© Münchner Ent. Ges., download www.biologiezentrum.at

Faltermobilität: Phänomene, Begriffe, Kategorien
(Lepidoptera)

Ekkehard FRIEDRICH

Abstract

The main stands and arguments of German and English literature on migration phenomena related to Lepidoptera are compared and discussed. Various aspects of this subject are presented and illustrated with examples.

Einleitung

Den Anstoß zu dieser Arbeit gab die Beobachtung mehrerer stenöker Schmetterlinge fernab bekannter Habitate während des Extremsommers 2003 und in den Folgejahren. Das Verhalten der Tiere stand offensichtlich in Zusammenhang mit Wetterlagen, die von den aktuellen klimatischen Veränderungen ausgelöst wurden.

Das anschließende Studium der Literatur zu den Migrationsphänomenen bei Schmetterlingen veränderte dann die Proportionen der entstehenden Untersuchung und verlagerte immer mehr deren Akzente, so dass der ursprünglich vorgesehene Titel „Klimawandel und Faltermobilität" bald nicht mehr angemessen erschien. Es wurde z.B. deutlich, dass die angelsächsische und die deutschsprachige Literatur zur Migrationsthematik oft auffallend verschiedene, ja gegensätzliche Positionen einnehmen. Daraus ergab sich die Notwendigkeit, diese unterschiedliche Bewertung der diskutierten Phänomene erstmals vergleichend vor- und beide „Lager" einander gegenüber zu stellen sowie einen eigenen Standpunkt zu beziehen.

Dass der Umfang dieser Literaturübersicht die üblichen Dimensionen sprengt, ist somit nicht als Fahrlässigkeit, sondern als Absicht zu verstehen. Künftige Untersuchungen auf diesem interessanten Feld sollten auch bei uns die angelsächsische Forschung weit stärker berücksichtigen.

Schon hier wird deutlich geworden sein, dass die sogenannten trivialen Mobilitätsphänomene des typischen Tagesablaufs – Blütenbesuch, Balz-, Paarungs- und Eiablageverhalten – auch im 2. Teil dieser Arbeit nicht zur Diskussion stehen. Das Gleiche gilt für das „klassische" Migrationsverhalten einiger Arten wie des Distelfalters *Cynthia cardui* (LINNAEUS, 1858), obwohl auch hier – trotz der Fülle der Beobachtungen gerade im außergewöhnlichen Einflugjahr 2009 – noch längst nicht alle Fragen eindeutig beantwortet sind. Im Mittelpunkt dieses Teils der Untersuchung steht vielmehr der weithin unterschätzte Facettenreichtum der Dispersionsphänomene und -prozesse bei den Schmetterlingen. Hierzu werden erhellende Beispiele und unterschiedliche Autorenpositionen vorgestellt.

Teil 1
Faltermobilität: Phänomene und Begriffe – ein problemorientierter Literaturüberblick

Deutschsprachige Literatur oder Die Dominanz der Systeme

Parallel zur großen Zahl von Einzelstudien, wie sie etwa KOCH (1965 - 1966), ROER (1959 - 1965), HARBICH (1978 - 1980) und viele andere vorgelegt haben, zieht sich durch die deutschsprachige Literatur auf der subakademischen Ebene von WARNECKE (1950) bis EITSCHBERGER et al. (1991) das Bemühen um Ordnung, klare Begriffe, handliche Kategorien, kurz: um ein System. WARNECKES

© Münchner Ent. Ges., download www.biologiezentrum.at

Modell wird von KOCH (1964) und EITSCHBERGER & STEINIGER 1973, später 1980 modifiziert. GATTER unterzieht die Fassung von 1980 einer ausführlichen Kritik und schreibt (1981: 17): „Die beiden Gruppen der Binnenwanderer (...) täuschen darüber hinweg, dass sich dahinter Arten verbergen, die eine Vielzahl unterschiedlicher komplizierter Migrationsvorgänge trennt." In ähnlichem Sinne hatte er bereits (a.a.O.: 8) erklärt, es sei „fragwürdig, Wanderfalter, deren Stellung in der Ordnung der Migranten kaum bekannt sei, in streng gegliederte Gruppen einzuteilen." Das derzeit „gültige" System der kritisierten Autoren (EITSCHBERGER et al. 1991: 6-13) sieht folgendermaßen aus:

a) Prospektive Migrationsformen
   I. Eumigration – Eumigranten = Saisonwanderer 1. Ordnung
   II. Paramigration – Paramigranten = Saisonwanderer 2. Ordnung

b) Konsekutive Migrationsformen
   III. Emigration – Emigranten = Binnenwanderer
   IV. Dismigration (Evasion) – Dismigranten = „Sammelgruppe"
      1. Wanderverdächtige Arten
      2. Arealerweiterer
      3. Beobachtenswerte Arten

In diesen 4 Hauptgruppen erscheinen u.a. 26 von 146 (nach SETTELE et al. 2005) in Deutschland vorkommenden Tagfalterarten, das sind 17,8 %. Die Autoren fordern die Beobachter von Migrationsphänomenen bei Schmetterlingen auf, ihre Observationen der „Deutschen Forschungszentrale für Schmetterlingswanderungen" (DFZS) mitzuteilen und schreiben (a.a.O.: 13): „Welche Arten sind zu melden? Alle Arten gemäß vorstehender Liste."

GATTERS Gegenentwurf von 1981 hat das Anliegen, „Migrationsformen der Insekten (...) in das System der allgemeinen Tierwanderungen zu integrieren" (a.a.O.: 8) und – durch JOHNSONS Untersuchungen (1969) angeregt – auch den Zusammenhang zwischen Insektenmobilität und Windströmungen zu erhellen. Als der Autor schließlich eine eigene Neufassung der Migrationsphänomene vorlegt, relativiert er deren Bedeutung aber sofort wieder, indem er sie lediglich als Arbeitshypothese zur Diskussion stellt (a.a.O.: 18). GATTER unterstreicht, dass seine „biologische Betrachtungsweise" das neue „System unabhängig vom geographischen Aspekt" mache, und stellt dieses (a.a.O.: 18) wie folgt vor:

I. Anemomigration – Verdriftung

II. Dismigration – Zerstreuungswanderung
   II.1. Expansive Dismigration
   II.2. Saisonale Dismigration

III. Migration – Richtungsorientierte Wanderung
   III.1. Expansive Migration
   III.2. Saisonale Migration

Diese Kategorien werden (a.a.O.: 18 - 26) ausführlich erläutert.
GATTERS Modell hat aber die Dominanz der Migrationsklassifizierungen von EITSCHBERGER & STEINIGER einschließlich der jüngsten Fassung (EITSCHBERGER et al. 1991) außerhalb der akademischen deutschsprachigen Literatur bis heute nicht infrage stellen können – vgl. z.B. EBERT (1991: 108/109 sowie 1994: 183) und REINHARDT (2007: passim, gehäuft 141-176).

Das akademische Schrifttum repräsentieren vor allem zwei Standardwerke: das „Lehrbuch der Speziellen Zoologie" (im folgenden LSZ abgekürzt), genauer: sein Band I, 5. Teil: Insecta, 2. Auflage 2003, hrsg. von H. H. DATHE, dann das „Lehrbuch der Entomologie" (im folgenden LE abgekürzt), 2. Auflage 2003, hrsg. von K. DETTNER & W. PETERS.

Im LE finden wir zwar zahlreiche Details zu den Migrationsphänomenen sensu stricto bei Insekten, die oben skizzierten Systeme aber werden weder vorgestellt noch diskutiert. PETERS (a.a.O.: 725) begründet dies wie folgt: „Im Einzelnen sind die genetischen Hintergründe wie auch

© Münchner Ent. Ges., download www.biologiezentrum.at

die auslösenden Faktoren (der Mobilitätsphänomene, EF) noch wenig bekannt und nur bei wenigen Arten nachgewiesen und näher analysiert worden."

Ähnlich hatten bereits ZWÖLFER & VÖLKL (ersterer LE-Autor) in ihrer Arbeit von 1997 argumentiert: Ohne detaillierte (bis jetzt aber weitgehend fehlende, EF) artspezifische Verhaltensanalysen sei das Verständnis populationsdynamischer Erscheinungen nicht möglich.

Das LSZ setzt seine Schwerpunkte in unserem Kontext deutlich anders. Auch dieses Werk geht auf Migrationen bei verschiedenen Insektenordnungen ein, gliedert aber bei den Lepidoptera im Unterschied zum LE die „in Mitteleuropa wandernd angetroffenen Arten" (: 682) in 4 Gruppen, ohne freilich die Kategorien von EITSCHBERGER et al. bzw. GATTER expressis verbis zu benützen oder auf sie Bezug zu nehmen. Somit steht, wie zu zeigen sein wird, das LE den Positionen der angelsächsischen Literatur deutlich näher als das LSZ.

