

- — (1966): Deux nouvelles especes du genre *Dorcadion* Dalm. d'Anatolie. — Estr. Boll. Soc. Ent. Ital. **46** Nr. 9—10, p. 145.
- — (1970): Nouveaux *Dorcadion* des collections du Muséum de Paris. — L'Entomologiste **26** Nr. 4, p. 97.
- G a n g l b a u e r, L. (1884): Best. Tab. d. europ. Coleopteren. VIII. Cerambycidae.
- v. H e y d e n, L. (1894): Über *Meloe Olivieri* CHVR. und sechs neue Longicornen aus Kleinasien. — Deutsch. Ent. Z., Heft I, p. 85.
- P i c, M. (1894): Description de deux Coléopteres de la Turquie d'Asie. — l'Echange, Rev. Linnéenne, **10** Nr. 117, p. 110.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Walter B r a u n, Karl-Brennenstuhl-Straße 7, 7400 Tübingen 9

Zur Nischenwahl mitteleuropäischer Wasserschmetterlinge

Von **Josef Reichholf**

(Mit 2 Abbildungen)

1. Einleitung

Die große Masse der Schmetterlinge gehört ernährungsbiologisch zu den primären Pflanzenfressern (Primärkonsumenten). Die im Lebenszyklus erforderlichen Energiemengen werden überwiegend oder ausschließlich im „Freßstadium“, der Raupe, aufgenommen. Das luftgefüllte Tracheensystem kennzeichnet die Schmetterlinge in allen Metamorphosestadien zudem als primär terrestrische Anpassungsformen.

Nur ein geringer Prozentsatz des gesamten Artenspektrums konnte erfolgreich auch aquatische Macrophyten als Nahrungsquelle erschließen. In Mitteleuropa sind es nur 7 Arten von Pyraliden, die zu einem mehr oder weniger weitgehenden Leben im Wasser übergegangen sind. Die im Vergleich zu den Landbiozönosen extrem geringe Repräsentanz aquatischer Verwerter der pflanzlichen Primärprodukte (in der Fraktion der Macrophyten) mag den Anpassungsfreiraum dazu geboten haben. Höhere Wasserpflanzen stellten für phytophage Insekten einen adaptiven Freiraum dar, der jedoch weitgehende Anpassungen an das Wasserleben von primären Landtieren erforderte. Sie lassen sich in zwei Faktorenkomplexe zerlegen: Die atmungsphysiologisch-morphologischen Anpassungen an das Leben im Wasser und die nahrungsökologische Einnischung. Nachdem der Komplex der Atmung bereits von zahlreichen Autoren bearbeitet worden ist (u. a. Bertrand 1954, Portier 1949, Reichholf 1970 und 1973a, Wesenberg-Lund 1943) und die systematischen Verhältnisse bei den mitteleuropäischen Arten weitgehend geklärt sind (Hanneman 1964), können die folgenden Ausführungen auf die ökologische Einnischung der im zentralen Europa vorkommenden Arten konzentriert werden. Eine vergleichende Untersuchung der Nischenwahl gibt es bisher für diese Anpassungsgruppe nicht, obwohl von wenigstens 5 Arten die Biologie ziemlich gut bekannt ist (Berg 1941, Wesenberg-Lund 1943). Auf verglei-

chend-biologische Untersuchungen an außereuropäischen Wasserschmetterlingen sei hier nur ergänzend hingewiesen (Berg 1950, Dyar 1906, McGaha 1954, Müller 1884, Sison 1938, Sunder Lal Hora 1930, Welch 1916), da sie die Weite des gesamten Anpassungsspektrums aufzeigen.

Die mitteleuropäischen Arten nehmen vergleichsweise zu den in den Tropen vorkommenden nur eine bescheidene Position in den aquatischen Lebensgemeinschaften ein. Doch unter bestimmten Umständen, wie z. B. in Zuchtteichen für Wasserpflanzen, Seerosenbecken und botanischen Gärten, können sie sich durchaus bemerkbar machen. Unter günstigen Bedingungen schaffen es einige Arten, die Futterpflanzen stark zu schädigen oder lokal ganz zu vernichten.

Eine ausgeprägte Tendenz zur Dispersion verhindert dabei das Aussterben der örtlichen Populationen. Neue geeignete Biotope werden rasch aufgefunden und besiedelt, z. T. in extrem isolierter Lage (Reichholf 1970, 1973 b).

