & LUKHTANOV 1994) genannte Echte Löwenschwanz (*Leonurus cardiaca*) als Freiland-Raupennahrung in Frage kommt, ist unklar. Immerhin handelt es sich um einen Vertreter der Lamiaceae. Die vom gleichen Autor genannte Gänsemalve (*Malva neglecta*) mahnt jedoch zur Vorsicht (Verwechslung mit *alceae*?). Eventuell gerieten hier verschiedene Raupenfunde durcheinander (vergleiche die Ähnlichkeit der Angaben von GRIEBEL 1909!). Der Originaltext konnte in diesem Fall leider nicht ausgewertet werden. Allerdings war der Autor offenbar bei der Bestimmung von *C. floccifera* nicht ganz sattelfest, wie seine mit einem Fragezeichen versehene Artangabe „*althaeae* Hb. 6-7, 8. (?)“ in einer anderen Arbeit andeutet (KRULIKOWSKY 1908-1909). Dies weist auf eine insgesamt eher geringe Zuverlässigkeit seiner diesbezüglichen Angaben hin.

Auch GRIEBEL (1909) nennt (neben Eibisch) den Heilziest als Nahrungspflanze, ziemlich sicher aus eigener Freilanderfahrung. Auf seine Angaben verließ sich auch SPULER (1908): „GRIEBEL [er wird von ihm als Mitarbeiter bezeichnet] fand sie ... an *Betonica officinalis*“. Freilandfunde GRIEBEL'S sind kaum zu bestreiten, da auch die ausführliche Raupenbeschreibung bei SPULER (1908) auf ihn zurückgeht. Außerdem stammt die korrekte, wenn auch etwas grobe Abbildung der erwachsenen Raupe von *C. floccifera* in SPULER (1910) ebenfalls von ihm (nach dem Vorwort zum Raupenband von SPULER fertigte GRIEBEL die Zeichnungen für die Farbtafeln des Nachtrags an).

VORBRODT ([1911–1912]) nennt außer *Stachys silvarica* auch *S. gemanica*, der dadurch Eingang in die Fachliteratur fand, als Futterpflanze, wobei er außer auf die ältere Literatur auch auf (wohl persönliche) Mitteilungen von GUÉDAT über die Schmetterlinge von Tramelan zurückgreifen konnte. Er bezeichnet jedoch die „Entwicklungsgeschichte aller Hesperiden“ als „fast unbekannt“ und kann auch später keine weiteren Angaben machen (VORBRODT 1930). ECKSTEIN (1913) zufolge frißt die Raupe, die er übrigens wie die Puppe ausführlich beschreibt – unserer Meinung nach, trotz der Zweifel von EBERT & RENNWALD (1991), ziemlich zutreffend –, an *Marrubium peregrinum* und *Betonica officinalis*. EBERT & RENNWALD (1991) weisen auf Verbindungen von ECKSTEIN zu GRIEBEL hin, womit die Herkunft des Heilziests bei ECKSTEIN (1913) erklärt sein dürfte. Mit der Aufnahme in dieses weitverbreitete Schmetterlingsbuch war sein Status als „Futterpflanze“ gesichert. BLASCHKE (1914) läßt den Heilziest-Dickkopffalter in seinem Raupenkalender dennoch lediglich an *Marrubium peregrinum* fressen. Die Dürftigkeit seiner sonstigen Angaben (trotz kurzer Beschreibung von Raupe und Puppe) läßt Zweifel daran aufkommen, ob er die Entwicklungsstadien der Art überhaupt persönlich gekannt hat oder nicht einfach, zum Beispiel von ECKSTEIN (1913), abgeschrieben hat.

Die vierte Ziestart der Literatur, *S. alpina*, verdanken wir POWELL (1918): „Le 2 juillet 1918, étant sur le mont Pacanaglia, au-dessus de Villefranche (Alpes-Maritimes), au bord d'une petite dépression de terrain en forme de cuvette ovale, à l'ouest du sommet, j'ai vu pondre trois oeufs par une ♀ d'*Altheae*. ... Elle a choisi une petite plante Labiée à feuilles ovales, poilues, les inférieures étalées sur le sol. ... D'après les échantillons de la plante déterminés par le Professeur HOULBERT, celle-ci serait le *Stachys alpina*.“ POWELL war ein sehr genauer Beobachter, der vorbildlich Zucht- und Freilandangaben auseinanderteilte und diese auch in seinen Publikationen deutlich unterschied. Die Frage ist nun, ob die von HOULBERT bestimmte Pflanze tatsächlich *S. alpina* war. Der Alpenziest gehört der Gattung *Stachys* (s. str.) an, er ähnelt im Wuchs dem Waldziest, das heißt er ist bis oben beblättert und hat keine flach aufliegende Grundrosette. Außerdem wächst diese Art vorwiegend in Wäldern und auf Schlagfluren. Unserer Ansicht nach ist die Bestimmung der von POWELL (1918) beschriebenen Pflanze zweifelhaft.

Im selben Artikel bringt POWELL (1918) dann auch noch *Stachys recta* ins Spiel. Er schildert zunächst seinen Umzug mitsamt den aus den auf dem Mont Pacanaglia gefundenen Eiern geschlüpften Raupen nach Larche in den französischen Alpen nahe der italienischen Grenze. Dort gingen die Blätter der ursprünglichen Ablage- (und in der Zucht als Futter verwendeten) Pflanze zu Ende, und um den Raupen neue Nahrung anbieten zu können, sammel-

te er an einer Stelle in den dortigen Bergen, wo er ebenfalls ein Weibchen von *C. floccifera* gefunden hatte, einige Ziestpflanzen. Im Originaltext liest sich das folgendermaßen: „Il y avait, sur l'escalier' un peu rocheux, plusieurs plantes Labiées, mais celle du Pacanaglia n'y était point, ou du moins je n'ai pu la trouver. J'ai pris des échantillons de ces plantes, y compris une Espèce à fleurs blanches qui croissait, également, sur le Pacanaglia. L'altitude de l'escalier' est d'environ 2200 mètres et son exposition est E.-N.-E. Mise en présence de la Labiée à fleurs blanches (*Stachys recta*?) [sic!], une des chenilles a attaqué une feuille. Cette Labiée est un peu aromatique tandis que celle qui nourrit normalement la chenille, au Pacanaglia, ne l'est pas.“ Nach seiner Rückkehr nach Rennes ernährte POWELL (1918) die Raupen dann erfolgreich mit derselben(?) Pflanze – von ihm ebenfalls als „*Stachys recta*(?)“ bezeichnet –, die im botanischen Garten der Stadt aufgestöbert worden war. Offenbar können die Larven von *C. floccifera* – in der Zucht – durchaus die Futterpflanze wechseln (vergleiche GROSS 1894). Über die Freiland-Raupennahrungspflanzen sagt dies jedoch wenig aus!

POWELL war offenbar kein versierter Botaniker, er war aber immerhin so vorsichtig und korrekt, seine Angabe „*Stachys recta*“ (POWELL 1918) mit einem Fragezeichen zu versehen – und zwar bei sämtlichen Nennungen dieser Pflanze im Text. Mit Sicherheit handelte es sich bei der von ihm benutzten Pflanze **nicht** um *S. recta*, dessen Höhenverbreitung nur bis in mittlere Gebirgslagen um 1000 m reicht (OBERDORFER 1994) und dessen standörtliche Ansprüche völlig andere sind. Mit einiger Wahrscheinlichkeit sammelte POWELL damals *Stachys (Betonica) alopecuros* ein, der ebenso wie *S. recta* weißgelbe Blüten hat. Wieso er sich nicht im botanischen Garten nach der genauen Art der Pflanze erkundigte, falls es sich dabei nicht ohnehin um eine andere Art handelte, bleibt sein Geheimnis.

RAGUSA (1919) zufolge lebt die Raupe auf Andorn: „Il bruco vive sul *Marrubium vulgare* L. ed *hispanicum* in primavera ed alla fine dell'estate.“ Da er aber – mit fast denselben Worten – auch *C. baeticus* dieselben Pflanzen zuspricht, erscheint uns diese Angabe wenig aussagekräftig. Nach LHOMME (1923-1935) frißt die Larve von *C. floccifera M. vulgare*, *M. peregrinum* sowie *S. recta* (Gewährsmann: MABILLE) und *S. germanica* (Gewährsmann: SAND). DAHL (1925) läßt sie, sicher aufgrund von Literaturangaben, „zwischen Blättern von *Marrubium*- und *Betonica*-Arten“ leben.

VERITY (1940) nennt „*Betonica officinalis*“ und beruft sich ansonsten auf POWELLS (1918) Angaben, wobei er allerdings keinen Anlaß sieht, auch das dortige Fragezeichen bei *S. recta* mit zu übernehmen. Somit stand der „Karriere“ von *S. alpina* und *S. recta* als „Futterpflanzen“ von *C. floccifera* nichts mehr im Wege.

SCHMIDLIN (1948-1949) legt sich nicht eindeutig fest und läßt die Raupe an *Marrubium* und *Stachys* fressen. Die Angaben von THURNER (1948) können unter der Rubrik „unkritisches Abschreiben“ abgelegt werden und sind hier nicht weiter von Belang. KAUFFMANN (1951) zählt die vier Ziestarten *alpinus*, *germanicus*, *officinalis* und *silvaticus* auf, eigene (Freiland-)Beobachtungen sind aber sehr unwahrscheinlich.

DUFAY (1961) gibt in seiner Ostpyrenäenfauna neben *S. recta* und *S. germanica* auch *M. vulgare* und *M. peregrinum* als „Futterpflanzen“ an, wobei aber zum Beispiel *M. peregrinum* als osteuropäische Art in Frankreich überhaupt nicht vorkommt (MEUSEL et al. 1978)!

Während die Arbeiten von HIGGINS & RILEY (1970), KRZYWICKI (1970) und MANLEY & ALLCARD (1970) keine Fortschritte im Hinblick auf die Nahrungspflanzen von *C. floccifera* erbringen, liefern KUDAS & REICHL (1973) exakte Beobachtungen ihres Gewährsmanns LÖBERBAUER, der *C. floccifera* offenbar gut kannte: „11. VII. 1960 Eiablage an *Stachys officinalis*. Die Eier wurden anschließend an nicht blühenden Pflanzen abgelegt. Die Art ist immer nur dort anzutreffen, wo reichliche Bestände dieser Pflanze vorhanden sind.“

GOMEZ BUSTILLO & FERNÁNDEZ-RUBIO (1974) machen für *C. floccifera* und *C. baeticus* zum Teil identische *Marrubium*-Angaben. FERNÁNDEZ-RUBIO (1991) gibt nur noch „*Marrubium* y *Stachys*“ an.

FORSTER (in FORSTER & WOHLFAHRT 1976) bietet das ganze Ziest-Sammelsorium (*recta*, *alpina*, *officinalis*, *silvatica*) an, ebenso BLAB & KUDRNA (1982), die aus unerfindlichen Gründen aber ausgerechnet *B. officinalis* weglassen – ein weiteres Beispiel neben vielen lange „aktenkundigen“, wie schlecht diese (von so vielen Anwendern aus den Naturschutzsektor so oft genutzte!) Literaturauswertung durchgeführt wurde. HIGGINS & RILEY (1978) beschränken sich vage auf *Stachys*- und *Marrubium*-Arten. Ein Beispiel unkritischen Abschreibens liefert auch RAPPAZ (1979): „vit ... sur la guimauve (*Altheae*), la sauge, l'épiaire des bois (*Stachys germanica* et *sylvatica*) et le marrube (*Marrubium vulgare*).“

In neueren Werken – etwa MACK (1985), NEL (1985), BINK & WEIDEMANN (1988), KOCH (1988), FELDTRAUER (1989), WEIDEMANN (1995) – sind im wesentlichen korrekte Angaben enthalten.

Die kumulative Aufzählung von nicht weniger als sieben *Stachys*- und *Betonica*-Arten durch TOLMAN & LEWINGTON (1997), darunter zum ersten Mal in der uns bekannten Literatur *S. palustris* und *S. scardiacca*, läßt jedoch Zweifel daran aufkommen, ob sie ihre Aussage „Larval host-plant ... data have either been personally verified, or taken from sources deemed to be reliable“ nicht

manchmal etwas weit ausgelegt haben – zumindest geben sie nicht an, aus welchen Quellen sie ihre Angaben beziehen.

Auch die Herkunft des von DEVYATKIN (1997) genannten *Thymus roegneri* ist nicht im geringsten nachvollziehbar. Zwar beruft er sich auf ECKSTEIN (1913), doch findet sich dort keine Erwähnung irgendeiner *Thymus*-Art. Es erscheint nach allen bisherigen Kenntnissen ausgeschlossen, daß *C. floccifera* Thymian als Raupennahrungspflanze nutzt.

Als Fazit kann festgehalten werden: Vielfach, inzwischen auch mit zahlreichen Freilandnachweisen belegte Nahrungspflanze ist der Heilziest (*Betonica officinalis*), an dem die Art in Deutschland wohl monophag lebt. In Mitteleuropa, besonders in den Alpen kommen zudem noch weitere Vertreter der *Betonica*-Gruppe (besonders *B. hirsuta*, *B. alopecurus*) in Betracht, wofür derzeit allerdings noch einwandfreie Freilandbelege fehlen. Sehr wahrscheinlich frißt *C. floccifera* in anderen Gegenden (Süd-, Osteuropa, Türkei) noch weitere *Betonica*-(und *Stachys*-?)Arten, darüber sind allerdings derzeit keine Aussagen möglich. Nachweise wären dringend erwünscht. Angaben von Malvengewächsen sind, wie schon erwähnt, mit Sicherheit unzutreffend. Bereits EBERT & RENNWALD (1991) stellen klar: „Alle ... Literaturangaben von Malven beruhen auf Verwechslung der Raupen von *C. alceae* und *C. flocciferus*.“ Dieser Einschätzung ist nichts hinzuzufügen. Ganz abwegig erscheinen die von GOMEZ BUSTILLO & FERNÁNDEZ-RUBIO (1974) genannten, zu den Rosengewächsen gehörenden *Alchemilla*-Arten (vielleicht aus dem *floccifera*-Synonym „*alchymillae*“ abgeleitet?).

Die Zusammenstellung der Literaturangaben zeigt, daß noch reichlich Forschungsbedarf in bezug auf die tatsächlichen Nahrungspflanzen von *C. floccifera* gegeben ist. Auf die Bedeutung regionalspezifischer Untersuchungen sei ausdrücklich hingewiesen. Dies gilt noch in viel stärkerem Ausmaß für *C. orientalis*, über dessen Ökologie man noch kaum etwas weiß und dessen Raupennahrungspflanzen gar völlig unbekannt sind (DEVYATKIN 1991, HESSELBARTH et al. 1995).

8.2 Untersuchungsergebnisse

Bei zahlreichen Eiablagebeobachtungen und Raupenfunden wurde in unserem Untersuchungsgebiet ausschließlich der Heilziest (*Betonica officinalis*) genutzt. Weiterhin können bis zum Beweise des Gegenteils nur *Betonica*-Arten, eventuell auch noch *Stachys* (s. str.), als potentielle Freiland-Nahrungspflanzen in Betracht gezogen werden. Besonderes Kennzeichen der (Unter-)Gattung *Betonica* (die systematische Bewertung durch die Botaniker ist uneinheitlich) ist unter anderem das Auftreten einer sterilen Blattrosette (verglei-

che KLEINSTEUBER 1996). Neben diesen morphologischen Unterschieden hat *Betonica*, wie am Geruch kenntlich, auch andere Inhaltsstoffe.

Die *Betonica*-Gruppe umfaßt 15 Arten in Europa und Westasien (MEUSEL et al. 1978), die als potentielle Wirtspflanzen für *C. floccifera* dienen könnten. KLEINSTEUBER (1996) spricht von „12 vorwiegend in Südeuropa verbreiteten Arten“, von denen 5 in Europa, 1 auch in Baden-Württemberg (*B. officinalis*) vorkommt. Nach KLEINSTEUBER (1996, dort auch einige Literaturhinweise) besiedelt diese Art „Wiesen, Halbtrockenrasen und Säume“ sowie „lichte Laubmischwälder“. *B. officinalis* ist bereits seit vorgeschichtlicher Zeit (archäologischer Nachweis von Hornstaad; 4000 v. Chr.) in Baden-Württemberg heimisch (KLEINSTEUBER 1996, Gewährsmann: RÖSCH).

Wie aus der Verbreitungskarten von *B. officinalis* (MEUSEL et al. 1978) hervorgeht, kann dieser für den „Heilziest-Dickkopffalter“ in folgenden Regionen nicht als Nahrungspflanze in Frage kommen, weil es ihn dort im Gegensatz zu *C. floccifera* nicht gibt: In Süd- und Ostspanien, auf Sizilien, in Süd- und Ostgriechenland, in der Türkei (vergleiche auch HESSELBARTH et al. 1995), nördlich und westlich des Kaspischen Meeres sowie in Mittelasien.

Die Raupennahrungspflanze *Betonica officinalis*, ein Wechselfeuchtigkeits- und Magerkeitszeiger, bewohnt ein sehr breites Spektrum von Lebensräumen: Sie wächst in Baden-Württemberg sowohl in den oberschwäbischen Flachmooren (Kleinseggenriede, Pfeifengraswiesen) als auch an lichten Waldrändern bis hin zu den Mesobrometen des Kaiserstuhls. *C. floccifera* vermag ihr offenbar nicht überallhin zu folgen. Darüber hinaus benötigt der Falter für den Aufbau einer lebensfähigen Population stets eine große Zahl von Pflanzen, worauf bereits KUSDAS & REICHL (1973) richtig hinweisen.

Für Baden-Württemberg bleibt festzuhalten: *C. floccifera* lebt hier monophag an *B. officinalis*. Damit bestätigt sich die entsprechende Vermutung von EBERT & RENNWALD (1991).

Leider konnten die Kenntnisse über die Freilandfraßpflanzen im Ausland nicht erweitert werden, da die angefragten Entomologen keine Eiablagen beobachtet oder Raupen gefunden hatten.⁵⁴ Für die französischen Alpen gibt M. SAVOUREY (pers. Mitt.) an: „plantes-hôtes possibles: *S. hirsuta* est très courante chez moi, sans doute présente dans tous les secteurs ou j'ai vu *C. flocciferus*. Mais il y a aussi de nombreuses autres épiaires (*S. alpina* etc.).“

⁵⁴ Einzige Ausnahme: Im Aostatal (Norditalien) fand E. RENNWALD oberhalb der Baumgrenze ein Ei an *Betonica officinalis* (E. BROCKMANN, pers. Mitt.).

9 Lebensräume

In Deutschland bewohnt *C. floccifera*, unseren eigenen Beobachtungen und Literaturangaben zufolge, in erster Linie verschiedene als Streuwiesen genutzte Pflanzengesellschaften auf Niedermoorböden. Für unser Gebiet konnten wir die Verhältnisse näher in Augenschein nehmen und eine Anzahl pflanzensoziologischer Erhebungen durchführen. Für andere Gebiete werden persönliche Mitteilungen von Entomologen und Literaturangaben ausgewertet.

9.1 Habitate

Die Lebensräume von *C. floccifera* sind in Oberschwaben vor allem Streuwiesen auf Niedermoorböden. Innerhalb ihres großen Verbreitungsgebietes nutzt die Art jedoch weitere, leider schlecht dokumentierte Habitate.

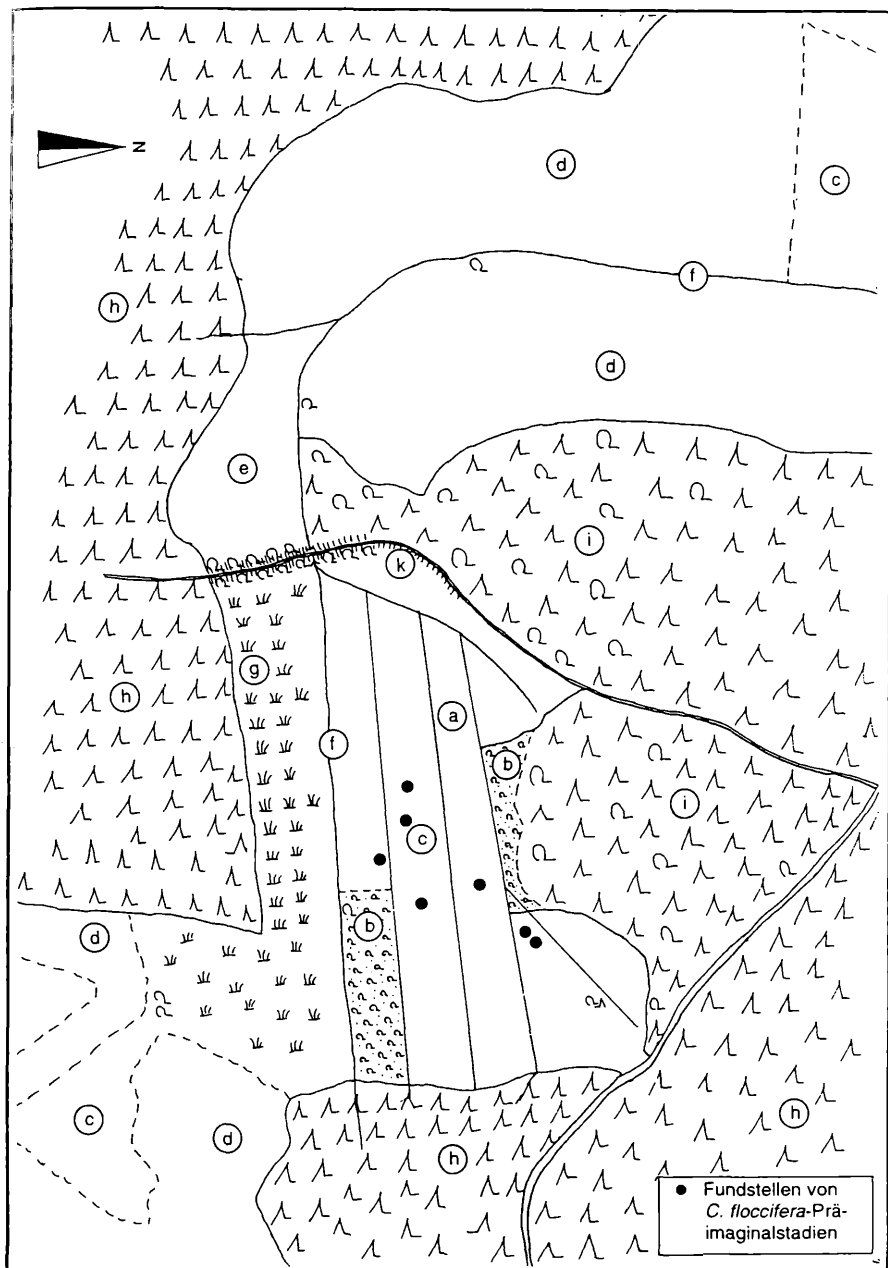
9.1.1 Die Lebensräume in Oberschwaben

Nachdem die Lage der von uns näher untersuchten Gebiete bereits in Abschnitt 5.2 erläutert wurde, soll hier ihre Ausstattung näher beschrieben werden. Es ist zu berücksichtigen, daß nur Momentaufnahmen der in kontinuierlicher Veränderung begriffenen Flächen möglich waren. Vor allem die Einflußfaktoren Entwässerung, Eutrophierung und Nutzungsaufgabe verändern das Bild der Flächen fortlaufend.

Gebiet 1:

Bis ca. 1850 war das Gebiet ein Fischteich (in der alten Oberamtsbeschreibung von PAULY 1841 ist das Gebiet als solcher eingezeichnet; der Damm ist heute noch vorhanden). Das Areal steht seit 1992 auf einer Fläche von 11,6 ha unter Naturschutz. Es wird von einem Bach durchflossen und von drei unlängst stark vertieften und drei kleineren Gräben entwässert. „Der Untergrund besteht aus stellenweise schlickreichem Seggenschilftorf, der etwa einen Meter mächtig ist. Das basenreiche kalkhaltige Bodenwasser begünstigt die Bildung von Flachmooren.“ Hier finden sich „nährstoffarmes Flachmoor, Streu- und Feuchtwiesen, Schilfröhricht, Futterwiesen [im Randbereich] sowie ausgedehnte Strauch- und Waldbereiche“ (RP Tü 1995). *C. floccifera* bewohnt nur einen Teil der Gesamtfläche im zentralen Bereich

Abb. 67: Skizze von Gebiet 1; Stand: 1996. Im Zentrum die verbliebenen Streuwiesen, in der Umgebung vorwiegend Nadelwald. a) Gräben, b) Faulbaum- und Erlengebüsch, c) offene Streuwiesenflächen, d) Fettwiesen, e) vorübergehend zu einem Maisacker umgebrochene Fläche, f) Bach, g) Hochstaudenflur/Hangquellmoor, h) Fichtenforst, i) Mischwald, k) ehemaliger Absperrdamm. ● Fundstellen von *C.-floccifera*-Präimaginalstadien (Auswahl). Nach einem Luftbild gezeichnet.



des NSG. Nach Süden schließt sich ein vom Damm abgetrennter Bereich an, der etwa ebenso groß ist, jedoch mit Ausnahme von ca. 1 ha völlig entwässert und in Intensivfettwiesen umgewandelt wurde. In der kleinen Restfläche, die unter anderem noch schöne Heilziestbestände besitzt, wurde zwar einmal ein Falter gesehen, trotz mehrmaliger Suche gelangen aber keine Nachweise von Präimaginalstadien.

Gebiet 2:

Ein großer, an der Landesgrenze in einer von Drumlins⁵⁵ geprägten Landschaft gelegener Moorkomplex. Seit 1993 stehen auf baden-württembergischer Seite 68 ha unter Naturschutz, in Bayern noch einmal eine Fläche von 70,7 ha. Die bereits im späten Mittelalter angelegten Fischteiche wurden im letzten Jahrhundert aufgegeben, die Dämme sind auch hier noch vorhanden. Ein Teil der Streuwiesen wurde 1966 mit Fichten (*Picea abies*, Pinaceae) aufgeforstet. Bemerkenswert sind die weitläufigen Streuwiesen, in die als Besonderheit stellenweise „Magerrasenflächen auf mineralischen Inseln“ eingesprengt sind (RP Tü 1995). Dort wächst zum Beispiel Borstgras (*Nardus stricta*), aber auch viel Heilziest, der von *C. floccifera* – ebenso wie im Übergangsmoorbereich – zur Eiablage genutzt wird. Die Metapopulation von *C. floccifera* wird durch verschiedene störende Einflüsse beeinträchtigt. Die einzelnen Flächen sind durch (teilweise erst in den letzten Jahren geschaffene) Fettwiesen voneinander getrennt, stellenweise ist eine starke Verbuschungstendenz festzustellen.

⁵⁵ Drumlin, Plural Drumlins (der, selten auch das) (aus dem Irisch-Gälischen: „Druman“): Langgestreckter, meist in Richtung der ehemaligen Eisbewegung elliptisch gestreckter Hügel aus eiszeitlichem Grundmoränenmaterial (im Kern manchmal anderes Material), oft in größerer Zahl fächerartig gestaffelt, landschaftsprägend. Höhe bis 10, selten bis 40 m, Länge mehrere hundert bis tausend m. Eigentliche Entstehungsursache noch umstritten. (Nach H. MURAWSKI, 1983, Geologisches Wörterbuch. Stuttgart [Enke].)

Abb. 68: Skizze von Gebiet 2 (Ausschnitt, auf dem die meisten Untersuchungen stattfanden), Stand 1986 (Luftbild-Vorlage), neuere Entwicklungen zum Teil berücksichtigt. Der alte Fichtenforst in der Bildmitte und der Maisacker sowie der nach rechts abzweigende Weg kennzeichnen den Verlauf von Drumlin-Hügelkuppen. a) Gräben, b) Maisacker, c) offene, gepflegte Streuwiesenflächen, d) Fettwiesen, e) in den letzten Jahren intensivierte Flächen, f) alte Fichtenforste, g) Anfang der 80er Jahre aufgeforstete Flächen, h) verbuschende Bereiche ohne Pflege/Übergangsmoor, i) Moorwald, k) ehemaliger Absperrdamm, l) Bereich mit *Molinio-Nardeten*. ● Fundstellen von *C.-floccifera*-Präimaginalstadien (Auswahl). Nach einem Luftbild gezeichnet.



Gebiet 3:

Die bereits deutlich trockenengefallene Streuwiese befindet sich unmittelbar an der A 96, bei deren Bau ein Teil der Wiese zerstört worden ist. Die dreieckige, ca. 3–4 ha große Restfläche wird von einem Fichtenhochwald im Süden sowie einem ungeteerten Feldweg mit anschließendem Intensivgrünland im Osten begrenzt. Im Norden wird ein Teil der Wiese durch einen tiefen Graben abgeschnitten, der – gemeinsam mit dem Unterbau und dem Absenken des Grundwasserspiegels durch die Autobahn – für den derzeitigen, relativ trockenen Zustand verantwortlich ist. Gerade solche trockenfallenden Flächen beziehungsweise trockenere Randbereiche (zum Beispiel an Waldrändern) oder Geländeerhebungen in den Flächen scheinen *C. floccifera* zu begünstigen. Die kleine Streuwiese zeichnet sich durch das fast vollständige Fehlen von Feuchtezeigerpflanzen und entsprechenden Seggenesellschaften aus. Dafür ist der Heilziest überall in teilweise dichten Beständen verbreitet. Sehr zahlreich ist auch Teufelsabbiß (*Succisa pratensis*, Dipsacaceae) vorhanden, ferner sind Bereiche mit Wiesenflockenblume (*Centaurea jacea*, Asteraceae) und Weidenalant (*Inula salicina*, Asteraceae) (besonders zum Wald und dem Graben als auch zur Autobahn hin). Schilf (*Phragmites australis*, Poaceae) dringt von der Autobahn her rasch vor.

Gebiet 4:

Das Feuchtgebiet erstreckt sich beiderseits entlang des Bachzulaufes eines künstlich aufgestauten Weihers. Dabei wird der größte Teil der Wassermenge vor dem Gewässer abgezweigt und der Bach wird am Ostrand der Feuchtfläche entlang unter dem Damm und der darüber hinwegführenden Gemeindeverbindungsstraße hindurchgeleitet. Von dem über 16 ha großen Gebiet, das durch eine ausgedehnte weihernahe Schilfzone im Norden und Westen sowie eine mächtige Hochstaudenflur (vor allem Brennessel: *Urtica dioica*, Urticaceae, und Mädesüß: *Filipendula ulmaria*, Rosaceae) im Osten gekennzeichnet ist, eignen sich höchstens 3 ha als Habitat für *C. floccifera*. Diese eigentliche und auch regelmäßig gemähte Streuwiesenzone im nordöstlichen Bereich hat weite, blütenlose Pfeifen- (*Molinia caerulea*, Poaceae) und Wollgrasanteile (*Eriophorum* sp., Poaceae), die mehr randlich mäßig große Stellen mit Heilziest und Schwalbenwurzengentian (*Gentiana asclepiadea*, Gentianaceae) aufweisen. Mehrere quer zum Bach verlaufende und zwei zu diesem parallele Gräben entziehen der Fläche und den östlich anschließenden dränierten Hangflächen das Wasser. Einer der Gräben dient zudem als Abwassergraben für ein Gehöft. In der Fläche macht sich starker Druck durch eindringendes Schilf bemerkbar, das wohl nicht durch regelmäßige Spätmahd einzudämmen sein dürfte. Das von *C. floccifera* besiedelte Kerngebiet ist lediglich etwa 20 m auf 30 m groß und wird von einem leicht erhöhten, mit Schilf und Hochstauden bestockten Grabenrand begrenzt.

Gebiet 5:

Das über 10 ha große Naturschutzgebiet mit West-Ost-Ausdehnung befindet sich auf einem ehemaligen Weihergrund und wird durch einen bis zu 5 m hohen Damm im Westen begrenzt. Mitten durch die feuchte Niederung fließt ein Bach hindurch. Derzeit wird nur noch der nördlich des Baches gelegene Teil als Streuwiese genutzt, während der andere im Zuge der landwirtschaftlichen Intensivierung in Fettwiesen, im Südosten auch in einen Maisacker überführt worden ist. Im Norden und Osten wird die Streuwiese durch einen Fichten-Buchen-Mischwald abgeriegelt, ebenso im Süden durch einen Hochwald. Im Osten liegt ein teils land-, teils forstwirtschaftlich genutzter Drumlin. Die westliche Hälfte des Gebietes wird durch die typische Streuwiesenvegetation mit Schwalbenwurzengras und hohem Pfeifengrasanteil gekennzeichnet. Im zum nördlichen, eutrophierten Waldrand hin ansteigenden Bereich wandelt sich der Bewuchs zu einer distelreichen Hochstaudenflur. Am Waldrand zieht sich ein Saum von *B. officinalis* entlang. Im Osten schließt sich daran eine breite Schilffläche mit einzelnen Weichhölzern und eingestreuten Hochstauden an. Im Nordosten eignet sich eine Streuwiese als wichtigste Eiablagefläche für *C. floccifera*. Auch an der westexponierten Dammseite, wo noch einige wenige Heilziest-Pflanzen stehen, wurde Eiablageflug beobachtet.