Auch bei der grundsätzlichen Einschätzung der Mobilitätsphänomene unterscheiden sich beide Lehrwerke in einem wesentlichen Detail: Im LSZ betont STRÜMPEL (: 386): „Dispersion und Migration sind wichtige A d a p t a t i o n e n, um ungünstigen Umweltbedingungen zu entgehen und neue Bereiche zu erobern." PETERS hingegen schreibt im LE (: 722): „Die Ausbreitung ist ein f u n d a m e n t a l e r und überaus vielschichtiger Aspekt der Tiergeographie." (Hervorhebungen: EF).

Angelsächsische Literatur oder Die Überwindung des Systemdenkens

Ein deutlich anderes Bild vermittelt das Studium der angelsächsischen Literatur zu den Migrationsphänomenen sensu lato. Auch hier gibt es natürlich divergierende Auffassungen bezüglich der Bedeutung zentraler Begriffe. So schränkt WILLIAMS („Insect Migration", deutsche Fassung „Die Wanderflüge der Insekten" 1961: 14/15) zunächst die Bedeutung von „migration" als „Einhalten einer bestimmten Flugrichtung über längere Zeit ohne erkennbare Beeinflussung durch Außenfaktoren" ein. Und „dispersal" bezeichnet in seiner englischen Originalfassung passive Verschleppung, z.B. durch Wind – beides Auffassungen, die in der Literatur der Folgezeit keine Akzeptanz fanden.

Im „Nachtrag" zu WILLIAMS' Buch referiert dann der Übersetzer und Bearbeiter ROER (: 221/222) die kurz zuvor publizierte Arbeit KENNEDYS „A turning point in the study of insect migration" (1961), die sich als außerordentlich einfluss- und folgenreich erweisen sollte.

„Migration" bezeichnet nun nach KENNEDY „alle Fälle von Ortswechsel (...), die als aktiv entwickelte Anpassung („active evolved adaptation") erscheinen."

Starren Kategorien des Migrationsverhaltens, wie sie noch WILLIAMS (: 15/16) vertreten hatte, ist damit in der angelsächsischen Literatur fortan der Boden entzogen, denn – so KENNEDY nach ROER – „Wanderer unterscheiden sich von Nichtwanderern durch vorübergehende Betonung der lokomotorischen und Depression der vegetativen Funktionen" (Nachtrag zu WILLIAMS: 221/222), und eine exakte Trennung beider Verhaltensweisen sei kaum nachweisbar.

Eigentlich hatte WILLIAMS sein eigenes Migrationsmodell bereits in Frage gestellt, als er (:14) schrieb: „Der Grund zu aktivem Flug könnte entweder in Nahrungsmangel, Balztrieb, Flucht oder in einem der Art innewohnenden Wandertrieb liegen. Wir glauben sicher annehmen zu müssen, dass dieser Wandertrieb bei sehr vielen Insektenarten grundsätzlich vorhanden ist, jedoch von sehr unterschiedlicher Intensität."

Exogene Migrationsauslöser betont auch JOHNSON (1969) in seinem monumentalen Werk (763 Seiten, 1421 Quellen im Literaturverzeichnis), nämlich: 208, 592 und 616. Der Titel seines Buches – „Migration and Dispersal of Insects by Flight" – lässt erwarten, dass hier zwei Phänomene gleichwertig nebeneinander gestellt werden. Doch bereits im Vorwort betont der Autor: „It is by flight that insects disperse adaptively from one breeding site to others, that is to say they migrate" (: XIX). Und JOHNSON relativiert auch den Dispersionsbegriff: „Within very large areas containing discrete populations the migrants can be said to mix rather than disperse" (: 3). Diese Einschätzung kommt dem von LEVINS im gleichen Jahr eingeführten Begriff der „Metapopulation" schon sehr nahe (zitiert von ZWÖLFER 2003: 713/714).

© Münchner Ent. Ges., download www.biologiezentrum.at

Im Sinne KENNEDYS erklärt JOHNSON, eine klare Abgrenzung der Migrationsphänomene voneinander sei nicht möglich („no category is ever completely satisfactory": 6 und 445) und es kämen alle Arten von Übergängen vor. Außerdem sei das Studium der Migration, speziell die Grundlagenforschung, bisher teils unzureichend, teils völlig vernachlässigt worden (: 466, 638 und 639); darüber hinaus konzentriere sich das Interesse auf relativ wenige, meist gut bekannte Arten – „a view that neglects the unseen migrations of innumerable species" (: XIX).

Angesichts dieser Einschätzung vermeidet JOHNSON strikt definitorische Festlegungen und spricht beispielweise (: 447) vorsichtig von „medium-distance displacement". Eine klare Ablehnung erfährt bei ihm konsequenterweise auch der in der angelsächsischen Literatur diskutierte Begriff des „random dispersal" (: 458), der eine ungerichtete, zufällige Ausbreitung bedeutet: Wenn das Insekt auf seinem Weg – wie wohl immer – durch Faktoren wie Temperatur, Wind, Relief etc. beeinflusst werde, sei der Begriff „random" fehl am Platze.

Überraschenderweise wird der im Vorwort (: XIX) von JOHNSON formulierte bedeutungsschwere Satz „Migrations are adapted for the survival of the species" im weiteren Verlauf seiner Darstellung nicht mehr aufgegriffen, seine Aussage weder begründet noch vertieft.

Wie JOHNSON betont auch SCOBLE („The Lepidoptera" 1992), dass es keine eindeutige Abgrenzung zwischen „migration" und „dispersal" gebe: „... this dichotomy may be a confusing and inhibitory oversimplification" (: 69). Schließlich hebt SCOBLE, SOUTHWOOD (1962) folgend und der zitierten Aussage JOHNSONs nahe kommend, die wesentliche Bedeutung aller Migrationsphänomene hervor: „The prime evolutionary advantage of migratory movements lies in its enabling a species to keep pace with the changes in the locations of its habitats" (: 71).

Kritische Anmerkungen

Ein zusammenfassender Vergleich der deutschsprachigen mit der angelsächsischen Literatur zu den Migrationsphänomenen der Insekten, hier speziell der Schmetterlinge, ergibt folgendes Bild:

Die klare Distanz vor allem der Autoren des LE gegenüber jeder Art von Migrationssystemen bildet die große Ausnahme im einschlägigen deutschsprachigen Schrifttum. Ansonsten aber werden hier wie beschrieben „starre" Systeme favorisiert – eine Haltung, welche die Engländer schon früh aufgegeben haben. Nach Einschätzung fast aller ihrer maßgeblichen Autoren würden Systeme der Komplexität des Migrationsgeschehens nicht gerecht. Es fänden sich alle Arten von Übergängen zwischen den Wanderphänomenen, und man müsse davon ausgehen, dass Migrationsformen und -prozesse oft sehr unauffällig und viel weiter verbreitet seien als bisher bekannt – so bereits ELTON (1927), zitiert bei JOHNSON (1969: 637).

Aus der Sicht des Verfassers überzeugen die angelsächsischen systemkritischen Argumente weit mehr als die der überwiegend systemorientierten deutschsprachigen Literatur. Vergleichen wir aber das „System EITSCHBERGER" (1991) mit dem „System GATTER" (1981), so sammelt letzteres entschieden mehr Pluspunkte als jenes:

GATTER präsentiert ein außerordentlich facettenreiches, offenes System: Der Autor setzt sich mit den Entwürfen der „Konkurrenz" auseinander, er kennt und zitiert die angelsächsische Literatur und stellt sein Modell, auch die Grundlagenforschung einbeziehend, in einen größeren, zoologisch-klimatischen Zusammenhang.

Ein ganz anderes Bild bietet das System von EITSCHBERGER et al.: Weder KENNEDY noch JOHNSON geschweige denn GATTER erscheinen im Literaturverzeichnis oder werden diskutiert. Der Systemanhänger WILLIAMS findet sich hier nicht etwa mit „Insect Migration" (deutsche Fassung 1961), sondern mit seiner von ihm selbst als überholt bezeichneten Arbeit von 1930. Die 26 erwähnten Tagfalter Deutschlands bilden eine „geschlossene Gesellschaft" im „System EITSCHBERGER": „Welche Arten sind zu melden? Alle Arten gemäß vorstehender Liste." (a.a.O.: 13). Das System bestimmt, welche Spezies „beobachtenswert" sind (a.a.O.: 13); die große Mehrheit ist es demnach nicht. Die Autoren ignorieren auch neben vielen anderen – siehe Teil 2 dieser Arbeit – mehrere einheimische Tagfalter, die nach SETTELE et al. (2005: 10) seit Mitte des 19. Jahrhunderts durch Arealerweiterung auffallen.

