

Zusammenfassung

Der Autor diskutiert seine Entdeckung der Libelle *Hemianax ephippiger* (BURMEISTER) in Norddeutschland an Hand der Literatur über die Verbreitung dieser Art.

Summary

The author discusses his discovery of the dragon-fly *Hemianax ephippiger* (BURMEISTER) in Northern Germany by means of the literature on its distribution.

Резюме

Автор обсуждает свое открытие стрекозы *Hemianax ephippiger* (BURMEISTER) в Северной Германии на основе литературы о распространении этого вида.

Literatur

- AGUESSE, P., Odonates, dans la Faune terrestre et d'eau douce des Pyrénées-Orientales, Univ. Paris. Laboratoire Arago, Fasc. 4, 54 pp., 1958.
- GHILLIANI, V., Migrazione d'insetti: *Anax mediterraneus* De Selys (*Anax senegalensis* Rambur). Gazzetta di Torino, No. 272, 277, 280, 1867.
- , Acclimazione spontanea, Bull. Soc. ent. Ital. 1, 268—270, 1869.
- , Sopra alcune invasioni di Libelluline nell'Italia superiore. Bull. Soc. ent. Ital. 6, 227—228, 1879.
- MORERA, A. B., Los Odonatos de España, Trabaja. Inst. Españ. Ent. Madrid, 1950.
- NIELSEN, C., Note odonatologische, Bull. Soc. ent. Italia, 65, 59—62, 1135.
- ROBERT, P.-A., Les Libellules. Neuchâtel-Paris, 1958.
- ROSENBOHM, A., Beiträge zur Libellenfauna des Oberrheins und Bodensees, 4. Teil. Beitr. naturw. Erforsch. Badens, H. 2/3, p. 42—43, 1929.
- SCHIEMENZ, H., Die Libellen unserer Heimat. Jena, 1953.

Experimentelle Untersuchungen zum Migrationsverhalten des Kleinen Fuchs (*Aglais urticae* L.)

(*Lepidoptera: Nymphalidae*)

HUBERT ROER

Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn a. Rh.

(Mit 1 Tafel und 17 Textfiguren)

Inhalt	Seite
Einleitung	529
Problemstellung	529
Material und Methodik	530
Zeitpunkt und Reichweite der Flüge	531
1. Generation	533
2. Generation	534
3. Generation	536

Das Migrationsproblem	538
Klimatologische und aerologische Verhältnisse während der Wandersaison	542
Die Zugrichtung	549
Physiologische Merkmale	552
Zusammenfassung	553
Literatur	554

Einleitung

Obwohl die Neigung mancher Insekten, unter bestimmten Voraussetzungen ausgedehnte Wanderflüge zu unternehmen, seit langem bekannt ist, haben Entomologen erst vor wenigen Jahren damit begonnen, durch großangelegte Markierungsversuche Einzelheiten über diese Verhaltensweise zu erfahren (URQUHART, 1961; ROEB, 1959). WILLIAMS, der sich bereits seit mehreren Jahrzehnten mit Fragen der Insektenmigration beschäftigt, war lange der Ansicht, dieses Phänomen durch intensive Beobachtung und Registrierung der Wanderzüge in allen Erdteilen klären zu können. Wenn sich seine Erwartungen jedoch nicht erfüllten („The problem of the method by which migrating insects determine the direction of their flights — still remains unsolved“, 1942, p. 226), so lag das nicht zuletzt daran, daß er vielfach von experimentell nicht fundierten Grundgedanken ausging. Dennoch bleibt es sein unbestrittenes Verdienst, den Grundstein zur Erforschung der Migrationen gelegt zu haben.

Neuerdings hat nun KENNEDY (1961), gestützt auf Arbeiten von JOHNSON an Aphiden und RAINEY an Orthopteren, eine Neuauslegung des Migrationsproblems vorgenommen. Seine Gedankengänge führen uns zwar einen Schritt vorwärts, doch darf nicht unerwähnt bleiben, daß eine Übertragung der an Blattläusen und Heuschrecken gewonnenen Erkenntnisse auf andere Insektenordnungen (z. B. Schmetterlinge) nicht ohne weiteres möglich ist. Es sei hier nur an die Rückwanderungen erinnert, welche offenbar nur bei Lepidopteren größere Bedeutung erlangen.

Die in der vorliegenden Arbeit zusammengetragenen Versuchsergebnisse am Kleinen Fuchs (*Aglais urticae* L.) mögen dazu beitragen, diese Lücke zu schließen.¹⁾

Problemstellung

Das Verbreitungsgebiet des Kleinen Fuchs erstreckt sich über ganz Europa; in Mitteleuropa gehört er, dessen Raupen an der Großen Brennessel (*Urtica dioica* L.) von Mai bis zum Herbst an sonnigen Plätzen überall anzutreffen sind, zu den häufigsten Tagfaltern. Erhebliche Schwankungen in der Bestandsdichte lassen sich zwar nachweisen, doch ist die Populationsdynamik nicht so ausgeprägt wie bei anderen mitteleuropäischen Tagfaltern.

KOCH (1954) gibt für Deutschland zwei Jahresgenerationen an. Die Flugzeit der ersten erstreckt sich von Mitte Juni bis Mitte Juli, die der zweiten von August bis zum Aufsuchen des Winterverstecks und nach der Diapause bis Mai. In günstigen Jahren kommt es nach KOCH zur Entwicklung einer partiellen dritten Generation, die ab September erscheint und nach der Überwinterung bis Mai fliegt. FRIESE (1956) konnte eine ca. vierwöchige Sommerruhe der ersten Jahresgeneration in Nordostdeutschland

¹⁾ Die Untersuchungen wurden mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft durchgeführt.

beobachten. Diese Falter blieben während der Latenzzeit unbeweglich an ihren geschützten Plätzen, verhielten sich also wie überwinternde Tiere.

Nach WILLIAMS (1951 und 1958) überwintert der größte Teil der englischen *urticae*-Populationen auf der Insel. Während Falter der ersten Jahresgeneration eine nördliche Migrationsrichtung einschlagen, tendieren die in der zweiten Jahreshälfte zur Entwicklung kommenden mehr nach Süden. „There is little doubt that most of our population survive the winter as hibernating butterflies: but a study of flight direction in different months has shown that there is a preponderance of flights towards the north from early spring up to the end of July, and towards the south from September onwards“ (1958 p. 36). Nach MAZZUCCO (Österreichische Forschungszentrale für Schmetterlingswanderungen, Rundschreiben Nr. 7) flogen Mitte September 1950 am Joch östlich des Königstuhls in den Alpen *urticae*-Falter zahlreich in südlicher Richtung; 1960 konnte LEMPKE (1961) südwärts ziehende *Aglais urticae* erstmals auch für Holland nachweisen. „A distinct migration of 34 specimens flying in southern direction was observed opposite the Hook of Holland on september 11th“ (aus „Trekvlinders 1960“, p. 197). Der Verfasser betont aber mit Nachdruck, daß es sich hier wahrscheinlich nicht um regelmäßige Wanderbewegungen handelt. Einen Hinweis für gelegentliches Auftreten von Wanderflügen des Kleinen Fuchs in Mitteldeutschland gibt auch BERGMANN in seinem mehrbändigen Werk „Die Großschmetterlinge Mitteldeutschlands“ (Band 2, p. 204). Dort heißt es: „Im Frühjahr fliegt er oft weitab vom Lebensraum der Raupen an warmen Hängen, vor allem an geschützten Waldrändern in Gesellschaft von *Vanessa io*. Mit diesem Falter überwintert er auch gemeinsam. Bei Arnstadt fand ich einmal in einer kleinen Kalkhöhle im Dezember ca. 30 *Vanessa urticae* und 10 *Vanessa io*.“ Demgegenüber sind Wanderungen im Niederelbegebiet und in Schleswig-Holstein nach WARNECKE (1955) noch nicht gemeldet worden. Der Falter war aber nach Angaben des gleichen Verfassers z. B. 1938 auf Helgoland nicht selten und wurde in früheren Jahren hier regelmäßig beobachtet.