Gebiet 6:

Der von einem Bach gespeiste Weiher wird durch einen Straßendamm im Süden aufgestaut. Vor allem im Nordwesten des Weihers erstrecken sich ausgedehnte Feuchtflächen. Während die ganze Wasserfläche von Schilf umsäumt ist, befindet sich im Südosten ein Badeplatz, im Südwesten (zur Straße hin) ein Intensivwiesenstreifen sowie eine kleine Auwaldinsel. Außerhalb der Niedermoorfläche, im Nordwesten, kommen nach einem Graben ansteigende Fettwiesen sowie ein Fichtenhochwald. Die Vegetation wird besonders zum Schilfgürtel des Weihers hin durch ein großflächiges Übergangsmoor mit *Sphagnum*-Moosen gekennzeichnet, das starkem Verbuschungsdruck durch Faulbaum ausgesetzt ist. Im Norden steigt das Gelände etwas an, dort bestimmen Streuwiesenpflanzen (Sumpfbaldrian: *Valeriana dioica* [Valerianaceae], Knabenkräuter [Orchidaceae]) das Bild. Ebendort bietet eine kaum 0,5 m hohe und 20 m auf 5 m große Erhebung recht trockene Verhältnisse, wo Heilziest vorwiegend anzutreffen ist. Dort wurde wiederholt Eiablage von *C. floccifera* festgestellt. Leider grenzt dieser Bereich unmittelbar an Fettwiesen. Mehrere Gräben, die vom im Westen gelegenen Hauptgraben zum Weiher verlaufen, bieten mit ihrer Grabenrandvegetation ebenfalls Entwicklungsmöglichkeiten für den Heilziest-Dickkopffalter. Im Norden wird das Gebiet zunehmend durch Fettwiesenstreifen zerstückelt. Die verbliebenen Feuchtflächen sind dort entweder verbuscht oder von Hochstauden dominiert.

Gebiet 7:

Das lichtungsähnliche, von zwei Fichtenforstinseln im Nordwesten und Südosten begrenzte Feuchtgebiet liegt in einer Geländesenke, wobei an den flachen, trockenen Flanken ringsum intensive Grünlandwirtschaft betrieben wird. Ein größerer Graben verläuft mitten durch das über 3 ha große Feuchtgebiet. In der südlichen Teilfläche ist eine schöne Streuwiesenvegetation mit viel Heilziest, Schwalbenwurzencian und Teufelsabbiß entwickelt. Danach folgt ein Schilf- und Weidengürtel mit einer Fichtengruppe, dem sich eine stark vernäßte Zone mit Fieberklee (*Menyanthes trifoliata*, Menyanthaceae) und *Sphagnum*-Bereichen sowie Richtung Nordosten umfangreiche Hochstaudenbestände anschließen. Südwestlich des Grabens ist die Streuwiese stark mit Hochstauden durchsetzt und hat sich teilweise in eine Mädesüßflur verwandelt. Am südöstlichen Rand wird ein leicht ansteigender Randstreifen durch häufiges Mähen und Düngen in eine Intensivwiese umgewandelt.

Gebiet 8:

Dieses Habitat des Heilziest-Dickkopffalters ist ein etwa 2 ha umfassendes Hangquellmoor, das in eine ausgedehnte Senke mit intensiv genutzten Wiesen übergeht. Es wird von mehreren kleinen Gräben durchzogen. Niedrigwüchsige Bereiche, vor allem an den Gräben wechseln mit stärker von Hochstauden und Schwalbenwurzencian dominierten Stellen ab. Weitere auffallende Pflanzen sind Sumfpkratzdistel (*Cirsium palustre*, Asteraceae) an den Gräben sowie Pfeifen- und Wollgras. Im Hangbereich haben sich kleine Quellhorizonte mit Fieberklee und Sumpfknöterich (*Polygonum bistorta*, Polygonaceae) ausgebildet. Der größte Teil der Fläche wird wie bei Streuwiesen üblich einmal jährlich gemäht.

Gebiet 9:

Sehr ausgedehntes, abwechslungsreiches Feuchtgebiet von ca. 35–40 ha Fläche. In der südlichen Hälfte fließt ein etwa 2 m breiter Bach in Ost-West-Richtung durch das Gebiet. Es wechseln sich Intensivwiesen unterschiedlicher Nutzungsgrade, Naß- und Streuwiesen, Hochstaudenfluren in verschiedener Ausprägung (mit Mädesüß beziehungsweise Sumpfstorchschnabel: *Geranium palustre*, Geraniaceae), Schilfdickichte, Weiden- (*Salix*, Salicaceae) und Faulbaumgebüsche (*Frangula alnus*, Rhamnaceae) mit Birken- (*Betula pendula*, Betulaceae) und Fichtenparzellen und verfilzte Feuchtwiesen mit zunehmender Ausbreitung des Drüsigen Springkrauts (*Impatiens glandulifera*, Balsaminaceae) ab. Im zentralen Bereich sind kleinere Übergangsmoore mit *Sphagnum* – allerdings mit Verbuschungstendenz – anzutreffen. Die Streuwiesen im Westen und Norden werden von Schwalbenwurzencian, Sibirischer Schwertlilie (*Iris sibirica*, Iridaceae), Großem Wiesenknopf (*Sanguisorba maior*, Rosaceae), Teufelsabbiß und Heilziest geprägt.

Die Ausstattung eines Gebietes, in dem *C. floccifera* früher nachgewiesen wurde: Altweiher bei Oberteuringen: Seit 1982 unter Naturschutz stehendes, fast 80 ha großes Gebiet, das ebenfalls bis ins 19. Jahrhundert ein Fischteich war. Es liegt in einem Urtstromtal und weist eine über 1 m mächtige Flachmoorschicht über Tonsedimenten auf. Seit den fünfziger Jahren wurde die Streuwiesennutzung weitgehend eingestellt, und es breiteten sich Schilf und sehr stark auch Drüsiges Springkraut aus. Das Gebiet wird nur von einer einzigen Straße durchzogen und ist sonst weitgehend unzugänglich. Gegenwärtig werden Möglichkeiten zur Reduzierung des Nährstoffeintrags aus den umliegenden, intensiv genutzten Flächen und zur Bekämpfung der Neophyten entwickelt (RP Tü 1995).

Kurze Beschreibungen der 1997 neu entdeckten Fundstellen:

Die erste Fläche liegt in Bayern südlich von Gebiet 2 auf 545 m. Sie besteht aus zwei Teilflächen und ist durch einen breiten Hochstaudensaum von angrenzenden Intensivwiesen getrennt. Auf ihr wachsen unter anderem Schwalbenwurzengian und Weißer Germer (*Veratrum album*, Liliaceae). Ein Teilbereich besteht aus Übergangsmoor mit *Sphagnum* und ist ziemlich feucht, der Rest aus Pfeifengraswiese.

Die zweite Fläche befindet sich ca. 1,5 km nordwestlich Gebiet 2; dabei handelt es sich um den abgetorfte Rest eines Hochmoors, in dessen zentralen Bereich jetzt ein Übergangsmoor ausgebildet ist. Darauf stockt Moorwald, an dessen Westseite der Heilziest saumartig hohe Deckungen erreicht (ca. 15 m auf 40 m).

Die dritte Fläche in der Nähe von Hergatz ist eine bereits ziemlich stark ausgetrocknete Niedermoorwiese mit Pfeifen- und Wollgras, was am starken Wachstum von Flockenblumen (*Centaurea*) erkennbar ist.

Die Geologie Oberschwabens (und aller aktuellen Fundstellen von *C. floccifera*) wird vom Quartär geprägt, stellenweise sind auch tertiäre Ablagerungen anzutreffen. Die eiszeitliche Vergletscherung hinterließ eine Moränenlandschaft mit weiten hügeligen Schotterplatten.

9.1.2 Pflanzensoziologische Untersuchung der Entwicklungshabitate

Die Untersuchung der an Ei-, Raupen- und Puppenfundstellen von *C. floccifera* vorgefundenen Pflanzengesellschaften ergab, daß eine ganze Reihe verschiedener Einheiten besiedelt werden kann. Dies war bereits aus dem ersten Augenschein unterschiedlicher Fundstellen vermutet worden, kann jetzt aber auch belegt werden.

9.1.2.1 Lebensraum Streuwiese

Für den oberschwäbischen Raum konnten die Verhältnisse näher dokumentiert werden. Die Entstehung und flächenhafte Ausbreitung verdanken die gemähten Streuwiesen der agrarstrukturellen Entwicklung in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts. Mit der Stallhaltung und steigenden Viehbeständen erhöhte sich der Bedarf an Einstreumaterial. Die Höhepunkt der Streunutzung war im ersten Drittel des 20. Jahrhunderts erreicht. Erst in den 60er Jahren verloren die Streuwiesen ihre Bedeutung und wurden durch die Technisierung und eine gleichzeitige Umstellung von der Mist- auf Güllewirtschaft überflüssig. Eine großflächige Umwandlung in Wirtschaftsgrünland war die Folge, unterstützt durch die neuen Einsatzmöglichkeiten von dränrohrlegenden Maschinen. Geblieben sind nur noch maximal 5 % der früheren Streuwiesenfläche. Ein alarmierender Artenrückgang und Artenverlust setzte ein, der bis heute durch weitere Flächenverluste und Sukzessionsprozesse auf ungenutzten Restflächen weitergeht (QUINGER et al. 1995). Pfeifengraswiesen des Alpenvorlandes gelten nach der Roten Liste der gefährdeten Biotoptypen der Bundesrepublik Deutschland als „stark gefährdet“ (RIECKEN et al. 1994).

9.1.2.2 Mögliche Primärhabitats

Mutmaßliche Primärhabitats der Pfeifengraswiesen und von *C. floccifera* sind in der Naturlandschaft stark grundwasserbeeinflusste Flutrinnen, die Verlandungszone von Seeufem, mergelig-tonige Rutschhänge, Randzonen von steilen Hangquellmooren und die Ränder von Hochmooren (QUINGER et al. 1995).

Eine ganze Reihe von Funden dieser Art wurden in Flußtälern (Rhein, Donau, Warthe) sowie in Verlandungsbereichen von Seen (Oberbayern) gemacht. Es ist zu vermuten, daß es sich bei diesen Naturwiesen (zum Beispiel von KRAUS 1993 im Fall des Böhler Bruchs als solche bezeichnet; vergleiche auch QUINGER et al. 1995: 384/385) um Primärhabitats des Heilziest-Dickkopffalters handelt(e). Sie spielen wegen ihrer heutigen Seltenheit in Mitteleuropa nur noch eine unbedeutende Rolle.

9.1.2.3 Methode

In vier ausgewählten Gebieten (1, 2, 7, 9) wurden in Raupen- und Eiablagehabitats pflanzensoziologische Erhebungen nach der Methode von BRAUN-BLANQUET, modifiziert nach BARKMAN et al. (1964), und Strukturaufnahmen durch die Schätzung der Vegetationsdeckung in drei Wuchshorizonten angefertigt. Die in den Vegetationstabellen verwandten Abkürzungen bedeuten:

Vegetationsdeckung der Art < 5 %

- r sporadisch, nur ein Individuum in der Aufnahme­fläche
- + wenig zahlreich, 2-5 Individuen in der Aufnahme­fläche
- 1 zahlreich, 6-50 Individuen
- M (= 2m) sehr zahlreich, mehr als 50 Individuen

Vegetationsdeckung der Art > 5 %

- A (= 2a) 5-15 % Deckung der Probefläche
- B (= 2b) 16-25 % Deckung der Probefläche
- 3 26-50 % Deckung der Probefläche
- 4 51-75 % Deckung der Probefläche
- 5 76-100 % Deckung der Probefläche

Nomenklatur und Systematik der Gefäßpflanzen: Die Nomenklatur richtet sich nach HÄUPLER & SCHÖNFELDER (1988) auf der Grundlage von EHRENDORFER (1973). Die Gattung *Betonica* ist morphologisch und zytologisch so einheitlich, daß sich eine Abtrennung aus der Gattung *Stachys* rechtfertigt (HESS et al. 1980: 131). Ein Merkmal der Gattung *Betonica* ist die Ausbildung von sterilen Blattrosetten, die in Mitteleuropa eine wesentliche Voraussetzung für das Vorkommen von *C. floccifera* sind, wie die vorliegende Untersuchung zeigt.

9.1.2.4 Pflanzensoziologische Ergebnisse

Im Untersuchungsgebiet sind Pfeifengraswiesen die typischen Entwicklungshabitate von *C. floccifera*. Sie kommen auf wechselfeuchtem bis nassem und mineralisch bis organisch bestimmtem Untergrund vor. Die Bodenwasserstände schwanken in der Regel stark, wobei die obersten Bodenhorizonte gut durchlüftet bleiben und das Wasser meist nicht an die Oberfläche tritt. Bisher nicht befriedigend geklärt ist die Unterscheidung der Pflanzengesellschaften. Ein neues Gliederungskonzept bietet GOEBEL (1995), der im europaweiten Überblick die Pfeifengras-Brenndoldenwiesen neu faßt und eine Unterscheidung der trockeneren von den feuchten Pfeifengraswiesen auf der Ebene von Assoziationsgruppen vorschlägt. Die Arbeiten von GOEBEL (1995) und OBERDORFER (1983) wurden synthetisch verwendet und der syntaxonomischen Einteilung zugrunde gelegt. Drei Pflanzengesellschaften und zwei nicht genauer zuordenbare Molinienion-Gesellschaften lassen sich als Entwicklungshabitate unterscheiden.

Hinweis: Tabelle 11 (Faltblatt als Anlage zum Supplement) bildet eine Gesamtdarstellung der Vegetationsaufnahmen.

Labkraut-Pfeifengraswiese (*Galio borealis*-Molinietum W. KOCH 26 em. Phil. em nach GOEBEL 1995) (Tabelle 11, Nr. 1)

Die von GOEBEL (1995) zur Gruppe der stark wechselfeuchten Pfeifengraswiesen gestellte Pflanzengesellschaft wurde in Gebiet 2, 7 und 9 nachgewiesen (Tabelle 11, Pflanzengesellschaft 1). Sie kommt auf wechseltroffenen bis wechselfeuchten, basenreichen, mäßig nährstoffarmen und wenig humosen Böden vor. Es handelt sich um Standorte mit ausgeprägter Grundwasserschwankung (GOEBEL 1995). Der Charakter der Gesellschaft wird durch das hochstete Vorkommen von Wechselfeuchtezeigern wie *Galium boreale*, *Sanguisorba officinalis* und *Serratula tinctoria* deutlich. Weitere Differentialarten der untersuchten Flächen sind *Gentiana pneumonanthe* und *Iris sibirica*. *Carex davalliana* (Cyperaceae) und *Eriophorum latifolium* kommen als Vertreter basenreicher Standorte selten in den Aufnahmeflächen vor. *Betonica officinalis* ist durchschnittlich mit einer Deckung von 5 % auf den Flächen vertreten, maximal werden 25 % erreicht.

Reine Pfeifengraswiese (*Molinietum caeruleae* W. KOCH 26) (Tabelle 11, Nr. 2a/2b)

Das *Molinietum caeruleae* wurde in Gebiet 1 und 2 als Raupenhabitat dokumentiert. Die Pflanzengesellschaft besiedelt feuchte Niedermoor-Torfböden und ist die Zentralassoziation des Verbandes (OBERDORFER 1983), von dem die stark wechselfeuchten Bestände als *Galio borealis*-Molinietum durch das Vorkommen entsprechender Zeigerarten abgegrenzt sind. Die Flächen des Gebiets 1 werden aktuell durch bis zu 1 m tiefe Gräben entwässert. Der Niedermoorboden trocknet oberflächlich aus und wird mineralisiert. Die Vegetationsdecke verändert sich, und es entstehen kleinflächig offene Torfflächen. Diese werden von Störzeigern wie *Agrostis canina*, *Lythrum salicaria* und *Eupatorium cannabinum* besiedelt, die im Gebiet bereits in hoher Stetigkeit vorkommen. Auch *Thymus pulegioides* und *Betonica officinalis* profitieren als niedrigwüchsige Arten von den austrocknenden Bodenstellen. Zwei Einheiten können unterschieden werden: Ein wenig gestörtes *Molinietum caeruleae* in der präalpinen Rasse mit *Gentiana asclepiadea* (Tabelle 11, 2a) und eine stärker gestörte Ausbildung mit verschiedenen Arten der Glatthaferwiesen wie *Galium album* und *Avenochloa pubescens* (Tabelle 11, 2b). Junge, nichtblühende Pflanzen von *Betonica officinalis* treten faziesbildend auf und erreichen häufig Deckungswerte von 25–50 % der Fläche, maximal sogar zwischen 50 und 75 %. In allen Vegetationsaufnahmen kommt *Phragmites australis* vor. Die Flächen würden nach Aufgabe der Mahd schnell verschilfen.

Nardo-Molinietum GERGELY 1956 (Tabelle 11, Nr. 3)

Die Vegetationsaufnahmen können vorläufig der von GOEBEL (1995: Stetigkeitstabelle 10) angegebenen Pflanzengesellschaft zugeordnet werden. Es handelt sich um eine besondere Vegetationsausprägung, die nur in Gebiet 2 gefunden wurde. Sie kommt auf mineralisch geprägten Standorten mit stark bodensaurem und wechselfeuchtem Charakter vor. Bewachsen werden die schwach geneigten Hänge kleiner Hügelkuppen innerhalb eines stark vermoorten Gebietes. Neben *Molinia caerulea* tritt *Nardus stricta* als dominantes Gras auf. Weitere Säurezeiger wie *Pedicularis sylvatica*, *Hieracium sabaudum* und *Hieracium lactucella* differenzieren die Gesellschaft gegenüber den übrigen Vegetationsausprägungen. *Betonica officinalis* kommt mit einer Vegetationsdeckung zwischen 20 und 30 % auf den untersuchten Flächen vor.

Molinienion-Fragmentgesellschaft (Tabelle 11, Nr. 4)

Die untersuchte Fläche des Gebiets 2 liegt am Rande sehr feuchter Pfeifengraswiesen in Hanglage am Waldrand. Das Vorkommen vieler Molinienion-Differential- und Charakterarten zeigt noch die Zugehörigkeit zu den Pfeifengraswiesen. Der Glatthafer (*Arrhenatherum elatius*) und andere Begleitarten weisen aber auf den weniger wechselfeuchten Charakter der Fläche hin. *Betonica officinalis* kommt herdenweise in der nicht homogen ausgeprägten Vegetation vor und nimmt eine Vegetationsdeckung von etwa 40 % ein.

Zwischenmoor-Molinienion-Gesellschaft (Tabelle 11, Nr. 5)

Die Vegetation des in Gebiet 2 nachgewiesenen Vegetationstyps wird von Kleinseggen wie *Carex panicea* und teilweise dichten Torfmoosrasen (vor allem *Sphagnum subsecundum*) bestimmt. Regelmäßig wasserführende Schlenken mit *Carex lasiocarpa* und *Ranunculus flammula* durchziehen kleinräumig die Flächen. Es handelt sich um die Randbereiche eines ausgedehnteren Zwischenmoores. Molinienion-Differential- und Charakterarten zeigen die Zugehörigkeit zu den Pfeifengraswiesen. *Betonica officinalis* kommt auf den im Mikrolief etwas höher gelegenen Flächen und auch zwischen Torfmoosrasen mit bis zu 25 % Vegetationsdeckung vor.

9.1.2.5 Ökologische Charakterisierung der Pflanzengesellschaften

Über die Tabellenarbeit wurden pflanzensoziologische Einheiten gewonnen, die mit Hilfe der ELLENBERG-Zeigerwerte (ELLENBERG et al. 1992) miteinander verglichen werden können. Zu diesem Zweck wurden durchschnittliche Mittlere Zeigerwerte und aufgrund des ordinalen Systems der ELLENBERG-Zahlen mathematisch richtigere durchschnittliche Mittlere Mediane gebildet. Die Ergebnisse stimmen mit den Geländebeobachtungen innerhalb der Vegetations-

aufnahmen gut überein. Ökologische Relationen zwischen den Pflanzengesellschaften werden deutlich. Interessant sind besonders die Feuchte-, Reaktions- und Stickstoffzahlen (Tabelle 12).

Feuchtezahl

Die Labkraut-, Reine und Borstgras-Pfeifengraswiesen zeichnen sich durch allgemeine Wechselfeuchte aus. Die Reine Pfeifengraswiese in der präalpinen Rasse (F-Median 6,8) ist gegenüber der entwässerten Ausbildung der Gesellschaft (F-Median 6,3) deutlich feuchter. Die Molinienion-Fragmentgesellschaft tendiert zu den frischen Standorten, während die Zwischenmoor-Molinienion-Gesellschaft durch dauerhafter nassen Boden gekennzeichnet ist.

Tabelle 12: Pflanzengesellschaften und ELLENBERG-Zeigerwerte im Überblick.

Feuchtezahl: 5: Frischezeiger, 7: Feuchtezeiger; **Reaktionszahl:** 4: Säurezeiger, 5: Mäßig-säurezeiger; **Stickstoffzahl:** 3: stickstoffarm, 5: mäßig stickstoffreich.

	Feuchtezahl Mittel / Median	Reaktionszahl Mittel / Median	Stickstoffzahl Mittel / Median
Labkraut-Pfeifengraswiese (1)	6,7 / 6,6	6,2 / 6,4	3,4 / 3,1
Reine Pfeifengraswiese (2a, 2b)	6,5 / 6,5	5,7 / 6,1	3,6 / 3,3
Molinienion-Fragmentgesellschaft (3)	5,5 / 5,5	5,2 / 5,2	3,6 / 3,6
Borstgras-Pfeifengraswiese (4)	6,4 / 6,3	4,2 / 3,8	3,0 / 2,8
Zwischenmoor-Molinienion-Gesellschaft (5)	7,7 / 8,0	5,3 / 5,1	2,9 / 2,5

Reaktionszahl

Die Vegetation der Labkraut- und Reinen Pfeifengraswiese, der Molinienion-Fragmentgesellschaft und Zwischenmoor-Molinienion-Gesellschaft weist auf nicht zu saure und etwas basenversorgte Standorte hin. Die Reine Pfeifengraswiese in der präalpinen Rasse (R-Median 6,4) ist gegenüber der entwässerten Ausbildung (R-Median 5,9) basenreicher. Deutlich säurezeigend ist dagegen die Vegetation der Borstgras-Pfeifengraswiese.

Stickstoffzahl

Die Vegetation aller Vegetationseinheit deutet auf eine geringe bis mittelmäßige Stickstoff- beziehungsweise Mineralversorgung der Standorte hin. Die Reine Pfeifengraswiese in der präalpinen Rasse (N-Median 3,0) ist gegenüber der entwässerten Ausbildung (N-Median 3,5) stickstoffärmer. Dies zeigt auf die zunehmende Torfmineralisierung nach den Entwässerungsmaßnahmen an. Besonders gering sind die Stickstoffzahlen bei der Borstgras-Pfeifengraswiese und der Zwischenmoor-Molinienion-Gesellschaft.

Die ökologischen Bedingungen der Raupen- und Eiablagehabitate von *C. floccifera* können zusammenfassend folgendermaßen charakterisiert werden: *C. floccifera* entwickelt sich durchgehend auf mageren Standorten mit geringer Mineralstickstoffversorgung. Die Bodenfeuchtigkeit liegt überwiegend im wechselfeuchten Bereich und kann zu schwach frischen oder gut durchfeuchteten und zeitweise nassen Standorten tendieren. Die Bodenreaktion der Standorte zeigt eine weite Amplitude von der Labkraut-Pfeifengraswiese mit mit Schwachsäure- bis Schwachbasenzeigern bis hin zur im Vergleich deutlich bodensauren Borstgras-Pfeifengraswiese. Alle untersuchten Standorte werden im Winterhalbjahr einmal gemäht.

9.1.2.6 Habitat von *C. floccifera*

Für die Eignung eines Vegetationsbestandes als Entwicklungsort der Eier und Raupen von *C. floccifera* hat die Vegetationsstruktur eine große Bedeutung. Bei der Eiablage spielt die Zugänglichkeit und Sichtbarkeit der Pflanzen eine Rolle, für die Raupenentwicklung dürften auch mikroklimatische Gesichtspunkte wichtig sein. Zur Beschreibung der Struktur wurde die Vegetation in drei Horizonte eingeteilt und die flächige Deckung getrennt geschätzt. Die durchschnittliche prozentuale Vegetationsdeckung zeigt Tabelle 13.

Tabelle 13: Vegetationsstruktur der Vegetationsbestände.

	Durchschnittlicher prozentualer Deckungsgrad		
	0-20 cm	21-50 cm	> 50 cm
Labkraut-Pfeifengraswiese (n = 6)	92	21	3
Reine Pfeifengraswiese (n = 9)	87	38	15
Borstgras-Pfeifengraswiese (n = 3)	90	25	1
Zwischenmoor-Molinienion-Gesellschaft (n = 2)	93	4	1

Der Schwerpunkt der Vegetation der Raupen- und Eiablagehabitate liegt im bodennahen Bereich von 0-20 cm Wuchshöhe. *Betonica officinalis*, *Succisa pratensis*, *Agrostis canina*, *Nardus stricta*, *Carex panicea*, *Thymus pulegioides* und *Potentilla erecta* sind die hauptsächlich vorkommenden Arten mit höheren Deckungswerten und niedrigem Wuchs. *Betonica officinalis* wächst dabei häufig nicht regelmäßig verteilt auf der Fläche, sondern tritt geklumpt und faziesbildend mit vielen Pflanzen nebeneinander auf. Durch die kleinräumige Verdrängung der höherwüchsigen Vegetation mit den Grundrosetten nichtblühender Pflanzen entstehen Lücken (gaps) im Höhenprofil. Wenn die gesamte Vegetationsstruktur nicht extrem kurzrasig ist (zum Beispiel *Carex-panicea*-Rasen mit *Betonica officinalis* der Zwischenmoor-Molinienion-Gesellschaft), können eiablagebereite Weibchen von *C. floccifera* nur über diese

Lücken im Höhenprofil an die Rosetten des Heilziests gelangen. Die Lücken sind um so größer, je höher die Deckungswerte von *Betonica officinalis* auf den Flächen liegen, weshalb *C. floccifera* wahrscheinlich aus diesem Grund dichte *Betonica-officinalis*-Bestände als Eiablagehabitat auswählt.

In Vegetationslücken ist das Kleinklima im Bereich der *Betonica-officinalis*-Rosetten gegenüber geschlossenen und gleichmäßig hochwüchsigen Streuwiesen mit *Betonica officinalis* thermisch begünstigt und trockener. Insgesamt dürften die Klimaschwankungen im Tag-Nacht-Verlauf viel stärker sein, als im Bestandesinnern der Streuwiese (vergleiche GEIGER 1961). Vergleichende Messungen zur Beschreibung der kleinklimatischen Situation der Eiablagehabitate stehen noch aus.

9.1.2.7 Ökologie von *Betonica officinalis*

Betonica officinalis ist in Pfeifengraswiesen weit verbreitet und gilt als Molinion- beziehungsweise Molinion-Charakterart (GOEBEL 1995, OBERDORFER 1994). In Tieflagen besiedelt sie außerdem lichte Eichen- und Hainbuchenwälder, Säume und Magerrasen. Im Bergland kommt sie in beweideten Borstgrasrasen, zwergstrauchreichen Heiden, mageren Wiesen und Säumen vor. Die Art wächst auf wechsellackenen bis wechselfeuchten, mageren und basenreichen Standorte und kommt sowohl auf mineralischen als auch torfigen Böden vor (OBERDORFER 1994). Niedermoorböden mit einer mächtigeren Torfauflage werden nur unter dem Einfluß von mineralreichem Sickerwasser besiedelt.

Die ausdauernde Pflanze ist in den untersuchten Pfeifengraswiesen verbreitet, erreicht aber nur an einigen Stellen höhere Deckungswerte von über 25 %. Faziesartige Bestände treten in Streuwiesen auf Niedermoorortof vor allem auf häufiger austrocknenden oder im Wasserhaushalt gestörten Flächen auf. Es sind dies magere und trockene Flächen entlang von Gräben, entwässerte und sich im Wandel befindliche Streuwiesen und Parzellenränder im Übergang verschiedener Nutzungen. Wenn das dominierende Pfeifengras (*Molinia caerulea*) durch oberflächliche Trockenheit im Wuchs gehemmt wird, liegen die Grundrosetten der nichtblühenden Pflanzen von *Betonica officinalis* frei und sind für eiablagebereite Weibchen von *C. floccifera* besonders gut zugänglich. Kleinflächig begünstigt werden kann *Betonica officinalis* auch durch Bodenverletzungen durch Mahd oder Tritt. Die Art tritt dann zusammen mit *Agrostis canina* faziesbildend als „Heilgesellschaft“ auf. Durch eine frühe Mahd im Juni können hochwüchsige Konkurrenten gehemmt werden mit einer nächstjährigen Begünstigung der Rosettenpflanzen wie *Betonica officinalis*. Andere Arten der Streuwiesen werden allerdings durch eine regelmäßige Frühmahd verdrängt.

9.1.3 Lebensräume nach Literaturangaben

Die meisten verlässlichen Angaben für Lebensräume von *Carcharodus floccifera* aus Deutschland beziehen sich auf Feuchtwiesen, Flachmoore und Randbereiche von Hochmooren. Nach LÖSER (1982) im Murnauer Moos auf Streuwiesen, zum Beispiel auf solchen, die einmal jährlich gemäht werden und in denen *Carex elata* beziehungsweise *Trichophorum caespitosum* dominiert. Ferner gibt er Festuco-Brometea und Molinio-Arrhenatheretea-Gesellschaften an, wobei allerdings nur Funde der mobilen Falter berücksichtigt wurden, die in einem kleinräumigen Mosaik aus verschiedenen Pflanzengesellschaften umherfliegen. Von der Bedeutung mosaikartiger Strukturen in unterschiedlich genutzten Streuwiesenkomplexen für *C. floccifera* ist auch WEIDEMANN (1995) überzeugt. Daneben erwähnt er „individuenreiches Vorkommen auf mehreren zur Flugzeit der Art teilweise gemähten Bergwiesen in der Nähe von Garmisch“ (Gewährsmann: GEYER). Seine Lebensraumangaben für Magerrasen der Fränkischen Alb sind aber lediglich Spekulationen auf der Basis irrtümlicher Fundmeldungen (vergleiche Abschnitt 5.3.1.2.1). Inwieweit dies auch auf die Angaben von KNÖRZER (1918: „im Hochsommer an recht trockenen Plätzen“) zutrifft oder ob Verwechslung mit *C. alceae* vorlag, ist fraglich. Dasselbe gilt für das Tier von der Hegaualb in der coll. H. HERRMANN, das laut der dazugehörigen Karteikarte auf einer „Steppenheide“ gefangen worden ist.

Die Lebensräume im nördlichen Alpenvorland dürften sich weitgehend ähnlich sein: Feucht- und Streuwiesen auf Niedermoorböden und Randbereiche von Hochmooren und Komplexe aus diesen Biotopen. Für Oberbayern bestätigten dies A. BEYERL (pers. Mitt.) sowie A. & W. KRAUS (pers. Mitt.): „In der Mehrzahl der [15] Fälle dürfte es sich um Molinion-Streuwiesen handeln ..., wobei der Schwerpunkt im trockenen Flügel dieses Verbandes zu liegen scheint, wo auch die Wirtspflanze bevorzugt wächst. Einer dieser Fundorte ist ein Primulo-Schoenetum (also Caricion-davallianae-Verband), ein weiterer dürfte zum Thymo-Festucetum (Violion-Verband) zu rechnen sein. Mehrere Fundorte (darunter auch die beiden mit der größten Falter-Anzahl) bestehen zumindest teilweise aus ... artenarmen, durch Vorentwässerung mehr oder weniger degenerierten Übergangs- beziehungsweise Hochmoorstandorten, auf denen meist *Molinia*, *Calluna* oder *Trichophorum caespitosum* dominieren, aber auch *Stachys officinalis* oft in größeren Beständen vorhanden ist.“

H. LIPSKY (pers. Mitt.): „Eindeutiger Schwerpunkt im Gebiet sind gemähte Pfeifengrasstreuwiesen (50 % der [28] Nachweise; *Allio suaveolentis*-Molinietum), oft auch in Übergängen (zum Beispiel zum Waldrand hin) zu halbtrockenrasenähnlichen Beständen (*Cirsio tuberosi*-Molinietum) beziehungsweise Nardeten; zum Teil auch in angedüngten und mit Jungfichten aufgefor-

steten Beständen; mehrere Nachweise auch in Streuwiesenbrachen und im Flachmoor (*Caricetum davallianae*, *Primulo-Schoenetum ferruginei*); ein Nachweis auch im Hochmoor-Randbereich.“

QUINGER et al. (1995: 107, auf einen Standort im Landkreis Rosenheim bezogen): „Die Vorkommensorte der Art ... sind als wechselfeuchte, auch nach fröhsommerlichen Starkregen nicht überstaute, mit Arten des *Calthions* angereicherte Pfeifengrasstreuwiesen mit ausgeprägtem Heilziest-(Wiesenkno-pf-/Klappertopf-)Blühaspekt zu charakterisieren. ... Offenbar werden ... im Chiemseebecken die trockeneren (höchstens in Ausnahmefällen überstaute-n) Randzonen, nicht aber die Überflutungstreuwiesen besiedelt.

