

- HABELER, H. 1975: Das Problem der für Schmetterlinge optimalen, als Übergangsstadien jedoch nicht stabilen Pflanzengesellschaften (Ins., Lepidoptera). – Mitt. Abt. Zool. Landesmus. Joanneum 4 (3), 187-195.
- HABELER, H. 1991: Lawinen als Lebensraumerhalter für Schmetterlinge (Ins., Lepidoptera). – Mitt. Abt. Zool. Landesmus. Joanneum. 10, 95-97.
- HIGGINS, L. G. & N. D. RILEY 1978: Die Tagfalter Europas und Nordwestafrikas, 2. Aufl. – Verlag Paul Parey, Hamburg, Berlin, 377 S., 60 Farbtaf.
- LEPIDOPTEROLOGEN-ARBEITSGRUPPE 1994: Tagfalter und ihre Lebensräume. Schweiz und angrenzende Gebiete. Arten - Gefährdung - Schutz. Bd. 1. – Schweizerischer Bund für Naturschutz, Basel, 516 S.

Anschrift des Verfassers:

RNDr. DI Karel ČERNÝ, Umweltbüro Cerny,
Tiergartenstr. 27, A-6020 Innsbruck

**Zur ökologischen Potenz und Plastizität von
Zygaena fausta (LINNAEUS, 1767)
unter besonderer Berücksichtigung der Dormanzphänomene
(Lepidoptera: Zygaenidae)**

Ekkehard FRIEDRICH

Abstract

The ecological potency and flexibility of *Zygaena fausta* (LINNAEUS, 1767) (Lepidoptera: Zygaenidae) are demonstrated covering four aspects: Strategies in managing extreme climatic conditions; variability of habitats (structure, size and exposure); dynamics in *Z. fausta* populations; flexibility in dormancy phenomena.

Einleitung

Während beispielsweise dem Eparsetten-Widderchen *Zygaena carniolica* (SCOPOLI, 1763) „außergewöhnliche(n) ökologische(n) Valenzen“ bescheinigt werden (HOFMANN 1994: 243), haben die Spezialisten diejenigen Qualitäten des Bergkronwicken-Widderchen *Zygaena fausta* (LINNAEUS, 1767) bis jetzt offenbar kaum als bemerkenswert eingeschätzt und diskutiert, die sich in seiner Auseinandersetzung mit der Umwelt bewähren.

Die Tatsache, dass diese Art in einer Südord-Erstreckung von fast 20 Breitengraden – in wohlgeordnet disjunkten Arealen – einen Raum vom marokkanischen Mittleren Atlas (HOFMANN 1994: 233) bis zur Thüringischen Hainleite (BERGMANN 1953: 29) besiedelt, dass sie sowohl im Mittelmeergebiet „wenige Meter über dem Meeresspiegelniveau“ (HOFMANN 1994: 236) vorkommt als auch in den Alpen eine Höhe von 2200 m (DANIEL 1957) erreicht und dort den Lebensraum der einzigen hochalpinen Zygaene, nämlich *Zygaena exulans* (HOHENWARTH, 1792) berührt, ja dass sie,

falls REIß (1967: 90) Recht hat, selbst Eiszeiten in „Hochrefugien in den Alpen“ überdauert hat, scheint nicht das analytische Interesse der Zygaenenkenner gefunden zu haben.

Ist die ökologische Potenz, genauer: Plastizität von *Z. fausta* wirklich hinreichend charakterisiert, wenn sie von HOFMANN (2005: 106) als „xerothermophile Lichtwald-Art“ bezeichnet wird und wenn derselbe Autor (1994: 234) schreibt, dass die „kalksteten Raupennahrungspflanzen sowie meso- und mikroklimatische Sonderbedingungen über Kalkböden (...)“ die alleinigen „areal-deterministischen Faktoren“ sind? Die den Lebensraum begrenzenden Elemente, nicht aber die ökologische Plastizität der Zygaene werden bzw. wird hier hervorgehoben.

Während der langjährigen Beschäftigung des Verfassers mit *Z. fausta* (die bis in die 1950er Jahre zurückreicht und im Briefwechsel mit Prof. BURGEFF sowie im persönlichen Kontakt mit Hugo REIß vielfältige wertvolle Anregungen erfuhr) nahmen jedenfalls die Funde und Beobachtungen immer mehr zu, welche in das Gesamtbild dieser summarisch (nicht zu Unrecht!) als „stenök“ bezeichneten Zygaene (HOFMANN 1994: 39, FRIEDRICH & FRIEDRICH-POLO 2005: 129) nicht zu passen schienen, genauer: die dieses Bild ergänzten und differenzierten.

Die vorerst letzte Untersuchung in diesem Kontext galt dann der Frage, ob der – für eine Zygaene bemerkenswerte – bivoltine Charakter zahlreicher mediterraner *Z. fausta*-Vorkommen (HOFMANN 1994: 237, TREMEWAN 2007: pers. Mitt.) genetisch auch in süddeutschen Populationen latent vorhanden sei und ob sich bei Zuchtversuchen Erkenntnisse ergäben, die geeignet wären, das Überleben der Art unter Extrembedingungen zu verstehen bzw. zu erklären. HOFMANNs Erwähnung (1994: 237) einer Zucht, die G. REIß 1966 durchführte und die eine partielle 2. *Z. fausta*-Generation ergab (die Herkunft des Ausgangsmaterials wird nicht genannt), stützt die erste dieser Annahmen.

Für die folgenden Ausführungen, in denen unsere Observationen und Ergebnisse vorgestellt, aber auch weiterhin offene Fragen angesprochen werden, sind die Analysen und Kategorien MÜLLERS (1984) von großem Orientierungswert. MÜLLER (a. a. O.: 156) schreibt beispielsweise, „dass eine bestimmte Organismenart höchst selten gegenüber allen Umweltfaktoren nur weite oder nur enge Potenzamplituden aufweist, also generell niemals insgesamt eurypotent oder stenopotent sein dürfte.“ Auf eine kurze Formel gebracht heißt dies (a. a. O.: 149): „Dem Potenzmosaik des Organismus steht ein Valenzmosaik der Umwelt gegenüber.“

Diese Beziehungen zwischen Potenz- und Valenzmosaik am Beispiel der *Zygaena fausta* mit den Schwerpunkten Klimatoleranz, Habitatstruktur, Populationsdynamik und Dormanzverhalten zu untersuchen, scheint eine reizvolle Aufgabe.