© Münchner Ent. Ges., download www.biologiezentrum.at

Von GATTER abgesehen üben deutsche Autoren höchst selten vorsichtige Kritik an schematischen Migrationskategorien, so z.B. REINHARDT & HARZ (1989: 21/22). Aber erst fast zwei Jahrzehnte nach dem Erscheinen der bis heute gültigen Fassung des „Systems EITSCHBERGER" setzt sich der Co-Autor REINHARDT deutlich von dessen starren Positionen ab: „Ich (...) stimme (...) völlig zu, die Ortsveränderungen von Lebewesen (auch die Zahl der Arten) sind bedeutend größer als bisher (...) angenommen. Wer hätte denn vor wenigen Jahren geglaubt, dass die als stenök geltenden Arten *Eurodryas aurinia* oder *Maculinea nausithous* sich über Kilometer entfernen, auch wenn Wälder dazwischen liegen". Das System EITSCHBERGER sei seit 1991 „nicht weiter gepflegt" worden (beide Zitate: REINHARDT, pers. Mitt. 2009), und eben diese Tatsache rechtfertigt in unseren Augen auch heute noch eine kritische Beschäftigung mit diesem Modell.

Ausgesetzt, verirrt, verdriftet: Orientierungsprobleme bei Faltern oder bei Autoren?

Es wäre töricht, die Möglichkeit der Aussetzung, des sich Verfliegens oder der Verdriftung zu leugnen. Überraschend ist aber, dass in sehr vielen Fällen diesen Erklärungsansätzen eine weit höhere Wahrscheinlichkeit zugebilligt wird als sinnvollen, der Arterhaltung dienenden Elementen des Verhaltensrepertoires. Beispielweise ist der in der Literatur weit verbreitete Begriff des „Irrgastes" von der Vorstellung geprägt, dem Verhalten des Schmetterlings liege eine Fehlsteuerung zugrunde, die im Misserfolg enden müsse (ähnlich negativ ist die Idee des „Vagabundierens" besetzt (vgl. z.B. REINHARDT 2007: passim), die wir hier nicht diskutieren). Ein über der offenen Nordsee fliegender Bärenfalter *Spilosoma lubricipeda* (LINNAEUS, 1758) oder die Satyride *Hipparchia semele* (LINNAEUS, 1758) wäre für den Beobachter leicht ein verflogenes Tier. Die Populationen der Insel Helgoland (Beobachtungen des Verfassers zu *H. semele* am 19.07.1976, Belegexemplare in coll. EF), 45 - 60 km vom Festland entfernt, zeigen aber, dass es höchst fragwürdig wäre, hier von Irrgästen zu sprechen (Windverdriftung scheint auf den ersten Blick ein plausiblerer Gedanke, setzt aber starke sommerliche Ost- bzw. Südostwinde voraus, was der Realität widerspricht).

Der Begriff „Irrgast" suggeriert ferner, man dürfe den Faktor Zeit, wenn es um arterhaltend sinnvolles Falterverhalten geht, ausblenden. Falls aber diese Migrationsform ein genetisch angelegtes/beeinflusstes Verhaltensmuster darstellt (vgl. in Teil 2: Verhaltensstrukturen als Phänomene des Polymorphismus?), bleibt sie auch über lange Zeiträume (während derer z.B. Klimaveränderungen eintreten können) hinweg erhalten und erschließt einer Art trotz des Verlustes unzähliger Individuen letztendlich doch neue Lebensräume!

Zur Vermutung einer Aussetzung (vgl. REINHARDT 2007: 554, 555/556 und 585) wäre zu bemerken, dass Schmetterlingsfreunde zwar wiederholt den – in der Regel erfolglosen – Versuch gemacht haben, mithilfe gezüchteter Falter Populationen zu stabilisieren oder wiederzubegründen. Es wäre aber ein sehr großer Zufall, wenn eines dieser wenigen Tiere anschließend Sammlern in die Hände gefallen wäre. HEINZE in REINHARDT (2007: 555/556) z.B. nimmt an, dass es sich bei den im östlichen Sachsen (Landeskrone) 1958 – 1964 beobachteten Apollofaltern (LINNAEUS, 1758) um ausgesetzte Tiere gehandelt habe. Neuere Befunde von BENSE & MEINEKE in EBERT (2005: 96) weisen aber für die Schwäbische Alb nach, dass auch der so „standorttreue" Apollo ein deutliches Dispersionsverhalten mit Gründung neuer Populationen zeigt.

Das Phänomen der (Wind-)Verdriftung hält REINHARDT (a.a.O.: 67, 118, 243, 309/313, 529, 561 und 575) bei zahlreichen in Sachsen gefundenen Tagfaltern für möglich. Er argumentiert (pers. Mitt. 2009) folgendermaßen: „(...) der Nordabfall (des Erzgebirges) ist gemächlich, der Südabfall aber sehr sehr steil. Im Böhmischen Becken (...) kommt es bei bestimmten Wetterlagen zu kräftigen Aufwinden. (...) Und diese Luftbewegungen transportieren Insekten z.B. nach Sachsen." Demgegenüber belegt GATTER (1981: 50) durch zahlreiche Beispiele das a k t i v e „Hochsteigen von Faltern in der Thermik", wobei Höhendifferenzen von über 2000 m erreicht werden.

Abschließend sei noch einmal hervorgehoben, dass die für das Überleben der Arten nach unserer Einschätzung essentielle Bedeutung der Mobilitätsphänomene nur von wenigen Autoren gesehen und betont wird. Stellvertretend für diese sei hier nochmals PETERS (LE 2003: 722) zitiert: „Die Ausbreitung ist ein fundamentaler und überaus vielschichtiger Aspekt der Tiergeographie".

© Münchner Ent. Ges., download www.biologiezentrum.at

Teil 2
Der Mobilitätskomplex in Beispielen

Vorbemerkung: Im Folgenden verwenden wir trotz JOHNSONs Vorbehalten neben „Mobilität" den Begriff „Dispersion", um die Fähigkeit von Faltern zu bezeichnen, ihr Ursprungshabitat – aus welchen Gründen auch immer – zu verlassen.

Faltermobilität (klimabedingt?) in der Diskussion
Vier Beispiele unterschiedlicher Akzentsetzung

1. Extreme Bestandsrückgänge; die Diskussion um die passende Mobilitätskategorie:

Iphiclides podalirius (LINNAEUS, 1758)

Die Fakten: Im deutschen Südwesten sind seit den 1960er/70er Jahren die Segelfalter-Populationen extrem zurückgegangen, oft sogar erloschen – vgl. EBERT (1991, Band 1: 222-226). Unstrittig ist, dass Naturschutz-Institutionen die Vernichtung zahlreicher Vorkommen von *I. podalirius* durch restlose Beseitigung von Krüppelschlehen („Pflegemaßnahmen"...) in den Larvalhabitaten des Falters anzulasten ist; hierzu Nachweise u.a. bei EBERT (1991), WEIDEMANN (1995) und REINHARDT (2007).

Nach fast 50 Jahren aber wurde der Segelfalter 2004 zumindest in Hohenlohe wieder beobachtet (FRIEDRICH 2008).

Offene Fragen, Perspektiven: Zu den dramatischen Einbußen der Segelfalter-Populationen haben sehr wahrscheinlich klimatische Einflüsse wesentlich mit beigetragen. Dennoch sollte ein möglicher Tendenzwandel infolge des Gunstfaktors Klimaerwärmung nicht überbewertet werden: Anhaltende Schlechtwetterperioden zur Flugzeit der 2. Faltergeneration, z.B. im August 2006, scheinen geeignet, Populationen dieser extrem wärmeliebenden Spezies an den Rand des Erlöschens zu bringen. Andererseits steigen die Chancen der Wiederbesiedlung „alter" Habitate durch den zunehmend (sub)mediterranen Charakter ihres Mikroklimas und durch die ausgeprägte Dispersionspotenz der Weibchen. Gerade diese Eigenschaft des Segelfalters wird in der Fachliteratur kontrovers diskutiert:

WOHLFAHRT setzt sich mit den Thesen von LEDERER, HARZ und WITTSTADT (Nachweise in seinem Literaturverzeichnis) auseinander und bestreitet, dass man *I. podalirius* einen Wanderfalter nennen dürfe, aber auch er argumentiert unscharf, wenn er (a.a.O.: 108) zugibt, dass sich „ein (...) herumstreifendes Weibchen auch von seinem Gebiet entfernen und an anderen Stellen seine Eier absetzen (könne)". Mit dem Begriff „fakultativer Wanderer" ist WOHLFAHRT um einen Ausweg aus dem definitorischen Dilemma bemüht. Er schreibt (a.a.O.: 110): „Jede noch so standorttreue Art (kann sich) unter dem Druck einer Massenvermehrung und vielleicht zusätzlich unter dem Einfluss noch unbekannter Faktoren als fakultativer Wanderer erweisen (...)." – Zum Thema Massenvermehrung und Faltermobilität vgl. auch in diesem Kapitel 4: *Catocala nymphaea* (ESPER, 1787).