A. NUNNER (pers. Mitt., zwei Fundorte): „Brachliegende, wechselfeuchte Pfeifengras-Streuwiesen über stark entwässertem Niedermoortorf, die stellenweise offene Bodenstellen aufweisen. Heilziest ist in großen Mengen vorhanden“ beziehungsweise „unregelmäßig, nicht alljährlich gemähte Pfeifengras-Streu-wiese der präalpinen *Gentiana-asclepiadea*-Rasse mit reichlich Heilziest. Leichter Nährstoffeintrag, deshalb auch Vorkommen von *Polygonum bistorta*.“

Alles in allem kennen wir die Ansprüche von *C. floccifera* an seinen Lebensraum immer noch unzureichend. So bewohnt die Art in Oberschwaben zum Beispiel noch einen Lebensraum (Gebiet 1), aus dem, höchstwahrscheinlich infolge von Entwässerung, *Coenonympha tullia* und *Minois dryas* verschwunden sind. Andererseits kann sie in anscheinend optimal geeigneten Habitaten mit viel Heilziest fehlen, ohne daß ein ersichtlicher Grund dafür vorliegt – und dies, obwohl sie regional durchaus gut vertreten ist (Oberbayern; M. BRÄU, pers. Mitt.).

Wiederholt wurde von Funden in Flußtälern berichtet. Lebensraum sind hier wohl vor allem extensiv genutzte Feuchtwiesen, zum Beispiel im Warthetal bei Posen (SCHUMANN 1903) oder im Böhler Bruch (aus DE LATTIN et al. 1957 geht hervor, daß es sich hier um Wiesen an einem Waldrand handelte, die damals, als *C. floccifera* noch in der Pfalz vorkam, nicht regelmäßig gemäht wurden). ROESLER (1988) ordnet die Art nachträglich „Verlandungsgesellschaften am Rande stehender und fließender Gewässer“ zu. Die Belegstücke, die in Mainz-Mombach und im „Rheingau“ gesammelt wurden (vergleiche oben), dürften in derartigen Habitaten gelebt haben.

Schweiz: in der collinen Stufe Böschungen von Bächen und an Gräben (JUTZELER 1992), in der Südschweiz auf „montaner Felsbuschheide“ (BERGMANN 1951). In der ausführlichen Bearbeitung der Schweizer Dickkopffalter werden als Lebensräume genannt (nach PN-SBN 1997): Zentralschweiz (Ebene): blütenreiche Dämme eines Kanaldamms; Nordschweiz: Streuwiesen; Alpen: trockene Magerwiesen; Tessin: trockene, buschbestandene Strauchgesell-

schaft mit Adlerfarn (360 m); Tessin: Wasserdruckstellen mit Pfeifengras; Wallis: südexponierte Weiden 1600–1700 m). JUTZELER (pers. Mitt.) faßt zusammen: „Streuerieder mit niedriger, botanisch reichhaltiger Vegetation und dichten Beständen von *Stachys* [*officinalis*], ausnahmsweise Magerwiesen.“

C. & H. SCHIESS-BÜHLER (pers. Mitt.) gaben für die Fundorte im Kanton Zürich an: „*C. flocciferus* gehört nach unserer Einschätzung zu den ausgeprägten Magerwiesenarten, die bei mehr als einer (allenfalls eine bis zwei) Wiesennutzung pro Jahr, aber auch bereits bei mässiger Verbuschung ... den Lebensraum verlieren. ... Hingegen belegen die Vorkommen im Kanton Zürich, dass die Standortfeuchte eine untergeordnete Rolle spielt; zwar stammt die Mehrzahl der Fundorte von Streuwiesen, eine Population auf 800 m Meereshöhe lebt jedoch auf einer im Wald liegenden, steilen und trockenen Wiese.“

GROSS (1894) formuliert: „Der Falter liebt die hier [in Oberösterreich] mit *Betonica* viel bewachsenen Wald- und Gebirgswiesen und findet sich auf letzteren noch bis 1300 m.“ Nach KUSDAS & REICHL (1973) zum Beispiel „auf feuchten Wiesen“ im Marchland, auf „feuchten Bergwiesen“ am Hochstein bei Traunkirchen (1030 m), aber auch an Südhängen zur Donau gegenüber Engelhartzell“. LÖBERBAUER (1958–1959) meldet: „An feuchten Plätzen mit Beständen von *Stachys officinalis* TREVIS nicht gerade selten.“ In der Steiermark auf „Sumpfwiesen und Mooren“ (KIEFER 1941–1941), im Bezirk Deutschlandsberg nach KÜHNERT (1966) ebenfalls auf Sumpf- und Feuchtwiesen. Nach der Aufzählung einer Reihe von Fundorten resümiert MACK (1985): „bevorzugt Sumpfwiesen u. Hochmoorränder, findet sich aber auch auf Wald- und Bergwiesen, zuweilen auch in Waldschlägen“. MEIER (1963) erwähnt neben Feuchtwiesen auch „am Fuße des Ulrichsberges bei Klagenfurt auf trockenen Wiesen mehrfach 18. VIII. 1957“.

Angaben für das Elsaß: „das kleine Biotop“ in der Rheinebene war „eine sumpfige Wiese“ (BOEHM 1990). Zu den Vorkommen in den Vogesen: „L'espèce est surtout montagnarde ... elle habite les versants fleuris où pousse la plante nourricière“ (FELDTRAUER 1989). SCHEUBEL (1985): „ouvert buissonneux (pentes buissonneuses, friches herbues rocailleuses ...), boisé clair (bois très clarières, lisières).“ Beim Nonnenbruch östlich von Mühlhausen handelt es sich um ein trockenes Waldgebiet, das ökologisch mit dem Kastenwald, wo *C. floccifera* ebenfalls gefunden wurde, vergleichbar ist.

Für die Provence gibt NEL (1985) an: „Cette espèce, fort commune dans l'étage subalpin des Alpes, existe en Provence. Elle habite alors les lieux frais et humides des chênaies pubescentes (dolines, ubacs, fonds de vallées ...)“. GAILLARD (1952–1953) gibt für das Département Gard „au mas de la Vaque“

und „croisement du parafeu des skieurs avec le chemin de l'Hort de Dieu et le sentier du Mazuc, altit. 1360 m“ an.

Auch auf feuchten Wiesen in Wäldern kommt (kam) *C. floccifera* vor: Entsprechende Angaben machen zum Beispiel KREUZER (1936) für die Umgebung Passaus, WOLF (1927) und WOCKE (1872-1874: „lichte Laubwälder“) für Schlesien. Auch heute noch fliegt *C. floccifera* in Polen in Waldbiotopen. Im Białowieża-Urwald „ständiges Auftreten“ auf Lichtungen und an Rändern von Laubwäldern und gemischten Wäldern und feuchte, stark mit Blumen bedeckte Wiesen. Darüber hinaus zufälliges Auftreten an Böschungen und Wegrändern (KRZYWICKI 1967). Auch auf trockenen (Wald-)Wiesen (KRZYWICKI 1970). Nach aktuellen Auskünften (E. BROCKMANN, pers. Mitt., Gewährsmänner: Bogdan JOROSZWICZ, Natural History Museum, Białowieża National Park, und Edward PALIK, Krakau) konnten wir über die Verhältnisse im Białowieża-Wald erfahren: „Eine Lebensraumzuordnung ist nicht einfach. Der Białowieża-Wald (nur ein Teil davon ist Nationalpark, die hier angesprochenen Funde liegen außerhalb, da die Tagfalterfauna des eigentlichen Schutzgebietes kaum und aktuell nicht bearbeitet ist!) ist eine große Waldfläche mit kleinen Rodungsinseln, die gemäht und beweidet werden. Die Wiesen sind wechselfeucht bis naß, der Wald trocken bis sumpfig mit Mooreinsprengseln. Es gibt einen intensiven Wechsel von trockenen bis nassen Standorten und dazwischen entsprechend auch lichte offene Stellen. Eiablageplätze decken sich hier sicher nur bedingt mit Blütenpflanzennutzung. Die Falter wurden auf Waldlichtungen gefunden. Der Heilziest ist im Gebiet verbreitet (aber auch der Waldziest), entlang der Gewässer (deren Uferzonen teilweise kaum begangen werden können) wohl durchgehend. Hier könnte der eigentliche Lebensraum sein.“

Spanien: „espacios abiertos y llanos“ (GÓMEZ-BUSTILLO & FERNÁNDEZ-RUBIO 1974), beziehungsweise [Katalanisch]: „Bancals florits salvatges. Maig/juny i juliol/agost. Altitud de vol: 0-2000 m“ (<http://www.emporion.net/papallones/fixes/0035.htm>). Italien: Im Aostatal fing BROCKMANN (1984-1988) einzelne Falter auf Halbtrockenrasen („an trockenen heißen Hängen“), allerdings in Nachbarschaft zu bewässerten Wiesen, KÜHNERT (1979) fand sie dagegen auf 2000 m „mehr auf Feuchtwiesen“. Zum Aostatal machte E. BROCKMANN (pers. Mitt.) folgende Angaben: „Oberhalb der Baumgrenze ... entlang der Gletscherbäche hohe Bestandsdichten. Auf den trockenen Bereichen dazwischen nicht vorhanden. Das Verbreitungsgebiet deckt sich mit dem Vorkommen des Heilziestes. Männliche Falter hier vor allem an den Pfützen anzutreffen. Aber: Die Art kommt auch im Talgrund vor (weniger häufig, aber verbreitet; Absteiger?). Im Talgrund haben wir vor allem die trocken-heißen Standorte bearbeitet und dort an vielen Stellen ... *flocciferus* gefunden.“ Nach BALLETO

et al. (1982) lebt *C. floccifera* in der Po-Ebene in feuchten Pfeifengraswiesen, aber anscheinend auch in extensiv genutzten Reisfeldern, in denen auch andere Pflanzen (unter anderem *Cyperus serotinus*, *C. longus*, *Schoenoplectus lacustris*, *Spirodelela polyrrhiza* und *Phragmites australis*) wachsen. In der Umgebung des Gardasees gilt die Art jedoch als „linked to xerothermic biotopes“ (SALA 1996). Griechenland: „It lives mainly in fields of medium altitude and in lowlands and secondarily on mountains and in forests. Observed at seaside, banks of lakes, light shrubland, clearings and dry plateaux“ (PAMPERIS 1997).

Die Zuordnung von *C. floccifera* zu den „wärmeliebenden Arten der Schotter- und Sandheidegebiete“ durch BLAB & KUDRNA (1982) – sie nennen als Begleitarten *Arethusana arethusa*, *Hipparchia statilinus*, *Hyponephele lycaon* und *Brintesia circe* (vielleicht durch BERGMANN'S 1952 Bezeichnung „Buschsteppenrasen-Dickkopf“ inspiriert) –, ist völlig abwegig, zumindest für Deutschland. Dies gilt ebenso für die behauptete „Bindung an Büsche und Einzelbäume“, die für den Heilziest-Dickkopffalter nur insofern eine Rolle spielen, als sie seinen Lebensraum bei Ausbleiben der Mahd für ihn unbewohnbar machen. Auch BRYNER (1987) reiht die Art unter den xerothermophilen Offenlandarten ein, doch dürfte dies nicht auf eigenen Beobachtungen beruhen.

Die in der Literatur immer wieder genannten Vorkommen von *C. floccifera* in Trockenhabitaten sind noch sehr unbefriedigend bekannt. Für eine entsprechende Aussage sollten, besonders wenn ein Mosaik aus trockenen und feuchten Bereichen vorliegt, immer auch die Stellen, an denen die Raupen leben, festgestellt werden. Dies trifft aber für Literaturangaben, soweit erkennbar, nicht zu, da die Entwicklung des Heilziest-Dickkopffalters bisher fast unbekannt war. Die Beobachtung der mobilen Falter, die sich vornehmlich am Blütenangebot oder für die Partnerfindung wichtigen Strukturen orientieren, sagt über das – letztlich entscheidende Larvalhabitat – wenig aus, obwohl die Art sehr ortstreu ist. Vor allem an Stellen, wo feuchte und trockene Bereiche eng verzahnt sind, kann die Beobachtung der Falter leicht zu Fehleinschätzungen des eigentlichen Lebensraumes führen: In einem Lebensraum in Voralberg flogen die Falter am Rande des Halbtrockenrasens entlang eines Weges, während die Larvalentwicklung mit an Sicherheit grenzender Wahrscheinlichkeit in der am Talgrund liegenden Pfeifengraswiese ablaufen dürfte, wo größere Heilziest-Bestände vorhanden sind.

Bei von uns vorgenommenen Nachprüfungen stellten sich wiederholt falsche Interpretationen von Falterfunden entweder direkt durch den Sammler oder bei späteren Publikationen heraus. Auch wo *C. floccifera* in großräumig eher trockenen Regionen vorkommt (zum Beispiel Südfrankreich), lebt die Art offenbar lokal an feuchten Stellen (vergleiche NEL 1985).

Einen dritter Lebensraumtyp des Heilziest-Dickkopffalters stellen Wiesen beziehungsweise Weiden der subalpinen Stufe (Alpen, Türkei) dar. Auch diese kennen wir nicht aus eigener Anschauung. In den Alpen ist eventuell in den hochalpinen Rasen eine ähnliche Vegetationsstruktur (niedrigwüchsig, mit gut zugänglichen Rosettenpflanzen) wie in den Streuwiesen vorzufinden. Die Habitate in den französischen Alpen (Savoyen) beschreibt M. SAVOUREY (pers. Mitt.) folgendermaßen: „A mon avis les biotopes où il vole sont plus souvent humides que secs, il butine en particulier dans les hautes prairies de fauche très fleuries autour de St Jean, souvent au voisinage d'écoulements, de ruisseaux ... mais je n'ai pas noté sur quelles plantes exactement. ... Il est possible qu'il ne ponde que sur des plantes de pelouses plus sèches et plus rases des environs. En tout cas, si semble y avoir contradiction entre mes observations et le fait que la plupart des flores présentent *S. hirsuta* comme une plante plutôt de pelouses ... sèches!“ Für die Osttürkei geben HESSELBARTH et al. (1995) an: „auf kühle und wechselfeuchte Gebirgswiesen und Zwischenmoore der subalpinen Stufe nahe der Baumgrenze beschränkt“.

Letzter wichtiger Lebensraumtyp sind in Rußland Waldsteppen und Steppen (in denen Heilziest vorkommt, vergleiche FRANZ 1965), so nach LASTUCHIN (1994) am Mittellauf der Wolga und ANIKIN et al. (1993) für das Gebiet zwischen Wolga und Ural. KORSHUNOV (1978) zufolge tritt *C. floccifera* „normalerweise im unteren Teil der Waldzone“ auf. DEVIATKIN (1991) formuliert unpräzise: „Judging by localities of *C. flocciferus*, this species is associated with moderately xerophilic and partly mesophilic areas throughout its range.“ Laut LUKHTANOV & LUKHTANOV (1994) „auf trockenen Wiesen und in den Steppen“ von Westsibirien. Etwas ausführlicher sind die Angaben von KOSHUNOV & GORBUNOV (1995): „Weiden entlang Flußufern, an Waldrändern, auf gerodeten Waldgebieten, Hänge an Hügeln“. DEVIATKIN (1997) zufolge fliegt der Heilziest-Dickkopffalter in „grassy areas, forest edges, warm slopes/patches on plains and in the mountains“. Nach BERGMANN (1952) lebt *C. floccifera* „auf den Wolgabergen“(?) in der Waldsteppe, für Süddeutschland gibt er „Moorsteppen und an trockenen sowie feuchten Wiesenhängen warmer Täler“ an, für die Südschweiz (Val Bavona) „montane Felsbuschheide“. In der Region Charkow-Dnjepropetrowsk bewohnt *C. floccifera* „mixed forests“ und „upland steppe-type meadows“ („species typical of a given habitat“) (MOSKALENKO 1992) – falls keine Verwechslung mit *C. orientalis* vorliegt. Dieselbe Einschränkung infolge der unsicheren faunistischen Situation auf der Krim gilt auch für die Angabe „überwiegend Waldart“ von KORSHUNOV (1964).

Zusammenfassend lassen sich nach dem jetzigen Kenntnisstand die Lebensräume von *C. floccifera* beschreiben als

- Feuchtwiesen in Flußniederungen, zum Beispiel an Rhein, Donau und Weichsel.
- Voralpine Streuwiesen auf Niedermoorböden in Süddeutschland, der Schweiz und Österreich, wobei auffällt, daß ein viele dieser Habitats in Oberschwaben auf dem Grund ehemaliger Fischteiche liegen.
- Wiesen der subalpinen Stufe in den Alpen.
- In Rußland Steppen und Waldsteppen.
- Noch ungenügend bekannte Stellen in Trockenlebensräumen Süd- und Mitteleuropas.

Diese Lebensräume weisen eine Reihe von Gemeinsamkeiten auf:

- Sie sind alle mager.
- Es handelt sich bei den mitteleuropäischen Stellen um Offenlandbiotop; Waldsteppen sind zum Teil zumindest sehr licht.
- Im Tiefland bis in die montane Stufe Vorkommen (heute) nur in kulturhistorisch nutzungsbedingten, das heißt durch Mensch und Tier anthropozogen geprägten Habitaten.

9.2 Begleitarten

Eine Anzahl von Tierarten tritt in Oberschwaben sehr regelmäßig mit *C. floccifera* zusammen auf, wobei wir besonders auf Schmetterlinge und Heuschrecken geachtet haben. Die Zusammenstellung macht deutlich, daß der Heilziest-Dickkopffalter eine Indikatorart für zoologisch (und botanisch) äußerst wertvolle Streuwiesengebiete ist.

9.2.1 Schmetterlinge

Die in Tabelle 14 aufgeführten Schmetterlingsarten konnten wir in den von uns untersuchten Lebensräumen von *C. floccifera* nachweisen, wobei lediglich die Tagfalter gezielt miterfaßt wurden.

Tabelle 14: Begleitarten (Schmetterlinge) in den von uns untersuchten Habitaten von *C. floccifera* (●, keine eigenen Beobachtungen: [●]) und ihre Bindung an dieselben. Diese Liste erhebt keinen Anspruch auf Vollständigkeit. Die Habitatnumerierung entspricht derjenigen in den Abschnitten 5.2 und 9.1.1.

Einstufung der Habitatbindung (entsprechend eigenen Beobachtungen [= +] beziehungsweise Angaben in EBERT & RENNWALD 1991, EBERT & LUSSI 1994 und HOFMANN 1994 [= ×]):

A = Entwicklung unwahrscheinlich (Gelegenheitsgäste, vor allem zum Blütenbesuch).

B = gelegentliche Entwicklung (einzelne Eiablagebeobachtungen/Raupenfunde).

C = regelmäßige Entwicklung (wiederholte Eiablagebeobachtungen/Raupenfunde).

D = obligatorische Entwicklung, das heißt die Art würde bei Zerstörung des Lebensraums verschwinden (regelmäßige Raupenfunde).

Anmerkungen:

- I 1994 und 1995 starker Einflug der ansonsten nur selten vorkommenden Wanderart.
- II Einzelfund eines wandernden Tieres 1993 (M.G.).
- III Larvalentwicklung vor allem in Brachestadien des Molinion (EBERT & RENNWALD 1991), im Gebiet 9 nur einmal 1 Falter am 24. vi. 1994.
- IV Einzelbeobachtung 1992 (M.A.), Entwicklungshabitat im angrenzenden Übergangsmoor.
- V Mit *C. floccifera* identische Kleinstlebensräume (auf 1 m² Raupen beider Arten).
- VI Die Populationen sind inzwischen an beiden Fundorten erloschen.
- VII Belegstück genitaluntersucht (EBERT & LUSSI 1994: 167).
- VIII Erwachsene Raupen im Spätsommer mehrfach an Heilziest fressend.
- IX Durchflug eines Falters am 16. v. 1997 (R.T.).

Die relativ hohe Artenzahl der Gebiete 1, 2 und 9 ist vor allem dadurch zu erklären, daß sie größer als die anderen sind und überproportional häufig aufgesucht wurden.

Art	Untersuchungsgebiet									Habitatbindung			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	A	B	C	D
<i>Adscita stacies (heuseri)</i>			●						●				×
<i>Jordanita globulariae</i> ^{III}		●											×
<i>Zygaena viciae</i>		?					●					×	
<i>Zygaena trifolii</i>		●		?					●				×
<i>Zygaena filipendulae</i>		●	●						●				×
<i>Macrothylacia rubi</i>		●							●			+	
<i>Euthrix potatoria</i>									●			×	
<i>Saturnia pavonia</i>	●								●			+	
<i>Macrogli. stellatarum</i>	●								●		+		
<i>Pyrgus malvae</i> ^V	●	●	●			●			●			+	
<i>Carteroceph. palaemon</i>		●							●		×?		
<i>Thymelicus silvestris</i>	●	●	●		●		●					×	?
<i>Thymelicus lineola</i>			●									×	?
<i>Hesperia comma</i>		●										×	?
<i>Ochlodes venatus</i>	●	●	●	●	●	●	●	●	●			+	

Einige Angaben zu Begleitarten aus Mitteilungen anderer Entomologen und der Literatur: Im bayerischen Alpenvorland fliegt der Heilziest-Dickkopffalter zusammen mit folgenden Arten (Angaben nach pers. Mitt.): *Brenthis ino*, *Boloria selene*, *Boloria aquilonaris*, *Melitaea diamina*, *M. athalia*, *M. britomartis*, *Euphydryas aurinia*, *Coenonympha tullia*, *Plebeius argus*, *Aricia eumedon* (B. BEYERL) beziehungsweise *Melitaea cinxia*, *Boloria titania*, *Boloria eunomia*, *Euphydryas aurinia*, *Maculinea alcon*, *Coenonympha glycerion* (A. NUNNER). Nach WEIDEMANN (1995) gemeinsames Vorkommen mit *Minois dryas*.

A. & W. KRAUS (pers. Mitt.) verdanken wir neben einer umfangreichen Artenliste auch Angaben über die Stetigkeit des gemeinsamen Vorkommens von Begleitarten mit *C. floccifera*. Von 15 *floccifera*-Fundorten im Landkreis Weilheim-Schongau wurden ebenfalls besiedelt (unter anderem) von *Melitaea diamina*: 14, *Melanargia galathea*, *Melitaea athalia*: 13, *Aphantopus hyperantus*, *Brenthis ino*: 12, *Polyommatus (Cyaniris) semiargus*: 10, *Boloria selene*, *Boloria eunomia*: 9, *Colias palaeno*, *Argynnis aglaja*, *Euphydryas aurinia*, *Polyommatus icarus*: 8, *Boloria titania*: 7, *Lycaena hippothoe*: 6, *Coenonympha tullia*, *Plebeius argus*: 5, *Maniola jurtina*, *Coenonympha hero*, *Callophrys rubi*: 4, *Hamearis lucina*, *Ochlodes venatus*: 3, *Minois dryas*, *Erebia medusa*, *Lycaena helle*, *Maculinea nausithous*: 2, *Aricia eumedon*, *M. alcon*, *Lycaena virgaureae*, *Pyrgus malvae*, *Melitaea aurelia*, *Lopinga achine*: 1 (aus methodischen Gründen sind ihren Angaben zufolge die spätfliegenden Arten unterrepräsentiert).

Auch H. LIPSKY (pers. Mitt.) machte Angaben zur Stetigkeit von Begleitarten in seinem Untersuchungsgebiet (28 Fundstellen) im oberbayerischen Alpenvorland. Hochstet sind demnach *Coenonympha tullia*, *Euphydryas aurinia*, *Maculinea alcon* und *Boloria titania* anzutreffen, „öfters“ *Lopinga achine* und *Argynnis adippe*. Im Murnauer Moos werden unter anderem *Colias palaeno*, *Brenthis ino*, *Melitaea diamina*, *M. athalia*, *M. aurelia*, *Euphydryas aurinia*, *Maniola jurtina*, *Aphantopus hyperantus*, *Coenonympha tullia*, *Plebeius argus* und *Ochlodes venatus* als Begleitarten in den Streuwiesen genannt (LÖSER 1982).

Für die ehemaligen pfälzischen Vorkommen nennt HEUSER (1942) *Maculinea alcon* (im Böhler Bruch). KRAUS (1993) führt *Brenthis ino*, *Minois dryas*, *Lycaena dispar rutilus*, *Cupido (Everes) argiades*, *Maculinea teleius*, *M. nausithous* und *Hemaris fuciformis* an.

An Fundorten in Oberösterreich kommt *Carcharodus floccifera* zusammen mit *Maculinea alcon*, *Brenthis ino* und *Coenonympha tullia* vor (LÖBERBAUER 1958–1959). Für das Ragnitztal (bei Graz) nennt HABELER (1965) *Euphydryas aurinia*, *Brenthis ino*, *Maculinea teleius* und *M. nausithous* als Begleitarten, welche dort „nasse Wiesen“ bewohnen. Im Bezirk Deutschlandsberg fliegt *C. floccifera*

ra auf Feuchtwiesen zusammen mit *Lycaena dispar*, *Maculinea nausithous* und *M. teleius* (KÜHNERT 1966). Die Begleitarten in der Nordschweiz sind im wesentlichen dieselben wie in Süddeutschland. Eine Liste von 6 Fundorten, die uns D. JUTZELER zur Verfügung stellte, nennt unter anderem *Brenthis ino* und *Melitaea diamina* an allen 6 Stellen, *Maculinea alcon* und *Euphydryas aurinia* an 5 Stellen sowie *Coenonympha tullia* an 2 Stellen.

Für die Po-Ebene in Norditalien werden als Begleitarten in feuchten Pfeifengraswiesen zum Beispiel *Coenonympha oedippus*, *Boloria selene*, *Ochlodes venatus*, *Heteropterus morpheus*, *Cupido (Everes) argiades*, *Minois dryas*, *Melitaea diamina*, *Melanargia galathea*, *Maniola jurtina* und *Erynnis tages* genannt, für Vorkommen in extensiv bewirtschafteten Reisfeldern unter anderem *Ochlodes venatus*, *Lycaena dispar* und *Cupido argiades* (BALLETO et al. 1982).

SCHUMANN (1903) fand als Begleitarten auf den Warthewiesen bei Posen *Euphydryas aurinia* und *Coenonympha hero*. GAILLARD (1952-1953) meldet für Nîmes im französischen Département Gard *Carcharodus lavatherae* als Begleitart.

9.2.2 Sonstige Insekten

Aus Platzgründen können wir an dieser Stelle nur auf einige wichtige Insektenarten aufmerksam machen.

So leben zum Beispiel zahlreiche Libellen (Odonata) in den Streuwiesen (zum Beispiel *Lestes barbarus*, *Orthetrum brunneum*, *O. coerulescens*, *Ichnura pumilio*), wobei das Larvalhabitat zumindest einiger Arten auch in den Entwässerungsgräben und kleinen Tümpeln liegen dürfte. An Heuschrecken (Saltatoria) sind unter anderem die Sumpfschrecke (*Mecostethus grossus*) und der Warzenbeißer (*Decticus verrucivorus*), beides gefährdete Arten, zu nennen. Diese beiden werden auch von H. LIPSKY und A. & W. KRAUS (pers. Mitt.) beziehungsweise WEIDEMANN (1995) für das oberbayerische Alpenvorland erwähnt. Auch die Maulwurfgrille (*Gryllotalpa gryllotalpa*) lebt in den Pfeifengraswiesen, ebenso in Gebieten 1 und 9 die Feldgrille (*Gryllus campestris*).

Im Gebiet 9 kommt zudem die Schiefkopfschrecke (*Ruspolia nitidula*) vor, die wir im Laufe unserer Untersuchungen an *C. floccifera* dort überraschend entdeckten (vergleiche TREIBER & ALBRECHT 1996). Es handelt sich dabei um das einzige aktuell bekannte Vorkommen in Deutschland! Weitere bemerkenswerte Insektenarten im Gebiet 9: Saltatoria (Heuschrecken): insgesamt 19 Arten, darunter *Parapleurus alliaceus* (Lauschschrecke) und *Mecostethus grossus* (Sumpfschrecke). Odonata (Libellen): insgesamt 27 Arten, darunter *Symptetrum fleveolum* (Gefleckte Heidelibelle), *S. pedemontanum* (Gebänderte Heidelibelle), *Orthetrum brunneum* (Südlicher Blaupfeil) und *O. coerulescens* (Klei-

ner Blaupfeil). Hymenoptera (Hautflügler): unter anderen *Bombus muscorum* (Mooshummel) und *Bombus subterraneus* (Grubenhummel).

Es muß wohl nicht weiter ausgeführt werden, daß der Artenreichtum der Streuwiesen an seltenen Tieren und Pflanzen ihre weitere Erhaltung ist unbedingt notwendig macht.

10 Zucht

Carcharodus floccifera wurde bisher selten gezüchtet. Die einzigen Berichte, die sich in der Literatur finden, stammen von GROSS (1894) und POWELL (1918). Daher erschien es gerechtfertigt, die Gelegenheit zu nutzen und neben der Freilandarbeit auch Züchterfahrungen mit der Art zu sammeln. Die Durchführung mehrerer Zuchten diente dem Ziel, ergänzende Informationen über die Biologie und Phänologie des Heilziest-Dickkopffalters zu gewinnen, die durch Freilandbeobachtungen nicht oder nur mit unverhältnismäßigem Aufwand zu erhalten gewesen wären.

Die Tiere wurden ex ovo gezüchtet, um den kompletten Lebenszyklus verfolgen zu können. Als Ausgangsbasis dienten im Freiland gesammelte Eier aus dem Bodenseegebiet. Die Zuchten fanden in den Jahren 1994/95 und 1995/96 statt. Die Larven wurden ausschließlich mit *Betonica officinalis* ernährt. Ein vorgesehener Fraßversuch mit anderen *Betonica*- beziehungsweise *Stachys*-Arten konnte aus zeitlichen Gründen nicht mehr unternommen werden. Es wurden zwei Zuchtansätze gewählt:

- Haltung im Zimmer auf Schnittfutter und
- Haltung im Garten auf eingetopftem Futter (vergleiche Abb. 69)

Die erste Methode hat den Vorteil, daß die Tiere besser kontrolliert werden können und weniger Risiken durch Freßfeinde ausgesetzt sind als bei Zucht im Garten. Allerdings ist das Verfahren aufwendiger, da häufiger Futterwechsel und Reinigung erforderlich sind. Die höhere Luftfeuchtigkeit in den Plastischachteln schadete den Raupen zwar nicht. Dafür ist die Überwinterung ausgesprochen problematisch, weil sich die Larven in Blattstücke einspinnen, die dann leicht verschimmeln. Andererseits vertrocknen die Raupen im Winter sehr leicht, wenn sie nicht ausreichend feuchtgehalten werden. Im Freiland befinden sich die Larven den Winter über an der Basis der Fraßpflanzen, wo sie sich in einem sehr feuchten Milieu aufhalten. Bei Überwinterung von Raupen im Keller traten Verluste durch Vertrocknen der Tiere auf. Schimmelbildung auf der Außenseite der kleinen Blattgespinste hatte hingegen keinen negativen Effekt auf die Tiere.

Die Zucht auf eingetopftem Futter erfordert sehr wenig Arbeitsaufwand. Im günstigsten Fall pflanzt man ein mit Eiern belegtes *Betonica*-Exemplar ein und entnimmt im darauffolgenden Jahr die Puppe. In der Praxis gab es jedoch gelegentlich Probleme. Mehrfach verschwanden Raupen unter ungeklärten Umständen. Zwar ging von den zahlreich umherlaufenden Ameisen (*Lasius* sp.) keine Gefahr für die eingesponnenen Raupen aus. In mindestens einem Fall dürfte ein hungriger Vogel für das Verschwinden einer fast erwachsenen Raupe verantwortlich gewesen sein. Danach wurden die Zuchtbehälter mit Drahtgittern geschützt. Alles im allem war dieses Verfahren ziemlich erfolgreich. Die Haltung der Larven auf der eingetopften Pflanze im Garten erwies sich als ausgesprochen bequeme Zuchtmethode. Arbeit gab es nur selten, wenn etwa während längerer Trockenperioden gegossen werden mußte. Die Seßhaftigkeit der Raupen erübrigte Vorkehrungen gegen „Ausbruchsversuche“. Es wurden keine besonderen Maßnahmen zur Herstellung eines bestimmten Kleinklimas getroffen; die Töpfe standen etwas geschützt auf einer Terrasse am Rand einer Wiese. Die Raupen sind in ihrem natürlichen Lebensraum wechselnde Feuchtigkeitsverhältnisse gewohnt. Als günstig stellte sich das Einpflanzen von Gräsern beziehungsweise Seggen in die Töpfe heraus. Diese wuchsen in den Töpfen gut an und schützten besonders während der Überwinterung die Raupen vor extremen Temperaturen und Austrocknen. Die Überwinterung verlief erstaunlich komplikationslos. Auch wenn sich die meisten Tiere der Beobachtung entzogen, tauchten sie doch im Frühjahr wieder auf. Die Überwinterung im Freien ist jedoch nur dann erfolgversprechend, wenn sich die Raupe in ein junges, frischgrünes Blatt einspinnt. Aufgrund ihrer Trägheit verläßt sie einmal bezogene Wohnröhren vor allem im Spätsommer nur ungern, was bei der Überwinterung zum Problem werden kann. Raupen, die sich in trockenen Blättern zur Überwinterung festsetzen, gehen mit Sicherheit zugrunde.