2. Zur Nischenwahl

2.1 Das Nischenkonzept

Unter der artspezifischen ökologischen Nische wird hier entgegen der landläufigen Auffassung nicht allein die räumliche Einordnung verstanden, sondern das funktionelle Gefüge, in welchem sich die betreffende Art befindet. Dieser von Hutchinson 1958 als multidimensionales System definierte Nischenbegriff ordnet einer jeden Art eindeutig ihren Platz, ihre ökologische Position und Funktion zu. Die Art der sie charakterisierenden Nischendimension, ob räumliche, zeitliche oder mit Funktionen verbundene Größe, spielt hierbei keine Rolle. In der Regel finden sich aber die wichtigsten Nischendimensionen in den Bereichen Nahrungswahl, Technik des Nahrungserwerbs und raum-zeitliche Aufteilung der gruppenspezifischen Nahrung. In einer oder mehrerer dieser Nischendimensionen müssen sich die einzelnen Arten, die um den gleichen Lebensraum konkurrieren, hinreichend voneinander unterscheiden, um dauerhaft nebeneinander existieren zu können. Dieses, nach Gause und Volterra als „Exklusionsprinzip“ bezeichnete ökologische Phänomen ist die Folge begrenzter Verfügbarkeit der lebensnotwendigen Ressourcen. Die Aufteilung, die Nischentrennung, ermöglicht dabei die Koexistenz mehrerer Arten der gleichen „Gilde“ (d. h. der von den gleichen Ressourcen lebenden ökologischen Gruppe, deren Mitglieder einander häufig systematisch nahestehen, was aber keine Bedingung ist!).

Die „Wasserschmetterlinge“ stellen eine solche Gilde dar, da sie sich als aquatische Insekten phytophag von der Primärproduktion der Gefäßpflanzen ernähren und dabei sympatrisch, also im gleichen Lebensraum, vorkommen oder zumindest vorkommen können.

Ist eine solche Gilde vorhanden, so kann man annehmen, daß durch zwischenartliche Konkurrenz die von den vorhandenen Anpassungen ermöglichte „Fundamentalnische“ (i. S. von Hutchinson 1958) auf eine verwirklichte „Realnische“ (i. S. Hutchinson 1958) eingeschränkt wird. Denn jede Art sichert sich ihren Anteil am vorhandenen Spektrum, wobei sie dort am effektivsten wird, wo ihre vorgegebenen Anpassungen am meisten zum Tragen kommen. Obwohl sich beispielsweise die mitteleuropäischen Wasserschmetterlingsarten durchaus polyphag von fast allen Gefäßpflanzen des Süß-

wassers ernähren können, finden sich die einzelnen Arten im Biotop stets vorherrschend auf einer oder einigen wenigen Arten von Wasserpflanzen. Das wird im folgenden näher zu untersuchen sein.

2.2 Die Nischenwahl der mitteleuropäischen Wasserschmetterlingsarten

Aus den Literaturangaben (Berg 1941, Hannemann 1964, Jacobs & Renner 1974, Reichholf 1970, 1973 b und Wessenberg-Lund 1943) sind für die verschiedenen Arten von Wasserschmetterlingen in Mitteleuropa recht unterschiedliche Hinweise auf Art der Biotope und Nahrungswahl zu entnehmen. Das Spektrum reicht von den dicken Blättern der See- und Teichrosen (*Nymphaea* und *Nuphar*) über die dünneren der Seekannen (*Nymphoides peltata*), der Laichkräuter mit flächig ausgebildeten Blattspreiten (z. B. *Potamogeton natans*), den Wasserknöterich (*Polygonium amphibium*) und Froschbiß (*Hydrocharis morsus-ranae*) bis zu den submersen, häufig filiformen Wasserpflanzen, wie Tausendblatt (*Myriophyllum spec.*), Wasserpest (*Elodea canadensis*), Krausen und Kammförmigem Laichkraut (*Potamogeton crispus* und *P. pectinatus*) oder dem Hornkraut (*Ceratophyllum demersum*). Aber auch halbaquatische Uferpflanzen oder schwimmende Formen werden genutzt. Dazu zählen insbesondere die Krebschere (*Stratiotes aloides*), der der Krebssehrenzünsler (*Parapoynx stratiotata*) den Namen verdankt, und die Igelkolben (*Sparganium spec.*) am Ufer, an denen die Raupe von *Nymphula stagnata* frißt. Schließlich bedürfen auch noch die Wasserlinsen der Erwähnung, die für den Teichlinsenzünsler (*Cataclystra lemna*) die wichtigste Nahrungsquelle abgeben. Es sind vor allem die schwimmenden Formen (*Spirodela polyrhiza* und *Lemna minor*), die von Bedeutung sind.

Diese Angaben mögen zeigen, wie weit das Nahrungsspektrum der mitteleuropäischen Wasserschmetterlinge gespannt ist. Praktisch alle in größeren Beständen vorkommenden höheren Wasserpflanzen, in tropischen Gewässern auch filiforme Algen, möglicherweise auch abdriftende Kieselalgen, werden zur Ernährung genutzt. Alle Arten von Wasserschmetterlingen können daher im Rahmen des ihnen überhaupt zugänglichen Pflanzenspektrums als polyphag bezeichnet werden.