Bei WOHLFAHRT tauchen Überlegungen wieder auf, die bereits STANDFUSS in seinem „Handbuch der paläarktischen Gross-Schmetterlinge für Forscher und Sammler", 2 Auflage 1896, formuliert hatte und die uns im weiteren noch beschäftigen werden. STANDFUSS schreibt (a.a.O.: 326): „Denken wir uns (...) eine ganze Reihe (...) abnormer Jahre, wie 1893 eines war, so werden (sic!) sich eine größere Anzahl von Arten zum Wandern entschließen. Es erfolgt ein solches Wandern teils aus Nahrungsmangel, denn allzu heisse und trockene Jahre bringen in den wärmeren, südlicheren Gegenden einen guten Teil namentlich der niedrigen einjährigen Vegetation zum Absterben, teils aus einem, wie es scheint sehr vielen Tieren innewohnenden Wandertriebe, für den eine Begründung zu geben, uns gegenwärtig unmöglich ist." In der jüngeren Literatur spricht dann EBERT (a.a.O.: 222) nördlich des Verbreitungsgebietes des Segelfalters von „sporadischen Zuwanderer(n)"; wenn dieser Autor aber wandernde Einzeltiere und Blüten besuchende Weibchen unter „Dispersionsflügen" einordnet (a.a.O: 224 und 229), vermischen sich bereits die Begriffe bzw.

© Münchner Ent. Ges., download www.biologiezentrum.at

Phänomene. REINHARDT (2007) schwankt in seiner Bewertung der Mobilität des Segelfalters zwischen Verdriftung im Kammgebiet des Erzgebirges und Vagabundieren (: 120) in den Rekultivierungszonen der Lausitz. Obwohl er für dieses Gebiet von mittlerweile „stabile(n) Populationen" (: 120) spricht, fällt auf, dass der Autor das arterhaltende Phänomen der Dispersion nicht in Betracht zieht.

2. Neu in der deutschen Entomofauna, neu im „System":

Colias erate (ESPER, 1805)

Die Fakten: *C. erate* ist seit Ende der 1980er Jahre neu in den (süd)östlichen Nachbarländern Deutschlands sowie in Ungarn, Serbien und der Slowakei nachgewiesen. Diese nach (Süd)Westen gerichtete Ausbreitungstendenz setzte sich in den Folgejahren fort; seit 1995 wird der Falter auch in den östlichen Bundesländern Sachsen und Brandenburg gefunden (alle Details nach KRAHL & TRAMPENAU in REINHARDT 2007: 556–558).

Offene Fragen, Perspektiven: Die bisherigen Beobachtungen in Luzernekulturen, nicht aber in naturnahen Lebensräumen lassen eine Ansiedlung der Art in Deutschland noch fraglich erscheinen. Im Gegensatz zu KRAHL & TRAMPENAU halten wir nicht die Larvalüberwinterung, sondern die Zeit unmittelbar danach, wenn die Raupen bereits wieder aktiv sind, für die in unserem Kontext kritische Phase: Auf eine mehrwöchige Schlechtwetterperiode im März/April wie beispielsweise 2008 reagieren Ei- und Puppenüberwinterer lediglich mit verzögertem Erscheinen der Raupe bzw. des Falters. Bereits reaktivierte Schmetterlinge oder Raupen aber überleben eine solche Phase oft nicht.

EITSCHBERGER et al. (1991) haben *C. erate*, wie KRAHL & TRAMPENAU (a.a.O.: 558) referieren, folgendermaßen in ihr Migrationsmodell eingeordnet: „Die Art wurde in die Liste der Wanderfalter aufgenommen und in Gruppe III (Binnenwanderer oder Emigranten) gestellt, d.h. zu den Arten, die nicht jährlich oder periodisch wandern, bei denen aber ein Wandertrieb vorhanden ist und der bei einzelnen Populationen zeitweilig durch äußere Faktoren (z.B. hohe Populationsdichte) ausgelöst werden kann (...)." Bei kritischer Betrachtung dieser Definition fällt folgendes auf: Einerseits benötigen die Autoren zum Verständnis des Falles *C. erate* ihr Schema („Gruppe III"), andererseits wird dieses durch 6 (!) Modifikationen bis zur Unkenntlichkeit relativiert:

1. „Wandertrieb (...) zeitweilig ausgelöst";
2. „Wandertrieb (...) kann ausgelöst werden";
3. „nicht jährlich (...) wandern";
4. „nicht (...) periodisch wandern";
5. „äußere Faktoren";
6. „bei einzelnen Populationen".

Kann hier, wo Relativierungen und Unschärfen die definitorischen Hauptelemente sind, überhaupt noch von einem Erkenntnisgewinn gesprochen werden? – Ganz außer Betracht bleibt übrigens, dass es sich bei dem Erscheinen von *C. erate* in Deutschland und den Nachbarländern möglicherweise gar nicht um ein echtes Migrationsphänomen, sondern eher um E x p a n s i o n handelt: Wenn sich durch Klimaerwärmung der potenzielle Lebensraum von *C. erate* k o n t i n u i e r l i c h nach Westen ausdehnt, erreicht der Falter diese bisher unbesiedelten Gebiete o h n e das Zurücklegen größerer, migrationstypischer Distanzen.

3. Mobilitätsphänomene in ihrer Abhängigkeit von biotischen und abiotischen Faktoren:

Clossiana dia (LINNAEUS, 1767)

Die Fakten: Noch 1991 spricht EBERT (Band 1: 487) für Baden-Württemberg von „eine(r) stark rückläufige(n) Bestandsentwicklung bis hin zu Arealverlust (...)", was den Beobachtungen zu anderen wärmeliebenden Arten (vgl. oben: *I. podalirius*) entspricht. In den letzten Jahren wird aber eine klar positivere Tendenz erkennbar, die deutlich populationsdynamische Züge trägt und sowohl für den deutschen Südwesten als auch für das östliche Bundesland Sachsen belegt ist (REINHARDT 2007, FRIEDRICH 2005 und 2008).

© Münchner Ent. Ges., download www.biologiezentrum.at

Was meint „Abhängigkeit von biotischen und abiotischen Faktoren"? Die „Generationenzahl" (zu diesem problematischen Begriff vgl. FRIEDRICH in EBERT 2005: 79) von *C. dia* wird primär durch die Tageslänge während einiger Larvalstadien beeinflusst, sekundär durch Wetterlagen und tertiär durch die Qualität der Raupen-Nahrungspflanze.

Im Detail heißt das: Die Tageslänge während der photosensiblen Larvalstadien L2, L3 und partiell L4 induziert Subitanentwicklung bzw. Diapause; ihr kritischer Wert liegt mit ca. 15,5 Stunden Licht relativ niedrig. Im kritischen Bereich entscheidet dann auch die Nahrungsqualität (*Viola* spp.) mit darüber, ob der Weg in die Diapause eingeschlagen wird oder nicht. Wachstumsgeschwindigkeit und Vitalität der Präimaginalstadien von *C. dia* sind stark temperaturabhängig: Bei hohen Wärmegraden verkürzen sich Larval- und Imaginalentwicklung in der Puppe außerordentlich, Temperaturen deutlich unter 20°C während des L1-Stadiums aber reduzieren die (Fress-)Aktivität und führen zu hohen Verlusten (FRIEDRICH 1978).

Für das Imaginalstadium stellen extreme Warmtrockenphasen wie 2003 einen Ungunst-Faktor dar: Feuchtigkeits- und Nektarangebot im Habitat sind defizitär, Abwandern der Falter und Erscheinen selbst in atypischem Gelände sind die Folge (FRIEDRICH: 2005: 131/132 und 2008: 52). Der Faktor Temperatur greift also – selbst innerhalb ein und desselben Jahres – auffallend antagonistisch in die Bestandsentwicklung von *C. dia* ein.

Offene Fragen, Perspektiven: Offen bleibt vorerst, ob das Ablageverhalten noch ausgelöst wird oder aber Abwanderung auch dann stattfindet, wenn die Vitalität der Raupen-Nahrungspflanze zur Flugzeit des Falters bei anhaltend extrem hohen Temperaturen stark reduziert ist, mit anderen Worten: ob auch der Zustand von *Viola* das Mobilitätsverhalten von *C. dia* beeinflusst.