Überleben unter extremen Klimabedingungen

Um die Amplitude der Klimatoleranz unserer Spezies zu beleuchten, ist ein Blick auf zwei stark kontrastierende Lebensräume von *Z. fausta* besonders aufschlussreich. Da der südwestmediterrane Raum als Evolutionszentrum dieser Zygaene gilt (HOFMANN 1994: 233), referieren wir hier zunächst die Klimadaten des spanischen Murcia (44 m über NN), wo die Subspecies *murciensis* (REIß, 1922) beheimatet ist (Beschreibungsnachweis: HOFMANN & TREMEWAN 1996: 102). Eine Überakzentuierung durch jüngere, bereits vom Klimawandel zeugende Daten wird bewusst vermieden: Die angeführten Details stammen aus der 2. Hälfte des 20. Jahrhunderts (DIERCKE WELTATLAS 1988: 116). REISIGL & KELLER (1994) geben einen außerordentlich differenzierenden Blick auf die klimatischen Verhältnisse der Alpen, in denen *Z. fausta*-Habitate 2200 m Höhe erreichen (DANIEL 1957).

Es sei erlaubt, an dieser Stelle einen Literaturhinweis richtig zu stellen: HOFMANN (1994: 236) bemerkt zur alpinen Höhenverbreitung dieser Zygaene: „(bis 2200 m; VORBRODT 1914, REISS 1950)“. In der hier aufgeführten Arbeit äußert sich REIß indes widersprüchlich: In der Einleitung (: 98) ist zu lesen : „...*Zygaena romeo*, *carniolica*, *fausta*, *meliloti* und *ephiates*(.) erreichen die 2000-m-Grenze nicht.“ In den Ausführungen zu *Z. fausta* selbst (: 111) wird dann aber doch ein präziser Fundort in dieser Höhenlage genannt: „Montalin (ob Chur), 2000 m.“ Zu Höhen um 2200 m gibt REIß jedoch **keinen** *Z. fausta*-Nachweis.

Zuerst nun zu den Klimabedingungen, die *Z. fausta* im Mittelmeerraum vorfindet. Murcia z. B. weist eine Jahresdurchschnittstemperatur von 18°C und eine durchschnittliche Niederschlagsmenge

von 304 mm pro Jahr auf. Typisch für die küstennahe Mediterraneis im ganzen und ihren südwestlichen Bereich im Besonderen sind das Fehlen von Frostmonaten (die Durchschnittstemperatur sinkt auch im „kältesten“ Monat Januar nur geringfügig unter 10° C) und der fast niederschlagsfreie Sommer mit einem Monatsmittel von 28° C im August. Für *Z. fausta* liegt demnach die klimatische Extrembelastung in den heiß-trockenen Monaten (Juni), Juli und August mit ihren Tagesmaxima um die 40° C, lokal auch deutlich darüber. Bereits im südfranzösisch-ligurischen Raum sind die Temperatur- und Niederschlagswerte deutlich gemäßigter. *Z. fausta* löst das Problem, die kritischen Sommermonate zu überstehen, mit einer Strategie, welche einige Arten dieser Familie unter vergleichbaren Klimabedingungen entwickelt haben: Sie wird – mit Flugzeiten im Frühjahr und im Herbst – bivoltin (TREMewan in pers. Mitt. zur benachbarten Subspecies *gibraltarica* (TREMewan, 1961)). Zwischen den Flugzeiten liegt eine – bis jetzt offenbar unzureichend dokumentierte – larvale Sommerruhe, die sich physiologisch deutlich von der zygaentypischen Larvaldormanz im Winter zu unterscheiden scheint (zu dieser siehe unsere Versuchsergebnisse weiter unten).

Für das alpine Gebirgsklima nennen REISIGL & KELLER (1994: 18-21) acht Charakteristika. Die in unserem Kontext wichtigsten sind folgende:

Im Frühjahr und Herbst ist **Frostwechselklima** ein häufiges Phänomen. Die Temperatur steigt tagsüber am Boden bis 40° C, bei Nacht fällt sie bis minus 10° C.

Auf 2100 m, nahe der alpinen Verbreitungsobergrenze von *Z. fausta*, gibt es im Durchschnitt 190 **Frost-** und 120 **Schneefalltage** (das sind 52 % bzw. 32,8 % der Tage des Jahres!), von denen auch die Sommermonate nicht verschont bleiben. Die mittlere Juli-Temperatur liegt in dieser Höhe bei 7° C, die mittlere Jahrestemperatur bei 0° C.

Während mit zunehmender Höhe **UV-Strahlung** sowie **Häufigkeit** und **Stärke des Windes** Problemfaktoren darstellen, begünstigt **Temperaturanstieg** durch **Einstrahlung** die von *Z. fausta* bevorzugten Südhänge in größerer Höhe gegenüber den Nordhängen. Auf 2000 m sind letztere im Durchschnitt von Mitte Juni bis Ende Oktober schneefrei, die Südhänge aber von Mitte April bis Anfang Dezember. Doch Schlechtwettereinbrüche bedeuten auch im Sommer Frost und Schneefall!

Vor welche Probleme stellt das Gebirgsklima *Zygaena fausta* im Jahresverlauf?