Material und Methodik

Über Testversuche englischer Entomologen mit markierten *urticae*-Faltern in den Jahren 1936—39 habe ich bereits in einer früheren Arbeit berichtet (ROER, 1959). Diese Versuche scheiterten damals in erster Linie an der geringen Zahl der Versuchstiere. Außerdem fehlte ein organisiertes Beobachternetz. Bei unseren 1956 begonnenen Markierungsversuchen gingen wir daher von dem Grundgedanken aus, eine möglichst große Zahl von Faltern gleichzeitig auszusetzen. Wichtig erschien uns ferner ein vor allem hinsichtlich Herkunft und Alter einheitliches Ausgangsmaterial. Da der Kleine Fuchs im Rheinland zu den häufigsten Tagfaltern zählt, macht das Einsammeln der Tiere selbst in Jahren mit ungewöhnlichen Witterungsverhältnissen keine große Schwierigkeit. Der extrem trocken-warme Sommer 1959 bildete hier eine Ausnahme; er kann daher unberücksichtigt bleiben. Bedeutungsvoll sind ferner die Lebensbedingungen während der Jugendentwicklung. Es ist bekannt, daß aus Laborzuchten Imagines hervorgehen können, die sich in ihren Lebensäußerungen von im ungestörten Biotop zur Entwicklung gekommenen Vergleichstieren unterscheiden. Diese Einflüsse können von der Tageslänge, aber ebenso auch von der Populationsdichte ausgehen (UVAROV, 1921; ZAHER & LONG,

1959). Es sei hier nur hingewiesen auf die Phasenverschiebung bei Heuschrecken- und Schmetterlingslarven. Die Fixierung dieser Lebenserscheinungen im Verlauf der Ontogenese ist ein Problem, dessen Lösung nur von Fall zu Fall möglich ist. Unterlagen über die kritische Phase bei *Aglais urticae* standen uns nicht zur Verfügung. Wir haben — da die sensible Periode bei Insekten vielfach vor Abschluß der Larvenentwicklung beendet ist — nur solche Raupen zu den in diesem Beitrag ausgewerteten Versuchen herangezogen, die kurz vor Beendigung ihrer Nahrungsaufnahme im Freiland eingetragen wurden. Die in Kästen zum Schlüpfen gebrachten Falter sind wenige Stunden nach Verlassen der Puppenhülle auf Temperaturen von ca. 6—7° gebracht, bei Zimmertemperatur markiert (Tafel 4) und in der Regel einen Tag nach dem Schlüpfen ausgesetzt worden; sofern die Witterungsverhältnisse den Abflug aus den Transportkästen gewährleisteten. Mitunter zwangen uns aber Schlechtwetterperioden dazu, den Start um eine Woche und mehr zu verschieben. Es kam uns ferner darauf an, die Imagines in demselben Gebiet auszusetzen, in dem ihre Larvenentwicklung stattgefunden hatte. Nur ein relativ kleiner Teil stammt aus benachbarten Gebieten des Rheinlandes.

Die Schmetterlinge wurden nach der Flügeletikettierungsmethode gekennzeichnet (ROER, 1957). Die dazu benutzten beschrifteten Etikettenpaare aus Aluminiumfolie und Luftpostpapier wiegen zusammen mit dem Klebstoff ca. 2 mg; das entspricht bei einem Schlüpfgewicht von 150—180 mg einer Gewichtszunahme von nur 1,3—1,1%. Sobald die Falter Nahrung aufnehmen — und das konnten wir bei einem großen Teil der Tiere bereits kurz nach dem Start beobachten —, vermindert sie sich schnell und erreicht bei Diapause-reifen bzw. legereifen Imagines Werte, die kaum mehr als 1% ausmachen.

Zeitpunkt und Reichweite der Flüge

Die ersten größeren Markierungen wurden im Hochsommer 1956 vorgenommen; zunächst an Septemberfaltern, weil die rheinischen Populationen zu diesem Zeitpunkt gewöhnlich ihre maximale Dichte erreichen, in den folgenden Jahren zunehmend auch an Frühsommer- (1. Gen.) und Herbstfaltern (3. Gen.); doch war dies aus zeitlichen (1958) bzw. populationsdynamischen Gründen (1959) nicht in jedem Versuchsjahr möglich.

Wie unsere Kontrollen nicht nur im Rheinland, sondern auch in anderen Gebieten Mitteleuropas ergeben haben, gehört *Aglais urticae* zu den Tagfaltern, die sich in ausgeglicheneren Beständen halten als beispielsweise der Große Kohlweißling (*Pieris brassicae* L.). Eine Ausnahme bildete allerdings der extrem trocken-warme Sommer 1959, der dem Rheinland geradezu mediterrane Witterungsverhältnisse bescherte. Daß Tagesdurchschnittstemperaturen von 20° und mehr bei gleichzeitig geringer Luft- und Bodenfeuchtigkeit der Art unzutraglich sind, überrascht nicht, wenn man bedenkt, daß seine Verbreitung im Mittelmeerraum (z. B. Spanien, nach MARTEN, 1956) auf höhere Gebirgslagen beschränkt ist. In den Ebenen Spaniens ist der Kleine Fuchs nur selten einmal beobachtet worden. Wieweit die extremen Witterungsverhältnisse des Sommerhalbjahres 1959 das Flug- und Migrationsverhalten der rheinischen Populationen beeinflußt haben, läßt sich nicht nachweisen. Es fällt aber auf, daß in diesem Jahr ungeachtet des ungewöhnlich günstigen Flugwetters, kein Versuchsfalter das Startgebiet nachweislich verlassen hat (Tab. 1). Der schnelle Anstieg der Populationsdichte im folgenden Jahr ist angesichts der Tatsache, daß *urticae* nicht zu den Arten mit fixierter Generationszahl gehört, verständlich. 1961 war der

Falter im Rheinland sogar wieder ausgesprochen häufig, so daß wir weit über 10000 Larven zu Versuchszwecken eintragen konnten.

Tabelle 1. Zusammenfassung aller in den Monaten Juni-November 1956—61 ausgesetzten *urticae*-Falter einer rheinischen Population (Zahlen umrandet) und Rückmeldungen (in Klammern)

	Juni	Juli	August	September	Oktober	November
	I. Jahresgeneration		II. Jahresgeneration		III. Jahresgeneration	
1956	—	—	—	<u>2360</u> (34) 3 Fernfunde	—	—
1957	—	—	<u>470</u> (7) kein Fernfund	<u>1450</u> (7) 1 Fernfund	—	—
1958	—	—	—	<u>710</u> (14) 1 Fernfund	—	—
1959	—	—	<u>65</u> (1) kein Fernfund	<u>1840</u> (24) kein Fernfund	<u>310</u> (3) kein Fernfund	—
1960	<u>250</u> (3) kein Fernfund	—	—	<u>3240</u> (39) 4 Fernfunde	<u>1630</u> (14) kein Fernfund	<u>120</u> (3) kein Fernfund
1961	<u>3300</u> (20) kein Fernfund	—	<u>4800</u> (31) kein Fernfund	<u>1580</u> (13) 4 Fernfunde	<u>1140</u> (9) kein Fernfund	—
Su.	3550 (23)	—	5340 (39)	11180 (121)	3080 (27)	120 (3)

Eine nach Monaten und Generationen getrennte Zusammenstellung aller in den einzelnen Jahren ausgesetzten Falter ist in Tabelle 1 wiedergegeben. Aus dieser Übersicht geht hervor, daß der Kleine Fuchs im Rheinland drei Generationen im Jahr entwickelt. Eine Abgrenzung der einzelnen Generationen im Biotop ist ohne Kennzeichnung der Falter kaum möglich. Sie wird vor allem durch den Umstand erschwert, daß Teile der Sommergeneration vor Eintritt in die generative Phase eine Ruheperiode einschalten. Da ferner die überwinterten Falter nicht gleichzeitig ihre Winterverstecke verlassen, zieht sich die Eiablage vor allem in Jahren mit frühzeitigem Frühjahrseinzug über einen längeren Zeitraum hin. Die Zeitspanne zwischen dem Ausbleiben der letzten überwinterten Imagines und dem Erscheinen der ersten Vollkerfe der folgenden Generation ist kurz. Wir fanden den

letzten vorjährigen Kleinen Fuchs—ein 255 Tage altes hinaffälliges Weibchen, dessen Ovarien bereits leer waren — am 24. Mai (1960), kaum 2 km vom Startplatz entfernt in einem typischen Eiablagebiotop. Die ersten Falter der Fröhsommergeneration traten im Kontrollgebiet 1957 am 10., 1960 am 8. Juni auf. Demnach beschränkt sich die Falter-freie Zeit auf ca. 2 Wochen.

1. Generation

(Allgemeine Flugzeit: Juni/Juli)

Die Masse der Fröhsommerfalter schlüpft im Rheinland gewöhnlich in der zweiten Junihälfte. Sieht man von den Faltern ab, die vor Eintritt in

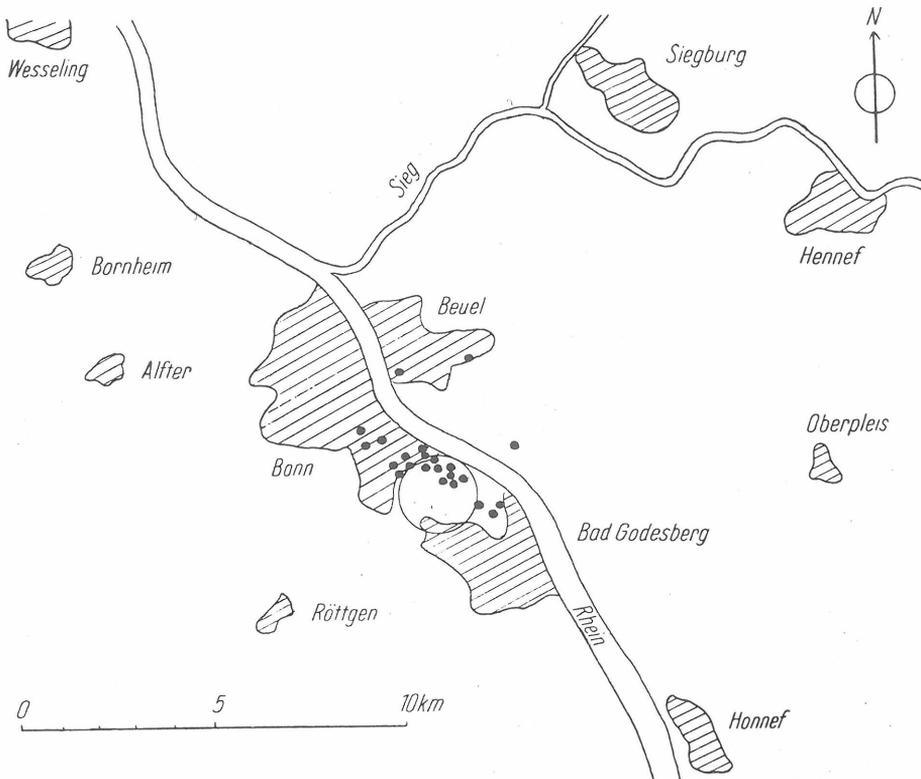


Fig. 1. Rückmeldungen im Raum Bonn ausgesetzter Falter des Kleinen Fuchs (*Aglais urticae* L.). Start: Juni 1960 und 1961

die generative Phase eine Sommerruhe einschalten, so überschreitet die Lebenserwartung dieser Tiere 3 Wochen nicht. Die hier zugrunde liegenden Rückfunde beruhen auf 3550 im Juni 1960 und 1961 bei Bonn ausgesetzten Individuen, von denen 23 zurückgemeldet wurden. Einen Überblick über die räumliche Verteilung dieser Wiederfunde gibt Fig. 1. Es liegen also bisher keine Anzeichen dafür vor, daß Fröhsommerfalter dieser rheinischen