Schon aktuelle Beobachtungen lassen den Schluss zu, dass das Dispersionsverhalten der Spezies noch stärker stimuliert wird, wenn die fortschreitende Klimaerwärmung den Lebensraum des Falters weiter belastet: Jener hat schon heute häufig xerothermen, seine Vegetation submediterranen Charakter.

Offen ist schließlich, ob es *C. dia* angesichts dieser Situation gelingen wird, neue Lebensräume dauerhaft zu besiedeln. Die aktuelle Tendenz beispielsweise in Sachsen (REINHARDT 2007: 373 und 375) berechtigt zu dieser Annahme. Auch die Managementpläne für neue Flora-Fauna-Habitat-Gebiete („FFH") im Rahmen von „Natura 2000" könnten dazu beitragen, traditionelle Landwirtschaftsstrukturen, hier: leicht xerotherme Wirtschaftswiesen, in denen *C. dia* schon heute zu beobachten ist, im Sinne des Naturschutzes nachhaltig zu verändern – vgl. hierzu FRIEDRICH (2008): 60 und 62.

Die hier zusammengefassten Studien zu *C. dia* lassen uns also sowohl die „bisher noch nicht erklärbaren Abundanzschwankungen" (EBERT & RENNWALD Band 1: 489) als auch die „gegenwärtig explodierende Ausbreitungsphase" (REINHARDT a.a.O.: 375) verstehen. Sie zeigen außerdem, wie fahrlässig es wäre, Arten mit einer so hochdifferenzierten Abhängigkeit von biotischen und abiotischen Faktoren einem schematisierenden Migrationssystem zuzuordnen.

4. Migrationsimpulse durch Massenvermehrung?

Catocala nymphaea (ESPER, 1787)

Die Fakten: Nach Massenvermehrung in Spanien und Frankreich erschien dieses Gelbe Ordensband 1987 in einer großen Einwanderungswelle in Mitteleuropa, z.B. in der Schweiz, Österreich und Deutschland (STEINER in EBERT 1997: 464).

Offene Fragen, Perspektiven: Dass Massenvermehrungen von Insekten Migrationsphänomene auslösen (können), ist ein Topos der Fachliteratur. Stellvertretend für zahlreiche andere Quellen sei ZWÖLFER (2003: 712) genannt, der (nach SCHLUMPRECHT 1990) von „dichteabhängigem Dispersionsverhalten" als einer Möglichkeit der „Selbstregulation" bei Insektenpopulationen spricht. In nur vergleichsweise wenigen Fällen sind aber Strukturen und Auslöser solcher Phänomene exakt analysiert worden – vgl. GROLL & GÜNTHER (: 277) in DATHE (2003) zu den Wanderheuschrecken.

Auch im Falle von *Catocala nymphaea* liegen offenbar keine eingehenderen Untersuchungen zu unserem Thema vor. Ausgehend von AEBISCHERs Ausführungen (2008: 63–68) zur Migration von Eulen (Tytonidae und Strigidae) in der „Fußnote" unserer Arbeit fragen wir uns aber, ob sich durch

© Münchner Ent. Ges., download www.biologiezentrum.at

Massenvermehrung bedingte Migrationen nicht wenigstens partiell durch ein statistisches Phänomen erklären lassen: Ein meist geringer Prozentsatz einer Population besitzt offensichtlich einen überdurchschnittlich starken, genetisch angelegten Wandertrieb. Wächst eine Population, z.B. durch optimale Bedingungen während der Larvalentwicklung, enorm an, so bleibt der Prozentsatz der wandernden Individuen möglicherweise gleich hoch, aber die Z a h l der migrierenden Tiere steigt analog zur Größe der Population!

Es sei daran erinnert, dass auch Verhaltensstrukturen dem Themenkreis des Polymorphismus zuzurechnen sind (MAYR 1967 sowie VOGEL & ANGERMANN 1985: 497) und dass polymorphe Erscheinungen auf Nischen hinweisen, die für das Überleben einer Spezies wichtig sind. Soweit wir sehen, wird in der Wanderfalterforschung bis jetzt nirgends auf einen Zusammenhang zwischen den Phänomenen des Polymorphismus und der Migration hingewiesen.

Zur Dispersionspotenz stenöker Arten

Bei EBERT (Band 5, 1997: 42) lesen wir: „Schätzungsweise mehr als 2/3 aller Arten (der Großschmetterlinge, EF) sind auf vergleichsweise kleinräumige Sonderstandorte beschränkt." Einerseits liegen diese Plätze oft viele Kilometer voneinander entfernt, sind also stark „verinselt". Andererseits wird die seltene Beobachtung stenöker Falter weit außerhalb ihrer Lebensräume meist sehr kritisch bewertet und oft nicht ihrer Dispersionspotenz zugeschrieben – vgl. etwa EBERT & RENNWALD (Band 1, 1991: 503/504) und REINHARDT (2007: 574–576) zu *Melitaea didyma* (ESPER, 1779). Dabei hängt doch das Überleben gerade stenöker Insekten von dieser Fähigkeit ab, da Habitate von geringer Ausdehnung besonders leicht ihren Gunstcharakter verlieren (vgl. hierzu auch FRIEDRICH 2007: 76–77, *Zygaena fausta* (LINNAEUS, 1767) betreffend).

M. didyma wird hier nicht zufällig genannt: Gerade farblich oder durch ihre Größe auffallende Schmetterlinge erregen besonders außerhalb ihrer Habitate die Aufmerksamkeit des Beobachters; daneben aber gibt es die „unseen migrations of innumerable species" (JOHNSON 1969). Dass sie unbeachtet bleiben, liegt an ihrer geringen Größe oder Zahl, an ihrer unauffälligen Färbung und/oder nächtlichen Aktivität.

MÜLLER korrigiert übrigens (1984: 157/158) unsere Vorstellung vom stenöken Charakter bestimmter Arten, wenn er betont, dass Stenökie häufig relativ, nämlich regional zu verstehen ist: Es handle sich vielfach um ein Phänomen der Arealgrenzen, wo sich die biotischen und abiotischen Bedingungen stark verändern; im Zentrum ihres Verbreitungsgebietes aber seien solche Arten oft euryök (ein Beispiel ist der Segelfalter).

In unserem Kontext ist es nun sicher von Interesse, Beispiele vorstellen zu können, welche die selten beobachtete Dispersion solcher „Sonderstandortbewohner" innerhalb biologisch kurzer Zeiträume wenigstens indirekt nachweisen.

In Südwestdeutschland brachte die Reblaus *Viteus vitifolii*, von Amerika kommend, Ende des 19. Jahrhunderts den Weinbau fast völlig zum Erliegen. Auf den aufgegebenen Anbauflächen, oft steilhängig und ± südexponiert, entwickelten sich in der Folgezeit (sofern sie nicht später mit reblausfest gepfropften Reben rekultiviert wurden) interessante Pflanzengesellschaften mehr oder weniger (sub)mediterranen Charakters – vgl. z.B. BOTSCH et al. (1985): „Die Weinberge Frankens". Diese „Inseln" in einer oft entomologisch uninteressanten, eintönigen Kulturlandschaft wurden nun von einer Reihe stenöker Insektenarten besiedelt.

Stellt man in Rechnung, dass sich die heute hier anzutreffenden xerothermophilen Pflanzengesellschaften nach Aufgabe des Weinbaus in einem Zeitraum von wenigstens 40 bis 50 Jahren angesiedelt bzw. entwickelt haben, besitzen die aktuell hier lebenden Insekten-Populationen ein Alter von höchstens 60 bis 70 Jahren! (In seltenen Fällen könnten Insektenarten Randnischen der Weinberge schon früher besetzt haben).

Zwei von zahlreichen Beispielen aus südwestdeutschen Muschelkalklandschaften:

1. Ein ehemaliger Weinberg bei Crispenhofen in einem Seitental des Kochers im Hohenlohe-Kreis: Hier fliegen u.a. *Clossiana dia* (LINNAEUS, 1767), *Lycaeides argyrognomon* (BERGSTRÄSSER, 1779)

© Münchner Ent. Ges., download www.biologiezentrum.at

und *Phragmatobia caesarea* (GOEZE, 1781) – vgl. FRIEDRICH 1988 sowie in EBERT 1997: 340 (Das Vorkommen von *Ph. caesarea* ist möglicherweise in den 1980er Jahren erloschen). Besonders hervorzuheben ist auch das individuenreiche Auftreten des Netzflüglers *Ascalaphus libelluloides* (DENIS & SCHIFFERMÜLLER, 1775).

2. Ein ehemaliger Weinberg im Taubertal bei Lauda-Königshofen (Main-Tauber-Kreis): Neben mehreren nur bedingt als stenök zu bezeichnenden Faltern wie *Lysandra coridon* (PODA, 1761) fliegen hier *Clossiana dia*, *Melitaea didyma* und vor allem *Zygaena fausta* (LINNAEUS, 1767) – vgl. FRIEDRICH & FRIEDRICH-POLO 2005, wo sich auch ein Hinweis auf ein bisher offenbar nicht beachtetes Flugverhalten dieser Zygaene findet, das möglicherweise Dispersionsfunktion hat.