Die Raupe – es handelt sich vor allem um die der Subspecies *lacrymans* (BURGEFF, 1914) – ist nach der Überwinterung im Frühjahr dem extrem belastenden Frostwechselklima ausgesetzt. In der Folgezeit können mehrwöchige Schlechtwettereinbrüche vor und während der Flugzeit der Zygaene (in den Alpen hauptsächlich die 1. Augushälfte) ein Erscheinen der Imago gänzlich verhindern oder auf den September verschieben; Beispiele für solche Wetterstürze im Juli und/oder August sind u. a. die Jahre 1966, 1968 und 2006. Der Verfasser wurde 1966 im Habitat der *Z. fausta lacrymans* im Schweizer Säntisgebiet zwischen 1600 und 1800 m Zeuge einer solchen Situation: „Mitte August war der Biotop gerade erst schneefrei geworden, und vermutlich gelangte in jenem Jahr keine einzige *fausta*-Raupe bis zur Imago“ (FRIEDRICH 1977: 39).

In „normalen“ Jahren folgt in den Alpen auf die Flugzeit der Zygaene in der 2. Augushälfte die Phase der Eireifung; die L1-Raupen erscheinen Ende August/Anfang September. Somit sind die besonders sensiblen Jungrauen dem herbsttypischen Frostwechselklima ausgesetzt, bis sich spätestens Anfang Dezember eine Schneeschicht bildet und für die nächsten 4 - 5 Monate Schutz bietet.

Die *Z. fausta*-Raupe muss also in den Alpen den am stärksten belastenden Klimadruck zweimal – vor und nach der Überwinterung – überstehen. Und die Tatsache, dass alpine Südhänge nach REISIGL & KELLER (1994) über 3 Monate länger schneefrei sind als Nordhänge, scheint nur auf den ersten Blick „pro *fausta*“ zu sprechen: Tatsächlich aber ist die Raupe ohne die schützende Schneedecke an den Südhängen dem Frostwechselklima 3 Monate länger ausgesetzt. Mildernd wirkt lediglich das von den bodennahen Pflanzen selbst produzierte Mikroklima; eindrucksvolle Beispiele finden sich hierzu wiederum bei REISIGL & KELLER (1994) nach CERNUSCA (a. a. O.: 28 und 46): „Während das Kleinklima der Luft nur wenig über den Pflanzenteppichen als kalt und windig empfunden wird, ist das Mikroklima im Inneren des Bestandes (...) geradezu 'subtropisch': An Strahlungstagen bringt die Absorption im mittleren Drittel des Bestandes eine Überwärmung von

15 bis 20° gegenüber der Außenwelt.“ Untersucht wurden hier Vorkommen der Gemsheide *Loiseleuria procumbens* in Höhen zwischen 2000 und 2175 m. Die deutlich andere Vegetationsstruktur der *Z. fausta*-Habitate dürfte solch hohe Überwärmungswerte allerdings kaum zulassen.

Risikoreichen Wetterlagen ist *Z. fausta* in freilich abgeschwächter Form auch in tieferen Lagen Mitteleuropas ausgesetzt: 2006 fiel die Entwicklung der L1- und L2-Raupe in Südwestdeutschland in einen witterungsmäßig abnormen August. Bedecktes, kühles Wetter herrschte an 21 Tagen, Dauerregen fiel an 10 Tagen, die Mittagstemperaturen lagen an 6 Tagen zwischen 9,5 und 12° C. Seltene kurze Sonnenphasen brachten Temperaturen um die 20° C.

Dass auch die beschriebenen extremen Witterungsbedingungen den Bestand einer *Z. fausta*-Population nicht gefährden können, beweist die Tatsache, dass 1972 der Falter im erwähnten Säntisgebiet in großer Individuenzahl flog und dass 2007 im nordwürttembergischen Tauberland die Rückgänge der Falterzahlen nicht im kritischen Bereich lagen.

Der außergewöhnlichen ökologischen Plastizität von *Z. fausta* wird also HOFMANN (1994: 237), der von einem „stark xerothermophil mediterrane(n) Charakter“ dieser Zygaene spricht, nur sehr eingeschränkt gerecht.

Dass eine wesentliche Facette der ökologischen Belastbarkeit von *Z. fausta* in flexiblem Dornanzverhalten besteht, ja dass gerade diese Flexibilität möglicherweise der Schlüssel zum Überleben der Art auf der alpinen Stufe ist, wird an anderer Stelle dieser Arbeit gezeigt.

Habitatstruktur, -ausdehnung und -exposition

Die Kleinräumigkeit vieler *Z. fausta*-Habitate, welche die Berechtigung des Begriffes „stenök“ zu unterstreichen scheint, ist wiederholt hervorgehoben worden (BERGMANN 1953: 29, HAAF 1951: 90, HOFMANN 2005: 107), desgleichen die häufige Lage derselben im lichten Wald oder in „wärme- und lichtliebenden Saumgesellschaften“ (HOFMANN 1994: 240 und 2005: 106). Diese Einschätzung unterstreicht dieser Autor noch durch den Satz: „Selten im offenen Gelände; nur ausnahmsweise werden dort vereinzelte Individuen angetroffen.“

Die Frage ist aber, ob es bei *Z. fausta* eine typische Präferenz kleinräumiger Habitate und eine obligate Bindung an Wald und/oder Saumgesellschaften gibt, wie sie (auf letztere bezogen) beispielsweise beim Bläuling *Lycaeides argyrognomon* (BERGSTRÄSSER, 1779) eindeutig vorliegt, oder ob konkurrierende Pflanzengesellschaften bzw. den Unterwuchs beschattende Wälder nur selten größere, von *C. coronata* und *Z. fausta* bevorzugte Zonen freilassen.