Fütterungsversuche ergaben sogar, daß der Seerosenzünsler (*Nymphula nymphaeata*) auch mit Salatblättern gefüttert werden kann (Reichholf 1970). Die fehlenden Wachse bedingen jedoch, daß die Hydrophobie im 3. und 4. Raupenstadium nicht zur Ausbildung kommen kann.

Dies ist bereits ein erster Ansatz zu einer feineren ökologischen Trennung, denn alle Arten, deren Raupen in den späteren Stadien hydrophob werden müssen und sich auf Luftatmung von der Hautatmung umstellen, benötigen Wasserpflanzen mit ausreichender Wachsbeschichtung. Das Pflanzenspektrum läßt sich daher in untergetauchte (submerse) schwimmende und über das Wasser hinausragende (emerse) Formen untergliedern.

Die Dicke der Wachsschicht selbst wird zum nächsten Trennfaktor, denn die kleinen Arten können aufgrund ihrer schwachen Mandibeln das Parenchym der Schwimmblätter nicht erreichen, wenn die Wachsschicht zu dick geraten ist. Die Größe der Schwimmblätter wird damit zur zweiten Trennmöglichkeit.

Die dritte ergibt sich aus der atmungsphysiologischen Befähigung der submers fressenden Raupen. Die Hautatmung bei geschlossenem Tracheensystem reicht bei größeren Raupen zur Sauerstoffversorgung nicht mehr aus. Die heranwachsenden Raupen müssen daher entweder Mechanismen zur Luftatmung (Hydrophobie) oder zur effektiveren Hautatmung (Tracheenkiemen) entwickeln. Hier trennen sich die beiden Hauptlinien der Anpassung der Wasserschmetterlinge in einen Zweig mit Umstellung auf Luftatmung und einen mit Ausbildung von Tracheenkiemen in Konvergenz zu den Trichopteren. Besondere Verhaltensweisen verstärken zudem den Gasaustausch („Schlängeln“). Die Form der Tracheenkiemen ist abhängig von der Sauerstoffspannung des umgebenen Wassers. In den Tropen gibt es „cupuliforme“ und „filiforme“ Typen von Tracheenkiemen in schnellfließendem bzw. stagnierendem Wasser (Reichholf 1973 a, Sunder Lal Hora 1930, Forbes 1911).

Schließlich ergänzt die Übergangszone vom Wasser zum Land das Anpassungsspektrum nach außen. Formen, wie der Schilfhalm (Phragmites communis) bewohnende Rohrzünsler (Schoenobius gigantellus) oder die in Seggenstengeln (Carex spec.) lebende Donacaula mucronella zählen nicht mehr zu den Wasserschmetterlingen im engeren Sinne, auch wenn ihre Einpassung in den Lebensraum sie bis an den unmittelbaren Rand der Gewässer — und mitunter in ihren Futterpflanzen bis unter Wasser — bringt. Erst die an Igelkolben fressende Raupe von Nymphula stagnata signalisiert den eigentlichen Übergang zum Wasserleben, das die Parapoynx-Raupen und die stummelflügeligen Weibchen von Acentropus niveus am stärksten ausgeprägt zeigen. Mit Ausnahme von Acentropus niveus (Berg 1941) bleiben aber die Imagines echte Lufttiere ohne morphologische Veränderungen im Zusammenhang mit dem Wasserleben. Es sind Verhaltensweisen, die im Zusammenspiel mit bereits vorhandenen Eigenschaften das Auftauchen aus dem Wasser oder das partielle Eintauchen zur Eiablage ermöglichen. Die entscheidenden Anpassungen finden sich im Raupen- und Puppenstadium, welche die stärksten Umstellungen auf die aquatische Lebensweise mit sich brachten. Hierüber ist in der Literatur viel publiziert worden, das an dieser Stelle nicht wiederholt werden soll.

Für die Wirksamkeit der unterschiedlichen Einnischung gibt es unter Freilandbedingungen nur indirekte Hinweise, da der Vorgang der Niscentrennung im Zuge der Evolution der einzelnen Arten als im wesentlichen abgeschlossen betrachtet werden kann. Nur Konkurrenzversuche unter kontrollierten Laborbedingungen können direkt das Ausmaß der zwischenartlichen Konkurrenz und die Wirksamkeit der Trennmechanismen nachweisen. Doch da die Laborversuche bei allen möglichen Organismen stets nur die Bestätigung gebracht hatten, daß sich die heute existierenden Arten auf irgend eine Weise ökologisch trennen, wenn sie gemeinsam vorkommen, reicht die indirekte Evidenz der Nischenwahl im Biotop aus.