Beweise für die Mobilität „unauffälliger" Arten

Das Dispersionspotenzial wohl der meisten Tierarten erscheint nicht nur in der Wahrnehmung des Entomologen häufig wie zwei ganz unterschiedliche Phänomene: Einmal als pauschal begriffene historische Erscheinung, dokumentiert durch die (Wieder-)Besiedlung riesiger Räume, z.B. Europas in der postglazialen Epoche, zum anderen als ein heute eher latent vorhandenes Phänomen, das also bei den meisten Arten derzeit nicht zu beobachten ist.

Dass dieses Dispersionspotenzial, in dem Auslöser ganz verschiedener Art und Stärke wirksam sind, zur überlebenswichtigen Grundausstattung wohl aller Spezies gehört, wird offensichtlich häufig übersehen. Exemplarisch zeigt dies der folgende Satz: „Wir betrachten 'Wandern' heute als Gegenstück zu 'Bleiben'" (EITSCHBERGER et al. a.a.O.: 5).

Eine Möglichkeit, etwas über die Mobilität gerade der „unauffälligen" Arten zu erfahren, besteht darin, alle Falterarten und -zahlen auf begrenzter Fläche über Jahre hinweg zu protokollieren. Für selten erscheinende Schmetterlinge, deren Habitate in größerer Distanz, beispielsweise 10 km oder mehr entfernt liegen, darf Dispersionsverhalten angenommen werden.

Ein in unserem Kontext interessantes Nebenergebnis brachte eine Untersuchung (FRIEDRICH 2008), die Schmetterlingsbesuchen in einem Naturgarten gewidmet war und von 2002 bis 2006 im baden-württembergischen Hohenlohe-Kreis durchgeführt wurde. Während dieser fünf Jahre wurden auf einer Fläche von 850 m^2 in Siedlungsrandlage 65 tagaktive Falterspezies beobachtet. 14 dieser Arten wurden hier nur ein einziges Mal notiert, 3 weitere zweimal. Das sind 26,1%, ein sicher überraschend hoher Wert. Von diesen 17 Arten gelten 16 weder als migrations- noch als dispersionsauffällig. Sie werden in der Literatur nicht als Gartenbesucher geführt und erscheinen im „System EITSCHBERGER" nicht einmal unter den „beobachtenswerten" Spezies. Es handelt sich dabei um folgende Arten:

Limenitis camilla (LINNAEUS. 1764), *Mesoacidalia aglaja* (LINNAEUS, 1758), *Fabriciana adippe* (DENIS & SCHIFFERMÜLLER, 1775), *Melitaea cinxia* (LINNAEUS, 1758), *Erebia medusa* (DENIS & SCHIFFERMÜLLER, 1775), *Lasiommata megera* (LINNAEUS, 1767), *Satyrium w-album* (KNOCH, 1782), *Satyrium acaciae* (FABRICIUS, 1787), *Aricia agestis* (DENIS & SCHIFFERMÜLLER, 1775), *Carterocephalus palaemon* (PALLAS, 1771), *Thymelicus lineolus* (OCHSENHEIMER, 1808), *Pyrgus malvae* (LINNAEUS, 1758), *Hemaris tityus* (LINNAEUS, 1758), *Zygaena loti* (DENIS & SCHIFFERMÜLLER, 1775), *Zygaena viciae* (DENIS & SCHIFFERMÜLLER, 1775), *Archiearis parthenias* (LINNAEUS, 1761).

Die Beobachtungen werden fortgesetzt und der Umfang der Liste wird sicher weiter wachsen.

Expansionsprozesse in der Vertikalen

Einerseits stimuliert die fortschreitende Klimaerwärmung „Wanderungen" und Expansionsprozesse von Pflanzen und Tieren in der Horizontalen, andererseits erweitern oder verschieben diese auch zunehmend ihren Lebensbereich in Höhenzonen, die ihnen bisher keine (dauerhaften) Ansiedlungschancen geboten hatten. Noch sind die Beobachtungen und Studien zur aktuellen „Vertikalexpan-

© Münchner Ent. Ges., download www.biologiezentrum.at

sion" von Faltern fragmentarisch, zumal Aussagen zu derzeit (beschleunigt?) ablaufenden Prozessen immer etwas Vorläufiges haben müssen.

Die hier vorgelegten Details beziehen sich auf Schmetterlinge der Westalpen zwischen 1600 und 2900 m.

Für unser Thema sind u.a. folgende Aspekte von Bedeutung:

- Bedingt durch die geographische Lage – zwischen den Walliser Alpen und z.B. dem Zugspitzgebiet liegen knapp 1 1/2 Breitengrade – sind die im Kontext relevanten Prozesse in den Westalpen vermutlich weiter fortgeschritten als in vielen anderen Teilen des Gebirges.
- Südhänge werden durch die klimatischen Veränderungen im Hochgebirge deutlich mehr begünstigt als andere Hangexpositionen (8 von 10 Einzelbeispielen unserer Tabelle (Nr. 1 - 4 und Nr. 7 - 10) beziehen sich auf ± Südhanglagen).
- Einzelne Arten reagieren aus mehreren Gründen (z.B. in ihrer Abhängigkeit von essentiellen Habitatkomponenten) unterschiedlich auf die (aktuellen) Klimaveränderungen: Nach unseren Beobachtungen hat z.B. *A. crataegi* in den letzten Jahrzehnten im Wallis 500 bis 700, *S. spini* dagegen nur etwa 100 Höhenmeter „gewonnen".
- Es leuchtet unmittelbar ein, dass sich die für viele Schmetterlinge des Alpenraumes positive Entwicklung auf der subalpinen bis mittleren alpinen Stufe (ca. 1900 - 2600 m) deutlicher auswirkt als auf der oberen alpinen Stufe (2600 - 2800 m): Die „Höhengewinne" vieler Arten lagen nach ersten Feststellungen dort bei 300 - 500 m, hier aber nur bei ca. 100 m.

Tab.: 10 Beispiele zur maximalen alpinen Höhenverbreitung von Schmetterlingen
SBN (1987): Schweizer Alpen; VORBRODT (1928) und FRIEDRICH (1.-6.: 2006, 7.-10.: 1981): Zermatt/Walliser Alpen.

Art	Nachweise VORBRODT, SBN	Nachweise FRIEDRICH
1. *Colias crocea* (GEOFFROY IN FOURCROY, 1785)	SBN: untere subalpine Zone (= ca. 1900 m, EF)	2400 m, oberhalb Sunnegga
2. *Aporia crataegi* (LINNAEUS, 1758)	SBN: 1200 m	1700 m, oberhalb Bahnhof, vereinzelt bis 1900 m
3. *Vanessa atalanta* (LINNAEUS, 1758)	SBN: 2000 m	2400 m, oberhalb Sunnegga
4. *Cynthia cardui* (LINNAEUS, 1758)	SBN: bis über 2000 m	2600 m, oberhalb Sunnegga einzeln bis 2900 m
5. *Issoria lathonia* (LINNAEUS, 1758)	SBN: 2500 m	2700 m, oberhalb Schwarzsee
6. *Eurodryas aurinia debilis* (OBERTHÜR, 1909)	SBN: 2600 m	2700 m, oberhalb Schwarzsee
7. *Coenonympha pamphilus* (LINNAEUS, 1758)	VORBRODT: 2100 m	2500 m, oberhalb Sunnegga
8. *Callophrys rubi* (LINNAEUS, 1758)	SBN: 2000 m	2300 m, Sunnegga
9. *Satyrium spini* (DENIS & SCHIFFERMÜLLER, 1775)	SBN: 1700 m	1800 m, oberhalb Bahnhof
10. *Phragmatobia fuliginosa* (LINNAEUS, 1758)	VORBRODT: 2400 m	2600 m, Blauherd (Raupenfunde)

© Münchner Ent. Ges., download www.biologiezentrum.at

Nur Langzeitstudien werden geeignet sein zu klären, ob sich in höheren Lagen stabile Falterpopulationen etabliert haben, die auch durch sommerliche Schlechtwetterperioden mit Frost und Schneefall nicht gefährdet werden.