HOFMANN (1994: 235) betont z. B. zu Recht die Häufung von *Z. fausta*-Vorkommen entlang der Malm-Schichtstufe der Schwäbischen Alb. Die geologisch bedingte extreme Reliefstruktur verhindert hier beides: die Ausbildung geschlossener, sonst für den Albrauf typischer Buchenwälder, aber eben auch das Entstehen großflächiger besonnener, *Coronilla*-geeigneter Zonen. Andererseits kommt die Steilheit des Geländes der *C. coronata*- und *Z. fausta*-Vorliebe für (besonnte) Hangzonen entgegen. Für die Beziehung zwischen Steilheit des Reliefs und geringer Ausdehnung von *Z. fausta*-Habitaten liefert HAAF (1951: 90) vom Main nördlich Würzburg die eindrucksvollsten Beispiele, wenn er schreibt, dass „die typischen Steilhangstandorte nur spärliche Lebensmöglichkeiten bieten und Kleinstareale von wenigen qm darstellen (...)“. Gerade diese Beispiele machen deutlich, dass *Z. fausta* keineswegs solche „Minihabitate“ bevorzugt und dass die Besiedlung derselben noch nicht die Charakterisierung „stenök“ für die Zygaene rechtfertigt.

Wo den Lebensraum einschränkende Faktoren nicht gegeben sind oder nicht dominieren, besiedelt *Z. fausta* durchaus großräumige Habitate. Gewiss nicht zufällig liegen diese z. B. im Bereich subalpiner und alpiner Rasen, wie dies die Literatur wiederholt hervorgehoben hat – vgl. die Hinweise auf VORBRODT (1914) bei HOFMANN (1994: 236), die Stichworte „Lawinenzüge“ und „Magermatten“ bei REIB (1950: 111) sowie die Arbeit des Verfassers aus dem Jahre 1977: 40. Hier heißt es: „*Z. fausta* fliegt am Säntis auf einem knapp quadratkilometergroßen (...) Hang. Das Verbreitungszentrum liegt bei etwa 1700 m, doch fliegen die Tiere bereits bei 1600 m und auch noch bei ungefähr 1800 m (...)“

Während *Z. fausta* für Ruhephasen in der Regel bevorzugt Schattenzonen des Habitats aufsucht (detailliert beschrieben von FRIEDRICH & FRIEDRICH-POLO 2005: 126), hat das Fehlen derselben trotz – mit dem Tiefland verglichen – weit intensiverer Insolation die *Zygaene* nicht gehindert, dieses Areal zu besiedeln.

Großflächige *Z. fausta*-Habitate können aber auch anthropogenen Ursprungs sein: Das von FRIEDRICH & FRIEDRICH-POLO (2005: 124) beschriebene Habitat an der nordwürttembergischen Tauber hat eine Ausdehnung von rund 2 Hektar und ist aus einem aufgelassenen Weinberg entstanden.

Während hier der von der *Zygaene* besiedelte Hang einzelne – durch den Extremcharakter des Geländes niedrigwüchsige – Sträucher und Bäume aufweist, ist das Sämtishabitat völlig baum- und fast gebüschfrei!

Übrigens wurden im eben genannten Tauber-Habitat die Eiablagegewohnheiten von *Z. fausta* anhand von 58 Ablagen genauestens studiert: Im „Lichtwald“, wo die Raupennahrungspflanze bereits zur Vereinzelnung und zu „gebremstem“ Wachstum neigt, stellten wir *keine* Ablagen fest; diese fanden sich vielmehr in den üppig entwickelten, (fast) gantztägig besonnten freistehenden Bergkronwickenbeständen.

Und die extrem unterschiedliche Ausdehnung von *Z. fausta*-Lebensräumen über Distanzen von nur gut 40 km (Main bei Würzburg – Tauber bei Lauda-Königshofen: 2 ha hier, wenige Quadratmeter dort) beweist, dass es sich hier nicht etwa um charakteristische Eigenschaften einzelner Populationen oder gar Unterarten handelt, sondern wiederum um das außerordentlich plastische Reagieren der Spezies auf die Umweltbedingungen.

Dasselbe gilt für einige Funde HAAFS im Tauberland, die in krassem Widerspruch zu der allgemein verbreiteten Vorstellung stehen, diese *Zygaene* – mediterranen Ursprungs – sei nur an besonders warmen Plätzen zu finden. An ihrer Präferenz trockenwarmer Standorte der *Coronilla coronata* besteht natürlich kein Zweifel (dies bestätigen auch HAAFS Zahlenverhältnisse bezüglich der Nord- bzw. Südexposition der *Z. fausta*-Habitate im Main-Tauberland); wo aber die Bergkronwicke Nordhänge besiedelt, ist *fausta* genauso präsent! Und in folgerichtiger Reaktion auf die lokalklimatischen Bedingungen erscheint der Falter dort „regelmäßig erst drei Wochen später“ (HAAF a. a. O.: 90) als an – nur 500 m Luftlinie entfernten – Südhängen.

Die ökologische Plastizität von *Zygaena fausta* erweist sich also auch beim Blick auf Habitatstruktur, -ausdehnung und -exposition auf eindrucksvolle Weise.

Populationsdynamik und -plastizität

Wenn vor allem im außeralpinen Mitteleuropa klein- bis kleinsträumige (HAAF 1951), durch vegetationsdynamische Prozesse bedrohte *Z. fausta*-Habitate überwiegen, wenn BERGMANN (1953: 29) zu Recht von „engbegrenzten, zerstreuten Flugplätzen“ spricht, wenn über große Distanzen hinweg kalkfreie, also *fausta*-feindliche Räume die wenigen Gebiete gehäuften Vorkommens dieser *Zygaene* trennen, so führt dies zwingend zu dem Schluss, dass die Spezies bei uns ohne eine ausgeprägte Populationsdynamik kaum überleben könnte. Der mögliche Einwand, diese Einschätzung stehe im Gegensatz zu eben der Tatsache, dass *Z. fausta* doch unzweifelhaft eine standorttreue bzw. „sehr lokal“ (BERGMANN 1953: 34) vorkommende Art sei, bietet ja keine Lösung des Problems an.

Welche Indizien oder Belege für populationsdynamische Phänomene bei *Z. fausta* gibt es?

Voraussetzung ist zunächst einmal das – nicht nur für eine *Zygaene* – außergewöhnliche Flugvermögen, das alle Kenner hervorheben.