Als zusätzlicher Nachteil dieser Methode stellte sich heraus, daß die Raupen wegen ihrer versteckten Lebensweise praktisch nicht beobachtet werden konnten. Die Dokumentation der einzelnen Stadien und Häutungen ist damit ohne dauernde Störungen nicht möglich. Auch die Kontrolle einzelner Tiere und eventueller Verluste, besonders während des Winters, ist kaum möglich. In einem Fall machten sich zudem im Sommer 1994 Blattläuse an den eingetopften Pflanzen breit. Sie schädigten *Betonica* deutlich und mußten mechanisch bekämpft werden.

Die Entnahme der Eier erfolgte Anfang Juli, die Raupen erreichten noch im Laufe dieses Monats das dritte Stadium. Zwar fraßen sie noch bis weit in den Herbst (Ende September oder Anfang Oktober) hinein, doch ging dies nicht mehr mit einem Größenwachstum einher. Im Frühjahr ist es nicht leicht, die

wieder beginnende Aktivität der Raupen zu erkennen, sie dürfte aber mit der Entwicklung der Nahrungspflanze synchronisiert sein und in Abhängigkeit von der Witterung Ende März oder Anfang April einsetzen. Dies ergibt sich aus vergleichbaren Beobachtungen aus den Zuchten 1994/95 und 1995/96. Ein Ausschnitt aus einem der Zuchtprotokolle:

Ende Dezember 1994 bis Mitte Januar 1995

Starker Frost und Schnee. Anschließend Tauwetter, Schnee- und Regenschauer.

29. Januar 1995

Die alten Heilziestblätter sind alle vertrocknet, die jungen (unter 3 cm Blattspreitenlänge) dagegen frischgrün, aber teilweise (offenbar als Folge des Blattlausbefalls) etwas angegriffen.

30. März 1995

Der Heilziest hat bereits auszutreiben begonnen, aber etwa vom 20. bis Monatsende verspäteter Wintereinbruch mit Frost und Schnee. Noch keine Raupe gefunden.

7. April 1995

Nach einer Woche sehr warmen Frühlingswetters sind die Pflanzen sichtbar gewachsen. Eine Raupe in zusammengepressten Blättern gefunden, hat bereits kräftig gefressen. Sie ist in Häutungsrufe ($L_{3/4}$?), ihre Länge beträgt ca. 0,8 cm.

18. April 1995

Zweite Raupe (bereits in L_4) aufgetaucht. Sie schaut mittags einmal kurz aus der Röhre heraus (anscheinend nur zum Spinnen) und verschwindet rasch wieder. Das Wetter ist seit ca. einer Woche kalt und regnerisch.

22. April 1995

Die Raupen (L_4) sind gleich groß wie eine heute im Gebiet 1 gefundene Freilandlarve.

Etwa ab der zweiten Maidekade sind die Raupen dann im letzten Stadium, das dann noch bis Anfang oder Mitte Juni dauert. Die Raupen verpuppten sich wie im Freiland in einer Blattuete, ohne zuvor umherzulaufen. Die Puppen wurden mitsamt den Blättern ins Zimmer verbracht, jedoch nicht aus diesen herausgenommen. Sie sind ziemlich dünnschalig und sollten mit großer Vorsicht behandelt werden. Einige der Tiere wiesen Entwicklungsdefekte an den Flügel-, Fühler- und Beinscheiden auf, obwohl keine Störungen vorlagen. Die Falter schlüpfen vom späten Vormittag bis zum Nachmittag, ihre Flügelentwicklung erfolgt sehr rasch.

Nachzuchten wurden nicht versucht; angesichts der Empfindlichkeit der Tiere und ihrer Ansprüche an Wetterbedingungen und Habitat dürfte zumindest die Paarung in der Gefangenschaft nicht leicht zu erreichen sein.

11 Gefährdung und Schutzvorschläge

Wie bereits erläutert, ist *C. floccifera* in den letzten Jahrzehnten in Mitteleuropa stark zurückgegangen. In diesem Abschnitt sollen die Ursachen dafür dargestellt und Vorschläge für ein artspezifisches Schutzkonzept auf der Basis der ökologischen Untersuchungen entwickelt werden.

11.1 Situation und Gefährdungsfaktoren⁵⁶

Die nachfolgende Tabelle enthält eine Übersicht über den Gefährdungsstatus der Art in verschiedenen Ländern und Regionen, für die entsprechende Angaben gefunden werden konnten. Die Zusammenstellung macht deutlich, daß die Bestandssituation von *C. floccifera* zumindest in Mitteleuropa kritisch geworden ist.

Tabelle 15: Rote-Liste-Status von *C. floccifera* in einzelnen Ländern und Regionen, soweit entsprechende Veröffentlichungen ausfindig gemacht werden konnten (die teilweise etwas unterschiedliche Definition der Gefährdungsstufen bleibt hier unberücksichtigt).

Land Bundesland/Region	Gefährdungsstufe	Quelle
Deutschland	Vom Aussterben bedroht	PRETSCHER (1984) BINOT et al. (1998)
Rheinland-Pfalz	Ausgestorben oder verschollen	KRAUS (1993)
Hessen	Vorkommen unsicher Streuwanderer, Irrgast	KRISTAL & BROCKMANN (1989) KRISTAL & BROCKMANN ([1997]) ⁵⁷
Baden-Württemberg	Vom Aussterben bedroht	EBERT & RENNWALD (1991)
Bayern	Vom Aussterben bedroht	GEYER & BÜCKER (1992)
Österreich	–	–
Vorarlberg	Ausgestorben oder verschollen	AISTLEITNER (1992) ⁵⁸
Salzburg	Vom Aussterben bedroht (lokal bereits verschwunden)	EMBACHER (1991)
Oberösterreich	Nicht gefährdet	EMBACHER et al. (1983)
Steiermark	Stark gefährdet	EMBACHER et al. (1983)
Niederösterreich, Wien, nördliches Burgenland	Nicht gefährdet	EMBACHER et al. (1983)
Schweiz	Stark bedroht (regional bereits ausgestorben oder verschollen)	GONSETH (1987)
Jura/Chasseral	Ausgestorben oder verschollen	BRYNER (1987)
Genf	Ausgestorben oder verschollen	BOILLAT (1994)

⁵⁶ Ausführliche Informationen zu Gefährdung und Schutz der Streuwiesen, den Hauptlebensräumen von *C. floccifera* in Deutschland, finden sich bei QUINGER et al. (1995).

⁵⁷ Nach heutigem Wissen ehemals vorkommend, jedoch ausgestorben (vergleiche Abschnitt 5.3.1.4).

⁵⁸ Inzwischen wieder aufgefunden, vergleiche Abschnitt 5.2.3.

Polen	Species in danger Endangered by extinction	DABROWSKI & KRZYWICKI (1982) BUSZKO (1997)
Tschechien	Extinct (ausgestorben)	KUDRNA & KRALIČEK (1991)
Slowakei	Verletzbare Art (vulnerable species)	KULFAN & KULFAN (1991)
Ungarn	Presumed vulnerable	BÁLINT (1991)
Griechenland	Nicht gefährdet	PAMPERIS (1997)

In der Schweiz ist *C. floccifera*, den VORBRÖDT (1911–1912) noch als häufigste Art der Gattung bezeichnet, heute insgesamt „stark bedroht“ (PN-SBN 1997), regional ist er schon seit längerem ausgestorben oder verschollen, zum Beispiel in der Umgebung von Genf (BOILLAT 1994), im Thurgau oder in manchen Regionen der Westschweiz (BRYNER 1987).

In Frankreich hat sich, ebenso wie in Deutschland, die nördliche Verbreitungsgrenze nach Süden verlagert. Dies betrifft die Region um Paris und möglicherweise auch das Département Côte-d'Or (ESSAYAN in ESSAYAN et al. 1978). Im Elsaß ist sie seit 1984 aus der Rheinebene verschwunden. Als Ursache des Rückgangs von *C. floccifera* wird für das Elsaß angegeben: „Das kleine Biotop ... wurde vom Eigentümer angebaut, ... 1986 vernichtet“ (BOEHM 1990). In den französischen Alpen hingegen wird sie als nicht gefährdet eingeschätzt (J.-J. FELDTRAUER, pers. Mitt.).

In Ungarn gilt sie zwar als „presumed vulnerable“, allerdings wird sie zu den Arten gezählt, von denen es weiter heißt: „strong populations are found in some protected areas, the successful conservation of which seems to have been achieved“ (BÁLINT 1991).

In Polen wurden die meisten Funde vor 1939 gemacht. DABROWSKI & KRZYWICKI (1982) nennen als Gefährdungsfaktoren „extinction of biotopes“, „natural forest succession“, „artificial afforestation“ und „insecticides and pesticides“ genannt. BUSZKO (1997) schreibt „endangered by extinction because of small area of suitable breeding habitats“.

Dagegen ist die Vermutung BOILLATS (1994), der Heilziest-Dickkopffalter sei „victime de la dynamique zoogéographique généralement régressive qui affecte les espèces xérothermophiles d'origine méridionale ayant atteint dans notre région [Genf] les limites septentrionales extrêmes de leurs exigences écologiques“ – wohl aus Mangel an Informationen über die Verbreitung und Lebensraumsansprüche der Art – unserer Auffassung nach nicht zutreffend, zumal *C. floccifera* ja keine xerothermophile Art ist. PN-SBN (1997) geben als Gefährdungsursachen an: veränderte landwirtschaftliche Nutzung (Verbuschung oder Düngung auf Trockenstandorten, Aufforstungen, Entwässerung

und Eutrophierung von Streuwiesen, Mähen zur falschen Zeit mit Verlust der Saugpflanzen und Überweidung).

Die Hauptursache für das Verschwinden beziehungsweise Seltenerwerden vieler Schmetterlinge ist die Zerstörung der Lebensräume, an die sie sich im Verlauf der Evolution angepaßt haben. Diese Entwicklung läuft seit vielen Jahrzehnten ab und wurde von manchen Entomologen früh erkannt, er hat sich in letzter Zeit allerdings noch verstärkt. Stellvertretend für viele ähnliche sei hier AICHELES (1919) Klage zitiert, „daß diese Moore oder Riede in ihrem Bestand immer weiter zurückgehen und in nicht zu ferner Zukunft wohl gänzlich verschwunden sein werden. Nicht ohne Bedauern scheiden wir von ihrer unberührten Natur, von der mannigfaltigen Ausprägung der Wald-, Heide- und Sumpfformen und dem reichen Tier- und Pflanzenleben, das hier noch letzte Zufluchtsorte fand. Wie viele sehen in diesen Rieden nichts weiter als feuchtes mit scharfen Binsen und Gräsern bestandenes halb Sumpf halb Wiese darstellendes Gelände, während doch je nach der Höhenlage und dem Torfgehalt des Bodens die größte Mannigfaltigkeit herrscht.“

Heute leben wir schon fast in jener „nicht zu fernen Zukunft“, die AICHELE heraufziehen sah. Für die Moore und Streuwiesen im Bodenseegebiet und in Oberschwaben mit ihrer Flora und Fauna ist es fünf vor zwölf. Die Einstufung der entsprechenden Lebensräume in der Roten Liste der Pflanzengesellschaften Deutschlands (RIECKEN et al. 1994) macht dies deutlich: Pfeifengraswiesen gelten als „stark gefährdet“.

Bereits Mitte des letzten Jahrhunderts hatten scharfsichtige Wissenschaftler die Ursachen für das Seltenerwerden von Insekten richtig erfaßt. Zum Beleg dafür sei der Regensburger Schmetterlingskundler HERRICH-SCHÄFFER (in HOFFMANN & HERRICH-SCHÄFFER 1854) zitiert: „Ich glaube nicht, dass durch wirkliche Sammler Arten in einer Gegend ausgerottet werden können. Wenn die Frequenz einzelner durch sinnloses Zusammenraffen aller erreichbaren Exemplare auch auf Jahre hinaus merkbar vermindert werden kann, so denke ich doch, dass hiezu klimatische Verhältnisse und vor Allem die leidige Wuth der Oekonomen, jedes Fleckchen nutzbar zu machen, unverhältnismäßig mehr beitragen.“

Tatsache ist: In Bayern beispielsweise wurden in den letzten 200 Jahren schätzungsweise 90 Prozent der Niedermoore und Streuwiesen zerstört (QUINGER et al. 1995: 168). Auch das Bodenseegebiet liegt im Trend: Von 1830 bis 1980 ging die Streuwiesenfläche im Bereich des Meßtischblattes Wangen-West – nur auf der Fläche des Landkreises Ravensburg – von 500 auf ca. 250 ha zurück und betrug somit noch 3,6 % der Gesamtfläche (MfE etc. 1980). Es hat ein einschneidender Wandel der Landschaft stattgefunden,

der die dynamische Entwicklung einer Kulturlandschaft verdeutlicht (vergleiche KONOLD 1994). Mit den Lebensräumen verschwinden die auf sie angewiesenen Tiere: *C. floccifera* mußte in der Roten Liste Baden-Württembergs von A.2 (stark gefährdet, EBERT & FALKNER 1978) nach 1 (vom Aussterben bedroht, EBERT & RENNWALD 1991) hochgestuft werden.

Ein Faktor, der die Gefährdung fast aller Lebensräume von *C. floccifera* in Oberschwaben heute potenziert, ist ihre geringe Größe (zumeist nur wenige Hektar) und isolierte Lage inmitten der aus entomologischer Sicht lebensfeindlichen „grünen Wüste“ aus Fettwiesen sowie die schleichende Eutrophierung durch die von dort einsickernden Nährstoffe. Eine typische Streuwiese in Oberschwaben – inzwischen stehen viele Restflächen unter Naturschutz – bietet den Anblick einer von einem unwirtlichen Meer umgebenen Insel: Inmitten einer einheitlich sattgrünen „Güllelandschaft“, in der die sogenannte „ordnungsgemäße Landwirtschaft“ betrieben wird, liegt in einer Senke ein kleines Flachmoor, das von einer Hochstaudenflur umgeben und von Entwässerungsgräben durchzogen ist. Dort kümmern (noch) kleine Populationen von *Maculinea alcon*, *Euphydryas aurinia*, *Minois dryas* und eben manchmal auch *Carcharodus floccifera* vor sich hin. Um sich die Zukunftsaussichten einer solchen Fläche bei Fortführung der bisherigen Bewirtschaftung der umliegenden Wiesen auszumalen, bedarf es nur wenig Phantasie.

Direkte Lebensraumzerstörung durch absichtliche Intensivierung oder Bebauung spielt zwar nur noch in Einzelfällen eine Rolle. Auch gezielte Aufforstungen mit Fichten wurden von uns im Untersuchungszeitraum (jedoch nur eine kurze Zeitspanne!) nicht mehr beobachtet. Fichtenforste am Rande vieler Streuwiesen zeigen aber an, daß hier die Nadelbäume noch nicht allzu lange wachsen. Fast genau so problematisch wirkt sich die Aufgabe der unrentablen landwirtschaftlichen Nutzung und die nachfolgende Verbuschung aus: Die Artenzahl von Schmetterlingen ist auf (herkömmlich) bewirtschafteten Streuwiesen deutlich höher als auf brachgefallenen (OPPERMANN et al. 1987). Wengleich die Entwicklung eines naturnahen Bruchwaldes sicherlich ökologisch günstiger ist als ein Fichtenforst, so verlieren doch die meisten der an die Streuwiesen angepaßten Tiere und Pflanzen ihren Lebensraum.

Die Neuentdeckung von bisher unbekanntem Populationen des Heilziest-Dickkopffalters in Oberschwaben und die Wahrscheinlichkeit, daß es vielleicht noch einige weitere (aber nicht sehr viele) geben dürfte, bedeutet jedoch keineswegs, daß die Art in ihrer Gefährdung zu hoch eingestuft wäre. Zahlreiche negative Einflüsse auf die Lebensräume des Heilziest-Dickkopffalters lassen eine fortwährende Einstufung als „vom Aussterben bedroht“ gerechtfertigt erscheinen.

Die von uns beobachteten Schadfaktoren sind im einzelnen:

Intensivierung

Heute zumeist schleichend; von den die Streuwiesen umgebenden, meist höherliegenden Fettwiesen sickern Nährstoffe in die mageren Streuwiesen ein und führen zu einer Veränderung des Pflanzenspektrums und der Vegetationsstruktur. Alle Untersuchungsgebiete betroffen.

Entwässerung (mehr oder weniger stark ausgeprägt)

Führt ebenso zur Entwicklung anderer Pflanzengesellschaften. Teilweise werden derartige Maßnahmen auch heute noch in völlig unverantwortlicher Weise durchgeführt (siehe unten). Die Austrocknung des Bodens führt zu einer Mineralisierung der Torfschicht, die eine düngende Wirkung hat. Verschiedentlich, zum Beispiel im Gebiet 1, konnte bereits die Ausbreitung von Stickstoffzeigern wie Wasserdost (*Eupatorium cannabinum*) oder Glatthaferwiesenarten wie das Wiesenlabkraut (*Galium album*) festgestellt werden. Diese Entwicklung dürfte auch am Verschwinden von *Coenonympha tullia* und *Minois dryas* aus den Gebieten 1 und 2 mit schuld sein. Besonders betroffen: Gebiet 1 (dort wurden 1994 die bestehenden Entwässerungsgräben 1,5 m breit und 1 m tief ausgebagert); 4 und 9 teilweise.

Nutzungsaufgabe und nachfolgende Verbuschung

Alle Gebiete zumindest mittelfristig betroffen; bereits heute stark bedroht sind das Gebiet 5 und teilweise die Gebiete 1 und 9.

Verschilfung (Ursache: späte Mahd?) oder Aufkommen aggressiver **Neophyten**, besonders Indisches Springkraut (*Impatiens glandulifera*) und Goldrute (*Solidago gigantea*) als Folge von Störungen im Wasserhaushalt beziehungsweise der ursprünglichen Pflanzendecke. Besonders betroffen: Gebiete 1, 5, 9.

Aufforstung

Zur Zeit kein Gebiet unmittelbar gefährdet, es besteht aber eine latente Bedrohung. Im Gebiet 2 wurden Teile der Streuwiesen erst von etwa 20–30 Jahren aufgeforstet (vergleiche Abb. 71). Besonders negativ sind die Auswirkungen, wenn Fichten zum Einsatz kommen.

Falsche Pflege

Gelegentlich wurde zu frühe, vor allem aber fast immer zu niedrige Mahd beobachtet (vergleiche Abb. 70). Häufig kommt ungeeignetes, weil zu schweres Gerät zum Einsatz. Alle Gebiete mehr oder weniger stark betroffen.

Straßenbau

Rücksichtslose Trassenlegung und Bauausführung durch wertvollste Streuwiesenflächen. Gebiet 9 betroffen (vergleiche Abb. 73–75), Gebiet 3 teilweise.

Welche verheerende Wirkung gerade die zu niedrige Mahd haben kann, stellte sich im Gebiet 7 heraus. Dort trafen wir bei einer Nachkontrolle der etwa 300 Eier beziehungsweise Jungrauen (vergleiche Abschnitt 7.1.7) am 9. VIII. 1995 den intensiv belegten Randstreifen gemeinsam mit der Fettwiese zum zweiten Mal gemäht und abgeräumt an. Von den zahlreichen Räu-pchen hatten (neben einigen in einem ganz schmalen, von der zweiten Mahd nicht erfaßten Bereich) nur zwei überlebt – angesichts der 2–4 cm über dem Boden abra-sierten Vegetation kein Wunder. Für den Grasertrag war der Randstreifen dabei sicherlich unerheblich, da er ziemlich mager ist und die lückige Vegetation seit Ende Juni lediglich eine Höhe von 10–15 cm erreicht hatte.⁵⁹ Die Raupen von *C. floccifera* sitzen, solange sie sich noch nicht zur Überwinterung in zusammengesponnenen Blättchen der Nahrungspflanze in Bodennähe zurückgezogen haben, häufig in einer Höhe von mehreren Zentimetern über der Erdoberfläche. Sie sind daher durch die Mahd besonders gefährdet.

Auch zu frühe Mahd der Streuwiesen hat „katastrophale Auswirkungen“ auf Tagfalter, vor allem wegen des Ausfalls von Blütenpflanzen (OPPERMANN 1987), aber auch die Eiablagemöglichkeiten werden beeinflusst (vor allem *Maculinea alcon* ist betroffen). Optimal für *Carcharodus floccifera* wäre ein Mahdtermin Ende September, wenn sich die Larven zur Überwinterung in kleine Blätter der Nahrungspflanze nahe dem Boden zurückgezogen haben.

Besondere Erwähnung verdient das Schicksal, das dem Gebiet 9 widerfahren ist. Verschiedene Besonderheiten machen es einzigartig und verleihen im überregionale Bedeutung: Es ist das größte verbliebene Niedermoorgebiet in bodenseenaher, niedriger Lage in ganz Oberschwaben und war in seinem zentralen Teil von störenden Einflüssen fast unberührt geblieben. Es beherbergte unter anderem starke Populationen von *Maculinea alcon* und *M. teleius*, darüber hinaus auch *M. nausithous*, *Aricia eumedon* und *Euphydryas aurinia*, zudem das einzige aktuelle Vorkommen der Schiefkopfschrecke (*Ruspolia nitridula*) auf deutschem Boden sowie zahlreiche weiteren zoologische und botanische Kostbarkeiten.

Durch dieses Gebiet wurde in den Jahren 1993 bis 1996 eine Bundesstraße mit parallelem Wirtschaftsweg neu gebaut und zusätzlich ein Teilbereich für die Errichtung einer Reitanlage mit Halle und verschiedenen Nutzflächen aufgeschüttet. Eine Ausweisung als Naturschutzgebiet war aus politischen Gründen jahrelang verhindert worden. Im Gefolge des Straßenbaus kam es

⁵⁹ Auf zu niedrige Mahd (und zum falschen Zeitpunkt) als Gefährdungsfaktor wird auch in anderem Zusammenhang hingewiesen, so sind davon zum Beispiel *Euphydryas aurinia* (ROTTEMBURG, 1775) (Nymphalidae; WEIDEMANN 1995) oder – in anderen Lebensräumen – der Löwenzahn-Wiesenspinner *Lemonia taraxaci* ([DENIS & SCHIFFERMÜLLER], 1775) (Lemoniidae) betroffen (EBERT 1994). Diese Problematik sollte von seiten des Naturschutzes mehr Beachtung finden.

zu weiteren schädigenden Eingriffen in die nicht direkt betroffenen Streuwiesenflächen.

So warf die Baufirma im Sommer 1994 schwere Stahlträger in die von direkten Baumaßnahmen verschont gebliebene Streuwiese, die sie erst nach Protesten wieder entfernte. Im darauffolgenden Frühjahr wurden in einer mit der Unteren Naturschutzbehörde nicht abgestimmten Aktion alle straßennahen Entwässerungsgräben mit einer Grabenfräse gründlichst ausgeräumt und dabei erheblich vertieft sowie ein neuer Graben parallel zur Straße angelegt. Dies hatte direkte Auswirkungen auf die in und neben den Gräben lebenden Kleintiere: Unter dem Schlamm, der auf die Flächen rechts und links der Gräben geschleudert wurde, wurden sie einfach begraben. Am 7. v. 1995 fanden wir eine offensichtlich erstickte, erwachsene Raupe von *C. floccifera*. In der Folgezeit breitete sich auf dem offenen Boden die Goldrute verstärkt aus.

Das durch den Straßenbau und die Grabenvertiefung veränderte Grundwasserregime bewirkte eine bereits deutlich erkennbare Vegetationsveränderung auf den Flächen: Wo vor wenigen Jahren noch niedrigwüchsige Pflanzen dominierten, wuchern diese inzwischen dicht und üppig. Die Heilziest-Pflanzen werden überwachsen und stehen im Schatten. An der früher ergiebigsten Fundstelle für *floccifera*-Präimaginalstadien konnten im August 1996 trotz intensiver Suche keine Raupen nachgewiesen werden. Weitere Schäden richtete die unsinnige Anpflanzung von Birken im Frühjahr 1996 in den offenen Streuwiesen an. Immer wieder werden große Flächen bereits Anfang oder Mitte August gemäht.

Es ist davon auszugehen, daß der Verkehr auf der mittlerweile (Winter 1996/97) in Betrieb genommenen Straße zu weiteren massiven Schäden führen wird. Direkte Falterverluste sind durch Kollisionen mit Fahrzeugen sehr wahrscheinlich, besonders der flugaktive Heilziest-Dickkopffalter mit seinen niedrigen Populationsdichten wird davon betroffen sein. Die Falter überqueren, wie 1995 beobachtet wurde, die Straße bei ihren Suchflügen. Eine Schwächung oder gar das Aussterben der Population ist mittelfristig zu befürchten. Indirekte Auswirkungen sind von dem ungehindert in die Streuwiesen abfließenden salzhaltigen Schmelzwasser im Winter sowie von Abgasen und Reifenabrieb zu erwarten.⁶⁰

⁶⁰ „Die unmittelbar für die Trassierung benötigte Fläche umfaßt zwar oft nur wenige Prozent eines betroffenen Streuwiesengebiets. Es wird jedoch noch zusätzlich ein 8-15 m breiter Streifen neben dem Straßenbankett im Laufe weniger Jahre erheblich entwertet, indem zufließende, schadstoffhaltige Abwässer konkurrenzschwache Streuwiesenarten verdrängen und sich nährstoff- beziehungsweise salzverträgliche Binsen und Hochstauden etablieren. Hinzu treten die schwer abschätzbaren Auswirkungen des Zerschneidungseffekts einer neuen Straßentrasse“ (QUINGER et al. 1995: 176).

Die mittlerweile geplante Ausweisung als Naturschutzgebiet wird diese Beeinträchtigungen ebensowenig verhindern können wie andere negative Einflüsse, die besonders aus der Landwirtschaft erfolgen (Eutrophierung durch umliegende Fettwiesen, ein Maisfeld und Intensiv-Obstplantagen). Immerhin wurden einige Maßnahmen zur Erhaltung der Restflächen eingeleitet. Besonders die Entbuschung größerer Bereiche macht sich positiv bemerkbar.

Fazit: Kein einziges der Vorkommen im Bodenseegebiet kann derzeit als langfristig gesichert betrachtet werden, am wahrscheinlichsten ist dies immerhin noch für die vom baden-württembergischen Artenschutzprogramm erfaßten Flächen. Auch für das Gebiet 9 ist ein Schutz- und Pflegekonzept in Vorbereitung. Das Verschwinden anderer Feuchtgebietsarten aus den betreffenden Lebensräumen (vor allem *Minois dryas* und des derzeit in Oberschwaben stark rückläufigen *Coenonympha tullia*) macht zudem aber deutlich, daß auch hier der gesetzliche Schutz nicht ausreicht und ein bedenklicher Prozeß abläuft, dem vielleicht auch *C. floccifera* bald zu Opfer fällt. Immerhin zeigt sich aber auch, daß *C. floccifera* relativ flexibel auf Veränderungen zu reagieren vermag, solange ausreichende Heilziest-Bestände vorhanden sind. Dabei kommt er auf feuchten bis frischen Standorten mit unterschiedlichen Vegetationseinheiten zurecht – solange sie nur mager, offen und mit genügend Heilziest bestanden sind.

Die Gefährdungsursachen in anderen Gebieten des Alpenvorlandes sind im wesentlichen dieselben wie im Bodenseeraum: „Umwandlung von Naßwiesen in monotone Grasflächen“ (in Oberbayern, A. BEYERL pers. Mitt.), „Aufforstungen oder Düngungsmaßnahmen“ beziehungsweise auf längere Sicht Brachfallen durch Nutzungsaufgabe (Landkreis Weilheim-Schongau, A. & W. KRAUS pers. Mitt., Landkreis Ostallgäu, A. NUNNER pers. Mitt.).

11.2 Schutzmöglichkeiten

Aus der Erkenntnis, daß die Lebensräume von *C. floccifera* bedroht sind, führt ein wirksamer Schutz dieser Art nur über eine langfristige Sicherung ihrer Habitats. Diese Erkenntnis ist nicht neu, kann aber angesichts der fehlenden Berücksichtigung von Seiten der offiziellen Naturschutzpolitik nicht oft genug wiederholt werden. Das totale Sammelverbot und die weitergehenden gesetzlichen Verbote (als vom Aussterben bedrohte Art darf der Heilziest-Dickkopffalter mit seinen Entwicklungsstadien ohne Ausnahme genehmigung der Höheren Naturschutzbehörde nicht einmal „beunruhigt“ werden, was auch immer das bedeuten mag) werden keine einzige Population vor dem Aussterben bewahren, solange die oben geschilderten schädlichen Eingriffe in die Lebensräume („ordnungsgemäße Landwirtschaft“ oder ebenso „ordnungsgemäße“ Baumaßnahmen) nicht beendet werden beziehungs-

weise keine extensive Nutzung mehr gewährleistet werden kann. Diese für die betreffende Insektenart wirkungslosen Beschränkungen des „direkten Zugriffs“ behindern lediglich die Erforschung der Art. Allerdings ist ergänzend festzuhalten, daß die – meist recht falterindividuenarmen – Populationen durch die wiederholte Entnahme bereits einzelner Individuen (besonders ♀♀) sehr wahrscheinlich geschädigt werden können, während dies durch das gelegentliche Einsammeln von Eiern beziehungsweise Raupen kaum möglich sein dürfte.

Ziel eines Pflegeplans muß es sein, für *C. floccifera* günstigen Biotopbedingungen zu erhalten beziehungsweise wiederherzustellen. Dabei sollte selbstverständlich auch auf die gefährdeten Begleitarten (besonders *Maculinea alcon* und *Euphydryas aurinia*, wo vorhanden, auch *Minois dryas* und *Coenonympha tullia*) Rücksicht genommen werden. Dabei kann mit einigen einfachen Maßnahmen ein Schutz aller Arten erreicht werden.

Elemente eines Pflegeplanes für *C. floccifera* sind:

Konsequente Sicherung aller noch besiedelter Lebensräume, bevorzugt als Naturschutzgebiete.

Angesichts des Artenreichtums an gefährdeten Tieren und Pflanzen in den Habitaten von *C. floccifera* dürfte die Begründung solcher Anträge nicht allzu schwierig sein. Dabei ist besonders auf die Einhaltung bestimmter Mindestgrößen zu achten, da nur in umfangreicheren Gebieten gewährleistet ist, daß sich gelegentlich unvermeidliche störende Eingriffe nicht fatal auswirken und den Arten Raum zum Ausweichen lassen. Eingriffe durch Baumaßnahmen, Aufforstungen etc. dürfen in keinem Fall zugelassen werden.

Erhaltung der Habitate in einem für *C. floccifera* günstigen Zustand.

Dazu gehört auch die anzustrebende Erweiterung bestehender Lebensräume, die Schaffung von Pufferzonen zu landwirtschaftlich intensiv genutzten Flächen und die Zusammenlegung von getrennten Streuwiesenflächen durch Extensivierung der dazwischenliegenden Fettwiesen. Daß derartige Forderungen gegenüber andersgelagerten Interessen der Landwirtschaft nicht leicht durchzusetzen sind, ist uns bewußt. Dies sollte aber nicht davon abhalten, es engagiert zu versuchen und dabei auf Kooperation mit den Bauern zu setzen.

Angepaßte, schonende Pflegemaßnahmen.

Mahd ist zur Offenhaltung der Lebensräume, das heißt zur Verhinderung von Schilf- und Gebüschaufwuchs, absolut notwendig. Sie muß aber angepaßt und schonend erfolgen. Das bedeutet: eher spät (am besten nicht vor Ende September), mit leichtem Gerät und nicht zu niedrig. Das Mähgut ist zu entfernen, aber erst, nachdem es einige Tage (nicht zu lange!) trocknen konnte. Dadurch erhalten Raupen die Möglichkeit, ihre Fraßblätter zu verlassen und

neue aufzusuchen, so daß sie nicht mit dem Heu abgeräumt werden. Besonders wichtig ist die Einhaltung einer Mähhöhe von mindestens 10, besser 15 cm, um die Jungrauen von *C. floccifera* nicht zu erfassen. Es sollten nur leichte Geräte (zum Beispiel Balkenmäher) eingesetzt werden – auf die gerätebedingte grundsätzlich nicht gegebene Eignung von Kreiselmähern für Biotoppflegemaßnahmen im Naturschutz wurde schon vielfach in der Literatur hingewiesen. Auch das (notwendige) Entfernen des Mähguts aus den Wiesen sollte so schonend wie möglich vorgenommen werden, das heißt das Befahren mit schweren Maschinen sollte vermieden werden. Pflegemaßnahmen sollten stets auf die Besonderheiten eines Gebiets abgestimmt sein.