Die mitteleuropäischen Arten der Wasserschmetterlingsgilde umfassen nach Hanemann (1964) folgende Arten:

Tabelle 1: Artenspektrum mitteleuropäischer Wasserschmetterlinge

- Gattung: *Nausinoe* Hübner, 1825
Nausinoe (*Nymphula*) *nymphaeata* L., 1758
 Gattung: *Nymphula* Schrank, 1802
Nymphula stagnata Donovan, 1806

Nymphula rivulalis Duponchel, 1831

Gattung: *Cataclysta* Hübner, 1825

Cataclysta lemnata L. 1758

Gattung: *Parapoynx* Hübner, 1825

Parapoynx stratiotata L. 1758

Parapoynx nivalis Denis & Schiffermüller, 1775

Gattung: *Acentropus* Curtis, 1834

Acentropus niveus Olivier, 1791

Alle mit Ausnahme von *Nymphula rivulalis* und *Parapoynx nivalis* kommen im Untersuchungsgebiet des Verfassers am unteren Inn sympatrisch vor. Dagegen gibt es offenbar über Vorkommen und Biologie der beiden dort nicht aufgefundenen Arten keine näheren Angaben. Bei beiden Arten sind nach H a n n e m a n n (1964) Raupe und Lebensweise unbekannt, obwohl für *Parapoynx nivalis* „Süd-deutschland und Österreich“ als Vorkommen, für *Nymphula rivulalis* sogar „Südeuropa, Polen und Österreich“ angegeben werden (H a n n e m a n n l. c.).

| <i>Nymphula stagnata</i> | <i>Cataclysta lemnata</i> | <i>Nymphula nymphæata</i> | <i>Parapoynx stratiotata</i> | <i>Acentropus niveus</i> |
|---|---|---|---|---|
| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 |
|  |  |  |  |  |
| Sparganium | Lemna Spirodela | Potamogeton natans Polygonium, Nymphaea | Myriophyllum Stratiotes | Potamogeton crispus/perfol. |

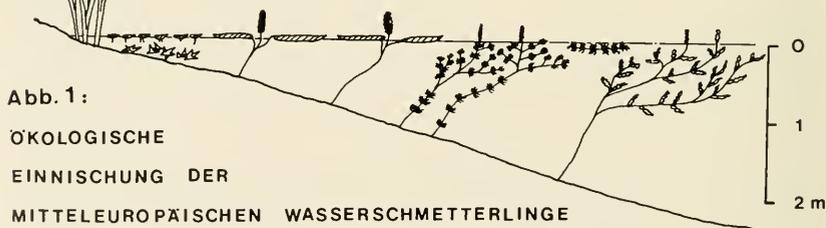


Abb. 1:

ÖKOLOGISCHE

EINNICHTUNG DER

MITTELEUROPÄISCHEN WASSERSCHMETTERLINGE

Belege für diese beiden Arten sind in der „Bayern-Sammlung“ der Zoologischen Staatssammlung München nicht vorhanden. Dagegen existieren Imagines aus Ungarn (Osthelder coll.), Bulgarien (Pfeiffer, coll.) und aus Jugoslawien (Osthelder coll.) sowie zwei Stück aus Österreich (Burgenland, Donnerskirchen am Neusiedler See; Krems) von *Parapoynx nivalis* in der Zoologischen Staatssammlung München. Die 10 Belegstücke von *Nymphula rivulalis* die-

ser Sammlung stammen aus Pommern, Preußen und den Südalpen. Wenn überhaupt, so dürften *Nymphula rivulalis* und *Parapoynx nivialis* höchst selten im zentralen Mitteleuropa vorkommen. Beide Arten sind daher arealmäßig von den jeweils nächst verwandten in diesem Raum getrennt (geographische Isolation).

Die Ausführungen über die ökologische Einnischung der mitteleuropäischen Wasserschmetterlingsarten beschränken sich daher auf die verbleibenden 5 Arten. Für sie ist aus dem sympatrischen Verbreitungsgebiet in Südostbayern die Einnischung in Abb. 1 halbschematisch dargestellt. Die Aufteilung der verschiedenen Abschnitte der Wasserpflanzengürtel und der verschiedenen Wasserpflanzengruppen wird daraus ersichtlich. Die diesem Schema zugrundeliegenden Untersuchungen wurden in den Jahren 1965 bis 1977 an zahlreichen südostbayerischen und oberösterreichischen Gewässern mit Schwerpunkt am unteren Inn zwischen der Salzachmündung und Passau durchgeführt (vgl. auch Reich h o l f 1970 und 1973 b). In Abb. 2 wird eine Einordnung in die drei Hauptdimensionen der ökologischen Nische versucht, die das Prinzip der Niscentrennung auch verdeutlichen soll. Jede „Nische“ erfordert spezielle Anpassungsleistungen in Körperbau und Verhalten, die gewissermaßen ein „Abbild“ der Lebensbedingungen in der betreffenden Nische darstellen. Für die Analyse sind daher beide Wege durchführbar: Die vergleichende Untersuchung der Biologie der einzelnen Arten oder die vergleichende Prüfung der Biotoppräferenzen. Beide vereinigen sich zur artspezifischen Position der einzelnen Art in der Lebensgemeinschaft, speziell in der zugehörigen Gilde.