Fernab von den eigentlichen Habitaten werden immer wieder einzelne Falter (auf Dispersionsflügen?) beobachtet, so vom Verfasser auf der mittleren Schwäbischen Alb (unveröffentlicht) oder – ein besonders eindrucksvolles Beispiel – in Anzahl beim Blütenbesuch bis zu 1 km vom engeren Lebensraum entfernt (HOFMANN 1994: 239).

Dass der hohe und schnelle „Geradeausflug“ (FRIEDRICH & FRIEDRICH-POLO 2005: 128/130) eine populationsdynamische Funktion hat, konnte bis jetzt nicht nachgewiesen werden. Genaustausch zwischen isolierten Populationen und Neuauffindung für Populationsgründungen

geeigneter Örtlichkeiten, welche dieses Flugverhalten zu begünstigen scheint, wären denkbar. Bisherige Beobachtungen lassen jedenfalls **nicht** den Schluss zu, dass dieses Verhalten durch exogene Faktoren, z. B. durch Populationsdruck, ausgelöst wird.

Sicher ist hingegen, dass *Coronilla coronata* **und** *Z. fausta* plastisch, d. h. auffallend schnell und effizient auf positiv verändernde Eingriffe in den Lebensraum reagieren. Seitdem es möglich ist, *C. coronata* problemlos im Garten zu kultivieren (FRIEDRICH 2007: 50), lässt sich dies z. B. durch variierende Standortversuche sozusagen „vor der Haustür“ eindrucksvoll nachweisen. Und für *Z. fausta* berichtet HOFMANN (2005: 107/108) von „geradezu durchschlagenden Erfolgsmaßnahmen“ innerhalb weniger Jahre nach Auslichtung von Larvalhabitaten, z. B. im Bereich der Typenlokalität der *Z. fausta suevica* (REIß, 1920) oberhalb von Neuffen (Schwäbische Alb): „Populationen (...), die vor 1995 zu erlöschen drohten (...) sind heute stabil auf hohem Niveau (40 - 150 Falter bei jährlichen Zählungen).“ Noch eindrucksvoller bestätigt die Tatsache, dass unter optimalen Bedingungen Populationsgrößen von bis zu „einigen Tausend Individuen“ entstehen können (HOFMANN 1994: 241), das ungewöhnlich plastische Reproduktionsverhalten dieser Zygaene und damit die in unserem Kontext vorgetragenen Thesen.

Das Dormanzverhalten von *Zygaena fausta*: Untersuchungen und Schlussfolgerungen

Untersuchungen zum Dormanzverhalten nicht nur bei *Zygaena* stehen in direkter Beziehung zu der Frage, ob und, wenn ja, durch welche Faktoren eine zweite Generation oder womöglich mehrere Faltergenerationen pro Jahr induzierbar ist bzw. sind. Angesichts der (teils mehrfachen) obligaten, d. h. genetisch fixierten Larvaldormanz der allermeisten Zygaeninae wundert es nicht, dass in der einschlägigen Literatur Hinweise zu einer 2. Generation extrem selten sind. So finden sich unter 2760 aufgelisteten Publikationen zu dieser Gruppe bei TREMEWAN (1988) ganze 4(!) Arbeiten, die laut Titel von diesem Phänomen handeln. Sie beziehen sich auf *Zygaena occitanica* (VILLERS, 1789), *Z. filipendulae* (LINNAEUS, 1758) und *Z. loniceræ* (SCHEVEN, 1777) (bei TREMEWAN Nr. 245, 846, 1536 und 1902). Bei einigen weiteren Arbeiten bleibt ein Bezug zu unserer Thematik unklar.

Dass *Z. fausta* im vorliegenden Kontext in TREMEWANs Bibliographie **nicht** erscheint, mag seinen Grund darin haben, dass eine 2. Generation dieser Spezies im Mittelmeerraum als normal gilt, somit keine Untersuchung wert schien, außerhalb der Mediterraneis aber (fast) nie festgestellt wurde. Den einzigen Verweis auf eine 2. partielle *Z. fausta*-Generation süddeutscher Herkunft gibt HOFMANN (1994: 237), indem er einen unveröffentlichten Zuchtbericht von G. REIß aus dem Jahre 1966 zitiert. Hiernach wuchsen die Jungraupen nach einer unter Zuchtbedingungen früh, nämlich Anfang Juni, erzielten Copula unter Langtagbedingungen auf und ergaben zwischen Ende September und Mitte Oktober 1966 eine **partielle** Faltergeneration.

Um unsere im folgenden vorgestellten Ergebnisse richtig einzuschätzen, seien zuvor die zygaentypischen Dormanzkriterien rekapituliert:

Larvalüberwinterung in der Regel als L4. Während dieser obligaten Diapause besitzt die Raupe eine spezielle Überwinterungshaut mit verkleinerter Kopfkapsel. Nahrungsaufnahme ist erst nach der nächsten Häutung im Frühjahr möglich (FRIEDRICH 1983: 125/126, HOFMANN 1994: 200). In dieser Dormanzphase zeigt die Raupe keine Ortsveränderung, sie hat sich „festgesetzt“. Der physiologische Zustand der Dormanzraupe wird auch durch Farbveränderung deutlich. Jene erscheint jetzt „glasig-cognacfarben“ (HOFMANN 1994: 238). In unseren Befunden wird die Farbe abkürzend als „gelb“ bezeichnet. Nach der Überwinterung der Raupe erfolgen „mindestens noch zwei weitere Häutungen, ehe sie in L7 oder L8 einen Kokon baut.“ (HOFMANN 1994: 206). Larvale Mehrfachüberwinterung, wie sie für zahlreiche Zygaenen typisch ist, wurde für *Z. fausta* nicht nachgewiesen.

Unsere differenzierenden Tageslängeversuche mit Zuchtmaterial aus dem Main-Tauber-Kreis (Nordwürttemberg) galten nun zwei Fragestellungen:

1. Ist auch bei süddeutschen *Z. fausta* die Disposition, eine 2. Generation zu bilden, latent vorhanden?
2. Lassen die Versuche Rückschlüsse zum Dormanzverhalten dieser Spezies unter extremen Klimabedingungen (vgl. den ersten Teil dieser Arbeit) zu?