Wiederherstellung von degenerierten ehemaligen Habitaten, soweit möglich.

Schaffung beziehungsweise Erhaltung von „Trittsteinen“, die auch andere Arten in ihrer (Wieder-)Ausbreitung begünstigen würden. Dies bedingt Entbuschung und Wiederaufnahme der Mahd von zugewachsenen Streuwiesen. Eine künstliche Wiederansiedlung von *C. floccifera* an ehemaligen Standorten ist überflüssig, zumindest solange in der Nähe noch besiedelte Lebensräume vorhanden sind.

Berücksichtigung anderer gefährdeter Tier- und Pflanzenarten in denselben Lebensräumen.

Bei speziell auf *C. floccifera* ausgerichteten Pflegemaßnahmen sind die Ansprüche anderer Tierarten im selben Habitat zu beachten. Diese Forderung dürfte mit einer späten Herbstmahd, die der historischen Nutzung entspricht, erfüllt sein.⁶¹ Zur Bekämpfung von Verbuschung, Neophyten und vordringendem Schilf kann es zweckmäßig sein, Teile eines Habitats in einem Rotationsverfahren auch einmal früher im Jahr zu mähen. Dabei sind jedoch stets die besonderen Bedingungen des jeweiligen Lebensraums zu beachten, und es ist auf andere Arten Rücksicht zu nehmen.

Ergänzender Artenschutz.

Ein Sammelverbot für *C. floccifera* wäre für kleine, isolierte Populationen sinnvoll. Der Heilziest-Dickkopffalter ist jedoch nicht durch Schmetterlings-sammler bedroht, sondern durch die Veränderung und Zerstörung seiner Lebensräume!

⁶¹ In einem Gutachten (DOLEK et al. 1994, zitiert nach QUINGER et al. 1995: 200) wird auf den Umstand hingewiesen, daß *C. floccifera* angeblich „relativ früh während der Flugzeit gemähte Bereiche“ bevorzuge. Auch wenn diese Aussage zutreffen sollte (einige Anhaltspunkte sprechen dafür), ist dies noch kein Grund, von der Herbstmahd generell abzuweichen. Erstens kommt der Heilziest-Dickkopffalter auch mit dieser Pflegeform gut zurecht, und zweitens würden durch eine frühe Mahd zum Beispiel die häufig syntopen *Glaucoopsyche*-(*Maculinea*)-Arten geschädigt. Allerdings kann das starke Vordringen des Schilfs in manchen ausschließlich spät gemähten Flächen zum Problem werden.

Infolge des Strukturwandels in der Landwirtschaft sind die bekannten Probleme Intensivierung einerseits und Nutzungsaufgabe andererseits aufgetreten. Die herkömmliche extensive Bewirtschaftung der Streuwiesen ist unrentabel geworden, weil der Aufwand in keinem Verhältnis mehr zum Ertrag steht. Die beste und auf Dauer wohl einzig mögliche Lösung ist es, die naturverträgliche Landwirtschaft ökonomisch ertragreich zu gestalten. Der Schlüssel dafür sind angemessene Preise für umweltfreundlich erzeugte Produkte, so daß die Erhaltung der traditionellen Kulturlandschaft wieder lohnend wird. Damit – und nur damit – wird Landwirtschaft per se wieder zu Naturschutz; derzeit ist dies nämlich trotz entsprechender Aussagen in den einschlägigen Gesetzen und Behauptungen der Agrarlobby definitiv nicht so. Um die Reste der alten Kulturlandschaft zu retten (und um die an sie angepaßten Tiere und Pflanzen zu erhalten), müssen diese Gebiete heute gepflegt werden, was auf zweierlei Arten geschehen kann: Entweder durch die Landwirte selbst, die für die Einhaltung bestimmter Bewirtschaftungsaufgaben Zuschüsse erhalten, oder direkt durch die Naturschutzbehörden. Beide Methoden haben Vor- und Nachteile.

Grundsätzlich sollten Pflegemaßnahmen aus unserer Sicht bevorzugt von den Landwirten durchgeführt werden, da diese oft das anfallende Schnittgut im Stall verwenden können, während es bei der Mahd durch Pflgegrupp des Naturschutzes im Extremfall auf die Mülldeponie wandert.

Probleme bei der Durchführung der oben genannten Pflegemaßnahmen ergeben sich einerseits aus der zum Teil ungeeigneten technischen Ausrüstung der Landwirte (keine Balkenmäher und anderes leichtes Gerät mehr vorhanden), andererseits auch aus unpräzise abgefaßten Vorschriften der Pflegeverträge. Diese schreiben manchmal zwar „einen Schnitt im Jahr“ vor, überlassen es aber den Bauern, wann sie diesen ansetzen. Fest vorgeschriebene Termine haben wiederum den Nachteil, daß die betroffenen Flächen ohne Beachtung phänologischer Besonderheiten zum entsprechenden Zeitpunkt alle auf einen Schlag abgemäht werden.

Von seiten der Landwirte wurde wiederholt darauf hingewiesen, daß das häufig auftretende schlechte Wetter im Herbst eine späte Mahd erschwere oder sogar unmöglich mache: Die Wiesen seien kaum befahrbar, das Schnittgut trockne nicht mehr und sei somit für eine Verwertung im Stall ungeeignet. Außerdem wurde deutlich, daß aus Gründen des Arbeitskräftemangels auf den kleinen Höfen eine Pflegemaßnahme oft dann durchgeführt wird, wenn es gerade umständehalber günstig ist. In einem Fall (1995, Gebiet 9) hatte beispielsweise der hauptberuflich nicht in der Landwirtschaft tätige Sohn Anfang August Urlaub und konnte mithelfen. Dabei wurde ein großer Teil der Streuwiese zu früh gemäht. Ein später Mahdtermin (HUEMER 1994) nützt

dagegen nicht nur *C. floccifera*, sondern auch den Bläulingen *Maculinea alcon*, *M. nausithous* und *M. teleius*.

Allerdings werden dadurch das sich ausbreitende Schilf (*Phragmites australis*) und Hochstauden (*Filipendula*, *Solidago*) nicht zurückgedrängt. In den letzten Jahren beobachteten wir sogar eine besorgniserregende Zunahme des Schilfs in vielen Habitaten von *C. floccifera*. Diese Entwicklung ist Anzeichen einer sich verschlechternden Lebensraumqualität. Eine Mahd im Juni würde vor allem Schilf, Hochstauden und spätblühende Pflanzenarten schädigen. Dazu gehören auch einige Streuwiesenarten. Niedrige Rosettenpflanzen wie *Betonica* oder *Succisa* werden dagegen gefördert, da sie bis dahin noch kaum oder keine Blütenstände geschoben haben. Dies gilt jedoch nur unter der Voraussetzung, daß die Mahd nicht zu niedrig über dem Boden erfolgt.

Eine Möglichkeit zur Lösung des Problems wäre, bei genügender Größe der Lebensräume die gelegentliche frühere Mahd kleiner Teilbereiche in Erwägung zu ziehen. Dazu sollte turnusmäßig alle 3–4 Jahre auf einer Parzelle eine Frühmahd durchgeführt werden, um Hochstauden zu kontrollieren und eine günstige Vegetationsstruktur für die Eiablage von des Heilziest-Dickkopffalters an nachgewachsenen beziehungsweise nicht von der Mahd betroffenen Grundrosetten zu schaffen. Alternativ könnte ein Streifen früh gemäht werden.⁶² Diese speziell für *C. floccifera* durchgeführte Pflegemaßnahme ist nur sinnvoll auf Flächen, auf denen Enzianarten und *Maculinea alcon* nicht oder kaum geschädigt werden.

Gebüschaufwuchs bereitet bei jährlicher Mahd der Streuwiesen keine Schwierigkeiten. Wo die Mahd einige Jahre unterblieben ist, bildet der Faulbaum jedoch bald dichte Bestände. Diese müssen zunächst in aufwendiger Handarbeit entfernt werden, bevor eine regelmäßige Mahd mit Maschinen möglich ist. Zumindest eine teilweise Entbuschung ist für einige der Gebiete dringend erforderlich. Im Gebiet 9 wurde sie mit gutem Erfolg auf einigen Flächen vorgenommen.

Eine weitere Schwierigkeit liegt in der Unterhaltung der Entwässerungsgräben. Sie wird von den Landwirten gefordert, da die Wiesen sonst angeblich zu naß wären, um mit Maschinen befahren zu werden. Die früher oft in Handarbeit gereinigten Gräben werden heute allerdings mit schwerem Gerät bearbeitet (mit dem Bagger, im Extremfall sogar mit der Grabenfräse) und sind meistens zu tief.

⁶² Eine weitere Möglichkeit wäre eine selektive Mahd von Hand. Weil dafür jedoch speziell geschulte Arbeitskräfte benötigt werden und erhebliche Kosten entstehen, ist diese Lösung wohl nur in Ausnahmefällen bei hoher Dringlichkeit und in besonders wertvollen Gebieten machbar.

Die staatlichen Pflegeprogramme haben in Baden-Württemberg und Bayern durchaus positive Wirkungen. Für den Landkreis Weilheim-Schongau sprechen A. & W. KRAUS (pers. Mitt.) davon, daß „die Unteren Naturschutzbehörden auf diesem Gebiet ziemlich engagiert tätig sind – ebenso die einschlägigen Naturschutzverbände“ und gehen davon aus, daß die Vorkommen von *C. floccifera* „zumindest mittelfristig als gesichert angesehen werden dürfen“. Das Artenschutzprogramm der baden-württembergischen Landesregierung (vergleiche HOFMANN 1997) ist ein besonders ambitionierter Versuch, durch rasche Hilfsmaßnahmen bedrohte Arten der heimischen Fauna zu erhalten. So erfreulich das Engagement des Staates im Naturschutz auch ist, muß jedoch stets bedacht werden, daß sein Umfang in starkem Maße von der aktuellen Finanzsituation der öffentlichen Kassen abhängt. Eine langfristige Perspektive, die Voraussetzung für erfolgreiche Schutzmaßnahmen ist, ist unter diesen Bedingungen in Frage gestellt.

Die zuständigen Naturschutzbehörden in Baden-Württemberg und Bayern (Regierungspräsidien und Landratsämter) wurden von uns über die Bestands- und Gefährdungssituation von *C. floccifera* informiert. Während des Untersuchungszeitraums bestanden positive Kontakte, die zu mehreren gemeinsamen Exkursionen und konkreten, zum Teil bereits umgesetzten Pflegemaßnahmen führten.

12 Diskussion

Damit unsere Ergebnisse für den Leser besser einzuordnen sind, gehen wir im folgenden auf Probleme unserer Arbeit ein.

12.1 Methodenkritik

Diese Untersuchung wurde von den Autoren ausschließlich in ihrer Freizeit durchgeführt und weist daher einige Mängel auf, die bei dieser Arbeitsweise unvermeidbar sind. So konnten besonders die Falterbeobachtungen nicht mit der wünschenswerten Häufigkeit und Kontinuität durchgeführt werden. Eine lediglich wöchentliche Kontrolle der Hauptuntersuchungsgebiete, die zudem nicht immer eingehalten werden konnte, führt notwendigerweise zu einer relativ groben Darstellung des phänologischen Geschehens, Aussagen über die Dauer der Stadien einzelner Individuen sind nur eingeschränkt möglich. Durch die Zuchtbeobachtungen konnten die im Freiland gewonnenen Erkenntnisse aber zumindest teilweise überprüft werden.

Aus zeitlichen Gründen wurde keine ganztägige Dauerbeobachtung eines einzelnen Lebensraumes durchgeführt, was eventuell genauere Feststellungen zur tageszeitlichen Aktivität der Falter ermöglicht hätte.

Ein weiterer Kritikpunkt ist die zu geringe Systematik unserer Untersuchungen (abgesehen von den Vegetationsaufnahmen) und deren fehlende statistisch-quantitative Absicherung. So konnte zum Beispiel keine Aussage über den Anteil der Raupen getroffen werden, die sich noch im selben Sommer verpuppen und zu einer zweiten Faltergeneration entwickeln. Generell gelangen uns nur (relativ zur wahrscheinlichen Gesamtzahl der Tiere) wenige Funde von Präimaginalstadien, so daß nicht mit letzter Sicherheit von einer Identität der beobachteten mit der realen Situation gesprochen werden kann. Verzerrungen infolge der Untersuchungsmethodik sind somit nicht auszuschließen.

Die Probleme bei der Auswertung von Literaturangaben wurden bereits mehrfach erwähnt. Wir haben uns bemüht, hierbei einen Mittelweg zwischen kritischer Distanz und Vertrauen auf die Korrektheit der Meldungen einzuhalten.

12.2 Ausblick

Obwohl wir dem Heilziest-Dickkopffalter viele seiner Geheimnisse entreißen konnten, müssen zahlreiche Fragen weiterhin offenbleiben:

Verbreitung

Die Verbreitung, vor allem im Süd- und Osteuropa, ist noch genauer aufzuklären. Besonders für folgende Länder und Gebiete wären weitere Meldungen, vor allem aber exakte Verbreitungskarten erwünscht:

- Portugal und Spanien
- Frankreich
- Italien
- Griechenland (Peloponnes)
- Baltische Staaten, Weißrußland, Ukraine, europäischer Teil von Rußland
- Kaukasusregion
- Zentralasien

Phänologie

- Wie regelmäßig tritt die (partielle) 2. Generation auf?
- Weshalb unterscheiden sich die Flugzeiten in Oberschwaben und im nahegelegenen Vorarlberg?
- Wie verlaufen Generationenfolge und Larvalentwicklung in Süd- und Osteuropa?

Nahrungspflanzen der Larve

Welche Nahrungspflanzen außer *B. officinalis* nutzt *C. floccifera* in folgenden Gebieten:

- Alpen
- Südeuropa
- Osteuropa

Lebensräume

- Inwieweit nutzt *C. floccifera* Trockenhabitats als Lebensraum (als Falter beziehungsweise als Larve)?
- Welche Lebensräume beziehungsweise Pflanzengesellschaften werden in den Alpen besiedelt?
- Kleinklimatische Situation der Entwicklungshabitats?

Pflegemaßnahmen

- Welche Möglichkeiten gibt es, um unter Wahrung des Charakters eines Gebietes eine schonende, preisgünstige und effiziente Pflege zu realisieren?
- Wie können Flächen langfristig offengehalten werden (frei von Gebüsch und zu dichtem Schilf), ohne daß bestimmte Tiere (*C. floccifera*, *Maculinea* spp.) und/oder Pflanzen dadurch geschädigt werden?

Wir würden uns freuen, wenn Lepidopterologen in anderen Gegenden Europas unsere Anregungen aufnahmen und *C. floccifera* sowie die anderen Arten der Gattung *Carcharodus* auch dort näher untersuchten, wo wir dies nicht tun konnten. Sicher werden sie dabei auf regional unterschiedliche Verhältnisse in Ökologie und Biologie der Art stoßen. Wir würden uns über entsprechende Publikationen beziehungsweise persönliche Mitteilungen freuen.⁶³

Vor allem aber hoffen wir, daß diese Arbeit einen Beitrag leistet zur Erhaltung der oberschwäbischen Moorgebiete und ihrer so vielfältigen Tier- und Pflanzenwelt, ohne die der Heilziest-Dickkopffalter im Bodenseegebiet nicht überleben kann.

⁶³ Gegebenenfalls werden Nachträge zu dieser Arbeit in den „Nachrichten des Entomologischen Vereins Apollo“ veröffentlicht werden.

Literatur

Mit wenigen Ausnahmen, die mit (+) gekennzeichnet sind, wurden alle hier angegebenen Arbeiten im Original beziehungsweise in Form von Fotokopien eingesehen. Im letzteren Fall können sich manchmal kleinere Unstimmigkeiten bei Jahres- oder Bandangaben ergeben, wenn keine Überprüfung mittels Bibliographien möglich war. Diese Titel sind mit (*) markiert.

Bemerkung zur Zitierweise: Bei Zeitschriften wird die Heftnummer nicht immer angegeben. Wenn sich Erscheinungsjahr und Jahrgang unterscheiden, steht der Jahrgang in Klammern hinter der Bandnummer. Die Zeitschriftennamen werden grundsätzlich ausgeschriebene; in Einzelfällen standen uns jedoch nur Abkürzungen zur Verfügung. Bei Büchern erfolgt keine Angabe zum Seitenumfang, Abbildungen etc. Autorennamen (auch in Titeln) werden einheitlich in Käpitolchen, Gattungs- und Artnamen kursiv geschrieben, auch wenn dies im Original nicht der Fall ist. Die Umschreibung der russischen Autorennamen und Titel erfolgte nach deutsch- beziehungsweise – wo nicht vorhanden – englischsprachigen Vorlagen in der Literatur.

ADLER, W., OSWALD, K., & FISCHER, R. (1994): Exkursionsflora von Österreich. Bestimmungsbuch für alle in Österreich wildwachsenden sowie die wichtigsten kultivierten Gefäßpflanzen (Farnpflanzen und Samenpflanzen) mit Angaben über ihre Ökologie und Verbreitung. – Stuttgart, Wien (Ulmer).

ACHELE, F. (1919): Sammeltage im oberschwäbischen Moor. Vortrag im Stuttgarter entom. Verein. – Societas entomologica 34: 42–43.

AISTLEITNER, E. (1992): Faunistik, Phaenologie und Anmerkungen zur Biologie ausgewählter Familien der Schmetterlinge (Insecta, Lepidoptera) in Vorarlberg, Austria occ. – Dissertation, Universität Innsbruck.

—, & AISTLEITNER, U. (1994): Tagaktive Großschmetterlinge im Naturschutzgebiet Gsieg-Obere Mäher in Lustenau und Überlegungen zur Naturschutz-Situation. – Rheticus 16 (3): 287–306.

—, & — (1996): Die Tagfalter des Fürstentums Liechtenstein (Lepidoptera: Papilionoidea und Hesperioidea). – Naturkundliche Forschung im Fürstentum Liechtenstein 16: 7–156.

ALBERTI, B. (1940): Hesperiden-Studien, 4. Mitteilung. Über einige neue oder wenig bekannte palaearktische Hesperiden nebst Revision der *Hesperia-staudingeri*-Gruppe. – Mitteilungen der Münchner Entomologischen Gesellschaft 30: 235–254.

— (1955): Zur Kenntnis der Gattung *Carcharodus* HBN. (Hesperidae) mit einer Betrachtung zum Art- und Gattungsbegriff. – Zeitschrift für Lepidopterologie 3 (2/3): 105–142.

— (1964): Über Verbreitungsbild und systematische Wertung von *Carcharodus orientalis* Rev. und *altheae* Hbn. (Lep. Hesperidae). – Zeitschrift der Wiener Entomologischen Gesellschaft, Jg. 49 (= Bd. 75): 99–103.

- (1965): Ergebnisse der Albanien-Expedition 1961 des Deutschen Entomologischen Institutes. 34. Beitrag: Lepidoptera, Hesperiiidae. — Beiträge zur Entomologie 15: 649–660.
- (1969 a): Neue oder bemerkenswerte Lepidopteren-Formen aus dem Großen Kaukasus. — Deutsche Entomologische Zeitschrift, N.F., 16 (1/3): 189–203.
- (1969 b): Zur Kenntnis der Hesperiid-Fauna des Kaukasus-Raumes und Armeniens (Lepidoptera, Hesperiiidae). — Faunistische Abhandlungen des Staatlichen Museums für Tierkunde in Dresden 2: 129–147.
- (1970): Vergleichende Eindrücke von der Lepidopterenfauna des Nord- und Südkaukasus sowie Transkaukasiens. — Nachrichtenblatt der Bayerischen Entomologen 19 (6): 118–124.
- ALBRECHT, M., & GOLDSCHALT, M. (1993): Beitrag zur Biologie des Heilziest-Dickkopffalters (*Carcharodus flocciferus* ZELLER 1847) in Oberschwaben (Lepidoptera, Hesperiiidae). — Nachrichten des Entomologischen Vereins Apollo, Frankfurt am Main, N.F., 14 (3): 201–211.
- ANIKIN, V. V., SACHKOV, S. A., & ZOLOTUHIN, V. V. (1993): „Fauna lepidopterologica Volgo-Uralensis“ 150 years later: changes and additions. Part 1. Rhopalocera. — Atalanta 24 (1/2): 89–120.
- BÁLINT, Z. (1991): Conservation of butterflies in Hungary. S. 5–36 in: KUDRNA, O. (Hrsg.), Schutz der Tagfalterfauna im Osten Mitteleuropas: Böhmen, Mähren, Slowakei, Ungarn. — Oedipus 3: 1–102.
- BALLETTO, E. & CASSULO, L. A. (1995): Lepidoptera Hesperioidea, Papilionoidea. — In: MINELLI, A., RUFFO, S. & LA POSTA, S. (Hrsg.), Checklist delle specie della fauna italiana 89: 1–11. — Bologna (Calderini).
- BALLETTO, E. & KUDRNA, O. (1985): Some aspects of the conservation of butterflies in Italy, with recommendations for a further strategy (Lepidoptera Hesperiiidae & Papilionoidea). — Bollettino della Società Entomologica Italiana, Genova, 117 (1–3): 39–59.
- , TOSO, G. G., & BERBERIS, G. (1982): Le comunità di Lepidotteri ropaloceri di alcuni ambienti relitti della Padania. — Quaderni sulla „Struttura delle Zoocenosi terrestri“ C.N.R. 4: 45–67.
- , —, —, & ROSSARO, B. (1977): Aspetti dell'ecologia dei Lepidotteri Ropaloceri nei consorzi erbacei alto apenninici. — Animalia 4: 277–343.
- BANDERMANN, F. (1921): Bemerkungen zu dem Fund von *Carcharodus altheae* HBN. — Entomologische Zeitschrift, Frankfurt am Main, 35 (12): 44.
- (1928): Die Tagfalter der Dölauer Heide und der nähern Umgebung von Halle a. d. Saale. — Entomologisches Jahrbuch 37: 107–113.
- BANG-HAAS, O. (1930): Zusammenstellung der faunistischen Literatur der palaearktischen Großschmetterlinge. — Novitates Macrolepidologicae 5: v–xvi, 1–152.

- BARKMAN, J. J., DOING, H., & SEGAL, S. (1964): Kritische Bemerkungen und Vorschläge zur quantitativen Vegetationsanalyse. — *Acta Botanica Neerlandica* 13: 394–419.
- BENDER, R. (1963): Beiträge zur Lepidopterenfauna der Insel Rhodos. — *Zeitschrift der Wiener Entomologischen Gesellschaft*, Jg. 48 (= Bd. 74): 11–20.
- BERGMANN, A. (1951): Die Großschmetterlinge Mitteldeutschlands. Unter besonderer Berücksichtigung der Formenbildung, der Vegetation und der Lebensgemeinschaften in Thüringen sowie der Verflechtung mit der Fauna Europas. Band 1. Die Natur Mitteldeutschlands und ihre Schmetterlingsgesellschaften. — Jena (Urania).
- (1952): Die Großschmetterlinge Mitteldeutschlands ... Band 2. Tagfalter. Verbreitung, Formen und Lebensgemeinschaften. — Jena (Urania).
- (1955): Die Großschmetterlinge Mitteldeutschlands ... Band 5/2. Spanner. Verbreitung, Formen und Lebensgemeinschaften. Geschichte, Probleme und Nachträge der Gesamtfaua. — Jena (Urania).
- BERGSTRÄSSER, J. A. B. (1779): Nomenclatur und Beschreibung der Insekten in der Graffschaft Hanau-Münzenberg wie auch der Wetterau und der angränzenden Nachbarschaft dies und jenseits des Mains mit erleuchteten Kupfern herausgegeben. Zweiter Jahrgang. — Hanau (Selbstverlag).
- (1780): Nomenclatur und Beschreibung der Insekten in der Graffschaft Hanau-Münzenberg ..., Vierter Jahrgang. — Hanau (Selbstverlag).
- BIGOT, L. (1957): Biogéographie des lépidoptères de la Provence occidentale. — *Vie et milieu* 7 (1956): 429–480.
- (1958): Biogéographie des lépidoptères de Sicile (Italie). — *Vie et milieu* 8: 253–264.
- BINOT, M., BLESS, R., BOYE, P., GRUTTKE, H., & PRETSCHER, P. (1998) (Hrsg.): Rote Liste gefährdeter Tiere Deutschlands. — 434 S., Bonn-Bad Godesberg (Bundesamt für Naturschutz); Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz, Heft 55.
- BINK, F. A. (1992): Ecologische Atlas van de Dagvlinders van Noordwest-Europa. 2^e druk. — Haarlem (Schuyt & Co.).
- , & WEIDEMANN, H. J. (1988): Familie Hesperidae, Dickkopffalter. — S. 303–345 in: WEIDEMANN, H. J., Tagfalter. Band 2. Biologie -- Ökologie – Biotopschutz. — Melungen (Neumann-Neudamm).
- BLAB, J., & KUDRNA, O. (1982): Hilfsprogramm für Schmetterlinge. Ökologie und Schutz von Tagfaltern und Widderchen. — *Naturschutz aktuell* 6 (Hrsg. W. Erz). — Greven (Kilda).
- BLASCHE, P. (1955): Raupenkalender für das mitteleuropäische Faunengebiet. Nach den Futterpflanzen geordnet. — Stuttgart (Kernen).
- BLASCHE, P. (1914): Die Raupen Europas mit ihren Futterpflanzen. Ein vollständiger Raupenkalender nebst einer lepidopterologischen Botanik. — Einleitung, Register

usw. – I. Teil: Raupenkalender. Ausführliche Beschreibung der europäischen Raupen mit ihren Futterpflanzen etc. nach Monaten geordnet. – II. Teil: Beschreibung der Futterpflanzen unter Angabe der an denselben lebenden Raupen. – Annaberg, Sachsen (Grasers).

- BLÄSIUS, R., BLUM, E., FASEL, P., FORST, M., HASSELBACH, W., KINKLER, H., KRAUS, K., RODENKIRCHEN, J., ROESLER, R. U., SCHMITZ, W., STEFFNY, H., SWOBODA, G., WEITZEL, M., & WIPKING, W. (1987): Rote Liste der bestandsgefährdeten Schmetterlinge (Lepidoptera; Tagfalter, Spinnerartige, Eulen, Spanner) in Rheinland-Pfalz. Stand: April 1986. (Hrsg.: MINISTERIUM FÜR UMWELT UND GESUNDHEIT). – Mainz.
- BLÖCHLINGER, H. (1985): Thurgauer Insektenfauna: Grossschmetterlinge. – Ohne Ortsangabe [Frauenfeld] (Naturmuseum des Kantons Thurgau).
- BOEHM, F. (1990): Übersicht über die im Oberelsaß (Rheinebene, Vogesen, Sundgau) noch vorkommenden „besseren“ Tagfalterarten (Lep., Diurna). – Galathea, Berichte des Kreises Nürnberger Entomologen 6 (2): 40-48.
- BOILLAT, H. (1994): Les papillons de jour dans le canton de Genève hier et aujourd' hui. – Misc. faun. Helv. 2. Neuchâtel (Centre suisse de cartographie de la faune [CSCF]).
- BOPPRÉ, M. (1984): Chemically mediated interactions between butterflies. S. 259-275 in: VANE-WRIGHT, R., & ACKERY, P. R. (Hrsg.): The biology of butterflies. – London (Academic Press).
- BORKHAUSEN, M. B. (1788): Naturgeschichte der Europäischen Schmetterlinge nach systematischer Ordnung. Erster Theil. Tagschmetterlinge. – Frankfurt (Varrentrapp und Wenner).
- BRETHERTON, R. F. (1968): More about Greek butterflies, June 1968. – Entomologist's Record and Journal of Variation 80: 273-281.
- BRIDGES, C. A. (1994): Catalogue of the family-group, genus-group and species-group names of the Hesperioidea (Lepidoptera) of the world. – Urbana, Illinois (Selbstverlag).
- BRIEMLE, G. (1994): Extensivierung einer Fettwiese und deren Auswirkung auf die Vegetation – Ergebnisse eines Freilandversuchs. – Veröffentlichungen aus Naturschutz und Landschaftspflege in Baden-Württemberg 68/69: 109-133.
- BRIEMLE, G., EICKHOFF, D., & WOLF, R. (1991): Mindestpflege und Mindestnutzung unterschiedlicher Grünlandtypen aus landschaftsökologischer und landeskultureller Sicht. Praktische Anleitung zur Erkennung, Nutzung und Pflege von Grünlandgesellschaften. – Beihefte zu den Veröffentlichungen aus Naturschutz und Landschaftspflege in Baden-Württemberg 60: 1-160.
- BROCKMANN, E. (1984-1988): Beitrag zur Macrolepidopterenfauna des Aosta-Tales (Italienische Alpen). – Nachrichten des Entomologischen Vereins Apollo, Frankfurt am Main, N.F., 5 (2/3): 21-43; 6 (1): 1-17; 6 (2): 61-98; 6 (3): 131-156; 9 (1): 1-17.
- (1989): Schutzprogramm für Tagfalter in Hessen (Papilionidea und Hesperioidea). – [Unveröff. Gutachten im Auftrag der Stiftung Hessischer Naturschutz.]

- (1990): Kommentierte Bibliographie zur Faunistik der hessischen Lepidopteren. – Nachrichten des Entomologischen Vereins Apollo, Frankfurt am Main, **Supplementum 10**: 1-324.
- , & NÄSSIG, W. A. (1992): [Buchbesprechung von EBERT, G., & RENNWALD, E. (Hrsg.) (1991)]. – Nachrichten des Entomologischen Vereins Apollo, Frankfurt am Main, N.F., **13** (1): 22-26.
- BROMBACHER, E. (1920-1923): Beiträge zur elsässischen Lepidopterenfauna unter hauptsächlichlicher Berücksichtigung der näheren Umgebung von Straßburg. – Internationale Entomologische Zeitschrift **14**: 174-176, 181-182; **15**: 23-24, 40, 62-64, 79-80, 111-112, 123-124, 136, 158-160, 173-174, 191-192; **16**: 59-60, 87-88, 125-127, 139-141, 180-182, 204-206; **17**: 23-24, 45-46, 59-60, 105-106, 118-120, 129-130.
- BROWN, J. (1977): Subspeciation in the butterflies (Lepidoptera) of the Peloponnesos with notes on adjacent parts of Greece. – Entomologist's Gazette **28**: 141-174.
- BRYNER, R. (1987): Dokumentation über den Rückgang der Schmetterlingsfauna in der Region Biel-Seeland-Chasseral. Ergebnisse einer Bestandesaufnahme der Schmetterlinge 1976-1985. 2., überarbeitete Fassung. – Beiträge zum Naturschutz in der Schweiz, **9**. Basel (Schweizerischer Bund für Naturschutz).
- BUCHWALD, R. (1980): Verluste von Mooren auf dem Bodanrück (Landkreis Konstanz). – Natur und Landschaft **55**: 67-69.
- BURGERMEISTER, F. (1964): Makrolepidopteren aus dem Raume Dubrovnik. – Zeitschrift der Wiener Entomologischen Gesellschaft, Jg. **49** (= Bd. 75): 137-152.
- BURNS, J. M. (1968): Mating frequency in natural populations of skippers and butterflies as determined by spermatophore counts. – Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA **61**: 852-859.
- BUSZKO, J. (1997): Atlas rozmieszczenia motyli dziennych w Polsce (Lepidoptera: Papilionoidea, Hesperioidea) 1986-1995. A distribution atlas of butterflies in Poland (Lepidoptera: Papilionoidea, Hesperioidea) 1986-1995. – Toruń (Turpress), 170 S.
- , KOKOT, A., PALIK, E., & ŚLIWIŃSKI, Z. (1996): Motyle większe (Macrolepidoptera) Puszczy Białowieskiej. – Parki Narodowe i Rezerваты Przyrody **15** (4): 3-46.
- , & MASŁOWSKI, J. (1993): Atlas motyli Polski. Część I. Motyle dzienne (Rhopalocera). – Warszawa (Image).
- CALLEJO, C. (1977): Apuntes para un catálogo lepidopterológico de la provincia de Cáceres. – Graellsia **32** (1976): 39-91 (+).
- CARADJA, A. VON (1895-1896): Die Grossschmetterlinge des Königreiches Rumänien. – Deutsche Entomologische Zeitschrift „Iris“ **8**: 1-102; **9**: 1-112.
- CERNIGLIARDO, A., DI BENEDETTO, R., & LOMBARDO, V. (1992): Terzo contributo alla conoscenza die Ropaloceri della Sicilia orientale (Lepidoptera Hesperiiidae). – Bollettino della Societa entomologica italiana **123** (3): 239-244.