Die genannten Beispiele haben schon angedeutet, dass die Schmetterlinge der Walliser Alpen, hier: des Zermatter Raumes besonders gut dokumentiert sind. Zu nennen ist die Lokalfauna VORBRODTS (1928), und in jüngerer Zeit hat sich u.a. der Verfasser in acht mehrwöchigen Aufenthalten mit der Zermatter Lepidopterenfauna beschäftigt. So seien im Folgenden exemplarisch für 10 Falterarten Zermatts die maximalen Höhenangaben der Literatur den Funden und Beobachtungen des Verfassers gegenüber gestellt. Ausgewählt wurden bis auf eine Ausnahme nicht typisch alpine Arten, sondern solche, bei denen die Diskrepanz der Höhenangaben besonders groß war. – Auffällig ist übrigens, dass der Schweizerische Bund für Naturschutz (im Folgenden als SBN abgekürzt), der sich häufig auch auf hoch gelegene Vorkommen im Wallis bezieht, noch 1987 offensichtlich der älteren Literatur verpflichtet ist; denn bereits in den 1960er und 1970er Jahren fand der Verfasser mehrere Arten in deutlich größerer Höhe als vom SBN angegeben.

Ergänzend sei noch erwähnt, dass die in der Tabelle aufgeführten *C. crocea*, *V. atalanta*, *C. cardui* und *I. lathonia* natürlich nicht wandernd (was in unserem Kontext keine Beweiskraft hätte), sondern Blüten besuchend und bei der Eiablage angetroffen wurden.

Die kompletten Publikationsdetails zu VORBRODT, SBN und FRIEDRICH finden sich im Literaturverzeichnis dieser Arbeit.

Fußnote: Ergebnisse der Mobilitätsforschung bei Eulen (Tytonidae und Strigidae) im Vergleich

Ergebnisse der Mobilitätsforschung zu Wirbeltieren lassen sich gewiss nur mit Vorbehalt auf Insekten übertragen. Bei jenen Studienobjekten gewinnt man aber ein weitaus genaueres Bild der Realität als z.B. bei Schmetterlingen: „Während bei den langlebigeren Zugvögeln von 100 beringten bis zu 5 zurückgemeldet werden, sind es bei den Wanderschmetterlingen 1 bis 2 auf 1000 gekennzeichnete." (REINHARDT & HARZ 1989: 10). Migrationsbefunde bei Eulen können also dem Entomologen zumindest Denkanstöße geben.

AEBISCHER macht etwa zur „Migration" von Eulen folgende Aussagen (2008: 63 ff.):

1. Weibchen legen, ihren Lebensraum wechselnd, weit größere Distanzen zurück als Männchen.
2. Bei fast allen auf Mobilitätsphänomene hin untersuchten Arten wurde ein geringer Prozentsatz der beringten oder durch Telemetrie erfassten Tiere überraschend weit außerhalb der arttypischen Distanzen zum Geburtsort wiedergefunden.

   Beispiel Schleiereule (*Tyto alba*): In Süddeutschland wurden 1245 Nestlinge beringt; 43,5 % wurden als Altvögel im Umkreis von 50 km vom Beringungsort wiedergefunden, 4 % aber waren weiter als 500 km „gewandert"! Und von 4747 in der Schweiz beringten Tieren hatten 0,2% über 1000 km zurückgelegt. Noch eindrucksvoller sind Migrationsnachweise bei *Asio otus*: „Von 126 in der Schweiz beringten Waldohreulen fand man 60 % im Umkreis von weniger als 100 km zum elterlichen Nest wieder. Vier Eulen gelangten über 1000 km weit, zwei davon wurden (...) ganze 2300 Kilometer vom Geburtsort entfernt (gefunden)" (AEBISCHER a.a.O.: 68). – Begriffe wie „Irrgast" oder „vagabundieren" wird man übrigens bei diesem Autor, sicher nicht zufällig, nicht finden...

Die Parallelen zu Beobachtungen bei Schmetterlingen liegen auf der Hand. Auch an dieser Stelle darf daran erinnert werden, dass dem Themenkreis des Polymorphismus auch Verhaltensstrukturen zuzurechen sind, die in den Überlebensstrategien der Arten vermutlich eine wichtige, oft übersehene Rolle spielen können – vgl. nochmals MAYR sowie VOGEL & ANGERMANN a.a.O.

© Münchner Ent. Ges., download www.biologiezentrum.at

Schlussbemerkung

In dieser Arbeit wurde zunächst der Versuch unternommen, die Stichhaltigkeit und Plausibilität von Migrationssystemen zu überprüfen, die in einem großen Teil der deutschen lepidopterologischen Fachliteratur seit Jahrzehnten etabliert sind, aber offensichtlich nur selten Gegenstand kritischer Fragestellungen gewesen sind. Für unsere Einschätzungen waren einerseits angelsächsische Publikationen wichtig, die – verglichen mit hiesigen Arbeiten – deutlich verschiedene Konzeptionen zeigen, andererseits deutsche akademische Standardwerke, in denen die von uns untersuchten Modelle (sicher nicht grundlos) völlig ignoriert werden.

Da Forscher wie JOHNSON, die einen systemkritischen Ansatz verfolgen, hierzulande offensichtlich sehr vielen Entomologen unbekannt sind, schien es sinnvoll, jene mit ihren Argumenten detailliert zu Wort kommen zu lassen; ein Gleiches gilt für einige Autoren deutschsprachiger Lehrwerke, die bis jetzt außerhalb des akademischen Schrifttums kaum wahrgenommen worden sind. Der an Mobilitätsproblemen interessierte entomologische Amateur hat damit die Möglichkeit, ohne exzessiven Lektüreaufwand die Positionen der verschiedenen „Lager" kennenzulernen, zu vergleichen und sich eine eigene, gut begründete Meinung zu bilden.

Im 2. Teil der Arbeit wurden Mobilitätsphänomene meist einheimischer Schmetterlinge aus unterschiedlichen Blickwinkeln beleuchtet und schließlich Beispiele vorgestellt, welche die „unseen migrations of innumerable species" (JOHNSON) in einer Reihe von Fällen sichtbar machen und der Einsicht Bahn brechen sollen, dass Mobilitätserscheinungen (nicht nur bei Schmetterlingen) meist keine seltene Verhaltensauffälligkeit oder bloße Adaptation sind, sondern fundamentale Voraussetzungen für das Überleben in einer sich ständig wandelnden Umwelt. So können diese Beispiele auch zur Beobachtung von Arten anregen, die bisher nicht Gegenstand von Mobilitätsstudien gewesen sind.

Dank

Die Beschaffung von Literatur, die für diese Arbeit unentbehrlich war, verdanke ich den freundlichen Bemühungen von Dr. Juliane DILLER (Zoologische Staatssammlung, München), Berit PEDERSEN (Royal Entomological Society, Chiswell Green, St. Albans, England) und Dr. Robert TRUSCH (Staatliches Museum für Naturkunde, Karlsruhe).

Die Herstellung der druckgeeigneten Textfassung lag wieder in den bewährten Händen meiner Frau Alicia FRIEDRICH-POLO.

Langjährig gute und produktive Beziehungen zu einem geschätzten Kollegen durch Kritik zu belasten ist ein heikles Unterfangen. Umso nachdrücklicher bedanke ich mich bei Rolf REINHARDT (Mittweida) für vielfältige Unterstützung: Den „Tagfaltern von Sachsen", seinem opus magnum, verdankt diese Arbeit eine Fülle von Informationen und Anregungen. Und Anfragen unterschiedlichster Art fanden bei ihm immer ein offenes Ohr.

Dass die MEG die vorliegende Arbeit trotz zu erwartender kontroverser Reaktionen zur Diskussion gestellt und zur Veröffentlichung angenommen hat, ist nicht selbstvetständlich und verdient Dank und Anerkennung.

Abschließend danke ich Hedwig BURMEISTER (Gernlinden) für die redaktionelle Betreuung der Arbeit und dem Gutachter der MEG für seine konstruktive Kritik.

Zusammenfassung

Die wichtigste deutsch- und englischsprachige Literatur zu den Migrationsphänomenen bei Schmetterlingen wird einem kritischen Vergleich unterzogen. Anschließend illustrieren Einzelbeispiele diesen facettenreichen Themenkomplex; unterschiedliche Autorenpositionen hierzu werden diskutiert.

© Münchner Ent. Ges., download www.biologiezentrum.at

Literatur

AEBISCHER, A. 2008: Eulen und Käuze. – Bern, Stuttgart, Wien.

BOTSCH, H.-J., BREUER, K. GEIGER, T., LEICHT, H., SCHMIDT, H., ULLMANN, I. & O. WITTMANN 1985: Die Weinberge Frankens. – Schriftenreihe. Bayerisches Landesamtes für Umweltschutz, Heft **62.** – München.

DATHE, H. H. (Hrsg.) 2003: Lehrbuch der Speziellen Zoologie. Band I: Wirbellose Tiere, 5. Teil: Insecta. 2. Auflage. Heidelberg, Berlin.

DETTNER, K. & W. PETERS (Hrsg.) 2003: Lehrbuch der Entomologie, 2. Auflage. – Heidelberg, Berlin.