Population aus dem Startgebiet abwandern. Ein abschließendes Urteil zu dieser Frage ist aber erst nach Vorliegen weiterer Versuchsergebnisse möglich.¹⁾

2. Generation

(Flugzeiten: August/September und nachfolgendes Frühjahr)

Nach unseren seit nunmehr 6 Jahren laufenden Plankontrollen erreichen die rheinischen Populationen ihre höchste Bestandsdichte regelmäßig im August/September. Bisher wurden insgesamt 16520 Hochsommerfalter

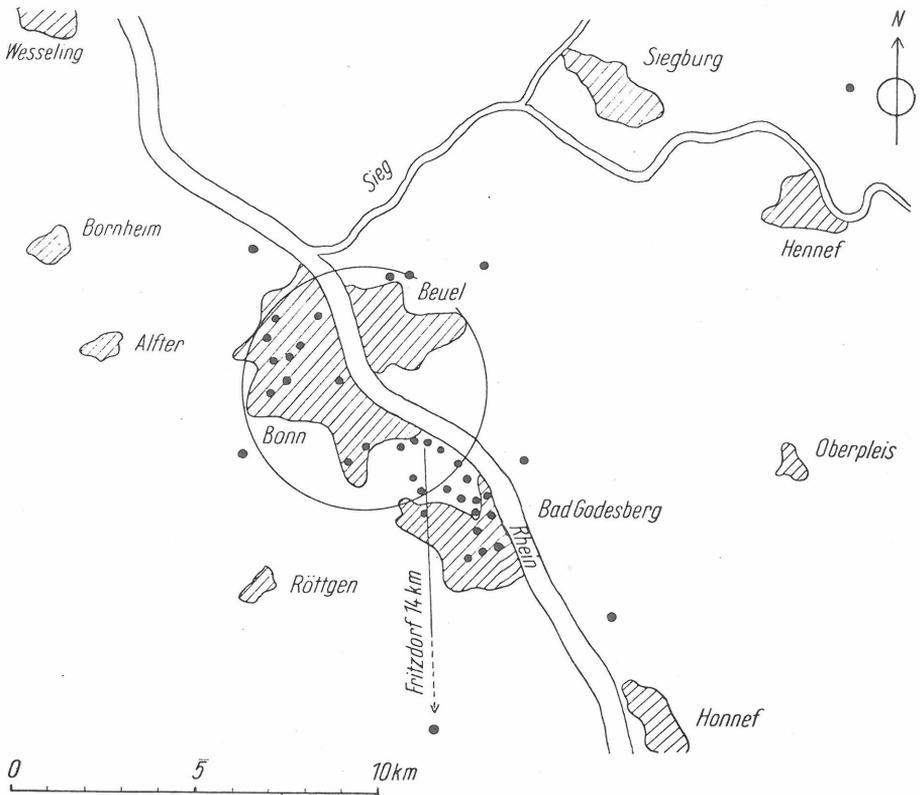


Fig. 2. Rückmeldungen im Raum Bonn ausgesetzter Falter des Kleinen Fuchs (*Aglais urticae* L.). Start: August 1957, 1959 und 1961

markiert und ausgesetzt (Tab. 1). Die im Vergleich zur 1. Generation längere Flugzeit dieser Falter dürfte wesentlich auf zwei Ursachen zurückzuführen sein: Erstens wirkt sich die über einige Wochen hinziehende Fort-

¹⁾ Die Markierungsversuche an *Aglais urticae* wurden im Sommer 1962 fortgesetzt. Von 3500 im Juli ausgesetzten Faltern der 1. Jahresgeneration gingen bis zum Abschluß des Manuskriptes 31 Rückmeldungen ein. Auch in diesem Versuchsjahr hat sich nachweislich kein Kleiner Fuchs mehr als 10 km vom Startplatz entfernt.

pflanzungsperiode der Fröhsommerfalter notwendigerweise auch auf die Entwicklungsdauer der nachfolgenden Generation in ihrer Gesamtheit aus, wobei vor allem niedrige Temperaturen die Entwicklung sehr hinauszögern können. Als zweite Ursache muß die bereits erwähnte, die Lebensdauer unter Umständen beträchtlich verlängernde, Imaginaldiapause eines Teils der Fröhsommerfalter genannt werden. Die Gonadenentwicklung findet bei diesen Individuen erst nach der Latenzzeit statt.

Während im Rheinland nur selten *urticae*-Falter schon im Juli die Puppe verlassen, steigt die Zahl der frisch geschlüpften Vollkerfe in der ersten Augushälfte rasch an. 1957, 1959 und 1961 haben wir insgesamt 5340 Augustfalter ausgesetzt, davon allein 4800 im Jahre 1961. Ein am 14. 8. eingeleiteter Großversuch mit 2900 markierten Individuen scheiterte allerdings an der ungünstigen Witterung während der zweiten Augushälfte. Nach den wenigen Rückmeldungen, die dieses Experiment zeitigte, ist anzunehmen, daß kaum ein Kleiner Fuchs den Unbilden der Witterung entgangen ist.

Tabelle 2. Übersicht über alle mehr als 16 km von ihren Bonner Startplätzen entfernt zurückgemeldeten *urticae*-Falter (Fernfunde)

Nr.	Ge- schlecht	frei- gelassen am	wieder- gefangen am	Rückmeldung Ort	Ent- fernung vom Start- platz in km	Flug- rich- tung
1	—	14. 9. 56	21. 9. 56	Ahrweiler	20,5	S
2	—	19. 9. 56	30. 9. 56	Mechernich/Eifel	35,0	SW
3	—	3. 9. 57	9. 10. 57	Friesheim	23,5	NW
4	—	5. 9. 58	15. 9. 58	Stotzheim b. Köln	25,5	NW
5	0	6. 9. 60	13. 9. 60	Solingen	52,0	N
6	0	6. 9. 60	5. 12. 60	Efferen b. Köln	26,0	NNW
7	0	6. 9. 60	17. 2. 61	Krefeld-Ürdingen	75,0	NNW
8	—	9. 9. 60	5. 4. 61	Leverkusen-Küpper- steg	38,0	NNW
9	0	10. 9. 61	19. 9. 61	Hagen	74,0	NNE
10	—	10. 9. 61	17. 9. 61	Warendorf/Ems	150,0	NNE
11	—	10. 9. 61	16. 9. 61	Gevelsberg/Westf.	66,0	NNE
12	—	10. 9. 61	15. 9. 61	Giershausen/Westerw.	40,0	E

Die einzelnen Fundstellen der zurückgemeldeten Augustfalter sind in Fig. 2 eingetragen. Nur zwei Tiere wurden mehr als 10 km vom Startplatz entfernt zurückgemeldet. Beide gehören zum „Jahrgang 1961“. Die Fundorte liegen 14 km südlich bzw. 16 km nordöstlich vom Startplatz.

Einen bemerkenswerten Einblick in die Migrationsgewohnheiten der Hochsommerfalter vermitteln die Rückmeldungen der Septemberfalter. Mit 121 Wiederfinden bei insgesamt 11180 ausgesetzten Imagines besitzen diese Ergebnisse schon von der Zahl her besonderen Aussagewert (Tab. 1).

In Fig. 3—5 habe ich die Rückmeldungen aller in der ersten bzw. zweiten Monatshälfte ausgesetzten Tiere getrennt aufgeführt und darüber hinaus auch die Fernfunde von den Nahfunden getrennt. Danach fallen von 13 Fernfunden (Start- und Wiederfundort mehr als 16 km voneinander entfernt) 12 auf Falter, die in der ersten Septemberhälfte ausgesetzt wurden. Von ihnen sind 4 über 70 km geflogen, einer sogar 150 km (Bonn–Warendorf/Ems). Demgegenüber hat nur ein in der zweiten Monatshälfte geschlüpfter Versuchsfalter eine größere Entfernung zurückgelegt (Nr. 2, Tab. 2). Alle übrigen 24 wiedergefundenen Falter dieser Saison (vergl. Fig. 5) haben das Startgebiet nicht verlassen.