- CHEW, F. S., & ROBBINS, R. K. (1984): Egg-laying in butterflies. — S. 65-79 in: VANE-WRIGHT, R., & ACKERY, P. R. (Hrsg.): The biology of butterflies. — London (Academic Press).
- CLENCH, H. K. (1966): Behavioral thermoregulation in butterflies. — *Ecology* 47 (6): 1021-1034.
- CLEU, H. (1947): Le peuplement en Lépidoptères du bassin supérieur de la Durance. — *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle, Nouvelle Série*, 20 (3): 141-188.
- (1953): Biogéographie et peuplement entomologique du bassin de l'Ardèche. — *Annales de la Société Entomologique de France* 122: 1-74.
- COURTNEY, S. P. (1983): Models of hostplant location by butterflies: the effect of search images and search efficiency. — *Oecologia* 59: 317-321.
- DABROWSKI, J. S., & KRZYWICKI, M. (1982): Ginace i zagrozone gatunki motyli (Lepidoptera) w faunie Polski [The vanishing and endangered species of butterflies in the fauna of Poland]. Czesc I. Nadrodziny: Papilionoidea, Hesperioidea, Zygaenoidea. — *Studia naturae* B 31: 1-171 [in Polnisch mit englischer Zusammenfassung].
- DAHL, F. (1925): Schmetterlinge oder Lepidoptera. I: Tagfalter (Rhopalocera). — *Die Tierwelt Deutschland und der angrenzenden Meeresteile nach ihren Merkmalen und nach ihrer Lebensweise*, 2. — Jena (Fischer).
- DARICHEVA, M. A., & DEVYATKIN, A. L. (1990): Fauna and ecology of Lepidoptera (Hesperiidae) in Turkmenistan. — *Izvestja Akademija Nauk Turkmenskoj SSR Ser. Biol. Nauk.* [?]: 34-38 [in Russisch] (*).
- DE CASTRO, J. (1983): Mariposas diurnas del Norte de Cáceres. — *Cáceres (I. C. El Brocense)* (+).
- DE JONG, R. (1974): Notes on the genus *Carcharodus* (Lepidoptera, Hesperiiidae). — *Zoologische Mededelingen* 48: 1-9.
- (1975): An abdominal scent organ in some female Pyrginae (Lepidoptera, Hesperiiidae). — *Entomologische Berichten* 35: 166-169.
- (1978 a): *Carcharodus tripolinus* VERITY, stat. nov., une nouvelle espèce pour la faune d'Europe. Remarques au sujet de la notion d'espèce (Lepidoptera Hesperiiidae). — *Linneana Belgica* 7 (4): 117-122.
- (1978 b): Functional morphology of the genitalia of *Carcharodus boeticus* [sic] *stauderi* REV. (Lepidoptera, Hesperiiidae). — *Netherlands Journal of Zoology* 28 (2): 206-212.
- DE LATTIN, G., JÖHST, H., & HEUSER, R. (1957): Die Lepidopteren-Fauna der Pfalz. I. Teil. A. Systematisch-chorologischer Teil. — *Mitteilungen der Pollichia, des Pfälzischen Vereins für Naturkunde und Naturschutz*, III. Reihe, 4: 51-167.

- DE LESSE, H. (1960): Spéciation et variation chromosomique chez les Lépidoptères Rhopalocères. — Annales des sciences naturelles, douzième série, Zoologie et biologie animale 2: 1–223.
- DENNIS, R. L. H. (1993): Butterflies and climate change. — Manchester, New York (Manchester University Press).
- , & WILLIAMS, W. R. (1987): Mate location behavior of the Large Skipper butterfly *Ochlodes venata*: Flexible strategies and spatial components. — Journal of the Lepidopterist's Society 41 (1): 45–64.
- DE PEYERIMHOFF, H. (1880): Catalogue des Lépidoptères d'Alsace avec indication des localités, de l'époque d'apparition et de quelques détails propres à en faciliter la recherche. 2^{me} édition. Première partie (Macrolépidoptères) revue et coordonnée par M. le D^r MACKER. — Colmar (Veuve Camille Decker).
- DE PRINS, W., & IVERSEN, F. (1996): HesperIIDae. — S. 201–203 in: KARLSHOLT, O., & RAZOWSKI, J. (Hrsg.): The Lepidoptera of Europe. A distributional checklist. — Stenstrup (Apollo Books).
- DERKSEN, W., & SCHEIDING, U. (1963–1975): Index litteraturae entomologicae. Serie II: Die Welt-Literatur über die gesamte Entomologie von 1864 bis 1900. Bd. 1–5. — Berlin (Deutsche Akademie für Landwirtschaftswissenschaft).
- DE ROUGEMONT, F. (1901): Catalogue des lépidoptères du Jura neuchâtelois. I. Rhopalocères. — Bulletin de la société neuchateloise des sciences naturelles 29: 252–290.
- DESCIMON, H., DUTREIX, C., & ESSAYAN, R. (1980): Esquisse écologique & biogéographique des Rhopalocères de la Bourgogne. — Bulletin trimestriel de la société d'histoire naturelle et des amis du Muséum Autun 93: 11–61.
- DEUTSCHER WETTERDIENST (1993–1996): Monatlicher Witterungsbericht des Deutschen Wetterdienstes, Jahrgänge 41 bis 44.
- DEVYATKIN, A. L. (1987): A little known skipper species of the genus *Carcharodus* (Lepidoptera, HesperIIDae) from the West Kopet Dagh. — Vestnik Zoologii 1987 (3): 79–81 [in Russisch].
- (1988): Taxonomic notes on the genus *Carcharodus*. — Vestnik Zoologii 1988 (1): 40–44 [in Russisch].
- (1991): Review of skippers of the genus *Carcharodus* HBN. (Lepidoptera, HesperIIDae) of the USSR. — Entomological Review 70 (7): 82–98. [Russisches Original in: Entmologicheskoye Obozreniye 69 (4): 925–940 (1990).]
- (1997): Family HesperIIDae. — S. 105–133 in: TUZOV, V. K., BOGDANOV, P. V., DEVYATKIN, A. L., KAABAK, L. V., KOROLEV, V. A., MURZIN, V. S., SAMODUROV, G. D., & TARASOV, E. A., Guide to the butterflies of Russia and adjacent territories (Lepidoptera, Rhopalocera). Volume 1. HesperIIDae, Papilionidae, Pieridae, Sayriidae. — Sofia, Moscow (Pensoft) (Pensoft Series Faunistica No. 7).

- DIEHL [als „D.“], F. J. A. (1793): Oberhessische Lepidopterologie, oder systematisches Verzeichniß der in Oberhessen und der Nachbarschaft einheimischen Schmetterlinge. Mit Anmerkungen von dem Herausgeber. — Rheinisches Magazin zur Erweiterung der Naturkunde [Hrsg. M. B. BORKHAUSEN] 1: 226–392.
- DIETL, W. (1995): Wandel der Wiesenvegetation im Schweizer Mittelland. — Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz 4: 239–249.
- DOLESCHALL, H. (1909): Verzeichnis der Macrolepidoptera der Brünner Umgebung. — Entomologische Zeitschrift, Frankfurt am Main, 23: 60–62, 66–68, 73–74, 80–84, 88–89, 93–95, 97–99.
- DOLEK, M., GEYER, A., & KRAUS, W. (1994): Die Bewirtschaftung der Moore im bayerischen Alpenvorland — Weide und Mahd im Vergleich. — Unveröffentlichtes Gutachten, Regierung von Oberbayern und Regierung von Schwaben (+).
- DÖRING, E. (1955): Zur Morphologie der Schmetterlingseier. — Berlin (Akademie).
- DREISIG, H. (1995): Thermoregulation and flight activity in territorial male graylings, *Hipparchia semele* (Satyridae), and large skippers, *Ochlodes venata* (Hesperiidae). — Oecologia 101: 169–176.
- DUFAY, C. (1961): Lépidoptères. 1. Macrolépidoptères. — Faune terrestre et d'eau douce des Pyrénées-Orientales 6: 1–148.
- (1965–1966): Contribution a la connaissance du peuplement en Lépidoptères de la Haute-Provence. — Bulletin mensuel de la Société linnéenne de Lyon 34 (5): 145–160, (6): 197–212, (9): 361–376; 35 (1): 17–64, (2): 65–80, (4): 169–184, (7): 329–344, (8): 377–390, (9): 425–440, (10): 473–488.
- EBERT, G. (1994): Lemoniidae (Wiesenspinner). S. 92–103 in: EBERT, G. (Hrsg.), Die Schmetterlinge Baden-Württembergs. Band 4: Nachtfalter II. — Stuttgart (Ulmer).
- , & FALKNER, H. (1978): Rote Liste der in Baden-Württemberg gefährdeten Schmetterlingsarten (Macrolepidoptera) (Erste Fassung. Stand 1. xi. 1977). — Beihefte zu den Veröffentlichungen aus Naturschutz und Landschaftspflege in Baden-Württemberg 11: 323–365.
- , & LUSSI, H. G. (1994): Procridinae. — S. 153–195 in: EBERT, G. (Hrsg.): Die Schmetterlinge Baden-Württembergs. Band 3: Nachtfalter I. — Stuttgart (Ulmer).
- , & RENNWALD, E. (Hrsg.) (1991): Die Schmetterlinge Baden-Württembergs. Band 1: Tagfalter I, Band 2: Tagfalter II. — Stuttgart (Ulmer).
- ECKSTEIN, K. (1913): Die Schmetterlinge Deutschlands mit besonderer Berücksichtigung ihrer Biologie. 1. Band. Allgemeiner Teil. Spezieller Teil. 1. Die Tagfalter. — Stuttgart (Lutz).
- EHRENDORFER, F. (Hrsg.) (1973): Liste der Gefäßpflanzen Mitteleuropas, bearbeitet von W. GUTERMANN, 2. Aufl. — Stuttgart (Fischer).

- ELLENBERG, H. (1979): Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. 2. Aufl. – *Scripta geobotanica* 9, Göttingen (Goltze).
- , WEBER, H. E., DÜLL, R., WIRTH, V., WERNER, W., & PAULISSEN, D. (1992): Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. – *Scripta Geobotanica* 18, Göttingen (Goltze).
- EMBACHER, G. (1990): Prodrum der Großschmetterlingsfauna des Landes Salzburg. – *Jahresbericht Haus der Natur* 11: 61-151.
- (1991): Rote Liste der Großschmetterlinge Salzburgs. 2., völlig neu bearbeitete Auflage. – *Naturschutz-Beiträge* 91 (7), Salzburg (Amt der Salzburger Landesregierung, Naturschutzreferat).
- (1993): Neue Macrolepidopterenfunde in Salzburg. VI. Beitrag. – *Nachrichtenblatt der Bayerischen Entomologen* 42: 81-85.
- (1997): Neue und bemerkenswerte Makrolepidopterenfunde in Salzburg. VII. Beitrag. (Insecta: Lepidoptera) – *Nachrichtenblatt der Bayerischen Entomologen* 46 (3/4): 76-79.
- , HABELER, H., KASY, F., & REICHL, E. R. (1983[?]): Rote Liste der gefährdeten Großschmetterlinge Österreichs (Macro-Lepidoptera). – Auftrag des Bundesministeriums für Gesundheit und Umweltschutz, Wien, S. 151-176, Bundesministerium, Wien (*).
- ESPER, E. J. C. (1780): Die Schmetterlinge in Abbildungen nach der Natur mit Beschreibungen. Der Fortsetzungen der europäischen Schmetterlinge Erster Theil. – Erlangen (Walther).
- ESSAYAN, R., GIBEAUX, C., & LERAUT, P. (1978): Contribution à l'étude des Lepidopteres de la région parisienne. I. Rhopaloceres. – *Bulletin de la société des lepidopteristes français* 2: 125-152.
- EVANS, W. H. (1949): A catalogue of the Hesperiidæ from Europe, Asia and Australia in the British Museum (Natural History). – London (British Museum (Natural History)).
- FALKENHAHN, H. (1988): Hesperiidæ. – S. 89 in: ARBEITSGEMEINSCHAFT NORDBAYERISCHER ENTOMOLOGEN (Hrsg.) (1988), Prodrum der Lepidopterenfauna Nordbayerns – *Neue Entomologische Nachrichten* 23: 1-159.
- FAVRE, E. (1899): Faune des macro-lépidopères du Valais et des régions limitrophes. – Schaffhausen (Bolli & Böcherer).
- FELDTRAUER, J. J. (1989): Liste commenté des lépidoptères diurnes (Rhopalocères) nécessitant une protection en Alsace. Délégation Régionale à l'Architecture et à l'Environnement Alsace. – Strasbourg [unveröffentlichtes Gutachten] (*).
- FERNÁNDEZ-RUBIO, F. (1980): Genitalia (Andropigios) de los ropalóceros de Alava y su entorno ibérico. Parte III: Nemeobidae, Pieridae, Papilionidae, Hesperidae. – *Vitoria (Aepna)*.

- (1991): Guía de mariposas diurnas de la Península Ibérica, Baleares, Canarias, Azores y Madeira. Papilionidae, Pieridae, Danaidae, Satyridae y Hesperiiidae. — Madrid (Pirámide).
- FERNÁNDEZ VIDAL, E. H. (1988): Notas lepidopterológicas des Noroeste Peninsular (VII). Casayo, ochenta años después. — SHILAP Revta. lepid. 16 (62): 141-157, 16 (64): 335-353 (+).
- (1991): Guía de las mariposas diurnas de Galicia. — A Coruña (Imprenta Provincial), 219 S.
- FISCHER, F. (1929-1932): Ein Beitrag zur Schmetterlingsfauna des Burgenlandes. — Zeitschrift des Vereines der Naturbeobachter und Sammler, 4: 22-24; 5: 5-8, 9-12, 14-16, 18-20, 23-24, 28; 6: 7-8, 11-12, 13-16, 19-20, 24; 7: 4, 6-8, 10-11.
- FÖHST, P., & BROSKZUS, W. (1992): Beiträge zur Kenntnis der Schmetterlingsfauna (Insecta: Lepidoptera) des Hunsrück-Nahe-Gebiets (BRD, Rheinland-Pfalz). — Fauna und Flora in Rheinland-Pfalz, Beiheft 3: 4-334.
- FOLTIN, H. (1953): Beitrag zur Fauna von Oberösterreich. Abschließender Beitrag zur Fauna des Mühlviertels. — Zeitschrift der Wiener Entomologischen Gesellschaft Jg. 38 (= Bd. 64): 154-160.
- FORSBERG, J., & WIKLUND, C. (1989): Mating in the afternoon: time-saving in courtship and remating by females of a polyandrous butterfly *Pieris napi* L. — Oecologia 72: 52-57 (+).
- FORSTER, W., & WOHLFAHRT, T. A. (1976): Die Schmetterlinge Mitteleuropas. Bd. 2: Tagfalter, Diurna (Ropalocera und Hesperiiidae), 2. Aufl. — Stuttgart (Franck).
- FOULQUIER, G. (1918): Observations sur le „*Carcharodus baeticus*“ RAMBUR dans les Bouches-du-Rhône et aperçu sur la faune lépidoptérologique des environs de Rognac. — Études de Lépidoptérologie comparée 16: 255-266.
- FRANZ, H. (1965): Waldsteppe und Steppe in Zentralrussland, in der Ukraine, in der Dobrudscha und im pannonischen Klimagebiet Österreichs. — Wissenschaftliche Arbeiten aus dem Burgenland 34: 32-38.
- FREY, H. (1880): Die Lepidopteren der Schweiz. — Leipzig (Engelmann).
- FREYER, C. F. (1842): Neuere Beiträge zur Schmetterlingskunde mit Abbildungen nach der Natur. Vierter Band, Hefte 54 bis 64 incl. 96 illuminierten Kupfertafeln. — Augsburg (Selbstverlag[?]).
- FRIONNET, M. C. (1906): Les premiers états des Lépidoptères Français. Rhopalocera (Anciens Diurnes). — Saint-Dizier (Extrait des Mémoires de la Société des Lettres, des Sciences des Arts, de l'Agriculture et de l'Industrie de St-Dizier).
- GAILLARD, R. (1952-1953): Grypocères et Rhopalocères du Gard. Des Hautes Cévennes à la mer. Races et Habitat. — Revue française de Lépidoptérologie 13: 299-311, 14: 35-39, 154-164.

- GALVAGNI, E. (1953–1955): Schmetterlinge aus dem westlichen Alpengebiete Niederösterreichs: aus Waidhofen an der Ybbs, Ybbsitz, Lunz und dem Ybbstal, dem Minichholz bei Steyr (N.-Ö.) und Umgebung; aus Türnitz, dem Ötschergebiet Annaberg und der Walster (Prodrum Zone 1 und 4). Nachträge, Ergänzungen und Erweiterungen zu Dr. med. Carl SCHAWERDAS Lepidopterenfauna des südwestlichen Winkels von Niederösterreich 1913 und 1915 und Franz SAURUCKS Nachträgen dazu 1927 und 1928 [sic ...]. — Zeitschrift der Wiener Entomologischen Gesellschaft Jg. 38 (= Bd. 64): 201–206; Jg. 39 (= Bd. 65): 32–37, 89–91, 131–133, 166–173, 201–205, 227–237, 297–300, 341–343, 362–366, 396–398, 429–435; Jg. 40 (= Bd. 66): 73–77, 99–103, 136–139, 172–175, 202–204.
- GANEV, J. (1985): Systematic List of Bulgarian Rhopalocera and Grypocera (Lepidoptera). — *Phegea* 13 (4): 115–119.
- GARCÍA-VILLANUEVA, V., BLÁSQUEZ CASELLES, A., NOVOA PÉREZ, J., & NIETO MANZANO, M. Á. (1997): Atlas de los Lepidópteros Ropalóceros de Extremadura. (Hesperioidea & Papilionoidea). — Badajoz (Instituto Extremeño de Entomología).
- GARTHE, E. (1979): Revision der Tagfalterfauna Bambergs (unter Einbeziehung einiger Räume bei Coburg, Schweinfurt, Königshofen). — *Berichte der Naturforschenden Gesellschaft Bamberg* 54: 1–45.
- GAUCKLER, H. (1896): Verzeichniss der Gross-Schmetterlinge der Umgegend von Karlsruhe, mit Baden, Bruchsal, Durlach und Ettlingen nebst Angabe über deren Erscheinungszeit und Fundorte. — Karlsruhe (Thiergarten).
- (1921): Die Gross-Schmetterlings-Fauna Nord- und Mittel-Badens mit Berücksichtigung der Lebensweise der Raupen. 3. Auflage. — Karlsruhe (Thiergarten).
- GEIGER, R. (1961): Das Klima der bodennahen Luftschicht. 4. Aufl. — Braunschweig.
- GEYER, A., & BÜCKER, M. (1992): Rote Liste gefährdeter Tagfalter (Rhopalocera) Bayerns. — Schriftenreihe des Bayerischen Landesamtes für Umweltschutz 111: 206–213.
- GLASER, L. (1863): Der neue BORKHAUSEN oder hessisch-rheinische Falterfauna. Beschreibendes Verzeichniß der in Hessen und den angrenzenden Ländern vorhandenen Gross- und Kleinfalter. — Darmstadt (G. Jonghaus).
- GOEBEL, W. (1995): Die Vegetation der Wiesen, Magerrasen und Rieder im Rhein-Main-Gebiet. — *Dissertationes Botanicae* 237, Berlin, Stuttgart(?).
- GÓMEZ BUSTILLO, M. R., & FERNÁNDEZ RUBIO, F. (1974): Mariposas de la Península Ibérica. Ropalóceros II. — Madrid (Ministerio de Agricultura [etc.]).
- GÓMEZ DE AZIPURA, C. (1977): Atlas provisional Lepidopteros del norte de España. Distribución geográfica. Programa U.T.M. Tomo 1. Lepidopteros: Pailionoidea, Hesperioidea, Zygaenoidea. — [Ohne Orts- und Verlagsangabe.]
- GONSETH, Y. (1987): Verbreitungsatlas der Tagfalter der Schweiz. *Documenta faunistica Helvetiae* 6. — Neuchâtel (Centre suisse de cartographie le la faune).

- , & GEIGER, W. (1984-1985): Bibliographie sur les Rhopalocères de la Suisse: 1990-1982 et principales publications antérieures à 1900 (1^{re} partie; 2^e partie). – Bulletin Romand d'Entomologie 2: 37-80; 3: 27-72.
- GÖRS, S. (1977): Feuchtgebiete und ihre Abgrenzung unter Berücksichtigung der Nutzung im Rahmen einer ordnungsgemäßen Landwirtschaft aus der Sicht des Naturschutzes. – Veröffentlichungen für Naturschutz und Landschaftspflege in Baden-Württemberg 46: 241-249.
- GRAVES, P. P. (1928 a): Collecting in Bulgaria, 1925 and 1927. – Entomologist's Record and Journal of Variation 40: 65-67, 81-84.
- (1928 b): The seasonal variation of *Spilothyrus (Carcharodus) orientalis*, Rev. – Entomologist's Record and Journal of Variation 40: 77.
- GRIEBEL, J. (1909): Die Lepidopteren-Fauna der bayerischen Rheinpfalz. I. Teil. – Programm des Kgl. humanistischen Gymnasiums zu Neustadt a. d. Hdt. für die Schuljahre 1907/08 und 1908/09. – Neustadt an der Haardt (Pfälzische Verlagsanstalt).
- GROSS, H. (1894): Zur Biologie der *Spilothyrus altheae* HÜBNER. – Stettiner Entomologische Zeitung 55: 77-78.
- (1901): Beitrag zur Macrolepidopterenfauna von Oberösterreich und dem angrenzenden Theile von Steiermark. – Jahresbericht des Wiener Entomologischen Vereins 11 (1900): 25-83.
- GUERNEY, G. H. (1913): A month's collecting in Hungary. – The Entomologist 46: 54-57, 101-104, 158-164.
- HABELER, H. (1965): Die Großschmetterlinge von Graz und seiner Umgebung (I). – Mitteilungen des Naturwissenschaftlichen Vereines für Steiermark 95: 16-76.
- HAEUPLER, H., & SCHÖNFELDER, P. (Hrsg.) (1988): Atlas der Farn- und Blütenpflanzen der Bundesrepublik Deutschland. – Stuttgart (Ulmer).
- HALFTER, G., PETERS, W., & LÖSER, S. (1990): Duftschuppen einheimischer Tagfalter. – Entomologische Mitteilungen aus dem Lössbecke-Museum und Aquazoo 6 (1-2): 5-90.
- HALLER, H. (1980): Natur- und Landschaftsschutz im Bodenseekreis. – S. ?-? in: WIEDMANN, B. (Hrsg.), Der Bodenseekreis. – Stuttgart, Aalen (Theiss) (*).
- HANNEMANN, H. J. (1961): Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeres-teile. 48. Teil, Kleinschmetterlinge oder Microlepidoptera, I. Die Wickler (s. str.) (Tortricidae). – Jena (G. Fischer).
- HASSELBACH, W. (1981): Bestandsentwicklung der Tagfalter Rheinhessens in den Jahren 1966-1980. – Mainzer Naturwissenschaftliches Archiv 19: 139-220.
- HASSLER, M., BAUMGÄRTNER, H., & FEIL, H. (1993): Schmetterlinge. – S. 243-309 in: HASSLER, M. (Hrsg.), Flora und Fauna der Bruchsaler Region. – Bruchsal (AGNUS, Arbeitsgemeinschaft für Natur- und Umweltschutz).

- HAUDER, F. (1901): Beitrag zur Macrolepidopteren-Fauna von Oberösterreich ob der Enns. – Jahresbericht des Vereines für Naturkunde in Oesterreich ob der Enns zu Linz 30: 1–120.
- HEGI, G. (o. J.): Illustrierte Flora von Mittel-Europa. Mit besonderer Berücksichtigung von Deutschland, Österreich und der Schweiz. Zum Gebrauche in den Schulen und zum Selbstunterricht. V. Band, 4. Teil. Dicotyledones (V. Teil). (Sympetales). – München (Lehmanns).
- HEINEMANN, H. VON (1859): Die Schmetterlinge Deutschlands und der Schweiz. Erste Abtheilung. Großschmetterlinge. – Braunschweig (Vieweg).
- HEINRICH, R. (1923): Beitrag zur Macrolepidopterenfauna von Digne (Basses Alpes). – Deutsche Entomologische Zeitschrift, Jg. 1923, Beiheft: 1–124.
- HELLWEGER, M. (1911–1914): Die Großschmetterlinge Nordtirols. – Jahresbericht des fürstbischöflichen Privat-Gymnasiums am Seminarium Vincentinum in Brixen a. E. 36: 1–74; 37: 1–88; 38: 1–32; 39: 1–164.
- HEMMING, F. (1934): Some notes on the nomenclature of Palaearctic and African Rhopalocera. – *Stylops* 3: 97–99.
- (1936): On the identity and systematic position of eight species of Rhopalocera described by Jacob HÜBNER in his *Der Schmetterlinge Lepidoptera LINNEI, [1790]–[1793]*. – *Proceedings of the Royal Entomological Society of London B* 5: 121–125.
- (1937): HÜBNER. A bibliographical and systematic account of the entomological works of Jacob HÜBNER and of the supplements thereto by Carl GEYER, Gottfried Franz von Fröhlich and Gottlieb August Wilhelm Herrich-Schäffer. Vol. 1. – London (Royal Entomological Society of London).
- HEPP, A. (1921): Ein beachtenswerter Fund in der Schmetterlingsfauna von Frankfurt am Main. *Carcharodus altheae* HÜBNER. – *Entomologische Zeitschrift, Frankfurt am Main*, 35: 34–35.
- (1922): Nachträge. – *Entomologische Zeitschrift, Frankfurt am Main*, 36: 2.
- (1926): Beiträge zur Schmetterlingskunde nebst einigen Käferfunden. (Faunen-gebiet Frankfurt am Main). – Buchbeilage zur *Entomologischen Zeitschrift für das Vereinsjahr 1925/26*: 43–68.
- (1936): Die Tagfalter, Diurna, der Umgebung von Frankfurt (Main). – *Entomologische Rundschau* 53: 400–405, 412–414, 430–432.
- HERING, M. (1932): Die Schmetterlinge nach ihren Arten dargestellt. – In: BROHMER, P., EHRMANN, P., & ULMER, G., *Die Tierwelt Mitteleuropas. Ein Handbuch zu ihrer Bestimmung als Grundlage für faunistisch-zoogeographische Arbeiten. Ergänzungsband I.* – Leipzig (Quelle & Meyer).
- HERRMANN, H. (1968–1969): Die Großschmetterlinge der Baar. 1. Teil: Tagfalter (Diurna). – *Das Heimatblättle. Eine Monatsschrift für alle Schwenninger* [ab 20 (9): Eine Monatsschrift für alle heimatverbundenen Schwenninger und deren

Freunde], 16 (6): 4, 16 (7): 8-9, 16 (8): 4-5, 8, 16 (9): 4-5, 16 (11): 2-3; 17 (1): 4-5, 17 (3): 8-9, 17 (4): 6-8, 17 (5): 4-5; 18 (4): 8-9, 18 (5): 4-5, 18 (6): 4-5, 18 (7): 2-3, 18 (10): 4-5, 18 (11): 3-4; 19 (1): 8-9, 19 (2): 2-3, 19 (3): 4-5, 19 (8): 4-5; 20 (4): 1-2, 20 (6): 3-4, 20 (8): 6-7, 20 (10): 3-4; 21 (2): 4-5; 23 (7): 2-3, 23 (12): 3-4; 24 (2): 4-5 (+).

HESS, H. E., LANDOLT, E., & HIRZEL, R. (1980): Flora der Schweiz und angrenzender Gebiete. Band 3: Plumbaginaceae bis Compositae. Zweite, durchgesehene Auflage. – Basel, Boston, Stuttgart (Birkhäuser).

HESELBARTH, G., VAN OORSCHOT, H., & WAGENER, S. (1995): Die Tagfalter der Türkei unter Berücksichtigung der angrenzenden Länder. Band 1. Allgemeiner Teil. Spezieller Teil: Hesperiiidae, Papilionidae, Pieridae, Lycaenidae. Band 2. Spezieller Teil: Nymphalidae. Fundortverzeichnis, Sammlerverzeichnis, Literaturverzeichnis, Indices. Band 3. Tafeln und Verbreitungskarten. – Bocholt (Selbstverlag Sigbert WAGENER).

HEUSER, R. (1942): Einiges über die faunistischen Verhältnisse der bayr. Rheinpfalz in Bezug auf die Schmetterlinge. – Mitteilungen der Münchner Entomologischen Gesellschaft 32: 140-148.

— (1958): Besonderheiten pfälzischer Landschaften in Bezug auf Schmetterlinge. – Mitteilungen der Pollichia, des Pfälzischen Vereins für Naturkunde und Naturschutz, III. Reihe, 4: 82-90.

HIGGINS, L. G. (1975): The classification of European butterflies. – London (Collins).

— (1983): The butterflies of Britain and Europe. – London (Collins).

—, & RILEY, N. D. (1970): A field guide to the butterflies of Britain and Europe. – London (Collins).

—, & — (1978): Die Tagfalter Europas und Norwestafrikas. Ein Taschenbuch für Biologen und Naturfreunde. Übersetzt und bearbeitet von Dr. Walter FORSTER. 2., neubearbeitete und ergänzte Aufl. – Hamburg, Berlin (Parey).

HOFFMANN, F., & KLOS, R. (1914): Die Schmetterlinge Steiermarks. [1.] – Mitteilungen des Naturwissenschaftlichen Vereins für Steiermark 50: 184-232.

HOFFMANN, O., & HERRICH-SCHÄFFER, G. A. W. (1854-1855): Die Lepidopteren-Fauna der Regensburger Umgegend. – Korrespondenz-Blatt des zoologisch-mineralogischen Vereines in Regensburg 8: 101-109, 113-128, 129-144, 167-176, 177-190; 9: 57-72, 73-88, 133-136, 137-149, 182.

—, & — (1858): III. Nachtrag und Berichtigungen zur Lepidopteren-Fauna von Regensburg. – Korrespondenz-Blatt des zoologisch-mineralogischen Vereines in Regensburg 12: 177-193.

HOFMANN, A. (1994): Zyaeninae. – S. 196-335 in: EBERT, G. (Hrsg.), Die Schmetterlinge Baden-Württembergs. Band 3: Nachtfalter I. – Stuttgart (Ulmer).

- (1997): Auswertung und Umsetzung (1992-1995) des Grundlagenwerkes „Die Schmetterlinge Baden-Württembergs“, Band 1-4. — S. 41-60 in: EBERT, G. (Hrsg.), Die Schmetterlinge Baden-Württembergs. Band 5: Nachtfalter III. — Stuttgart (Ulmer).
- HOFMANN, H., & MARKTANNER, T. (1995): GU Naturführer Schmetterlinge. Tagfalter und Nachtfalter. — München (Gräfe und Unzer).
- HOYNINGEN-HUENE, F. VON (1904): Beiträge zur Kenntnis der Lepidopterenfauna von Krasnoufinsk. — Berliner Entomologische Zeitschrift **49**: 1-54.
- [HÜBNER, J.] ([1790]-[1793]): Der Schmetterlinge. Lepidoptera LINNEI, Europäisches Heer. — [Augsburg (Selbstverlag)?] (+).
- ([1803]): Sammlung europäischer Schmetterlinge. Band 1. — Augsburg (Selbstverlag).
- HUEMER, P. (1994): Schmetterlinge (Lepidoptera) im Naturschutzgebiet Rheindelta (Vorarlberg, Österreich): Artenbestand, Ökologie und Gefährdung. — Linzer biologische Beiträge **26** (1): 3-132.
- , & TARMANN, G. (1993): Die Schmetterlinge Österreichs (Lepidoptera). Systematisches Verzeichnis mit Verbreitungsangaben für die einzelnen Bundesländer. — Veröffentlichungen des Museums Ferdinandeum Innsbruck, Beilagenband **5**: 1-224.
- ICZN (1985): International Code of Zoological Nomenclature, third edition, adopted by the XX General Assembly of the International Union of Biological Sciences. — London (International Trust for Zoological Nomenclature/BMNH).
- ISSEKUTZ, L. (1971): Die Schmetterlingsfauna des südlichen Burgenlandes. I. Teil: Macrolepidoptera. — Wissenschaftliche Arbeiten aus dem Burgenland **46**: 1-x1, 1-165 (= Naturwissenschaften 30).
- (1972): Die Schmetterlingsfauna des südlichen Burgenlandes. II. Teil: Microlepidoptera. — Wissenschaftliche Arbeiten aus dem Burgenland **49**: 1-129 (= Naturwissenschaften 33).
- IVINSKIS, P. (1993): Check-list of Lithuanian Lepidoptera. — Vilnius (Ekologijos Institutas).
- JAKŠIĆ, P. (1988): Provisional distribution maps of the butterflies of Yugoslavia (Lepidoptera, Rhopalocera). — Societas Entomologica Jugoslavica, Editiones separatae **1**: 1-215 [in Serbokroatisch mit englischer Zusammenfassung].
- JOHNSON, G. (1965): Some butterflies in Greece, 1965. — Entomologist's Record and Journal of Variation **77**: 229-232.
- JUNK, W. (1913): Bibliographia Lepidopterologica. — Berlin (W. Junk).
- JUTZELER, D. (1990): Exkursionstagebuch 1990: Tagfalterbeobachtungen auf Wanderungen im Berggebiet der Kantone Schwyz, Uri, Glarus, St. Gallen und Luzern

(Lepidoptera: Rhopalocera, Hesperiiidae, Zygaenidae). – Mitteilungen der Entomologischen Gesellschaft Basel **40** (3/4): 111–201.