Von seltenen Massenvermehrungen abgesehen, wie sie insbesondere bei *Acentropus niveus* an wasserpflanzenreichen Seeufern (B e r g 1941, R e i c h h o l f im Druck) vorkommen können, leben die mitteleuropäischen Wasserschmetterlinge in dünnen bis mäßig dichten Be-

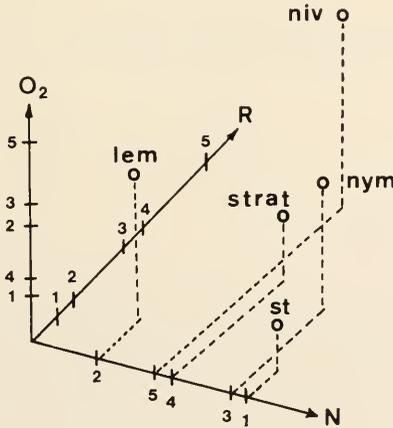


Abb. 2: Schematische Darstellung der Position der 5 sympatrischen Wasserschmetterlingsarten in bezug auf drei Nischendimensionen (N = Art der Nahrung; R = räumliche Dimension; O₂ = Sauerstoffbedarf). 1 = st = *Nymphula stagnata*; 2 = lem = *Cataclysta lemnata*; 3 = nym = *Nymphula nymphaeata*; 4 = strat = *Parapoynx stratiotata*; 5 = niv = *Acentropus niveus*. Vgl. dazu auch Abb. 1.

ständen. Zahlreiche Faktoren ihres Monotops (Schwerdtfeger 1977) kontrollieren die Bestandsentwicklungen außerhalb der zwischenartlichen Konkurrenz. Überschneidungen stärkeren Ausmaßes dürften überhaupt nur in den marginalen Bereichen der ökologischen Nische auftreten und bedeutsam werden.

So ist für wohl alle Arten die Überwinterung der entscheidende Engpaß, der die Bestandsstärke in der nächsten Generation kontrolliert. Biotische wie abiotische Faktoren spielen in dieser Phase zusammen und bedingen hohe Verlustraten (Reicholf 1970). Hier bekommt auch die gegenseitige Beeinflussung durch nicht der Gilde zugehörige Arten mitunter Bedeutung. So verursachen die in den Stengeln des Schwimmenden Laichkrautes (*Potamogeton natans*) minierenden Larven von Chironomiden der Gattung *Cricetopus* erhebliche Verluste bei den in diesen Stengeln überwinterten Raupen von *Nymphula nymphaeata*. Die *Cricetopus*-Larven minieren auch in den Blättern und befelen in den Jahren 1963 und 1969 in den Kontrollgebieten am unteren Inn 10 bis 25 % aller Blätter von *Potamogeton natans*. Auf die sommerliche Freßtätigkeit der *Nymphula nymphaeata*-Raupen hatte dies keinen nennenswerten Einfluß, wohl aber später auf die Überwinterung in den Stengeln. Die von *Cricetopus*-Larven befallenen Stengel starben nämlich bis auf 30 bis 50 cm Wassertiefe ab, während unversehrte nur bis unmittelbar unter der Eisdecke braun wurden. Darunter konnten die Raupen von *N. nymphaeata* erfolgreich überwintern. Unter dem Einfluß der *Cricetopus*-Larven fielen die Verlustraten daher besonders hoch aus. Die nachfolgende Tabelle verdeutlicht diesen Effekt der zwischenartlichen Raumkonkurrenz von Arten, die nicht der gleichen Gilde direkt angehören, die im synökologischen Zusammenhang gegenseitig jedoch nicht minder wirksam werden können.

Tabelle 2: Befall durch *Cricetopus*-Larven und Winterverluste bei *Nymphula nymphaeata*-Raupen (Winter 1967/68 und 1968/69 — jeweils pro 100 kontrollierter Stengel)

| Zahl der Larven/ Zahl der Raupen | November | Februar | Verlust |
|-------------------------------------|----------|---------|---------|
| <i>Cricetopus</i> spec. | 333 | 257 | 27 % |
| <i>Nymphula nymphaeata</i> | 19 | 5 | 74 % |