Weitere Rückschlüsse lassen sich auf Fragen des Ortswechsels ziehen, wenn man die räumliche Verteilung der „Diapausefalter“ isoliert betrachtet.

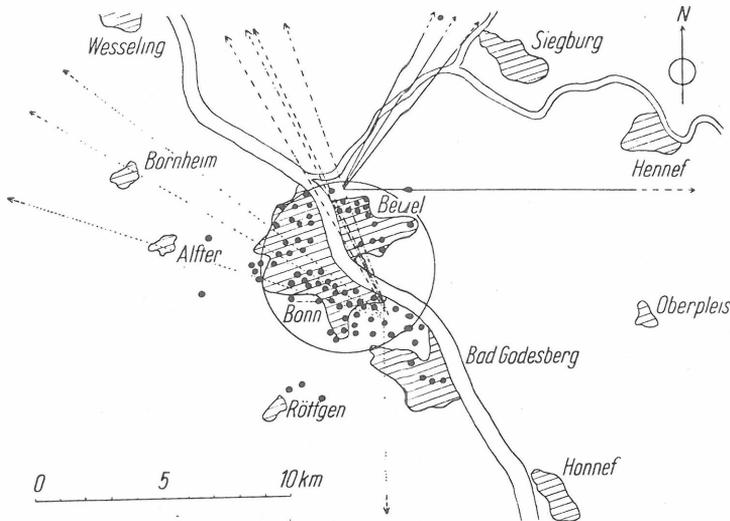


Fig. 3. Rückmeldungen im Raum Bonn ausgesetzter Falter des Kleinen Fuchs (*Aglais urticae* L.). Start: 1.—15. Sept. 1956—1961

Darunter fasse ich alle diejenigen Individuen zusammen, die nach mehr als 3 Wochen lebend, d. h. also in der Mehrzahl bereits im Ruhequartier angetroffen wurden. In Fig. 6 sind alle Wiederfundorte eingetragen. Demnach blieben 27 von insgesamt 30 (90%) „Diapausefaltern“ standorttreu; nur 3 haben vor Eintritt in die Diapause nachweislich Wanderungen unternommen.

3. Generation

(Flugzeit: ab Ende Sept./Anf. Okt.)

Eine einwandfreie Trennung zwischen der 2. und 3. Jahresgeneration ist nicht möglich, weil *urticae*-Falter von August bis zum Spätherbst bei geeignetem Wetter umherfliegen. Unverkennbar aber ist die fortschreitende Ab-

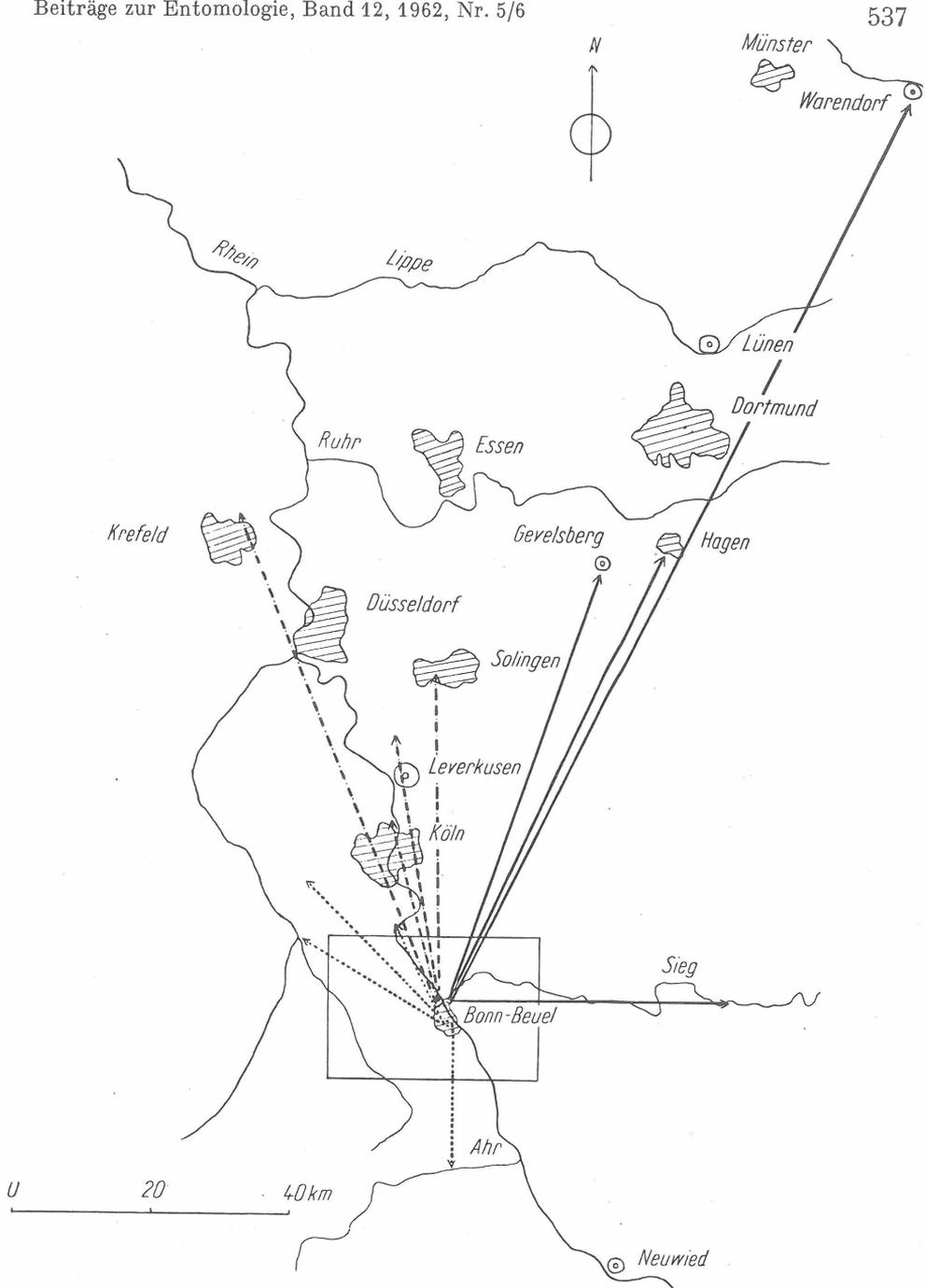


Fig. 4. Rückmeldungen im Raum Bonn ausgesetzter Falter des Kleinen Fuchs (*Aglais urticae* L.). Start: 1.—15. Sept. 1956—1961 („Fernfunde“).
..... 1956—1958, - - - - - 1960, ——— 1961.

nahme der Individuenzahl ab Mitte September. Dies überrascht insofern als die Parasitierung der Raupen zum Herbst stark abnimmt, so daß nur selten Ausfälle unter den Nachkommen eintreten. Die Abnahme der umherfliegenden Falter kann daher wohl nur darauf zurückzuführen sein, daß ein großer Teil der Hochsommerfalter seine Entwicklung im gleichen Jahr nicht mehr abschließt, sondern nach Speicherung von Reservestoffen eine Latenzzeit durchmacht. Die zum Spätsommer zunehmende Diapausebereitschaft scheint neurosekretorisch gesteuert zu werden. Die ab Ende September er-

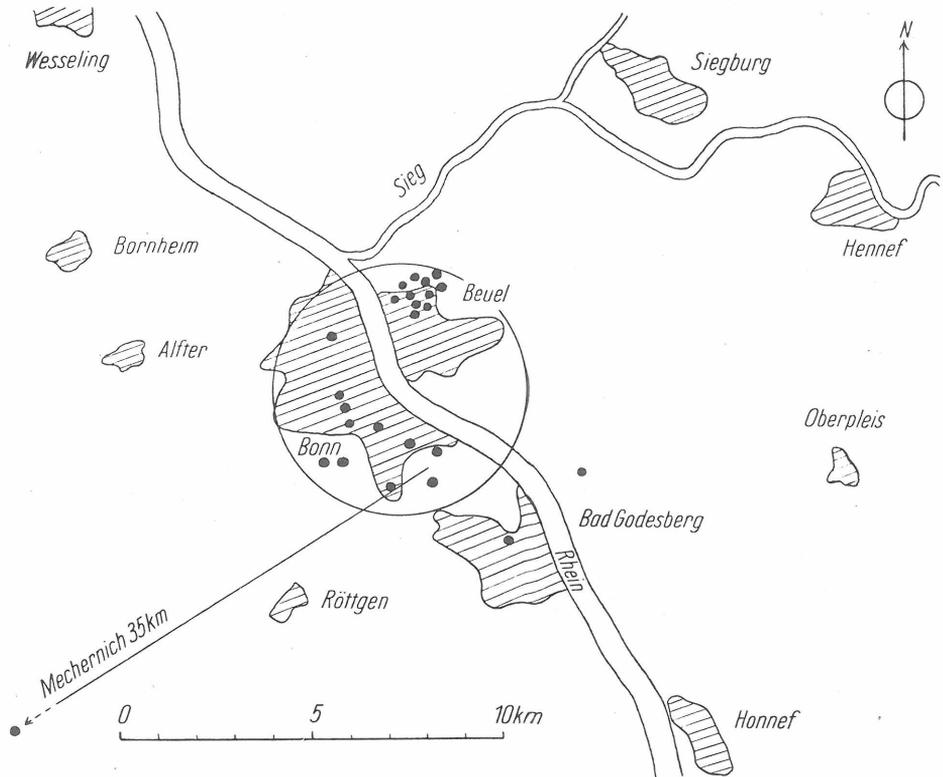


Fig. 5. Rückmeldungen im Raum Bonn ausgesetzter Falter des Kleinen Fuchs (*Aglais urticae* L.). Start: 16.—30. Sept. 1956—1961

scheinende 3. Jahresgeneration mag, da sie im Vergleich zur vorhergehenden zahlenmäßig geringer ist, in weiten Teilen Mitteleuropas den Charakter einer partiellen Generation annehmen; für die Verhältnisse im Rheinland trifft dies jedoch nach unseren bisherigen Beobachtungen nicht zu, weil die Falter hier unabhängig von der jeweiligen Jahreswitterung relativ gleichstark auftreten. Wir haben es hier demnach mit einer totalen dritten Generation zu tun.