— (1992): Exkursionstagebuch 1991: Tagfalterbeobachtungen in den Kantonen Glarus, Luzern, Schwyz und St. Gallen mit Anmerkungen zur Ökologie von *Mellicta athalia* (ROTTEMBERG, 1775), *Minois dryas* (SCOPOLI, 1763), *Maculinea rebeli* (HIRSCHKE, 1904) und *Lysandra coridon* (PODA, 1761) (Lepidoptera: Rhopalocera, Hesperiiidae, Zygaenidae). – Mitteilungen der Entomologischen Gesellschaft Basel **42** (2): 58–82.

KARSHOLT, O., & RAZOWSKI, J. (Hrsg.) (1996): The Lepidoptera of Europe. A distributional checklist. – Stenstrup (Apollo Books).

KAUFFMANN, G. (1951): Die Hesperiiidae der Schweiz. Rasseanalytische Bemerkungen über Verbreitung und Formen dieser Familie. – Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft **24** (4): 329–276.

— (1954): *Reverdinus marrubii* ssp. *octoduriensis* OBERTHÜR, eine im Aussterben begriffene Walliser Hesperiiide. – Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft **27** (2): 167–172.

— (1955): *Reverdinus floccifer habiba* n. ssp. (Lépidopt. Hesperiiidae). – Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft **28** (3): 288–290.

KELLER, A., & HOFFMANN, J. (1861): Systematische Zusammenstellung der bisher in Württemberg aufgefundenen Macrolepidopteren nebst Bemerkungen über deren Lebensweise. – Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg **17**: 263–324.

KIEFER, H. (1908): Macrolepidopteren-Fauna des steirischen Ennstales. – Entomologisches Wochenblatt **25**: 138, 142, 153–154, 158, 162, 165–166, 169–170, 172–173.

— (1938): Ergänzungen und Berichtigungen zu HOFFMANN-KLOS „Die Schmetterlinge Steiermarks“ (Bd. I–VII, 1914–1923). – Zeitschrift des Österreichischen Entomologen-Vereines **23**: 66–68, 83–84, 102–104.

— (1941–1942): III. Nachtrag zur Macrolepidopteren-Fauna des steirischen Ennstales. – Entomologische Zeitschrift, Frankfurt am Main, **55**: 91–96, 97–99, 117–120, 124–128, 135–136, 141–144, 149–152, 157–160, 181–184; **56**: 13–16, 30–32, 38–40, 49–51.

KLEINSTEUBER, A. (1996): Lamiaceae, Labiatae. Lippenblütler, Lippenblütlergewächse. Unter Mitarbeit Th. BREUNIG (*Calamintha*). – S. 131–233 in: SEBALD, O., SEYBOLD, S., PHILIPPI, G., & WÖRZ, A. (Hrsg.), Die Farn- und Blütenpflanzen Baden-Württembergs. Band 5: Spezieller Teil (Spermatophyta, Unterklasse Asteridae). Buddlejaceae bis Caprifoliaceae. – Stuttgart (Ulmer).

KNÖRZER, A. (1914): Bemerkenswerte Erscheinungen unter der Kleintierwelt der Eichstätter Gegend. – Wissenschaftliche Beilage zum Jahresberichte der Königlichen Realschule Eichstätt **1913/14**.

- (1918): Beiträge zur Kenntnis der mittelfränkischen Insektenfauna. — Wissenschaftliche Beiträge zum Jahresberichte der K. Realschule Eichstätt 1917/18.
- KOCH, G. (1856): Die Schmetterlinge des südwestlichen Deutschlands, insbesondere der Umgegend von Frankfurt, Nassau und der hessischen Staaten nebst Angabe der Fundorte und Flugplätze etc. etc. Zum Gebrauch für Sammler bei Excursionen. — Kassel (T. Fischer).
- KOCH, M. (1988): Wir bestimmen Schmetterlinge. 2., einbändige Auflage, bearbeitet von W. HEINICKE. — Melsungen (Neumann-Neudamm).
- KONOLD, W. (1994): Von der Dynamik einer Kulturlandschaft. Das Allgäu als Beispiel. — Der Bürger im Staat 44 (1): 22–27.
- KÖPPEL, C., SPELDA, J., & RAHMANN, H. (1994): Die Großschmetterlinge des NSG Wurzachener Ried. — Veröffentlichungen aus Naturschutz und Landschaftspflege in Baden-Württemberg 68/69: 195–238.
- KORSHUNOV, Y. P. (1964): Rhopalocera (Lepidoptera) from the mountain part and southern coast of the Crimea. — Entomologicheskoye Obozreniye 43 (3): 592–604 [in Russisch].
- (1972 a): A catalog of the Rhopalocera (Lepidoptera) in the fauna of the USSR. — Entomological Review 51 (1): 83–98, (2): 212–223.
- (1972 b): Ecological groupings of the butterflies in western Siberia. — Trudy biol. Inst. sib. Otd. Akad. Nauk SSSR 11: 48–54 [in Russisch].
- (1978): Ecological and faunistic groupings of butterflies and skippers (Lepidoptera, Diurna) in the mountains of southern Siberia. — Trudy biol. Inst. sib. Otd. Akad. Nauk SSSR 34: 168–183 [in Russisch].
- , & GORBUNOV, P. (1995): Tagfalter im asiatischen Teil Rußlands. — Jekaterinburg (Staatliche Universität Ural) [in Russisch].
- KÖSTNER, A., PADARI, K., & KÜNNAP, H. (1996): [*Carcharodus flocciferus* – a new butterfly species in Estonia]. — Eesti Loodus 8: 262 [in Estnisch?] (+).
- KOUTSAFTIKIS, A. (1974): Ökologisch-zoogeographische Übersichtstabelle der Tagfalter (Rhopalocera, Lepidoptera) des griechischen Festlandes. — Annales Musei Goulandris 2: 99–103.
- KRAUS, Werner (1993): Verzeichnis der Großschmetterlinge (Insecta: Lepidoptera) der Pfalz. — Pollichia-Buch Nr. 27. Bad Dürkheim (Selbstverlag der Pollichia).
- KRAUS, Willi (1933): Augsburger Schmetterlinge im Wandel von 150 Jahren. — Entomologische Zeitschrift, Frankfurt am Main, 47: 61–74.
- KREUZER, W. (1936): [Kleine Mitteilung]. — Entomologische Zeitschrift, Frankfurt am Main, 50: 12.
- KRISTAL, P. M., & BROCKMANN, E. (1989): „Rote Liste“ der hessischen Tagfalter, Papilionoidea und Hesperioidea (Erste Fassung, Stand 1. iv. 1989). — Nachrichten des Entomologischen Vereins Apollo, Frankfurt am Main, N.F., 10: 103–124.

- , & — ([1997]): Rote Liste der Tagfalter (Lepidoptera: Rhopalocera) Hessens (Zweite Fassung, Stand 31. x. 1995) [sic!]. — *Natur in Hessen*. Wiesbaden (Hessisches Ministerium des Innern und für Landwirtschaft, Forsten und Naturschutz). [Als Erscheinungsdatum ist zwar „September 1996“ eingedruckt, tatsächlich erschienen ist die „Rote Liste“ der Tagfalter — genauso wie die über *Zygaenidae* — aber erst Wochen nach dem Kommunalwahltermin 1997, damit etwa anderthalb Jahre nach Manuskripteinreichung.]
- KRULIKOWSKY, L. (1907): Schmetterlinge des Gouvernements Vjatka. — Moskau (Verlag?) [in Russisch] (+).
- (1908-1909): Neues Verzeichnis der Lepidopteren des Gouvernements Kasan (östl. Russland). — *Deutsche Entomologische Zeitschrift Iris* 21 (1908): 202-275.
- KRZYWICKI, M. (1967): Fauna Papilionoidea i Hesperioidea (Lepidoptera) Puszczy Białowieskiej. Papilionoidea und Hesperioidea (Lepidoptera) des Białowieżaer Urwalds. — *Annales zoologici*, Warszawa, 25 (1): 1-213 [in Polnisch mit deutscher Zusammenfassung].
- (1970): Klucze do oznaczania owadów Polski [Bestimmungsschlüssel der Insekten Polens], 24 (60): Powszelatki-Hesperiidae. — Warszawa (Państwowe Wydawnictwo Naukowe) [in Polnisch].
- (1981): Anmerkungen zur Tagfalterfauna Bulgariens. — *Nota lepidopterologica* 4 (1/2): 29-46.
- (1982): Der gegenwärtige Stand der Tagfalterfauna Polens unter besonderer Berücksichtigung ihrer Bedrohung. — *Nota lepidopterologica* 5 (1): 3-16.
- KUDRNA, O. (1985): Concise bibliography of European butterflies. — *Butterflies of Europe* (Hrsg. O. KUDRNA), vol. 1. — Wiesbaden (Aula).
- (1994): Kommentierter Verbreitungsatlas der Tagfalter Tschechiens. — *Oedippus* 8: 1-137.
- , & BALLETO, E. (1983): An annotated catalogue of the skippers (Lepidoptera: Hesperidae) named by Roger VERITY. — *Journal of Research on the Lepidoptera* 23 (1) (1982): 35-49.
- , & KRALIČEK, M. (1991): Schutz der Tagfalterfauna in Böhmen und Mähren (Tschechoslowakei). — S. 37-47 in: KUDRNA, O. (Hrsg.), *Schutz der Tagfalterfauna im Osten Mitteleuropas: Böhmen, Mähren, Slowakei, Ungarn*. — *Oedippus* 3: 1-102.
- KÜHNERT, H. (1966): Verbreitung der Tagfalter im Bezirk Deutschlandsberg nach ökologischen Gesichtspunkten. — *Zeitschrift der Arbeitsgemeinschaft Österreichischer Entomologen* 18 (2/3): 51-67.
- (1978): Über die Verbreitung einiger interessanter Tagfalterarten in der Süsteiermark. — *Zeitschrift der Arbeitsgemeinschaft Österreichischer Entomologen* 30 (1/2): 49-61.

- (1979): Tagfalterbeobachtungen im Aosta-Tal (N-Italien). — *Entomologische Zeitschrift*, Frankfurt am Main, 89: 145–151, 158–167, 169–174.
- KULFAN, J., & KULFAN, M. (1991): Die Tagfalterfauna der Slowakei und ihr Schutz unter besonderer Berücksichtigung der Gebirgsökosysteme. — S. 75–102 in: KUDRNA, O. (Hrsg.), *Schutz der Tagfalterfauna im Osten Mitteleuropas: Böhmen, Mähren, Slowakei, Ungarn*. — *Oedipus* 3: 1–102.
- KUSDAS, K., & REICHL, E. R. (Hrsg.) (1973): *Die Schmetterlinge Oberösterreichs*. Im Auftrag der Entomologischen Arbeitsgemeinschaft am OÖ. Landesmuseum zu Linz. Teil 1: Allgemeines, Tagfalter. — Linz (Selbstverlag).
- LASTUCHIN, A. (1994): Eine kommentierte Artenliste der Tagfalter der Tschuvaschia (Lepidoptera, Rhopalocera). — *Atalanta* 25 (1/2): 229–239.
- LAŠTŮVKA, Z. (1993): *Katalog motýlů moravskoslezského regionu* — Katalog von Faltern der mährisch-schlesischen Region. Unter Mitarbeit von V. ELSNER, A. GOTTWALD, M. JANOVSKÝ, J. LIŠKA, J. MAREK, D. POVOLNÝ. — Brno (Agronomická fakulta Vysoké školy zemědělské v Brně), 130 S.
- LE CERF, F. (1960): *Atlas des lépidoptères de France*. Vol. I, Rhopalocères. — Paris.
- LEDERER, G. (1941): *Die Naturgeschichte der Tagfalter unter besonderer Berücksichtigung der palaearktischen Arten*. Lebensweise, Beziehungen zur Umwelt, Verbreitung, Parasiten, Krankheiten, wirtschaftliche Bedeutung, Bekämpfungsmaßnahmen, Naturschutz, Anleitung zur Haltung und Zucht usw., besonders auf Grundlage der Beobachtungen und Erfahrungen, die in der Insekten- und Schädlingsbekämpfungsabteilung des Städtischen Tiergarten-Aquariums in Frankfurt am Main gewonnen wurden. Teil II. 2. Auflage [sic ...]. — Stuttgart (Kernen) [= *Handbuch für den praktischen Entomologen*, 2. Band].
- , & KÜNNERT, R. (1961–1962): *Beiträge zur Fauna des Mittelrheins und der angrenzenden Gebiete*. — *Entomologische Zeitschrift*, Frankfurt am Main, 71: 173–188, 189–204, 213–219, 261–276; 72: 25–40, 232–236, 237–250.
- LEDERER, J. (1853): *Versuch, die europäischen Lepidopteren (einschliessig der ihrem Habitus nach noch zur europäischen Fauna gehörigen Arten Labradores, der asiatischen Türkei und des asiatischen Russlands) in möglichst natürliche Reihenfolge zu stellen, nebst Bemerkungen zu einigen Familien und Arten*. I. Abtheilung: Die Rhopaloceren. — *Verhandlungen des zoologisch-botanischen Vereins in Wien* 2 (1852): 14–54.
- LEESTMANS, R., & ARHEILGER, T. (1987–1988): *Les Lépidoptères du massif du Chelmos (Péloponnèse, Grèce): inventaire et considérations zoogéographiques*. — *Linnaea Belgica* 11 (4): 150–192, (5): 209–232.
- LEINER, F. X. (1829): *Verzeichniß der Schmetterlinge um Constanx*. — *Isis Encyclopädische Zeitschrift* 22: 1059–1066.
- LE MARCHAND, S. (1926[–1927?]): *Nouvelle petite contribution a la faune lépidoptérique des Vosges*. — *L'amateur de papillons* 3: 285–287 (*).

- (1945): Sur les organes sexuels chez les femelles des Lépidoptères. — *Revue française de Lépidoptérologie* 8: 22–33.
- LERAUT, P. (1980): Liste systématique et synonymique des Lépidoptères de France, Belgique et Corse. — Supplément zu Alexanor und Bulletin de la Société entomologique de France.
- (1992): Les papillons dans leur milieu. — Ohne Ortsangabe (Bordas).
- (1997): Liste systématique et synonymique des lépidoptères de France, Belgique et Corse (deuxième édition). — Suppl. zu Alexanor, Paris.
- LEWANDOWSKI, S. (1989): Die Schmetterlinge der Umgebung von Konstanz am Bodensee. — Konstanz [unveröffentlicht, als Manuskript vervielfältigt].
- LHOMME, L. (1923–1935): Catalogue des Lépidoptères de France et de Belgique. Volume 1. — Le Carriol (Selbstverlag Leon Lhomme).
- LINZ, [J. M.]. (1847): Verzeichniss der im Gebiete der Pollichia von Herrn Steuer-Controleur LINZ in Speyer selbst aufgefundenen Lepidopteren. — Jahresbericht der Pollichia, eines naturwissenschaftlichen Vereins der Bayerischen Pfalz 5: 25–35.
- LÖBERBAUER, R. (1958–1959): Die Großschmetterlinge des Traunsteingebietes. — Zeitschrift der Wiener Entomologischen Gesellschaft, Jg. 43 (= Bd. 69): 224–246; Jg. 44 (= Bd. 70): 69–78, 91–95, 108–110, 158–160, 172–174, 209–214.
- LÖDERBUSCH, W. (1994): Auswirkungen von verschiedenen Grabenräumungsmethoden auf die Fauna von Entwässerungsgräben. — Veröffentlichungen aus Naturschutz und Landschaftspflege in Baden-Württemberg 68/69: 73–108.
- LÖHLE, R. (1979): Die Grossschmetterlinge des Kantons Thurgau. Eine Bestandsaufnahme seit 1870. 1. Teil: Papilionidae bis Noctuidae. — Ohne Ortsangabe (Naturwissenschaftliche Abteilung des Museums des Kantons Thurgau).
- LOMMATZSCH, W. (1928–1930 [1929]): Die Fundorte der Greifswalder Gross-Schmetterlingsfauna im Zusammenhang mit der Bodengestaltung und Beschaffenheit des Gebietes. — Internationale Entomologische Zeitschrift, Guben, 22 (1928/29): 399–402; 23 (1929/30): 37–40, 77–84, 154–160, 161–166, 186–188.
- (1930/31): Beitrag zur Kenntnis der Gross-Schmetterlingsfauna von Vorpommern und Rügen, insbesondere der Umgebung von Greifswald. — Internationale Entomologische Zeitschrift, Guben, 24 (1930/31): 241–247, 254–256, 332–333, 345–347, 367–368, 378–380, 395–399, 420–423; in Bd. 25 (1931/32) fortgesetzt.
- LÖSER, S. (1982): Die Tagfalterfauna des Murnauer Moores, Oberbayern, und der unmittelbaren Umgebung (Lepidoptera, Diurna). — Entomofauna, Supplement 1: 329–344.
- LUKHTANOV, V., & LUKHTANOV, A. (1994): Die Tagfalter Nordwestasiens (Lepidoptera, Diurna). — *Herbipoliana* 3, Marktleuthen (Eitschberger).
- MACK, W. (1985): Lepidoptera II. Teil: Rhopalocera, HesperIIDae, Bombyces, Spingees, Noctuidae, Geometridae. — Band V von: FRANZ, H. (Hrsg.), Die Nordost-Alpen

im Spiegel ihrer Landtierwelt. Eine Gebietsmonographie umfassend: Fauna, Faunengeschichte, Lebensgemeinschaften und Beeinflussung der Tiere durch den Menschen.— Innsbruck (Wagner).

- MACKER, ?, & FETTIG, F. J. (1894): 3^{me} supplément au catalogue des Lépidoptères d'Alsace publié en 1880 et 1882. — Mittheilungen der naturhistorischen Gesellschaft in Colmar, N.F., 2 (1891–1894): Seiten? (*).
- MAGNUS, D. (1950): Beobachtungen zur Balz und Eiablage des Kaisermantels *Argynnis paphia* L. — Zeitschrift für Tierpsychologie 7: 435–449 (+).
- MALICKY, H. (1965): Die lepidopterologischen Verhältnisse des Hügellandes zwischen Bodensee und Alpstein (Nordostschweiz). — Zeitschrift der Arbeitsgemeinschaft Österreichischer Entomologen 17 (1/2): 24–62.
- MANLEY, W. B. L., & ALLCARD, H. G. (1970): A field guide to the butterflies and burnets of Spain. — Hampton (E. W. Classey).
- MARIANI, M. (1943): Fauna Lepidopterorum Italiae. Parte I. Catalogo ragionato dei Lepidotteri d'Italia. — Giornale di scienze naturali ed economiche 42 (1940–1941): 1–237.
- MARKTANNER, T. (1987): Wir vertreiben das Paradies. Die letzten Schmetterlinge der Riede und Moore sind bedroht. — S. 102–109 in: BODENSEEKREIS FRIEDRICHSHAFEN (Hrsg.), Leben am See. Heimatjahrbuch des Bodenseekreises 1987. — Tettngang (Senn).
- (1987/1988 a): Die Bedeutung der Lebensräume des Wollmatinger Rieds für Schmetterlinge. — S. 240–242 in: JACOBY, H., Das Naturschutzgebiet „Wollmatinger Ried – Untersee – Gnadensee“: Bedeutung, Schutz und Betreuung. — Naturschutzforum 1/2: 205–306.
- (1987/1988 b): Die Großschmetterlinge (Macrolepidoptera) des „Wollmatinger Rieds“. — S. 272–277 in: JACOBY, H., Das Naturschutzgebiet „Wollmatinger Ried – Untersee – Gnadensee“: Bedeutung, Schutz und Betreuung. — Naturschutzforum 1/2: 205–306.
- MEIER, H. G. (1963): Beitrag zur Lepidopterenfauna des Oberen Murtales von Steiermark und Lungau (Salzburg). Tagfalter. — Mitteilungen des Naturwissenschaftlichen Vereines für Steiermark 93: 242–273.
- MEINEKE, J. U. (1982): Die Großschmetterlinge (Macrolepidoptera) der Verlandungsmoore des württembergischen Albvorlandes. Faunistisch-ökologische Untersuchungen im Komplex Niedermoor – Übergangsmoor – Hochmoor. — Dissertation, Universität Tübingen.
- MEMMINGER, [J. D. G.] VON (1838): Beschreibung des Oberamts Tettngang. — Magstadt (Bissinger), Nachdruck 1979.
- METSCHL, C. (1923): Erste Abteilung: Tagfalter. — S. 7–97 in: METSCHL, C., & SÄLZL, M., Die Schmetterlinge der Regensburger Umgebung unter Berücksichtigung früherer Arbeiten, insbesondere der „Lepidopteren-Fauna der Regensburger Umge-

- gend mit Kelheim und Wörth“ von Anton SCHMID. I. Teil: Großschmetterlinge. – Berichte des Naturwissenschaftlichen Vereins Regensburg 16: 1-97.
- MEUSEL, H., JÄGER, E., RAUSCHERT, S., & WEINERT, E. (Hrsg.) (1978): Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Text Band II, Karten Band II. – Jena (G. Fischer).
- MEYER, W., NOACK, P., RICHTER, O., ULE, C. H., & URBAHN, E. (1924-1925): Die Großschmetterlinge des pommerschen Odertals 1900-1925. – Stettiner Entomologische Zeitung 85: 79-132; 86: 101-166.
- , & URBAHN, E. (1933): Zweiter Nachtrag zur Großschmetterlingsfauna des pommerschen Odertals. (Lep.) 1929-1932. – Stettiner Entomologische Zeitung 94: 153-168.
- MfE etc. (= MINISTERIUM FÜR ERNÄHRUNG, LANDWIRTSCHAFT UND FORSTEN BADEN-WÜRTTEMBERG) (Hrsg.) (1980): Umweltschutz in Baden-Württemberg. Biotopschutz. Information des Ministeriums für Ernährung, Landwirtschaft, Umwelt und Forsten Baden-Württemberg. – Stuttgart.
- MILJANOWSKI, E. S. (1964): Lepidopterenfauna Abchasiens. – Arbeiten der wissenschaftlichen Suchumi-Station für ätherische Ölpflanzen, Teil 5: 91-191 (+).
- MILLER, L. D., & CLENCH, H. K. (1968): Some aspects of mating behaviour in butterflies. – Journal of the Lepidopterist's Society 22 (3): 125-132.
- MOSKALENKO, D. Y. (1992): Fauna and ecology of Rhopalocera (Lepidoptera) on the boundary between forest-steppe and steppe zones of the left-bank Ukraine. – Entomological Review 71: 48-55. [Russisches Original in Entomologicheskoye obozreniye 70 (4) (1991): 785-792.]
- MOUCHA, J., & NOVAK, I. (1960): Ergebnisse der Erforschung der Lepidopteren-Fauna der Sowakei (1946-1960). – Acta Faunistica Entomologica Musei Nationalis Praegae 6: 45-91.
- MRAČEK, Z. (1989): Contribution a la connaissance des Lépidoptères diurnes de la Kouïtie (Lepidoptera Rhopalocera et Hesperiiidae). – Linneana Belgica 12 (4): 138-188.
- NEKRUTENKO, Y. P. (1985): Bularousye Cheshuekr Kryma. (The Rhopalocera of the Crimea. A guide.) – Kiev (Naukova Dumka) [in Russisch].
- NEL, J. (1985): Note sur la répartition, les plantes-hôtes et le cycle de développement des Pyrginae en Provence. – Alexanor 14 (2): 51-63.
- (1991-1992): Sur la plasticité écologique et la biologie de quelques Lépidoptères (Rhopalocera) de sud-est méditerranéen de la France. – Linneana Belgica 13 (4): 159-220; 13 (5): 239-270; 13 (6): 287-338.
- NEUSTÄDT, A., & VON KORNAZKI, E. (1842): Abbildung und Beschreibung der Schmetterlinge Schlesiens in systematischer Ordnung. – Erster Theil. Falter oder Tag-schmetterlinge. – Breslau (Neustädt).

- NEUSTETTER, H. (1901): Ein lepidopterologischer Ausflug in die Euganaeen u. nach Battaglia in Ober-Italien. — Jahresbericht des Wiener Entomologischen Vereins 11 (1900): 63-78.
- OBERDORFER, E. (Hrsg.) (1983): Süddeutsche Pflanzengesellschaften. Teil III: Wirtschaftswiesen und Unkrautgesellschaften. Zweite, stark bearbeitete Auflage. — Stuttgart, New York (G. Fischer).
- (1994): Pflanzensoziologische Exkursionsflora. VII., überarb. u. erg. Aufl. — Stuttgart (Ulmer).
- OBERTHÜR, C. (1910): Notes pour servir à établir la faune française et algérienne des lépidoptères. (Suite). — Études de Lépidoptérologie comparée 4: 15-691.
- (1911): Supplément aux notes pour servir à établir la faune française et algérienne des Lépidoptères (Vol. III et IV). — Études de Lépidoptérologie comparée 5 (1): 183-225.
- , & H. ROWLAND-BROWN (1911): Observations rectificatives et complémentaires relatives aux Hesperidae. — Études de Lépidoptérologie comparée 5 (2): 99-109.
- OGCHSENHEIMER, F. (1807): Die Schmetterlinge von Europa. Erster Band. Erste Abtheilung. — Leipzig (G. Fleischer).
- OERTER, K. (1988): Beitrag zur Faunistik der hessischen Dickkopffalter. (Lepidoptera: Hesperidae). — Mitteilungen des Internationalen Entomologischen Vereins 13 (2): 41-88.
- OLIVIER, A. (1993): The butterflies of the Greek island of Ródos: Taxonomy, faunistics, ecology and phenology with a tentative synthesis on the biogeography of the butterflies of Kríti (Crete), Kárhothos, Ródos, the Eastern Aegean islands and Kípros (Cyprus) (Lepidoptera: Hesperioidea & Papilionidea). — Antwerpen (Vlaamse Vereniging voor Entomologie).
- OPPERMANN, R. (1987): Tierökologische Untersuchungen zu Biotopmanagement in Feuchtwiesen. Ergebnisse einer Feldstudie an Schmetterlingen und Heuschrecken im württembergischen Alpenvorland. — Natur und Landschaft 62 (6): 235-241.
- , REICHHOLF, J., & PFADENHAUER, J. (1987): Beziehungen zwischen Vegetation und Fauna in Feuchtwiesen — untersucht am Beispiel von Schmetterlingen und Heuschrecken in zwei Feuchtgebieten Oberschwabens. — Veröffentlichungen aus Naturschutz und Landschaftspflege in Baden-Württemberg 62: 347-379.
- ORTALI, A., & BERTACCINI, E. (1987): Le farfalle diurne d'Italia. Catalogo e notizie con 12 tavole a colori. Illustrate tutte le farfalle diurne della Romagna. — Ravenna (Comune di Ravenna, Assessorato alla cultura, Museo Ornitologico e di Scienze Naturali).
- OSTHELDER, L. (1925): Die Schmetterlinge Südbayerns und der angrenzenden nördlichen Kalkalpen. I. Teil. Die Großschmetterlinge. 1. Heft. Allgemeiner Teil —

Tagfalter. — Mitteilungen der Münchner Entomologischen Gesellschaft **15**, Bei-
lage: 1-166.

- PACLT, J., & SMELHAUS, J. (1948): Revizia ceskoslovenských sumracnikov. Revision of the Hesperidae occurring in Czechoslovakia. — Prirodov. Sb. 3: 201-221 [in Tschechisch mit englischer Zusammenfassung].
- PAMPERIS, L. (1997): The Butterflies of Greece. — Athen (Bastas-Plessas).
- PARENZAN, P. (1975): Contributo alla conoscenza della Lepidotterofauna dell'Italia meridionale. I. Rhopalocera di Puglia e Lucania. — Entomologica **11**: 87-154.
- PAUL, H., & PLÖTZ, C. (1872): Verzeichniss der Schmetterlinge welche in Neu-Vorpommern und auf Rügen beobachtet wurden. — Mittheilungen aus dem Naturwissenschaftlichen Vereine von Neu-Vorpommern und Rügen **4**: 52-115.
- PAULY, [A.] (1841): Beschreibung des Oberamts Wangen. — Magstadt (Bissinger), Nachdruck 1982.
- PEARSON, D. H. (1921): The Pyrenees in 1920. — Entomologist's Record and Journal of Variation **33**: 7-10.
- PFAEHLER-ZIEGLER, H. (1922): Die Schmetterlingsfauna des Kantons Schaffhausen und der angrenzenden Gebiete. — Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft Schaffhausen **1**: 20-28.
- PFAFF, S. (1995): Nahrungsbiologie von Lepidopteren am Beispiel heimischer Hesperidae. — Diplomarbeit, Institut für Allgemeine und Spezielle Zoologie der Justus-Liebig-Universität Gießen [unveröffentlicht].
- , & XYLANDER, W. E. R. (1995): Blumenstetigkeit bei Dickkopffaltern (Lepidoptera: Hesperidae). — Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft, Kurzpublikationen — Short Communications, 88. Jahresversammlung 1995 in Kaiserslautern: 214.
- , & —— (1996): Nahrungspflanzenspezifität und Blumenstetigkeit bei imaginalen Hesperiden (Insecta: Lepidoptera). — Verhandlungen des Westdeutschen Entomologentages 1995: 37-45.
- PICARD, J. (1947): Notes sur les Hesperidae Pyrginae des régions paléarctiques. Tribus des Erynnidi, Carcharodidi et Pyrgidi. — Bulletin de la Société entomologique de France **52**: 129-134.
- (1948 a): Les Hesperidae du département du Gard d'après les chasses de R. GAILLARD. — Lambillionea **48**: 25-30, 34-42.
- (1948 b): Notes sur les Hesperidae. — Bulletin de la Société entomologique de Mulhouse **1948**: 33-35.
- (1949): Lépidoptères Hesperidae des départements de l'Ille-et-Vilaine et des Côtes-du-Nord. — L'Entomologiste **5** (5-6): 163-169.
- (1949): Notes sur les Hesperidae français. — Revue Française de Lépidopterologie **12**: 23-31 (*).

- PINKER, R. (1958): Beitrag zur Lepidopterenfauna des südlichen Burgenlandes. — Zeitschrift der Wiener Entomologischen Gesellschaft, Jg. 43 (= Bd. 69): 98–101, 133–135, 147–151, 153–157.
- PIVNICK, K. A., LAVOIE-DORNIK, J., & MCNEIL, J. N. (1992): The role of the androconia in the mating behaviour of the European skipper, *Thymelicus lineola*, and evidence for a male sex pheromone. — Physiological Entomology 17: 260–268.
- , & MCNEIL, J. N. (1985 a): Effects of nectar concentration on butterfly feeding: measured feeding rates for *Thymelicus lineola* (Lepidoptera: Hesperidae) and a general feeding model for adult Lepidoptera. — Oecologia 66: 226–237.
- , & —— (1985b): Mate location and mating behavior of *Thymelicus lineola* (Lepidoptera: Hesperidae). — Annals of the Entomological Society of America 78: 651–656.
- , & —— (1987): Puddling in butterflies: sodium affects reproductive success in *Thymelicus lineola*. — Physiological Entomology 12: 461–472.
- PLÖTZ, C. (1879): Hesperina HERR. SCH. — Stettiner Entomologische Zeitung 40: 175–180.
- (1884): Analytische Tabellen der Hesperinen-Gattungen *Pyrgus* und *Carcharodus*. — Mittheilungen aus dem Naturwissenschaftlichen Vereine von Neu-Vorpommern und Rügen 15: 1–24.
- PN-SBN (= PRO NATURA — SCHWEIZERISCHER BUND FÜR NATURSCHUTZ, Hrsg.) (1997): Schmetterlinge und ihre Lebensräume. Arten, Gefährdung, Schutz. Schweiz und angrenzende Gebiete. Band 2. — Egg (Fotorotar AG).
- POPESCU-GORJ, A. (1987): La liste systématique révisée des espèces de Macrolépidoptères mentionnées dans la faune de Roumanie. Mise à jour de leur classification et nomenclature. — Travaux du Muséum d'Histoire naturelle „Grigore Antipa“ 29: 69–123.
- POWELL, H. (1914): Notes sur les premiers états de *Carcharodus stauderi* REVERDIN. — S. 43–54 in: REVERDIN, J., Notes sur les genres *Carcharodus*, *Hesperia* et *Thanaos* — Bulletin de la Société Lépidoptérologique de Genève 3 (1): 38–77.
- (1918): Observations sur les premiers états de *Carcharodus altheae* HUEBNER. — Études de Lépidoptérologie comparée 16: 343–352. [Sollte laut einem Vermerk am Ende des Artikels fortgesetzt werden, entgegen dieser Ankündigung gibt es aber zumindest in den Bänden 17 bis 19 keine entsprechende Arbeit.]
- PRETSCHER, P. (1984): Rote Liste der Großschmetterlinge (Macrolepidoptera). — S. 53–66 in: BLAB, J., NOVAK, E., & SUKOPP, H. (Hrsg.), Rote Liste der gefährdeten Tiere und Pflanzen in der Bundesrepublik Deutschland. Erweiterte Neubearbeitung. — Naturschutz aktuell 1. Greven (Kilda).
- QUERCI, O. (1931–1932): Bibliografia dei Rhopaloceri del Portogallo. — Arquivos do museo Bocage 2: 1–56, 3: 59–112.