Der Verlust fällt für die *Nymphula*-Raupen quantitativ viel stärker ins Gewicht. 10 bis 30 überwinterte Raupen pro 100 Stengel von *P. natans* sind die Regel und als Durchschnittswerte für die Untersuchungsgewässer zu betrachten. Die Bestandsverminderung auf 5, vom November 1967 auf Februar 1968 sogar nur auf 3 Stück pro 100 Stengel, bedeutet eine massive Beeinflussung der Populationsdynamik, die ungleich stärker ausfällt als die zwischenartliche Konkurrenz mit anderen Wasserschmetterlingsarten. Dieses Beispiel mag andeuten, daß nicht nur die systematisch nahe verwandten Formen zur Untersuchung der gegenseitigen Beeinflussung in Betracht gezogen werden dürfen. Bei ihnen erfolgten die wesentlichen Schritte der Nischentrennung bereits im Zuge ihrer Entstehungsgeschichte während des Differenzierungsprozesses.

2.3 Kurze Charakterisierung der ökologischen Positionen der einzelnen Arten (Numerierung entsprechend Abb. 1 und 2)

1. *Nymphula stagnata* — Igelkolbenzünsler

Futterpflanzen: Igelkolben (*Sparganium ramosum*) und andere?

Vorkommen: An den Rändern stehender oder schwach fließender Kleingewässer mit dichter Vegetation (Röhricht).

Raupen: In Stengelstücken, köchertragend, hydrophil und hydrophob?

Puppen: In Raupenköchern knapp über der Wasserlinie (?)

Zahl der Generationen: 1

Bemerkungen: Über die Biologie dieser allgemein nicht häufigen aber weit verbreiteten Art ist wenig bekannt. Position: zweifellos im Übergangsbereich zwischen Wasser und Land.

2. *Cataclysta lemnata* — Teichlinsenzünsler

Futterpflanzen: Teichlinse (*Spirodela polyrhiza*), Gemeine Wasserlinse (*Lemna minor*), Dreifurchige Wasserlinse (*Lemna trisulca*); daneben auch junge Blätter anderer Schwimmblattpflanzen.

Vorkommen: Kleine Weiher und Teiche mit dichtem Wasserlinsenteppich, aber auch die Ränder größerer stehender Gewässer. Überwintert im Köcher am Teichboden.

Raupen: Mit Köcher aus Wasserlinsenblättchen, hydrophil und hydrophob.

Puppen: treiben auf der Wasseroberfläche zwischen den Wasserlinsen; schwer zu finden.

Zahl der Generationen: 2 (?)

Bemerkungen: Ebenfalls nur wenig bekannte Art, obwohl sie durchaus häufig vorkommt. Position: Kleinste Fraktion der Schwimmblattpflanzen.

3. *Nymphula nymphaeata* — Seerosenzünsler

Futterpflanzen: Schwimmendes Laichkraut (*Potamogeton natans*), Wasserknöterich (*Polygonum amphibium*) und Seekanne (*Nymphoides peltata*), nicht die See- oder Teichrosen sind die Hauptfutterpflanzen. Daneben fressen die Raupen auch an Durchwachsenem (*P. perfoliatus*), Glänzendem (*P. lucens*) und selbst an Kammförmigem Laichkraut (*Potamogeton pectinatus*).

Vorkommen: Weit verbreitet und häufig an praktisch allen Gewässern mit ausgeprägtem Schwimmblattpflanzen-Gürtel, insbesondere auch an Teichen und verlandeten Kiesgruben. Häufigste Wasserschmetterlingsart im Gebiet.

Raupen: Hydrophil und hydrophob, in Köcher (im ersten Stadium minierend!), überwintern in Stengeln von Wasserpflanzen oder auch am Gewässerboden im Köcher (?).

Puppen: Verpuppung erfolgt unter Wasser an Stengeln oder Blattunterseiten mit Hilfe des letzten Raupenköchers.

Zahl der Generationen: 2

Bemerkungen: Dominante Art der Schwimmblatt-Zone, die gelegentlich sogar an den großen Blättern von *Nymphaea* und *Nuphar* frisst. Dort steht sie jedoch mancherorts unter starkem Konkurrenzdruck des Seerosen-Blattkäfers (*Galerucella nymphaeae*), der ihr überlegen ist (Reichholz 1976). Die Lebensweise des Seerosenzünslers ist neben der von *Acentropus niveus* am besten bekannt.

4. *Parapoynx stratiotata* — Krebscherenzünsler

Futterpflanzen: Tausendblatt (*Myriophyllum spec.*), Hornkraut (*Ceratophyllum demersum*), manchmal auch Wasserpest (*Elodea canadensis*) und — wo die Pflanze vorkommt — Krebschere (*Stratiotes aloides*).

Vorkommen: Weit verbreitet und nicht selten in stagnierenden Kleingewässern mit reicher Entfaltung der feinblättrigen submersen Flora. Nahrung ausschließlich unter Wasser!