In den Jahren 1956—61 sind insgesamt 3200 Herbstfalter ausgesetzt worden (Stichtag 1. Oktober), davon 120 noch Anfang November. Auch nach diesem Zeitpunkt kommen in Jahren mit milder Herbstwitterung noch Falter zum Schlüpfen, sie finden aber kaum noch Nahrung und gehen daher schon bald zugrunde. Die Zahl der zurückgemeldeten Herbstfalter hält sich

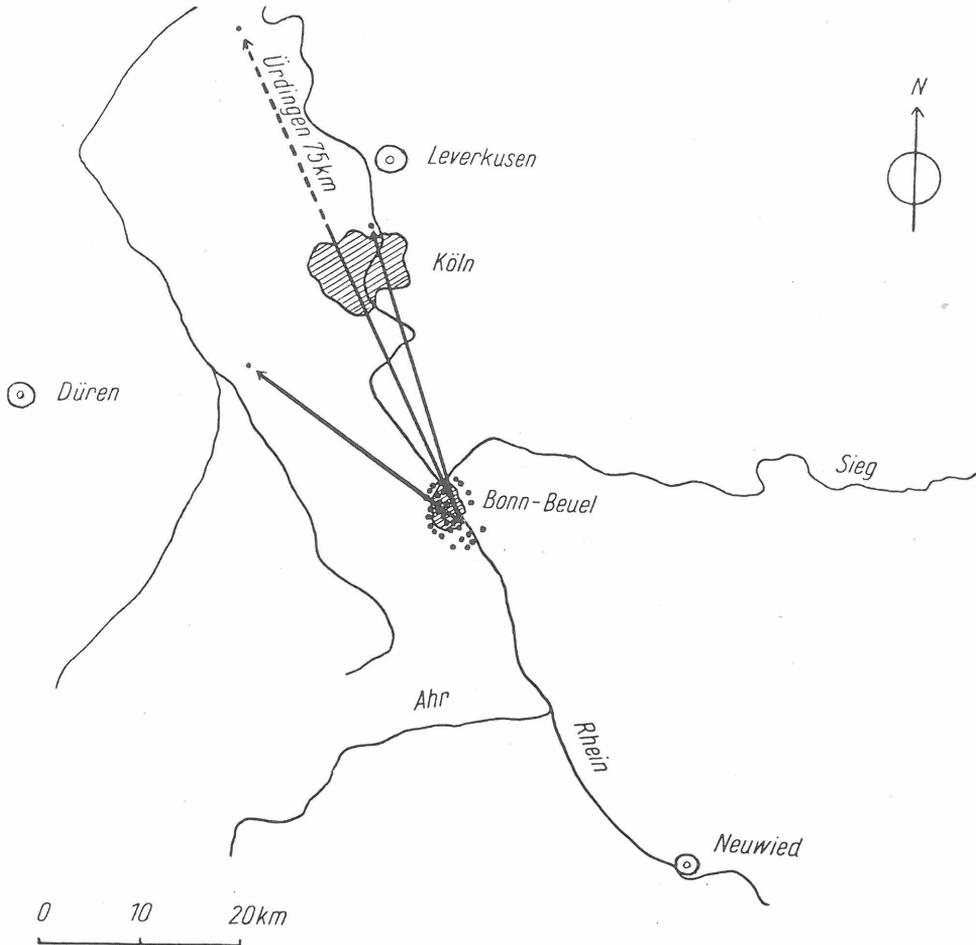


Fig. 6. Fundorte aller *urticae*-Falter, die den Winter in Diapause überlebten (Diapausefalter, vgl. S. 536)

mit 30 zwar noch in bescheidenen Grenzen (Tab. 1), doch darf vielleicht jetzt schon hervorgehoben werden, daß nachweislich kein Tier die weitere Umgebung des Startplatzes verlassen hat (Fig. 7).

Das Migrationsproblem

Die Analyse des Flugverhaltens der drei rheinischen *urticae*-Generationen lehrt, daß Septemberfalter ausgedehnte Wanderungen unternehmen. Aber

nicht die ganze Falterpopulation, sondern nur ein bescheidener Teil derselben wird offenbar von dem Migrationstrieb erfaßt. Demgegenüber liegen von den zu anderen Jahreszeiten ausgesetzten Faltern keine Fernfunde vor. In Anbetracht der geringen Wiederfunderate von 1% bei ca. 23000 ausgesetzten Versuchsfaltern mag es bei oberflächlicher Betrachtung verfrüht erscheinen, diesen Ergebnissen grundsätzliche Bedeutung beizumessen. Der Einwand verliert jedoch an Zugkraft, wenn man die in der Einleitung aufgeführten Migrationsbeobachtungen aus der Literatur zum Ver-

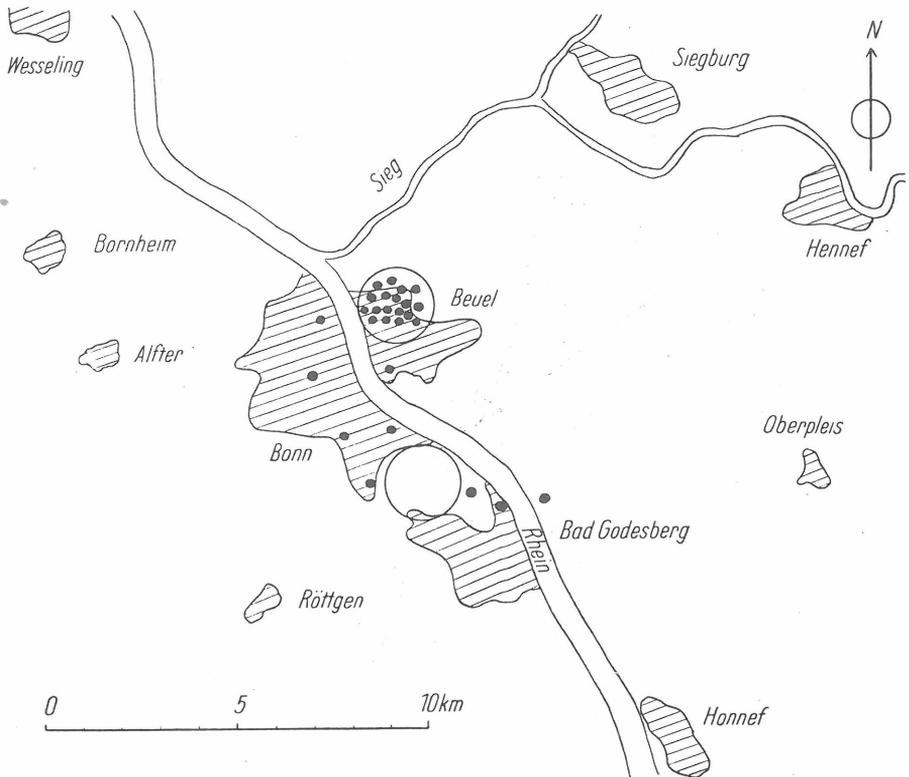


Fig. 7. Rückmeldungen im Raum Bonn ausgesetzter Falter des Kleinen Fuchs (*Aglais urticae* L.). Start: Oktober 1959—1961

gleich heranzieht. Hier zeigt sich nämlich, daß abgesehen von den — sehr allgemein gehaltenen und experimentell nicht belegten — Angaben von WILLIAMS (1958) über nordwärts gerichtete Frühjahrswanderungen in England, alle Wanderflugbeobachtungen dieses Falters aus dem Frühherbst datieren. Ein weiterer Grund, warum Versuchsfalter der ersten und dritten Generation möglicherweise nicht abwanderten, könnten ungünstige Witterungsverhältnisse während der Flugzeit gewesen sein. Ohne Zweifel sind geeignete Witterungsverhältnisse Voraussetzung für das Ingangkommen der Migration. Um dies zu belegen, haben wir den Witterungsverlauf in Bonn

nach Angaben der Agrarmeteorologischen Station Bonn für die einzelnen Flugperioden dargestellt. Von einigen Ausnahmen abgesehen bot die Witterung während der „kritischen“ Zeit sowohl bei den Frühsommer- als auch Augustfaltern zum mindesten von der Temperatur und Windstärke her keineswegs ungünstige Voraussetzungen für einen Ortswechsel. Es ist daher unwahrscheinlich, daß ungünstige Witterungsfaktoren die Ursache des Ausbleibens der Migrationen gewesen sind.