- (1932): Contributo alla conoscenza della biologia dei Rhopaloceri iberici. — *Treballs del Museu de ciències naturals de Barcelona* 14: 1-269.
- QUINGER, B., SCHWAB, U., RINGLER, A., BRÄU M., STROHWASSER, R., & WEBER, J. (1995): Lebensraumtyp Streuwiesen. — *Landschaftskonzept Bayern, Band II.9*. [Hrsg. v. BAYERISCHES STAATMINISTERIUM FÜR LANDESENTWICKLUNG UND UMWELTFRAGEN (StMLU) und BAYERISCHE AKADEMIE FÜR NATURSCHUTZ UND LANDSCHAFTSPFLEGE (ANL)], München.
- RAGUSA, E. (1916): Elenco dei Lepidotteri di Sicilia (cont.). — *Il Naturalista siciliano* 23: 27-61, 144-178.
- RÁKOSY, L., & WEBER, W. (1986): Die Großschmetterlinge von Sighisoara (Schässburg) und Umgebung, Siebenbürgen, Rumänien (Lepidoptera). — *Atalanta* 16 (3/4): 315-392.
- RAPPAZ, R. (1979): *Les papillons du Valais (Macrolépidoptères)*. — Martigny (Pillet).
- RAUSHER, M. D. (1978): Search image for leaf shape in a butterfly. — *Science* 200: 1071-1073.
- RÉAL, P. (1945-1946): Les Lépidoptères Rhopalocères du Vercors de du sud-ouest de Grenoble. — *Bulletin mensuel de la Société linnéenne de Lyon* 14: 103-146, 202-214; 15: 6-16.
- REBEL, H. (1910): *Fr. BERGE's Schmetterlingsbuch nach dem gegenwärtigen Stande der Lepidopterologie neu bearbeitet und herausgegeben. Neunte Auflage*. — Stuttgart (Schweizerbart).
- REICHL, E. R. (1992): *Verbreitungsatlas der Tierwelt Österreichs. Bd. 1. Lepidoptera – Diurna. Tagfalter*. — Linz.
- REINHARDT, R. (1983): Beiträge zur Insektenfauna der DDR: Lepidoptera – Rhopalocera et Hesperidae. Teil II. — *Entomologische Nachrichten und Berichte* 26, Beiheft 2: 1-79.
- (1993): Übersicht zum Stand der faunistischen und bibliographischen Erfassung der Tagfalter in den deutschen Bundesländern mit einer Checkliste der Tagfalter der Bundesrepublik Deutschland (Lep., Rhopalocera). — *Entomologische Nachrichten und Berichte* 37 (4): 201-212.
- , & THUST, R. (1993): Zur Entwicklung der Tagfalterfauna 1981-1990 in den ost-deutschen Ländern mit einer Bibliographie der Tagfalterliteratur 1949-1990 (Lepidoptera, Diurna). — *Neue Entomologische Nachrichten* 30: 1-281.
- REITHINGER, H. (1937): Aussterbende Falter im Bodenseegebiet. — *Entomologische Zeitschrift, Frankfurt am Main*, 50: 543-544.
- REUTTI, C. (1898): *Übersicht der Lepidopteren-Fauna des Grossherzogtums Baden (und der anstossenden Länder). Zweite Ausgabe*. — Berlin (Gebr. Borntraeger).
- REVERDIN, J. L. (1910): *Carcharodus althaeae* Hb. et *Carcharodus baeticus* RAMBUR. — *Bulletin de la Société entomologique de France* 16: 335-336.

- (1913): Notes sur les genres *Hesperia* et *Carcharodus*. — Bulletin de la Société Lépidoptérologique de Genève 2: 212-237.
- (1914): Notes sur les genres *Carcharodus*, *Hesperia* et *Thanaos*. — Bulletin de la Société Lépidoptérologique de Genève 3 (1): 38-77.
- (1915): Espèces paléarctiques nouvelles des genres „*Carcharodus*“ et „*Hesperia*“. — Bulletin de la Société Lépidoptérologique de Genève 3 (2): 103-116.
- REZBANYAI-RESER, L. (1993): Elenco critico aggiornato dei Macrolepidotteri del cantone Ticino, Svizzera meridionale (Insecta, Lepidoptera). — Bollettino della Societa ticinese di Scienze naturali 81 (1): 39-96 [deutschsprachiger Originaltext in Entomologische Berichte Luzern 30: 31-48, 1993].
- RIBBE, C. (1909-1912): Beiträge zu einer Lepidopteren-Fauna von Andalusien (Süd-Spanien). Macrolepidopteren. — Deutsche Entomologische Zeitschrift „Iris“ 23, Beiheft 1: (1)-(96); 23, Beiheft 2: (97)-(228); 25, Beiheft 3+4: (229)-(295).
- RICHTER, V. K. J. (1912): Ei-Beschreibungen, sowie Nachträge und Berichtigungen zu anderen (Lepidopt.). — Internationale Entomologische Zeitschrift, Guben, 6: 57-58, 67-68, 72-73, 89-90, 97-98, 101-102.
- RIECKEN, U., RIES, U., & SSYMANK, A. (1994): Rote Liste der gefährdeten Biotoptypen der Bundesrepublik Deutschland. — Bonn-Bad Godesberg (Hrsg. v. BUNDESAMT FÜR NATURSCHUTZ). — Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz 41.
- ROESLER, R. U. (1980): Die gefährdeten Tagfalter (Rhopalocera — Lepidoptera — Schmetterlinge) der Pfalz und ihre Biotope. — Pfälzer Heimat 31: 134-147.
- (1988): Der Gefährdungsgrad der Tagfalter der Pfalz in Bezug auf ihre Biotopbindung. — Mitteilungen der Pollichia, des pfälzischen Vereins für Naturkunde und Naturschutz 75: 211-260.
- ROMANISZYN, J., & SCHILLE, F. (1930-1931): Fauna motyli polski (Fauna Lepidopterorum Poloniae). Tom I, II. — Prace monograficzne komisji fizjograficznej 6: 1-552; 7: 1-358.
- ROWLAND-BROWN, H. (1916): Notes on some spring and autumn butterflies of Cannes and the neighbourhood. — The Entomologist 49: 71-76, 103-106, 130-132, 149-152, 175-178.
- RP Tü (= REGIERUNGSPRÄSIDIUM TÜBINGEN) (Hrsg.) (1995): 250 Naturschutzgebiete im Regierungsbezirk Tübingen. — Sigmaringen (Thorbecke).
- RUCKSTUHL, T. (1980): Schmetterlinge: Tagfalter Europas erkennen und benennen. — Niedernhausen/Ts. (Falken).
- RÜHL, F., & HEYNE, A. (1895): Die palaearktischen Grossschmetterlinge und ihre Naturgeschichte. Erster Band: Tagfalter. — Leipzig (Heyne).
- RUNGS, C. E. E. (1988): Liste-inventaire systématique et synonymique des Lépidoptères de Corse. — Alexanor, Supplement zu Bd. 15: [1]-[86].

- SALA, G. (1996): I lepidotteri diurni del comprensorio gardesano. Butterflies of Lake Garda and the surrounding territory. — Saló (SEM Editrice).
- SCHAIDER, P., & JAKŠIĆ, P. (1988): Die Tagfalter von Jugoslawisch Mazedonien. Diurna (Rhopalocera und Hesperiiidae). — München (Selbstverlag).
- SCHUEBEL, A. (1985): „Papillon“. — In: Encyclopédie d'Alsace, S. 5814-5824 (*).
- SCHIEFERER, M., & MEIXNER, A. (1912-1913): Die Lepidopterenfauna Steiermarks. — Mitteilungen des Naturwissenschaftlichen Vereines für Steiermark 48 (1911): 320-337; 49 (1912): 267-314.
- SCHIESS-BÜHLER, C. (1993): Tagfalter im Schaffhauser Randen. — Neujahrsblatt der Naturforschenden Gesellschaft Schaffhausen 45.
- SCHMID, A. (1885-1886): Die Lepidopteren-Fauna der Regensburger Umgebung mit Kelheim und Wörth. — Correspondenz-Blatt des Naturwissenschaftlichen Vereines (früher zoologisch-mineralogischer Verein) in Regensburg 39: 21-46, 75-95, 97-135, 151-201; 40: 19-58, 83-98, 101-224.
- SCHMIDLIN, A. (1948-1949): Die Schmetterlingsfamilie Hesperiiidae (Dickkopffalter). — Entomologisches Nachrichtenblatt, 2: 62-70, 84-86, 88-91; 3: 2-11.
- SCHNEIDER, C. (1936): I. Macrolepidoptera. Großschmetterlinge. Rhopalocera. Echte Tagfalter. — S. 184-208 in: SCHNEIDER, C., & WÖRZ, A., Die Lepidopterenfauna von Württemberg. — Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg 92: 181-208.
- SCHÖNFELDER, P., & BRESINSKY, A. (Hrsg.) (1990): Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen Bayerns. — Stuttgart (Ulmer).
- SCHUMANN, E. (1903): Die in der Provinz Posen beobachteten Grossschmetterlinge. — Zeitschrift der naturwissenschaftlichen Abteilung der deutschen Gesellschaft für Kunst und Wissenschaft 9: 33-109.
- SCHUSTER, S. (1994): Schützen die Naturschutzgebiete unsere Natur? — Kosmos 1994 (12): 24-25.
- SBN (SCHWEIZERISCHER BUND FÜR NATURSCHUTZ, Hrsg.) (1987): Tagfalter und ihre Lebensräume. Arten, Gefährdung, Schutz. — Basel (Selbstverlag).
- SCOBLE, M. J. (1992): The Lepidoptera. Form, function and diversity. — Oxford (Oxford University Press).
- SCOTT, J. A. (1973): Mating of butterflies. — Journal of Research on the Lepidoptera 11 (2) (1972): 99-127.
- (1974): Mate-locating behavior of butterflies. — American Midland Naturalist 91: 103-117.
- (1986): The butterflies of North America. A natural history and field guide. — Stanford (Stanford University Press).

- SEBALD, O., SEYBOLD, S., & PHILIPPI, G. (Hrsg.) (1990): Die Farn- und Blütenpflanzen Baden-Württembergs. Band 1. Allgemeiner Teil; Spezieller Teil (Pteridophyta, Spermatophyta). – Stuttgart (Ulmer).
- SEEBAUER, H. (1960): Die Großschmetterlinge des Gebietes um Passau. – Nachrichtenblatt der Bayerischen Entomologen 9: 19-29, 36-39, 45-48, 59-64, 68-72, 75-79, 93-96, 101-104.
- SEGERER, A., NEUMAYR, L., & NEUNER, A. (1987): Interessante „Macrolepidopteren“-Funde aus Regensburg und Umgebung (1). (12. Beitrag zur Kenntnis der Schmetterlingsfauna von Regensburg). – Galathea, Berichte des Kreises Nürnberger Entomologen 5 (2): 26-39.
- SEILER, R. (1888): [Kleine Mittheilung]. – Entomologische Zeitschrift 2: 65.
- SELLIER, R. (1971): Etude morphologique en microscopie électronique à balayage de quelques types d'androconies alaires chez les Lépidoptères diurnes. – Comptes Rendus des Séances de l'Académie des Sciences D 273: 2250-2553.
- (1972): Etude ultrastructurale en microscopie électronique à balayage et essai d'interprétation du mode de fonctionnement des poils androconiaux alaires chez les Hesperiiidae (Lepidoptera Rhopalocera). – Comptes Rendus des Séances de l'Académie des Sciences D 275: 2239-2542.
- SETTELE, J., & GEISSLER, S. (1989): Beziehungen zwischen Flora und Schmetterlingsfauna von Pfeifengraswiesen im Südlichen Pfälzerwald unter besonderer Berücksichtigung der Methodik, Isolation und Bewertung. – Mitteilungen der Pollichia, des pfälzischen Vereins für Naturkunde und Naturschutz 76: 105-132.
- SHAW, M. R. (1990): Parasitoids of European butterflies and their study. – S. 449-479 in: KUDRNA, O. (Hrsg.), Butterflies of Europe, vol. 1. Introduction to lepidopterology. – Wiesbaden (Aula).
- SHEPARD, H. H. (1931-1936): Hesperidae: Subfamilia Pyrginae. – In: STRAND, E., Lepidopterorum Catalogus, Partes 47, 64, 69 et 74. – Berlin, 's-Gravenhage (W. Junk). [Enthält zahlreiche, hier nicht genannte Literaturangaben vor allem faunistischen Inhalts.]
- SILBERGLIED, R. E. (1984): Visual communication and sexual selection among butterflies. – S. 207-223 in: VANE-WRIGHT, R., & ACKERY, P. R. (Hrsg.): The biology of butterflies. – London (Academic Press).
- SINGER, M. C. (1984): Butterfly-hostplant relationships: host quality, adult choice and larval success. – S. 81-88 in: VANE-WRIGHT, R., & ACKERY, P. R. (Hrsg.): The biology of butterflies. – London (Academic Press).
- SKALA, H. (1912-1913): Die Lepidopterenfauna Mährens. – Verhandlungen des Naturforschenden Vereines in Brünn 50 (1911): 63-241; 51 (1912): 115-377.
- (1946): Mitteilungen zur Falterfauna von Oberösterreich. – Zeitschrift der Wiener Entomologischen Gesellschaft 31 (= Bd. 57): ???-106 (*).

- SPEISER, P. (1903): Die Schmetterlingsfauna der Provinzen Ost- und Westpreussen. – Königsberg (W. Koch) (Beiträge zur Naturkunde Preussens 9).
- SPEYER, A. (1878-1879): Die Hesperiden-Gattungen des europäischen Faunengebiets. – Stettiner Entomologische Zeitung 39: 167-193, 40: 477-500.
- (1879): Lepidopterologische Notizen. – Stettiner Entomologische Zeitung 40: 151-155.
- , & SPEYER, A. (1858): Die geographische Verbreitung der Schmetterlinge Deutschlands und der Schweiz. Nebst Untersuchungen über die geographischen Verhältnisse der Lepidopterenfauna dieser Länder überhaupt. Erster Theil. Die Tagfalter, Schwärmer und Spinner (*Papilio*, *Sphinx* et *Bombyx* s. l.). – Leipzig (Engelmann).
- , & — (1862): Die geographische Verbreitung der Schmetterlinge Deutschlands und der Schweiz. Nebst Untersuchungen über die geographischen Verhältnisse der Lepidopterenfauna dieser Länder überhaupt. Zweiter Theil. Die Noctuiden im weitern Sinne. (*Cymatophoridae*, *Noctuina* s. str., *Deltoidea*, *Chloëphoridae*, *Nolidae*, *Brephides*). Nebst Nachträgen zu ersten Theile. – Leipzig (Engelmann).
- SPORMANN, K. (1909): Die in Neuvorpommern bisher beobachteten Grossschmetterlinge (mit besonderer Berücksichtigung der näheren Umgebung Stralsunds). Ein Beitrag zur Macrolepidopterenfauna Pommerns. Zweiter Teil: Die Geometriden und ein Nachtrag. – Jahresbericht des Gymnasiums zu Stralsund 1909: 1-36.
- SPULER, A. (1908): Die Schmetterlinge Europas. Dritte Auflage von Prof. E. HOFMANN'S Werk: Die Gross-Schmetterlinge Europas. I. Band. Allgemeiner Teil – Spezieller Teil. *Rhopalocera*, *Hesperiiidae*, *Sphingidae*, *Notodontidae*, *Thaumtopoeidae*, *Drepanidae*, *Saturniidae*, *Lemoniidae*, *Endromididae*, *Lasiocampidae*, *Lymantriidae*, *Noctuidae*, *Cymatophoridae* und *Brephidae*. – Stuttgart (Schweizerbart).
- (1910): Die Raupen der Schmetterlinge Europas. Zweite Auflage von Prof. E. HOFMANN'S gleichnamigem Werk. IV. Band von: Die Schmetterlinge Europas. – Stuttgart (Schweizerbart).
- STANDEN, R. S. (1893): Among the butterflies in Corsica. – *The Entomologist* 26: 236-238, 259-263.
- STANDFUSS, [M.] (1857): Bemerkungen über einige an den Küsten von Spanien und Sicilien fliegende Falter (Schluss). – Stettiner Entomologische Zeitung 18: 21-35.
- STEEG, M. (1961): Die Schmetterlinge von Frankfurt am Main und Umgebung mit Angabe der genauen Flugzeiten und Fundorte. – Frankfurt am Main (Internationaler Entomologischer Verein).
- STEFANELLI, P. (1900): Nuovo catalogo illustrativo dei lepidotteri ropaloceri della Toscana. – *Bollettino della societa entomologica italiana* 32: 156-191, 325-374, 381-396.

- STEINER, A. (1997): Noctuidae (Fortsetzung). — S. 1–622 in: EBERT, G. (Hrsg.): Die Schmetterlinge Baden-Württembergs. Band 6: Nachtfalter IV. — Stuttgart (Ulmer).
- STEPHAN, J. (1923): Die Tagschmetterlinge der Grafschaft Glatz. — Deutsche Entomologische Zeitschrift „Iris“ 37: 20–50.
- STERNECK, J. (1929): Prodromus der Schmetterlingsfauna Böhmens. — Karlsbad (Selbstverlag).
- STEYSKAL, G. C. (1975): Note on the use of the suffixes -fer and -ger in nomenclature. — Proceedings of the Entomological Society of Washington 77 (1): 58.
- STRESEMANN, E. (Hrsg.) (1986): Exkursionsfauna für die Gebiete der DDR und der BRD. Band 2/2. Wirbellose. Insekten — Zweiter Teil. — Berlin (Volk und Wissen).
- STROHWASSER, P. (1994): Errichtung und Sicherung schutzwürdiger Teile von Natur und Landschaft mit gesamtstaatlicher Bedeutung. Projekt: „Murnauer Moos und Moore westlich des Staffelsees“, Bayern. — Natur und Landschaft 69 (7/8): 362–368.
- TAYMANS, C., DELECLUSE, J., GOOSSENS-CROMPHOUT, E., GOOSSENS-CROMPHOUT, M., MAIRIAUX, J. M., MOTTET, P., TAYMANS, P., & TAYMANS, M. (1984): Les Rhopalocères de Grèce. De dagvlinders van Griekenland. — Bulletin de le Cercle Lépidoptérologique Belgique 13 (4-5): 62–76.
- TENNENT, J. (1996): The butterflies of Morocco, Algeria and Tunisia. — Wallingford (Gem).
- TEOBALDELLI, A. (1976): I Macrolepidotteri del Maceratese dei Monti Sibillini (Appennino Umbro-Marchigiano). (Primo contributo alla conoscenza dei Lepidotteri delle Marche). — Note ed Appunti sperimentali di Entomologia agraria 16: 81–346.
- THÖNY, H. (1995): Beitrag zur Schmetterlingsfauna der Region Ingolstadt/Eichstätt. Festschrift zum 25jährigen Bestehen der Entomologischen Gesellschaft Ingolstadt e.V. — Facetta, Supplementum 1: 1–125.
- TURNER, J. (1948): Die Schmetterlinge Kärntens und Osttirols. Faunistik und Ökologie. Macros. — Carinthia II, 10. Sonderheft: 1–200.
- (1964): Die Lepidopterenfauna jugoslawisch Mazedoniens. I. Rhopalocera, Grypocera und Noctuidae. — Posebno Izdanie Prirodonaucen Muzej Skopje 1: 1–158.
- THUST, R., VOIGT, M., & BROCKMANN, E. (1997): Zur rasterelektronenmikroskopischen Morphologie der Eier europäischer Pyrginae (Lepidoptera: Hesperidae). — Nachrichten des Entomologischen Vereins Apollo, N.F., 18 (2/3): 109–128.
- TINBERGEN, N., MEEUSE, B. J. D., BOERMA, L. K., & VAROSSIEAU, W. W. (1942): Die Balz des Samtfalters *Eumetis* (= *Satyrus*) *semele* (L.). — Zeitschrift für Tierpsychologie 5 (1943): 182–226 (+).

- TOLMAN, T., & LEWINGTON, R. (1997): Collins field guide butterflies of Britain & Europe. – London, Glasgow, New York etc. (Harper Collins).
- TREIBER, R., & ALBRECHT, M. (1996): Die Große Schiefkopfschrecke (*Ruspolia nitidula* SCOPOLI, 1786) neu für Bayern und Wiederfund für Deutschland (Orthoptera: Saltatoria). – Nachrichtenblatt der Bayerischen Entomologen 45 (3/4): 60-72.
- TURATI, E. (1929): Lepidotteri. – S. 177-186 in: GHIGHI, A., ISSEL, R., BRIAN, A., SANTUCCI, R., CITTERIO, V., & ALZANI, F., Ricerche faunistiche nelle isole italiane dell'Egeo. – Archivio zoologico italiano 13 (1/2).
- TUTIN, T. G., HEYWOOD, V. H., BURGESS, N. A., MOORE, D. M., VALENTINE, D. H., WALTERS, S. M., & WEBB, D. A. (Hrsg.) (1972): Flora europaea. Volume 3. Diapensiaceae to Myoporaceae. – Cambridge (Cambridge University Press).
- TUTT, J. W. (1896 a): Contributions to the fauna of the Dauphiné Alps. – Entomologist's Record and Journal of Variation 8 (11): 254-260.
- (1896 b): Resting habit of *Nisoniades tages* and *Spilothyrus altheae*. – Entomologist's Record and Journal of Variation 8 (11): 275.
- TUZOV, V. K. (1993): The synonymic list of butterflies from the ex-USSR. – Moscow (Rosagroservica).
- URBAHN, E., & URBAHN, H. (1939): Die Schmetterlinge Pommerns mit einem vergleichenden Überblick über den Ostseeraum. Macrolepidoptera. – Stettiner Entomologische Zeitung 100: 185-826.
- VAN DER POORTEN, D. (1982): Interessante dagvlinderwaarnemingen in Griekenland, juli 1981. – Phegea 10 (2): 77-87.
- VERITY, R. (1919): The various modes of emergence and the number of annual broods of the Grypocera and of the Rhopalocera of southern Europe, illustrated by the Tuscan species. – Entomologist's Record and Journal of Variation 31: 66-72, 104-110, 141-148.
- (1919-1922): Seasonal polymorphism and races of some European Grypocera and Rhopalocera. – Entomologist's Record and Journal of Variation 31: 26-31, 43-48, 87-89, 121-129, 178-184, 193-201; 32: 3-8, 140-152; 33: 170-176, 190-193, 210-214; 34: 12-15, 68-73, 89-93, 124-142.
- (1920): On emergence of the Grypocera and Rhopalocera in relation to altitude and latitude. Illustrated chiefly by the Sibillini Mts. (central Italy) and by the baths of Valdieri (Maritime Alps). – Entomologist's Record and Journal of Variation 32: 65-71, 107-110.
- (1924): Additions and corrections to „List of Grypocera and Rhopalocera of peninsular Italy“. Published in Ent. Rec., vol. XXXV and XXXVI. – Entomologist's Record and Journal of Variation 36: 106-111.
- (1925): New races and forms of Palaearctic Grypocera. – Entomologist's Record and Journal of Variation 37: 41-44, 54-57, 72-76.

- (1934–1936): The lowland races of butterflies of the upper Rhone valley. *Entomologist's Record and Journal of Variation* **46** (Suppl.): 1–40; **47**: 41–76; **48**: 77–90.
- (1940): Le farfalle diurne d'Italia. 1. Considerazioni generali. Superfamiglia Hesperiiidae. – Firenze (Marzocco).
- (1947–1957): Les variations géographiques et saisonnières des papillons diurnes en France 1–3. – Paris (L. le Charles).
- , & QUERCI, O. (1922–?): Races and seasonal polymorphism of the Grypocera and Rhopalocera of peninsular Italy. – *Entomologist's Record and Journal of Variation* **34**: 154–158, 177–183, 195–200, fortgesetzt (*).
- , & — (1923–1924): An annotated list of the races and seasonal polymorphism of the Grypocera and of the Rhopalocera of peninsular Italy. – Nachdruck aus *The Entomologist's Record* [S. 1–20 aus *Entomologist's Record and Journal of Variation* **35**, S. 21–46 aus *Entomologist's Record and Journal of Variation* **36**, dortiger Titel: Races and seasonal polymorphism of the Grypocera and of the Rhopalocera of peninsular Italy]. – London.
- VIIDALEPP, K. J. (1995): *Catalogus Macrolepidopterorum Estoniae*. – Tallinn, Tartu (Teaduste Akadeemia Kirjastus) (Abikis Loodusevaateajale 95).
- , & REMM, H. (1996): *Eesti liblikate määraja*. – Tallinn (Valgus).
- VOLLMANN, F. (1914): *Flora von Bayern*. – Stuttgart (Ulmer).
- VORBRÖDT, K.⁶⁴ ([1911–1912]): Die Schmetterlinge der Schweiz. I. Band. Vorwort. Einleitung. Rhopalocera, Sphingidae, Bombycidae, Noctuidae, Cymatophoridae, Brepidae. – Bern (Wyss).
- VORBRÖDT, C. (1927): Beiträge zur Kenntnis der Gross-Schmetterlingsfauna des Lötschentales. – *Internationale Entomologische Zeitschrift* **20**: 337–340, 345–348, 353–356, 369–370, 385–387, 394–397, 405–408, 417–418, 419, 425–427, 433–435.
- (1928): Die Schmetterlinge von Zermatt. – *Deutsche Entomologische Zeitschrift „Iris“* **42**: 7–130.
- (1930): Tessiner und Misoxer Schmetterlinge. – *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft* **14**: 199–264, 265–328, 329–392.
- , & MÜLLER-RUTZ, J. (1914): Die Schmetterlinge der Schweiz. II. Band. Geometridae, ... – Bern (Wyss).
- WARNECKE, G. (1934): Die Verbreitung der Tagschmetterlinge (Rhopalocera und Grypocera) in Deutschland. – *Entomologische Rundschau* **51**: 259–261.
- (1961): Mehr Kritik und mehr Sorgfalt bei Fundortangaben. – *Entomologische Zeitschrift, Frankfurt am Main*, **71**: 17–28, 40–43.

⁶⁴ = VORBRÖDT, C.

- WATSON, E. Y. (1893): A proposed classification of the HesperIIDae, with a revision of the genera. — *Proceedings of the Zoological Society of London 1893* (1): 3–193.
- WEGELIN, H. (1908): Beiträge zur Schmetterlingsfauna des Kantons Thurgau. I. Grossschmetterlinge. — *Mitteilungen der Thurgauischen Naturforschenden Gesellschaft* 18: 63–110.
- WEHRLI, E. (1913): Die Grossschmetterlinge von Frauenfeld und der weitem thurgauischen Umgebung. — *Mitteilungen der Thurgauischen Naturforschenden Gesellschaft* 20: 227–280.
- (1924): Nice-St. Martin Vesubie-Digne. Ein Beitrag zur Lepidopterenfauna der Alpes Maritimes und der Basses Alpes. — *Deutsche Entomologische Zeitschrift „Iris“* 38: 50–57, 59–98.
- WEIDEMANN, H. J. (1988): Tagfalter. Band 2. Biologie — Ökologie — Biotopschutz. — Melsungen (Neumann-Neudamm).
- (1995): Tagfalter: beobachten, bestimmen. 2., völlig neu bearb. Aufl. — Augsburg (Naturbuch).
- WEISS, J. C. (1979): Liste commentée des Lépidoptères de Lorraine-Alsace et des régions limitrophes. Part. 1: Rhopalocera et Zygaenidae. — *Linneana Belgica* 7 (11): 411–434.
- WHEELER, G. (1903): The butterflies of Switzerland and the Alps of central Europe. — London (Elliott Stock).
- WIKLUND, C. (1984): Egg-laying patterns in butterflies in relation to their phenology and the visual apparency and abundance of their host plants. — *Oecologia* 63: 23–29.
- WILDE, O. (1860): Die Pflanzen und Raupen Deutschlands. Versuch einer lepidopterologischen Botanik. Erster Theil. Systematische Beschreibung der Pflanzen unter Angabe der an ihnen lebenden Raupen. — Berlin (Mittler & Sohn).
- (1861): Die Pflanzen und Raupen Deutschlands. Versuch einer lepidopterologischen Botanik. Zweiter Theil. Systematische Beschreibung der Raupen unter Angabe ihrer Lebensweise und Entwicklungszeiten. — Berlin (Mittler & Sohn).
- WOCKE, F. (1872–1874): Verzeichniß der Falter Schlesiens. — *Zeitschrift für Entomologie, N.F.*, 3: I–II, 1–86; 4: 1–108, I–IV.
- WOLF, P. (1927): Die Großschmetterlinge Schlesiens. Auf Veranlassung des Vereins für schlesische Insektenkunde zu Breslau. — Breslau (Vater).
- ZELLER, P. C. (1847): Bemerkungen über die auf einer Reise nach Italien und Sicilien gesammelten Schmetterlingsarten. — *Isis von OKEN* 1847 (2): 121–159; (3): 213–233, 284–308; (4): 401–457; (7): 483–522; (8): 561–594; (9): 693–673; (10): 721–771; (11): 800–859; (12): 880–940.
- (1854): Lokalitäten an der Ostküste Siciliens in lepidopterologischer Sicht dargestellt. — *Bulletin de la Société impériale des naturalistes de Moscou* 27: 3–52.

- ZERKOWITZ, A. (1946): The Lepidoptera of Portugal. — Journal of the New York Entomological Society **54**: 51–87, 115–165, 211–261.
- ZINNERT, K. D. (1983): Die Schmetterlinge (Lepidoptera) des Naturschutzgebietes Mindelsee. — S. 675–706 in: Der Mindelsee bei Radolfzell. Monographie eines Naturschutzgebietes auf dem Bodanrück. — Natur- und Landschaftsschutzgebiete Baden-Württembergs **11**.

Internet-Seiten (URLs) mit Bezug auf *Carcharodus floccifera*:

(Stand: Ende 1997 beziehungsweise nachgetragene März 1998. Wegen der geringen Stabilität und „Haltbarkeit“ dieser Internetadressen ohne jede Gewähr.)

<http://www.dragonet.es/usuarios/dolsa/andorra.htm>

<http://www.emporion.net/papallones/fitxes/0035.htm>

<http://www.funet.fi/pub/sci/bio/life/insecta/lepidoptera/ditrysia/hesperioidea/hesperiidae/pyrginae/carcharodus/index.html>

http://www.unict.it/dipartimenti/biologia_animale/webnatur/insetti/lepidolepido2.htm

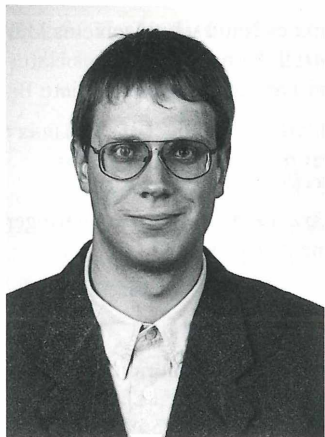
<http://www.ut.ee/BGZM/diurna/he/index.html>

<http://www.ut.ee/BGZM/diurna/>

<http://www.zbi.ee/~tiit/uudised/frames1.html>

Eingegangen: 20. ix. 1997, 2. i. 1998

Die Autoren



Martin ALBRECHT (* 1970 in Kempten) wuchs im Allgäu und am Bodensee auf, Studium der Verwaltungswissenschaft an der Universität Konstanz, Abschluß Diplomverwaltungswissenschaftler. Seit 1996 in einem Saarbrücker Beratungs- und Softwarehaus tätig. Beschäftigte sich von klein auf mit Schmetterlingen, intensiviert seit 1991. Lepidopterologischer Schwerpunkt bisher auf Tagfaltern (Biologie, Ökologie, Verhalten). Betreibt seit 1985 auch Schmetterlingsfotografie. Mehrere Jahre im Deutschen Jugendbund für Naturbeobachtung (DJN) aktiv.

Martin GOLDSCHALT (* 1959 in Wangen im Allgäu), von Beruf Polizeibeamter. Seit der Schulzeit Beschäftigung mit Schmetterlingen. Lokalfaunistische Erfassung der Umgebung von Wangen im Allgäu (Schwerpunkt: Tagfalter, daneben andere Schmetterlinge und Heuschrecken). Engagement im regionalen Natur- und Umweltschutz.



Reinhold TREIBER (* 1968 in Speyer), Studium der Biologie an der Universität Freiburg, Abschluß Diplombiologie. Seit 1996 für die Bezirksstelle für Naturschutz und Landschaftspflege in der Umweltpädagogik und als freiberuflicher Biologe tätig. Wissenschaftliche Interessengebiete Botanik, Entomologie (Tagfalter, Heuschrecken, Libellen, Schwebfliegen, Wildbienen), Landschnecken. Langjähriges Mitglied im DJN.