Raupen: Ausschließlich hydrophil mit stark entwickelten Tracheenkiemen; lebt in losem „Köcher“, der voll wasserdurchlässig bleibt. Bei Sauerstoffmangel „schlängelt“ die Raupe und verursacht somit einen Wasserstrom durch ihr Gehäuse. Am wenigsten empfindlich für Sauerstoffverknappung durch ihre außerordentlich effektiven Atmungsmechanismen.

Puppen: in dichterem Gesinst unter Wasser an den Futterpflanzen. Zahl der Generationen: wahrscheinlich nur 1.

Bemerkungen: Nahrungsökologische Position in der submersen Flora stagnierender, nährstoffreicher Gewässer mit stark wechselndem Sauerstoffangebot. Als Raupe dem Wasserleben am weitesten angepaßt.

5. *Acentropus niveus*

Futterpflanzen: verschiedene Laichkrautarten, vor allem *Potamogeton crispus*, *P. pectinatus* und *P. perfoliatus*, aber gleichermaßen bevorzugt auch Wasserpest (*Elodea canadensis*). Im Bereich der Unterwasserwiesen offenbar stark polyphag ohne Bevorzugen einzelner Arten.

Vorkommen: In fast ganz Europa weit verbreitet und stellenweise auch häufig, wo in mesotrophen bis schwach eutrophen Seen und Teichen große Mengen submerser Flora aufwachsen. Geht aber auch in Kleingewässer. In Nordeuropa überwiegen Bestände mit flügelreduzierten Weibchen, während im südlichen und zentralen Mitteleuropa normal geflügelte vorherrschen (B e r g 1941, R e i c h h o l f 1973 b und im Druck).

Raupen: überwiegend hydrophil, nur unmittelbar vor der Verpupung hydrophob, am Gewässerboden überwintend.

Puppen: In Köchern an Wasserpflanzen submers.

Zahl der Generationen: 1 (??)

Bemerkungen: Im Imaginalstadium dem Wasserleben am stärksten angepaßt. Unter bestimmten Bedingungen treten Weibchen mit reduzierten, zu „Ruderplättchen“ umgebildeten Flügeln auf; Beine mit „Schwimmborsten“. Die stummelflügeligen Weibchen bleiben im Wasser und strecken nur zur Begattung die Hinterleibspitze übers Wasser. Ökologische Position im tieferen Wasser an submersen Wasserpflanzen ähnlich wie *Parapoynx stratiotata*, aber weiter vom Ufer entfernt oder tiefer gehend. Die Biologie dieser Art ist durch die Untersuchungen von B e r g (1941) eingehend bekannt geworden. Die Frage stummelflügeliger Weibchen in mitteleuropäischen Populationen konnte noch nicht genügend geklärt werden. Bislang scheinen Nachweise selten!

6. und 7. *Parapoynx nivalis* und *Nymphula rivulalis*

Über die Lebensweise und die ökologische Nische dieser beiden Arten der mitteleuropäischen Wasserschmetterlingsfauna ist nichts bekannt.

Zusammenfassung

In Mitteleuropa gibt es 7 Arten von Wasserschmetterlingen, die in unterschiedlicher Art und Weise dem Wasserleben angepaßt sind. Es handelt sich um folgende Arten von Pyraliden: *Nymphula stagnata*, *N. nymphaeata*, *Cataclysta lemnata*, *N. rivulalis*, *Parapopynx stratiotata* und *P. nivalis*. Außerdem kommt der in seiner systematischen Position unsichere *Acentropus niveus* hier vor.

Fünf Arten leben in weiten Teilen Mitteleuropas sympatrisch. Über Vorkommen und Lebensweise von *Nymphula rivulalis* und *Parapopynx nivalis* liegen keine Untersuchungen vor.

Die ökologischen Nischen der fünf Arten werden vergleichend beschrieben und in ihren wesentlichen Komponenten analysiert. Die Trennung erfolgt hauptsächlich über drei Nischendimensionen: räumlich, atmungsphysiologisch und der Art der Nahrung (Wasserpflanzen). Die fünf Arten bilden eine komplette Serie von Anpassungen an das Wasserleben, beginnend mit dem Uferbereich bis zu den submersen Wasserpflanzenwiesen (Abb. 1 und 2).

Summary

Habitat selection and niches of the Central European aquatic moths

Seven species of aquatic pyralid moths occur in Central Europe. They show different stages of adaptation to the aquatic habitat. The species are *Nymphula stagnata*, *N. nymphaeata*, *N. rivulalis*, *Cataclysta lemnata*, *Parapopynx stratiotata* and *P. nivalis*. *Acentropus niveus* is the other species but of an uncertain systematic position. Besides *Nymphula rivulalis* and *Parapopynx nivalis*, which are nearly unknown with respect to distribution and life histories, the remaining species may live in the same habitats.