EBERT, G. (Hrsg.) 1991 - 2005: Die Schmetterlinge Baden-Württembergs. 10 Bände. – Stuttgart.

EITSCHBERGER, U. & H. STEINIGER 1973: Aufruf zur internationalen Zusammenarbeit an der Erforschung des Wanderphänomens bei den Insekten. – Atalanta **4**, 133 - 192.

EITSCHBERGER, U. & H. STEINIGER 1980: Neugruppierung und Einteilung der Wanderfalter für den europäischen Bereich. – Atalanta **11**, 254 - 261.

EITSCHBERGER, U., REINHARDT, R. & H. STEINIGER 1991: Wanderfalter in Europa (Lepidoptera). Zugleich Aufruf für eine internationale Zusammenarbeit an der Erforschung des Wanderphänomens bei den Insekten. – Atalanta **22** (1), 1 - 67, Farbtafeln I - XVI.

ELTON, C. S. 1927: Animal Ecology. – London.

FRIEDRICH, E. 1978: Zur Zucht, Morphologie und Biologie von *Clossiana dia* L. unter besonderer Berücksichtigung des Dormanzphänomens (Lep., Nymphalidae). – Zeitschrift der Arbeitsgemeinschaft Österreichischer Entomologen **30** (1/2), 43 - 48.

FRIEDRICH, E. 1981: Beiträge zur Lepidopterenfauna von Zermatt (Walliser Alpen). – Nachrichtenblatt der bayerischen Entomologen **30** (6), 119 - 128.

FRIEDRICH, E. 1988: Zum Vorkommen von *Lycaeides argyrognomon* BERGSTR. im Hohenlohekreis (Lep., Lycaenidae). – Mitteilungen des Entomologischen Vereins Stuttgart **23**, 79 - 80.

FRIEDRICH, E. 2005: Falter im Garten. Beobachtungen im Extremsommer 2003. – Mitteilungen des Entomologischen Vereins Stuttgart **40** (1/2), 131 - 136.

FRIEDRICH, E. 2006: Massentourismus und Falterparadies. Dritter Bericht über die Schmetterlinge Zermatts (Walliser Alpen) (Lepidoptera). – Mitteilungen des Entomologischen Vereins Stuttgart **41** (1/2), 29 - 34.

FRIEDRICH, E. 2007: Zur ökologischen Potenz und Plastizität von *Zygaena fausta* (LINNAEUS, 1767) unter besonderer Berücksichtigung der Dormanzphänomene (Lepidoptera: Zygaenidae). – Nachrichtenblatt der bayerischen Entomologen **56** (3/4), 72 - 81.

FRIEDRICH, E. 2008: Schmetterlinge im Naturgarten. – Mitteilungen des Entomologischen Vereins Stuttgart **43**, 43 - 62.

FRIEDRICH, E. & A. FRIEDRICH-POLO 2005: *Zygaena fausta* L. im Tauberland (Main-Tauber-Kreis) (Lepidoptera, Zygaenidae). Eine verhaltensorientierte Feldstudie. – Mitteilungen des Entomologischen Vereins Stuttgart **40** (1/2), 123 - 130.

GAEDIKE, R. & Chr. L. HÄUSER 2003: 33. Ordnung Lepidoptera, Schmetterlinge. In: DATHE, H. H. (Hrsg.): Lehrbuch der Speziellen Zoologie. Band I: Wirbellose Tiere, 5. Teil: Insecta. 2. Auflage. – Heidelberg, Berlin.

GATTER, W. 1981: Insektenwanderungen. Neues zum Wanderverhalten der Insekten. Über die Voraussetzungen des westpaläarktischen Migrationssystems. – Greven.

GROLL, E. K. & K. K. GÜNTHER 2003: 17. Ordnung Saltatoria (Orthoptera), Heuschrecken, Springschrecken. In: DATHE, H. H. (Hrsg.): Lehrbuch der Speziellen Zoologie. Band I: Wirbellose Tiere, 5. Teil: Insecta. 2. Auflage. – Heidelberg, Berlin.

HARBICH, H. 1978 - 1980: Zur Biologie von *Acherontia atropos*. – Entomologische Zeitschrift **88**, 29 - 36; 101 - 109; **90**, 11 - 13.

HARZ, K. & H. WITTSTADT 1957: Wanderfalter. – Die Neue Brehm-Bücherei **191.** – Wittenberg Lutherstadt.

© Münchner Ent. Ges., download www.biologiezentrum.at

JOHNSON, C. G. 1969: Migration and Dispersal of Insects by Flight. – London.

KENNEDY, J. S. 1961: A turning point in the study of insect migration. – Nature **4767**, 785 - 791.

KOCH, M. 1964: Zur Gruppeneinteilung der Wanderfalter. – Zeitschrift der Wiener Entomologischen Gesellschaft **49**, 131 - 134.

MAYR, E. 1967: Artbegriff und Evolution. – Hamburg, Berlin.

MINISTERIUM FÜR ERNÄHRUNG UND LÄNDLICHEN RAUM; LANDESAMT FÜR UMWELTSCHUTZ BADEN WÜRTTEMBERG (Hrsg.) 2003: Natura 2000 in Baden-Württemberg. 3., ergänzte Auflage. – Mannheim.

MÜLLER, H. J. (Hrsg.) 1984: Ökologie. – Jena.

PETERS, W. 2003: Tiergeographie. In: DETTNER, K. & W. PETERS (Hrsg.): Lehrbuch der Entomologie. 2. Auflage. Heidelberg, Berlin.

REGIERUNGSPRÄSIDIUM STUTTGART (REF. NATURSCHUTZ UND LANDSCHAFTSPFLEGE) (Hrsg.) 2008: Informationen zum Managementplan für das FFH-Gebiet 6824-341 „Kochertal Schwäbisch-Hall - Künzelsau". – Darmstadt.

REINHARDT, R. & K. HARZ 1989: Wandernde Schwärmerarten. – Die Neue Brehm-Bücherei **596.** – Wittenberg Lutherstadt.

REINHARDT, R., SBIESCHNE, H., SETTELE, J., FISCHER, U. & G. FIEDLER 2007: Tagfalter von Sachsen, Beiträge zur Insektenfauna Sachsens, - Band 6. – Entomologische Nachrichten und Berichte, Beiheft **11.**

SCHWEIZERISCHER BUND FÜR NATURSCHUTZ (Hrsg.) 1987: Tagfalter und ihre Lebensräume. – Egg und Zug.

SCOBLE, M. J. 1992: The Lepidoptera. Form, Function and Diversity. – Oxford.

SETTELE, J., STEINER, R., REINHARDT, R. & R. FELDMANN 2005: Schmetterlinge. Die Tagfalter Deutschlands. – Stuttgart.

SOUTHWOOD, T. R. E. 1962: Migration of terrestrial arthropods in relation to habitat. – Biological Reviews **37**, 171 - 214.

STANDFUSS, M. 1896: Handbuch der paläarktischen Gross-Schmetterlinge für Forscher und Sammler. 2. Auflage. – Jena.

VOGEL, G. & H. ANGERMANN 1984: dtv-Atlas zur Biologie. Band **3**. – München.

VORBRODT, C. 1928: Die Schmetterlinge von Zermatt. – Deutsche entomologische Zeitschrift „Iris" **42**, 7 - 130.

WARNECKE, G. 1950: Wanderfalter in Europa. – Zeitschrift der Wiener Entomologischen Gesellschaft **35**, 100 - 106.

WEIDEMANN, H. J. 1995: Tagfalter beobachten, bestimmen. – Augsburg.

WILLIAMS, C. B. 1930: The migration of Butterflies. – Edinburgh.

WILLIAMS, C. B. 1961: Die Wanderflüge der Insekten. (Originaltitel: Insect Migration). – Hamburg und Berlin.

WOHLFAHRT, T. A. 1965: Ist der Segelfalter *Iphiclides podalirius* (L.) ein Wanderfalter? – Nachrichtenblatt der bayerischen Entomologen **14**(11/12), 105 - 111.

ZWÖLFER, H. 2003: Regulation der Populationsdichte. In: DETTNER, K. & W. PETERS (Hrsg.): Lehrbuch der Entomologie. 2. Auflage. – Heidelberg, Berlin.

ZWÖLFER, H. & W. VÖLKL 1997: Einfluss des Verhaltens adulter Insekten auf Ressourcen – Nutzung und Populationsdynamik. Ein Drei-Komponenten-Modell der Populationsdichtesteuerung. – Entomologia Generalis **21**, 129 - 144.

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: 2009

Band/Volume: 058

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

Artikel/Article: Faltermobilität: Phänomene, Begriffe, Kategorien (Lepidoptera). 78-92