Zuchtversuche mit unterschiedlicher Tageslänge

Zuchtversuche Teil 1: Sommer/Herbst 2006

Die L1-Raupen schlüpfen am 26. und 27. Juli 2006 und werden in der Folgezeit bei 24 - 28° C in 4 Gruppen mit unterschiedlicher TL gehalten.

Am 23. September 2006 werden die differenzierenden Versuche und die Beobachtung der bis auf 2 Ausnahmen nicht mehr fressenden Raupen eingestellt. In der Folgezeit sind sie nach temperierter Übergangsphase Freilandbedingungen ausgesetzt.

Verwendete Abkürzungen:

R = Raupe, **Rn** = Raupen; **OV** = Ortsveränderung; auch Tiere, die bei einsetzender Winterruhe seit Tagen keine Nahrung mehr aufnehmen, sitzen noch auf dem *Coronilla*-Blatt. Bei Erneuerung des Futters verlassen sie das alte Blatt spontan und besetzen ein frisches; **Ohne OV** = Die Raupen haben sich dormanztypisch in einem Winkel des Zuchtbehälters, teils dicht gedrängt neben anderen Tieren, festgesetzt. **VW 1, 2 etc.** = Überwinterungsvariante 1, 2 etc. (Diese Differenzierungen berücksichtigen auch die Erkenntnisse vom April 2007); **TL** = Tageslänge

GRUPPE	A	B	C	D
Versuchsbedingungen	15 Raupen: Dauerbeleuchtung (24-Stunden-Tag).	16 Raupen: TL 16,5 Stdn. Dunkelhaltung 7,5 Stdn.	15 Raupen: L1: Dauerbeleuchtung, ab L2 ständige Dunkelhaltung.	9 Raupen: L1 und L2: Dauerbeleuchtung, ab L3: ständige Dunkelhaltung
Befund am 23.09.06	L4 gelb, OV:--; L4 gelb, ohne OV: 1 R (VW1); L4 grün, ohne OV: 8 Rn (VW 2); L5 grün, ohne OV: 2 Rn (VW 4); L5 grün, OV: 3Rn (VW 5); L6 grün, ohne OV: 1 R (VW 7).	L4 gelb: --; L4 grün, ohne OV: 7 Rn (VW 2); L4 grün, OV: 3 Rn (VW 3); L5 grün, ohne OV: 3 Rn (VW 4); L5 grün, OV: --; L5 grün, fressend bei verzögertem Wachstum: 2 Rn; 1 geht als L5 grün in die Überwinterung (VW6), die andere häutet sich zu L6 und ergibt einen Falter der 2. Generation L6 grün: 1 R vor der Verpuppung; Kokon am 24.09.06.	Die Rn bleiben bereits Anfang September 2006 gegenüber den Tieren aus A, B und D im Wachstum deutlich zurück. L4 gelb, ohne OV: 2 Rn (VW 1); L4 gelb, OV --; L4 grün, ohne OV: 11 Rn (VW 2); L4 grün, OV: 2 Rn (VW 3).	L4 gelb: --; L4 grün, ohne OV: 9 Rn (VW 2).

Bewertung der Versuchsergebnisse bis zur Überwinterung der *Z. fausta*-Raupe

Am auffallendsten ist die Uneinheitlichkeit der Resultate, selbst innerhalb e i n e r Versuchsgruppe. Bei keinem der zahlreichen TL-Versuche des Verfassers mit anderen Lepidopterenarten gab es vergleichbar heterogene Ergebnisse!

Larvalstadium. Es gab Raupen, die als L4, L5 und sogar als L6 in die Winterruhe gingen.

Physiologischer Zustand. Die Gelbfärbung der Raupe ist, wie auch der 2. Teil der Zuchtversuche bestätigt, k e i n obligates Merkmal der Diapause; nur 3 (!) von 55 Raupen waren mit der typischen Gelbfärbung in die Überwinterung gegangen. Die „OV-Phase“ erweckte n i c h t den Eindruck einer Vorstufe zum Zustand „ohne OV“: Erstens hielt sie auffallend lange an (10 - 14 Tage) und war auch am 23.09.2006 noch bei 6 Tieren zu beobachten, und zweitens erfolgte die Umstellung der Raupen „ohne OV“ von der aktiven zur inaktiven Phase innerhalb weniger Tage. Fasst man die Kategorien „Larvalstadium“ und „physiologischer Zustand“ zusammen, so gab es erstaunliche 7 Überwinterungsvarianten!

Entwicklungsstrategien, die larvale Winterruhe und das Auftreten einer partiellen 2. Faltergeneration. Aber auch für die Tiere, die schließlich das Imaginalstadium erreichten, gilt der Begriff „Subitanentwicklung“ nur mit Vorbehalt: Das Wachstum dieser Tiere verlief trotz offensichtlich optimaler Bedingungen gerade in den L5- und L6-Stadien schleppend. Vom Schlupf der L1-Raupen bis zur Verpuppung des ersten Tieres vergingen 2 Monate, der 2. Falter schlüpfte am 28. Oktober 2006, also 3 Monate nach dem Erscheinen der L1-Raupen.

Ungeachtet dieser auffallend heterogenen Ergebnisse bestätigte sich aber, dass die *Z. fausta*-Raupe photosensibel reagiert: Es besteht ein deutlicher Unterschied zwischen den Ergebnissen der Langtagversuche A und B einerseits, in denen Larvalentwicklung bis L6 mit partieller 2. Faltergeneration erfolgte, und den Versuchen C und D andererseits, in denen Dunkelhaltung ab L2 bzw. L3 Kurztag simulierte. In den beiden letztgenannten Versuchen gelangten die Raupen nicht über die überwintertypische L4 hinaus, wenn auch in der Grünfärbung der meisten Tiere ein „fernes Echo“ auf die Langtagbedingungen zu Anfang des Versuchs gesehen werden kann.