Wenn sich also stichhaltige Gründe für eine jahreszeitlich begrenzte Migrationsbereitschaft des Kleinen Fuchs anführen lassen, erhebt sich die

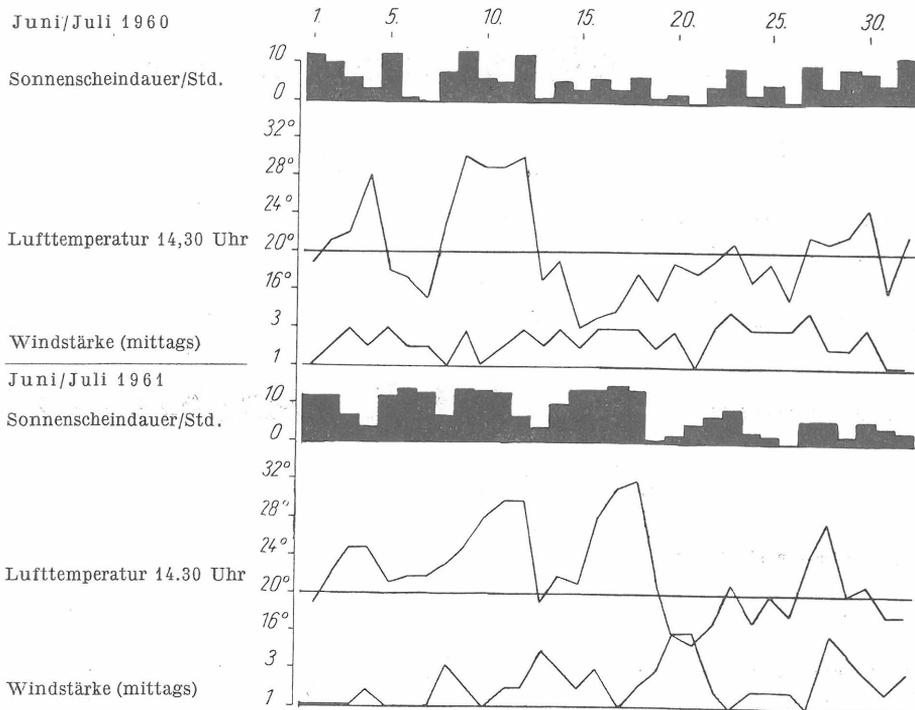


Fig. 8. Witterungsverlauf in Bonn/Rhein (nach Angaben der Agrarmeteorologischen Station Bonn-Poppelsdorf)

Frage nach den Ursachen dieses zeitlich fixierten Ablaufs. Offenbar handelt es sich hier in erster Linie um ein physiologisches Problem. Bevor ich auf diese zentrale Frage näher eingehe, sei zunächst das Wesentliche über die Zugrichtung dieses Wanderfalters erörtert.

Ich beschränke mich bei den folgenden Ausführungen auf Fernrückmeldungen von Versuchsfaltern, die am 6. 9. 1960 und 10. 9. 1961 bei Bonn ausgesetzt wurden. Insgesamt liegen 7 Rückmeldungen vor: 3 Falter flogen im September 1960 nachweislich in nördlicher bis nordwestlicher, und 3 im Jahre darauf fast zur gleichen Zeit in nordöstlicher Richtung. Der 7. Falter

(Nr. 12, Tab. 2) kann hier nicht weiter berücksichtigt werden, da es der Finder trotz wiederholter Rückfragen unterließ, detaillierte Fundangaben mitzuteilen.

**Klimatologische und aerologische Verhältnisse
während der Wandersaison**

Eine Übersicht über den Witterungsablauf im unmittelbaren Fluggebiet der Versuchsfalter, wobei besonders die Luftströmungsverhältnisse Berücksichtigung fanden, ist in Fig. 8—12 wiedergegeben. Wie ich bereits in einer

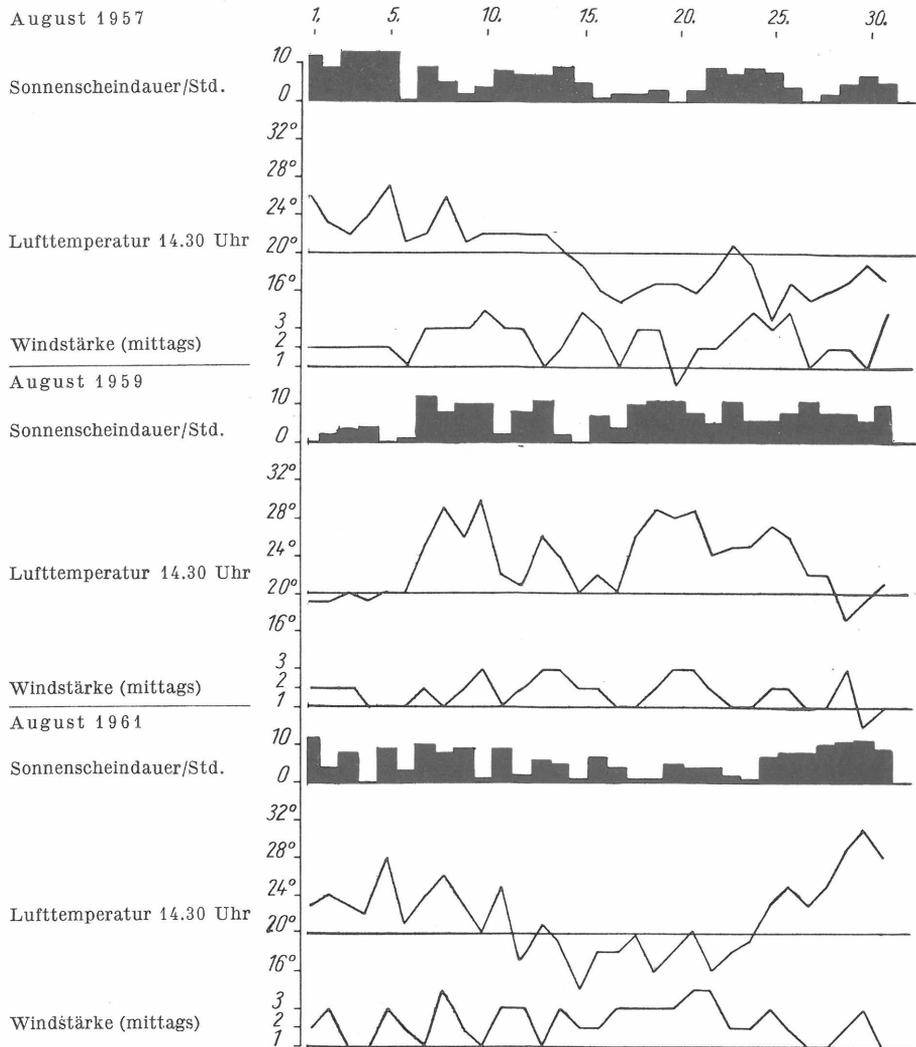


Fig. 9. Witterungsverlauf in Bonn/Rhein (nach Angaben der Agrarmeteorologischen Station Bonn-Poppelsdorf)

früheren Arbeit nachwies, fällt die Migrationsphase in die ersten Lebenstage der Imagines (ROER, 1959b). Es erübrigt sich daher, die Wetteranalyse auf mehr als 8 Tage auszudehnen.

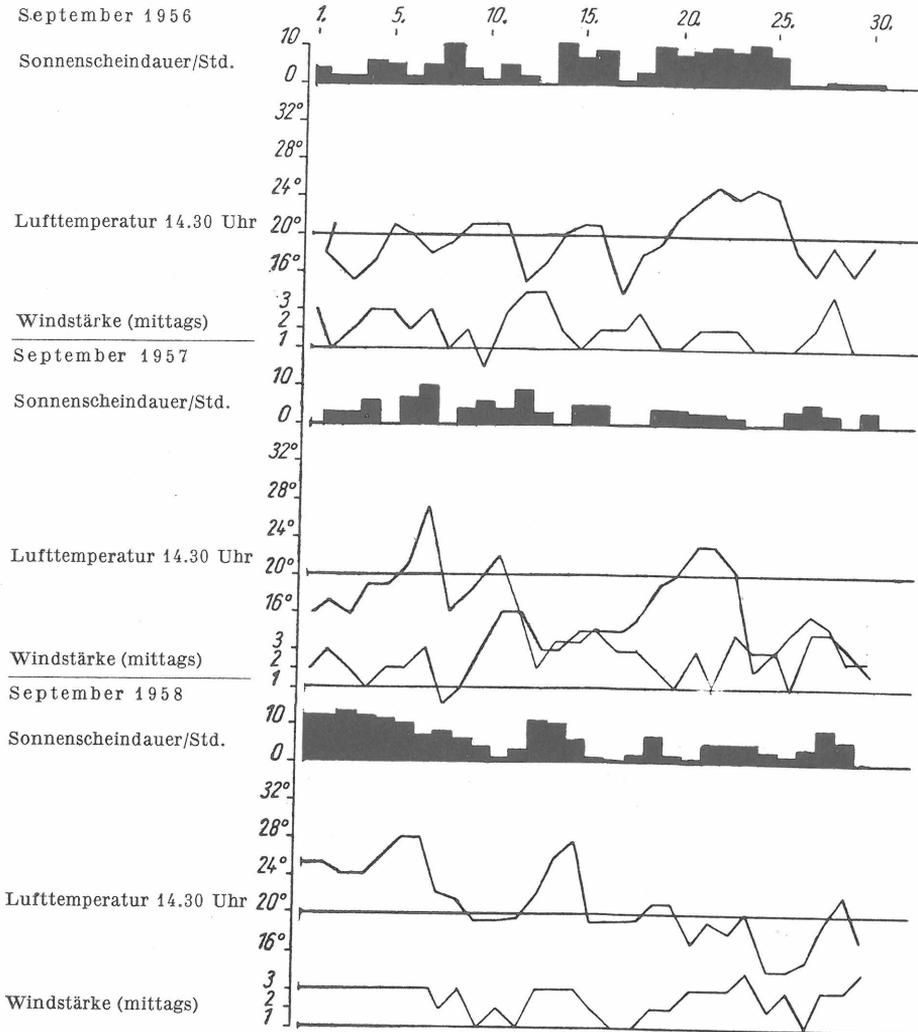


Fig. 10. Witterungsverlauf in Bonn/Rhein (nach Angaben der Agrarmeteorologischen Station Bonn-Poppelsdorf)