The ecological niches of these species are described comparatively and analyzed for its three niche dimensions of greatest importance for ecological segregation, i. e. space, respiratory and nutritional dimensions. The results which show a complete series of adaptations to the aquatic habitat and life style ranging from the emerged to the submerged aquatic vegetation are given in the pictures 1 and 2.

Literatur

- Berg, C. O. (1950): Biology of certain aquatic caterpillars (Pyralidae: *Nymphula* spec.) which feed on Potamogeton. Trans. Amer. Microscopical Soc. 69: 254—266.
- Berg, K. (1941): Contributions to the biology of the aquatic moth *Acentropus niveus* (Oliv.). Vidensk. Medd. fra Dansk naturh. Foren. 105: 59—139.
- Bertrand, H. (1954): Les insectes aquatiques d'Europe. Encycl. Entomol. XXXI, Paris.
- Dyar, H. G. (1906): The North American Nymphulinae and Scopariinae. J. New York Ent. Soc. 14: 77—107.
- Forbes, W. T. H. (1911): Another aquatic caterpillar (*Elophila*). Psyche 18: 120—121.
- Hannemann, H. J. (1964): Kleinschmetterlinge oder Microlepidoptera. II. In: Dahl, Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresgebiete. 50. Teil. G. Fischer Verlag, Jena.
- Hutchinson, G. E. (1958): Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 22: 415—427.

- Jacobs, W. & M. Renner (1974): Taschenlexikon zur Biologie der Insekten, Fischer, Stuttgart.
- McGaha, Y. J. (1954): Contributions to the biology of some Lepidoptera which feed on certain aquatic flowering plants. Trans. Amer. Microscopical Soc. 73: 167—177.
- Müller, W. (1884): Über einige im Wasser lebende Schmetterlingsraupen Brasiliens. Arch. Naturgesch. 50: 194—211.
- Portier, D. (1949): La Biologie des Lépidoptères. Paris.
- Reichholf, J. (1970): Untersuchungen zur Biologie des Wasserschmetterlings *Nymphula nymphæata* L. Int. Rev. ges. Hydrobiol. 55: 687—728.
- — (1973 a): Larval stages of water moths (Lepid., Pyralidae, Nymphulinae) from torrents of Ceylon and some south-pacific islands. Bull. Fish. Res. Stn., Sri Lanka 24: 75—81.
- — (1973 b): Zur Verbreitung und Ökologie des Wasserschmetterlings *Acentropus niveus* (Oliv.) (Lepidoptera, Pyralidae) in Bayern. Nachrbl. Bayer. Entomologen 22: 60—64.
- — (1976): Fragmente zur Biologie des Seerosen-Blattkäfers *Galerucella nymphæae* L. (Coleoptera, Chrysomelidae). Nachrbl. Bayer. Entomologen 25: 7—16.
- — (1979, im Druck): Ein Massenanflug des Wasserschmetterlings *Acentropus niveus* (Oliv.) im Juli 1973 am unteren Inn. Nachrbl. Bayer. Entomologen 28.
- Schwerdtfeger, F. (1977): Ökologie der Tiere, Bd. I: Autökologie. Parey, Hamburg (2. Aufl.).
- Sison, P. (1938): Biology and control of the rice caseworm *Nymphula depunctalis*. Philippine J. Agric. 9: 273—301.
- Sunder Lal Hora (1930): Ecology, bionomics and evolution of the torrential fauna, with special reference to the organs of attachment. Philos. Trans. Roy. Soc. London B, 218: 171—282.
- Welch, P. (1916): Contributions to the biology of certain aquatic Lepidoptera. Ann. Ent. Soc. Amer. 9: 159—187.
- Wesenberg-Lund, C. (1943): Biologie der Süßwasserinsekten. Springer, Berlin und Wien.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Josef Reichholf, Zoologische Staatssammlung,
Maria-Ward-Str. 1 b, 8000 München 19

Der erste Massenfund von *Laccornis kočai* (Gglib.)

(Coleoptera, Dytiscidae)

Von Remigius Geiser

Laccornis kočai (Gglib.) gilt zurecht als die seltenste Dytiscide Mitteleuropas. Bisher waren nur insgesamt 22 Exemplare von 6 Fundorten bekannt:

Vinkovci, Kroatien, Fundort der Typen (3 Ex.) 14. 4. und 19. 4. 1900, Oberförster Koča leg. — Die Art wurde von Ganglbauer als „*Hydroporus kočae* Gglib.“ beschrieben (Münch. Kol. Zeitschr. II, 1906, S. 352).

Bezirk Zagreb, Kroatien, 1911, 1 Ex. im Naturhistorischen Museum Wien.

Székesfehérvár, südwestlich von Budapest, 1925, 1 Ex. im Budapester Museum.