Zuchtversuche Teil 2: Frühjahr 2007

Eine Kontrolle der Überwinterungsboxen nach knapp 7 Monaten, am 12. April 2007, ergibt folgendes:

Eine Umfärbung der grünen Raupen ins überwintertypische „Gelb“ hat n i c h t stattgefunden.

Die Tiere befinden sich noch im Überwinterungszustand (keine zwischenzeitliche Häutung, keine Mobilität).

Während der Überwinterung sind nur geringe Verluste aufgetreten.

Nach Warmstellung der Tiere am 12. April 2007 verläuft die Entwicklung folgendermaßen:

Die als L6 (Versuchsgruppe A) überwinterte Raupe beginnt nach 2 Tagen zu fressen, absolviert also k e i n e „obligatorische“ Frühjahrshäutung. Nach kurzer intensiver Fressphase erfolgt die Häutung zu L7.

Die L5-Überwinterer werden schnell aktiv; sie besetzen schon v o r ihrer obligatorischen Frühjahrshäutung frische *Coronilla-coronata*-Blätter und absolvieren jene Häutung mehrere Tage früher als die L4-Überwinterer.

Fast alle L4-Überwinterer verharren bis zur Frühjahrshäutung stationär an ihren Überwinterungsplätzen.

Sämtliche Raupen wurden am 23. April 2007 in ihrem Herkunftsbiotop ausgesetzt.

Zusammenfassende Schlussfolgerungen

Das ungewöhnlich flexible Dormanzverhalten der *Z. fausta*-Raupe mit insgesamt 7 Überwinterungsvarianten wird in zweierlei Hinsicht besonders manifest: Einmal durch die erfolgreiche L6-Überwinterung ohne zygaentypische Winterhaut, zum anderen im Vergleich der L4- und L5-Überwinterer. Einerseits besitzen beide Stadien die obligate Winterhaut, andererseits ist deren physiologischer Zustand, wie gezeigt wurde, deutlich verschieden. So kann man hier von mehreren Diapausevarianten sprechen, dort – bei der L6-Überwinterung – eher von Quieszenz.

Freilandbefunde im Lichte der Versuchsergebnisse

Die zygaentypische winterliche Larvaldiapause als L4, die bisher offensichtlich nie grundsätzlich in Frage gestellt wurde, ist nicht geeignet zu erklären, wie die bivoltine *Z. fausta* der Mediterraneis eine mehrmonatige fast niederschlagsfreie Hitzeperiode und die alpine Zygaene sommerliche „Wintereinbrüche“ übersteht, die in manchen Jahren die (halb-)erwachsene Raupe nicht bis zur Imago gelangen lassen – vgl. den ersten Teil dieser Arbeit. Exakte Freilandstudien zu dieser Thematik scheint es nicht zu geben: auch ein so bedeutender Zygaenenkenner wie W. G. TREMEWAN drückt sich zur Überlebensstrategie der *Z. fausta* im Mittelmeerraum sehr vorsichtig aus:

„I think that the larvae from the spring broods of *Z. fausta*, which will emerge as adults in the autumn, must spend some kind of dormancy during the hottest part of the summer and I should imagine that this would take place in the last instar, i.e. when they are fully grown. This should not be confused with the obligate diapause that takes place in a special instar during the winter months.“ (2007: pers. Mitt.; Hervorhebungen EF).

Gegenüber periodisch wiederkehrenden Extrembedingungen kann eine Spezies Überlebensstrategien entwickeln. Eine weit größere Herausforderung ist dagegen das „unvorhersehbare“, seltener auftretende lebensbedrohende Ereignis wie z. B. eine über Wochen anhaltende Schnee- und Frostperiode im alpinen Sommer, d. h. zur Flug- und Reproduktionszeit des Falters. Hier ist eine physiologische „präventive Flexibilität“ unabdingbar. Die Ergebnisse unserer Zuchtversuche legen nahe, dass es bei *Z. fausta* eine – eigentlich zygaenenatypische – Dormanz bzw. Quieszenz der (halb-)erwachsenen Raupe geben kann, die den stabilen Fortbestand z. B. alpiner Populationen sichert.

Das ungewöhnlich plastische Dormanzverhalten der *Z. fausta* wird aber nicht nur im Versuch und unter extremen Freilandbedingungen manifest: HOFMANN (1994: 238) zitiert eine Schweizer Arbeit, wonach eine *Z. fausta*-Raupe (im Raum Basel) bis zum ersten Frost im November weiterfraß und anschließend erfolgreich (und sicher nicht in der L4-Diapausehaut, EF) überwinterte (Quellennachweis in Band 4 der „Schmetterlinge Baden-Württembergs“: 512, Bezug: HUBER 1987 und 1988).

Diskussion

Die Diapause-Quieszenz-Thematik verdient weitere Aufmerksamkeit und einschlägige Untersuchungen. Besonders wichtig wären Freilandbefunde; dass solche – gerade unter extremen Witterungsbedingungen – sehr schwer zu erzielen sein werden, liegt auf der Hand.

Erhebliche Kenntnislücken bestehen auch noch hinsichtlich der Dispersions- und Migrationspotenz von *Z. fausta*. Einerseits bestätigt ein Blick auf die geologische Karte Mitteleuropas ihre Realität: Die großen kalkfreien Zonen dieses Raumes lassen ja eindeutig ausschließen, dass die aktuellen *Z. fausta*-Populationen auf verinselten Reststandorten früher zusammenhängend besiedelter Großräume leben. Andererseits erlaubt selbst unser zeitlich begrenzter Blickwinkel die Einschätzung, dass vegetationsdynamische (und andere) Prozesse ständig *Z. fausta*-Habitate bedrohen (HOFMANN 1994: 241); ob die von HAAF (1951: 90) erwähnten „Kleinstareale von wenigen qm“ überhaupt noch Habitate im eigentlichen Sinne darstellen (also von „standorttreuen“ Populationen bewohnt werden) oder für die Imago nur noch „Treffpunkte“ in einem größeren, schwer abgrenzbaren Lebensraum darstellen, ist kaum zu entscheiden. (Viele jener Miniareale dürften, mehr als ein halbes Jahrhundert nach HAAFs Untersuchung, gar nicht mehr auffindbar sein).