Wetterübersicht vom 5.—13. September 1960:¹⁾

Am 5. 9. breitete sich über ganz Mitteleuropa eine Kaltluftzone aus. Auf der Vorderseite des oberitalienischen Tiefs wurde in der Höhe vorübergehend Warmluft über die Alpen nordwärts geführt, die am Nordrand des Gebirges zum Aufgleiten kam. Im Rhein-

¹⁾ Nach Unterlagen des Zentralamtes des Deutschen Wetterdienstes in Offenbach (Main) zusammengestellt.

land fiel am folgenden Tag bei wechselnder Bewölkung wiederholt mit Gewittern verbundener schauerartiger Regen. Dabei lag die durchschnittliche Tagestemperatur mit 16° niedriger als am Vortag. Eine kräftige Randstörung des bei Island gelegenen Zentraltiefs löste am 7. 9. einen erneuten Warmluftvorstoß in Richtung Westeuropa aus. Ihr Niederschlagsgebiet verursachte in weiten Teilen Deutschlands länger anhaltende Regenfälle.

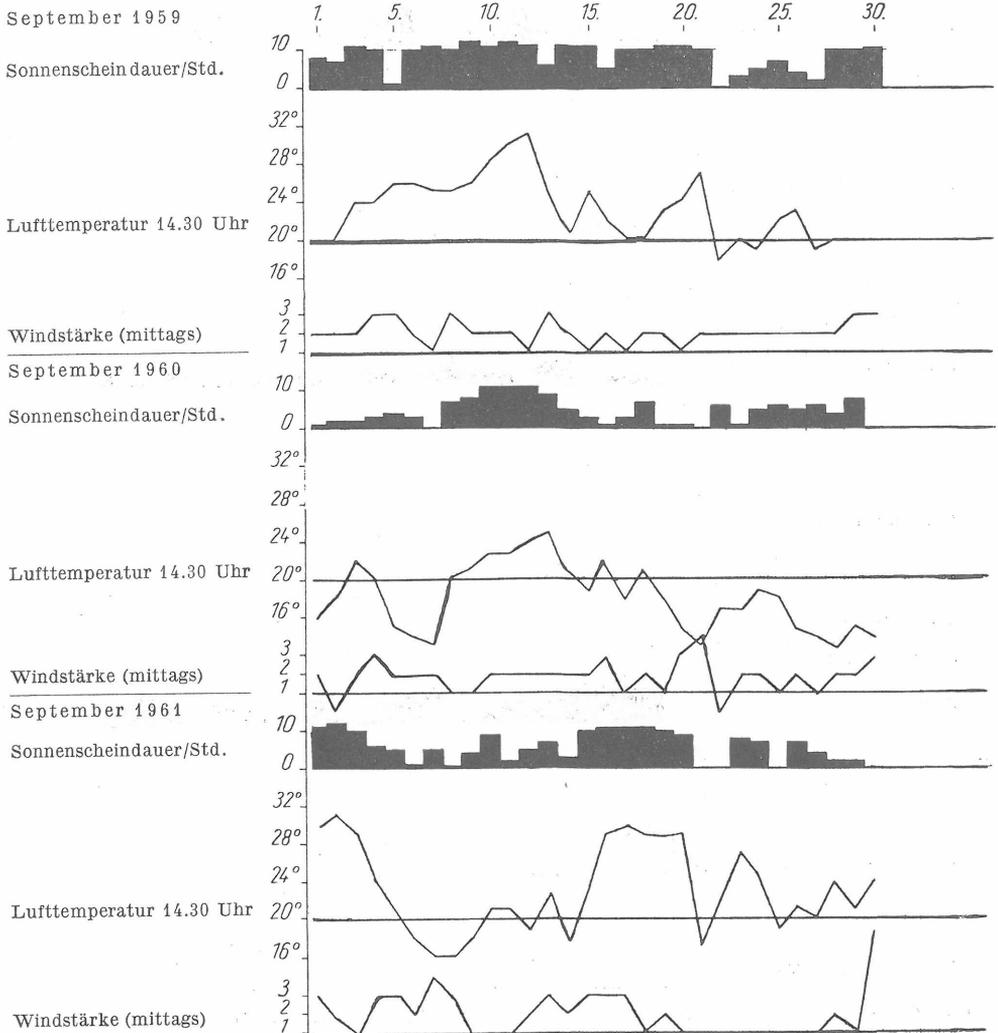


Fig. 11. Witterungsverlauf in Bonn/Rhein (nach Angaben der Agrarmeteorologischen Station Bonn-Poppelsdorf)

Die Mittagstemperaturen lagen im Rheinland um 20°. In den folgenden Tagen verlagerte sich das britische Hochdruckgebiet nach Mitteleuropa und bestimmte vom 9.—13. 9. unser Wetter. Unter seinem Einfluß lösten sich am 8. die Reste des über Deutschland hinweggezogenen Niederschlagsgebietes vollends auf. Am 9. 9. dehnte sich das mitteleuropäische Hoch ostwärts aus, während sich über der Nordsee nach Durchzug eines

atlantischen Störungsausläufers erneut ein Hochdruckkeil ausbreitete. Er führte zu einer Belebung der Warmluftadvektion auf der Vorderseite des atlantischen Tiefs.

Das sich nunmehr von Spanien über Deutschland bis Skandinavien erstreckende europäische Hoch blieb auch am 10. 9. wetterbestimmend. Es brachte im Rheinland Mittagstemperaturen um 23°. Am 11. wurde der atlantische Höhentrog unter Auffüllung nach Osten abgedrängt. Er brachte den britischen Inseln und Westfrankreich Eintrübung. Die anhaltende Warmluftzufuhr auf seiner Ostflanke führte zu einer Verstärkung des von Mitteleuropa bis zur Barents-See reichenden Höhenhochkeils und zu einer Kräftigung der vom mitteleuropäischen Hoch über die Ostsee hinweg zum Eismeerhoch reichenden Hochdruckbrücke. Da diese nur langsam ostwärts wanderte, gelangte Deutschland in den Bereich einer schwachen Südströmung. Die Tageshöchsttemperaturen stiegen im Westen vereinzelt auf bis 25° an.

Intensität und Lage des europäischen Hochdruckgebietes veränderte sich auch am 12. 9. nur wenig; denn nur langsam näherte sich den Britischen Inseln ein nordatlantisches Tief. Mit ihm setzte sich in Mitteleuropa allmählich etwas kühlere Meeresluft durch.

Die durch Frankreich verlaufende Kaltluftzone verlagerte sich am 13. bei abnehmender Wetterwirksamkeit nach Deutschland. Auf der Rückseite des sich weiter nach Osteuropa verlagernden Hochs stieß in der Folge kühlere Meeresluft nach Mitteleuropa vor.

Wetterübersicht vom 10.—18. September 1961:

Am 10. 9. brachte eine sich langsam ostwärts verlagernde mitteleuropäische Hochdruckzelle dem größten Teil Deutschlands sonniges Wetter mit Tagestemperaturen im Rheinland um 21°. Am folgenden Tag kamen die westlichen Teile des Bundesgebietes bei Abschwächung des Hochs unter den Einfluß einer westeuropäischen Kaltfront. Auf ihrer Rückseite trat unter dem Einfluß eines nachfolgenden flachen Hochkeils von Südwesten wieder Wetterbesserung ein, doch lagen die Temperaturen am 12. 9. im Rheinland um einige Grade unter denjenigen des Vortages (vgl. Fig. 11). Eine Randstörung, die aber nur geringen Niederschlag brachte, überquerte am 13. ganz Deutschland. Im Bereich der mitgeführten Warmluft stiegen an diesem Tage die Temperaturen in Westdeutschland auf maximal 25—27° an. Während unser Gebiet am folgenden Tag im Einflußbereich einer Kaltfront stand, kam es auf der Vorderseite des nordatlantischen Sturmtiefs zu einem Warmfrontvorstoß, der eine Aufwölbung eines Höhenhochkeils über Westeuropa zur Folge hatte.