Und wenn *Coronilla coronata*, die weiträumig einzige Raupennahrungspflanze von *Z. fausta*, unter günstigen bzw. verbesserten Standortbedingungen in kurzer Zeit (wieder) üppige Bestände bildet, auf welche die Zygaene mit gesteigerter Reproduktionsrate reagiert (HOFMANN 2005: 107, FRIEDRICH 2007: 50), so zeigen alle diese Beispiele, dass sich *Z. fausta* speziell in Mitteleuropa nur aufgrund einer bedeutenden Populationsdynamik, hier: eines ausgeprägten Dispersions- und Migrationspotentials behauptet haben kann.

Mag also auf die meisten Populationen von *Zygaena fausta* die Bezeichnung „stenök“ durchaus zutreffen, so besitzt doch die Art mit ihrem „Potenzmosaik“, um abschließend noch einmal MÜLLER (1984) zu zitieren, eine erstaunliche ökologische Plastizität.

Dank

Besonders danke ich Frau Dr. J. DILLER / München, die aus den Schätzen der Bibliothek der Zoologischen Staatssammlung anderenorts schwer erreichbare Literatur zu beschaffen wusste. Des weiteren gilt mein Dank dem Freund und Verleger Basil HARLEY / Colchester sowie Dr. W. G. TREMEWAN / Playing Place, Truro (Cornwall); beide haben durch Vermittlung von Kontakten bzw. durch wertvolle Detailauskünfte diese Untersuchung gefördert.

Und herzlich danke ich auch meiner Frau Alicia sowie Frau Hedwig BURMEISTER / Gernlinden, die diese Arbeit – technisch zunächst Gutenberg näher als Gates – in eine druckfreundliche Form gebracht haben.

Zusammenfassung

Das landläufige Bild von *Zygaena fausta* als einer „stenöken“ Art wird modifiziert: Die Arbeit untersucht das Überleben der Spezies unter extremen Klimabedingungen, ferner Habitatstruktur, -ausdehnung und exposition, Populationsdynamik und -plastizität sowie das Dormanzverhalten der Zygaene.

Literatur

- BERGMANN, A. 1953: Die Großschmetterlinge Mitteleuropas. Band 3: Spinner und Schwärmer. – Jena.
- DANIEL, F. 1957: *Zygaena fausta* L. dans les Alpes et les régions préalpines. – Bull. Soc. Ent. Mulhouse, Avril.
- DIERCKE WELTATLAS 1988: Braunschweig.
- FRIEDRICH, E. 1977: Zum Vorkommen von *Agrumenia fausta lacrymans* BURGEFF im linksrheinischen Raum (Lep. Zygaenidae). – Mitt. Ent. Verein Stuttgart **12**, 39-40.
- FRIEDRICH, E. 1983: Handbuch der Schmetterlingszucht. Europäische Arten, 2. überarb. erw. Aufl. Stuttgart.
- FRIEDRICH, E. 2007: Ein Beitrag zur Zygaenenzucht: Die Kultivierung der Bergkronwicke *Coronilla coronata* (Fabaceae) im Garten (Lepidoptera: Zygaenidae). – NachrBl. bayer. Ent. **56**, 50-51.
- FRIEDRICH, E. & A. FRIEDRICH-POLO 2005: *Zygaena fausta* L. im Tauberland (Main-Tauber-Kreis) (Lepidoptera, Zygaenidae). Eine verhaltensorientierte Feldstudie. – Mitt. Ent. Verein Stuttgart **40**, 123-130.
- HAAF, E. 1951: Über die Verbreitung von *Zygaena fausta* L. im mittleren Main- und Taubertal. – Ent. Z. **61**, 89-92.
- HOFMANN, A. 1994: Zygaeninae. In: EBERT, G. (Hrsg.): Die Schmetterlinge Baden-Württembergs. Band **3**, Nachtfalter I. Stuttgart.
- HOFMANN, A. 2005: Die Umsetzung des Grundlagenwerkes Schmetterlinge im Artenschutzprogramm Baden-Württemberg. In: EBERT, G. (Hrsg.): Die Schmetterlinge Baden-Württembergs. Band **10**, Ergänzungsband. Stuttgart.
- HOFMANN, A. & W. G. TREMEWAN 1996: A systematic Catalogue of the Zygaeninae (Lepidoptera: Zygaenidae). Colchester.
- MÜLLER, H. J. (Hrsg.) 1984: Ökologie. Jena.
- REISIGL, H. & R. KELLER 1994: Alpenpflanzen im Lebensraum. Stuttgart-Jena-New York.
- REIß, H. 1948/49 und 1949/50: Die Zygaenenfauna Graubündens (Lep.). – Jb. Naturf. Ges. Graubündens **82**, 95-124.
- REIß, H. 1967: *Zygaena (Agrumenia) (sic!) fausta* LINNÉ in Deutschland und in den angrenzenden Gebieten (Lep. Zygaenidae). – Mitt. Ent. Verein Stuttgart **2**, 81-96.
- TREMEWAN, W. G. 1988: A Bibliography of the Zygaeninae (Lepidoptera: Zygaenidae). Colchester.

Anschrift des Verfassers:

Ekkehard FRIEDRICH, Garnberg, Eichenweg 31, D-74653 Künzelsau
E-mail: ekkal@gmx.net

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Nachrichtenblatt der Bayerischen Entomologen](#)

Jahr/Year: 2007

Band/Volume: [056](#)

Autor(en)/Author(s): Friedrich Ekkehard

Artikel/Article: [Zur ökologischen Potenz und Plastizität von *Zygaena fausta* \(LINNAEUS, 1767\) unter besonderer Berücksichtigung der Dormanzphänomene \(Lepidoptera: Zygaenidae\) 72-81](#)