Vom 15.—19. 9. wurde der Aufbau eines umfangreichen Hochs über Mitteleuropa durch eine kräftige Warmluftadvektion aus Südwesten begünstigt, die sich bei Annäherung eines über die Azoren nach Island ziehenden tropischen Wirbelsturmes wesentlich verstärkte. Der Kern des Hochs verlagerte sich allmählich nach Südosteuropa.

Intensive Sonneneinstrahlung und Warmluftzufuhr hatten zur Folge, daß die Temperaturen am 15. 9. in Mitteleuropa fast allgemein über 20° anstiegen; im südwestdeutschen Raum wurden sogar Werte um 25° gemessen. Inzwischen hatte sich das aus dem tropischen Wirbelsturm namens „Debbie“ entstandene Sturmtief dem ostatlantischen Zentraltief angegliedert und in den Raum Irland verlagert. Es brachte dem Ostatlantik einen weit nach Süden gerichteten Kaltluftvorstoß, der seinerseits die Ausbildung eines kräftigen Höhentrops zur Folge hatte. Für West- und Mitteleuropa ergab sich daraus eine Intensivierung der Warmluftzufuhr, wodurch der am 14. über Westeuropa angedeutete Höhenhochkeil jetzt über Mitteleuropa stärker hervortrat.

Im Verlauf des 16. 9. verlagerte sich das mitteleuropäische Hochdruckgebiet weiter ostwärts. An seiner Westflanke hielt der intensive Warmluftstrom nach Nordosten an, so daß über Deutschland die Temperaturen bei meist wolkenlosem Himmel allgemein über 25°, im Südwesten bis 32° anstiegen (in Bonn um 14.30 Uhr 29°). Durch die Warmluftadvektion verstärkte sich der nunmehr von Nordafrika bis nach Mitteleuropa reichende Höhenhochkeil noch. Auch am folgenden Tag hielt die Warmluftzufuhr nach Mitteleuropa unverändert an. Bei heiterem Himmel wurden vielerorts Tageshöchsttempera-

turen von über 30° gemessen. Mit dem 18. 9. schwächte sich das wetterbestimmende Hoch von Süden her langsam ab; bei östlichen Winden strömte kühlere Festlandluft nach Norddeutschland ein.

Wegen ungünstigen Wetters sind unsere am 6. 9. 60 ausgesetzten Versuchsfalter sehr wahrscheinlich nicht in den ersten beiden Tagen abgewan-

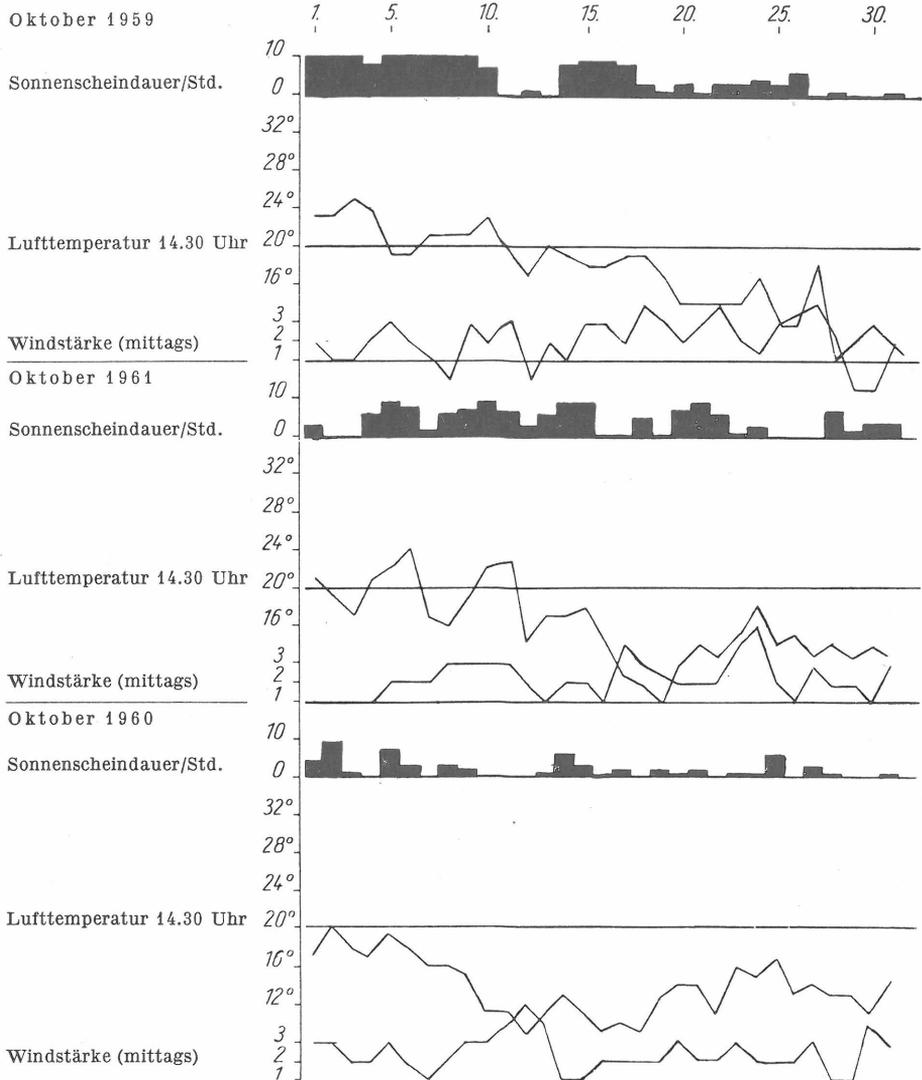


Fig. 12. Witterungsverlauf in Bonn/Rhein (nach Angaben der Agrarmeteorologischen Station Bonn-Poppelsdorf)

dert. Da der erste Fernfund dieser Saison vom Nachmittag des 13. 9. datiert (Bonn-Solingen), ist anzunehmen, daß auch die übrigen Fernwanderer während der Hochdruckwetterlage vom 8.—13. 9. migriert sind. Gefunden

wurden sie allerdings erst viel später, und zwar im Winterquartier. Die gleiche Zugrichtung hat auch Nr. 8 eingeschlagen. Dieser Falter wurde zwar erst am 9. 9., also 3 Tage später ausgesetzt, er hat aber offensichtlich die gleiche Hochdruckwetterlage ausgenutzt. Den Figuren 11, 13 und 14

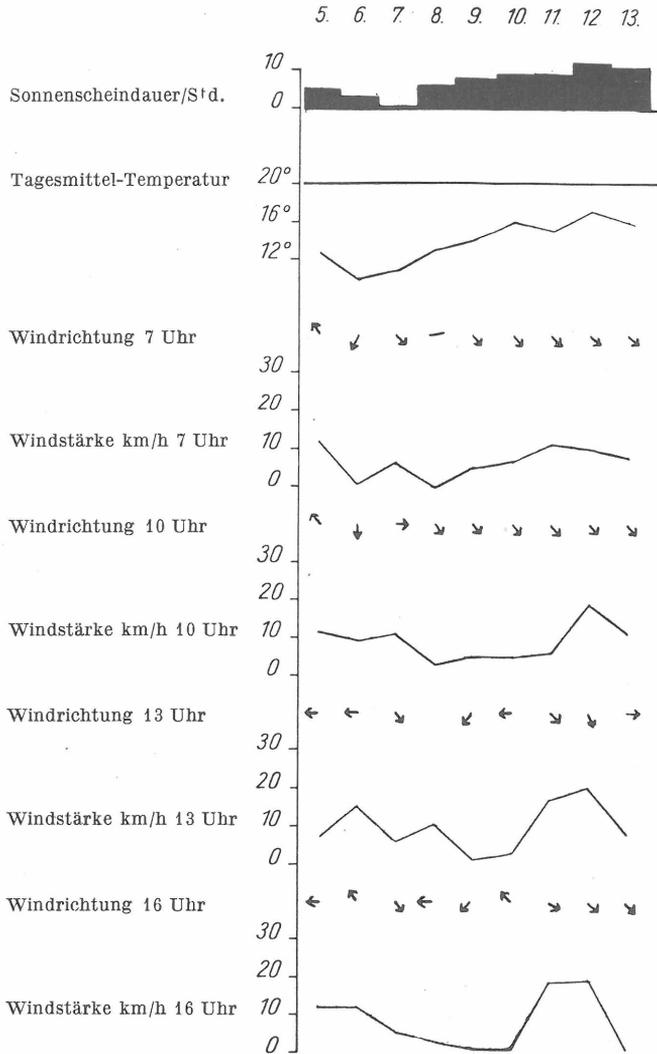


Fig. 13. Witterungsverlauf in Köln/Wahn. September 1960

entnehmen wir, daß in der Zeit vom 8.—14. 9. im Rheinland für die Jahreszeit überdurchschnittliche Tagestemperaturen herrschten (bis 22°), außerdem hohe Sonnenscheindauer und nur schwache Luftströmung. Derartige Großwetterlagen müssen als besonders geeignet für Migrationen angesehen werden.

Eine wertvolle Ergänzung zu diesen Befunden stellen die Versuchsergebnisse der im September des folgenden Jahres ausgesetzten *urticae*-Falter dar. Besonders günstigen Umständen ist es zu verdanken, daß von ca. 1000 am 9. September bei Bonn ausgesetzten Faltern 3 innerhalb weniger Tage aus größerer Entfernung zurückgemeldet wurden, darunter ein Stück aus 150 km

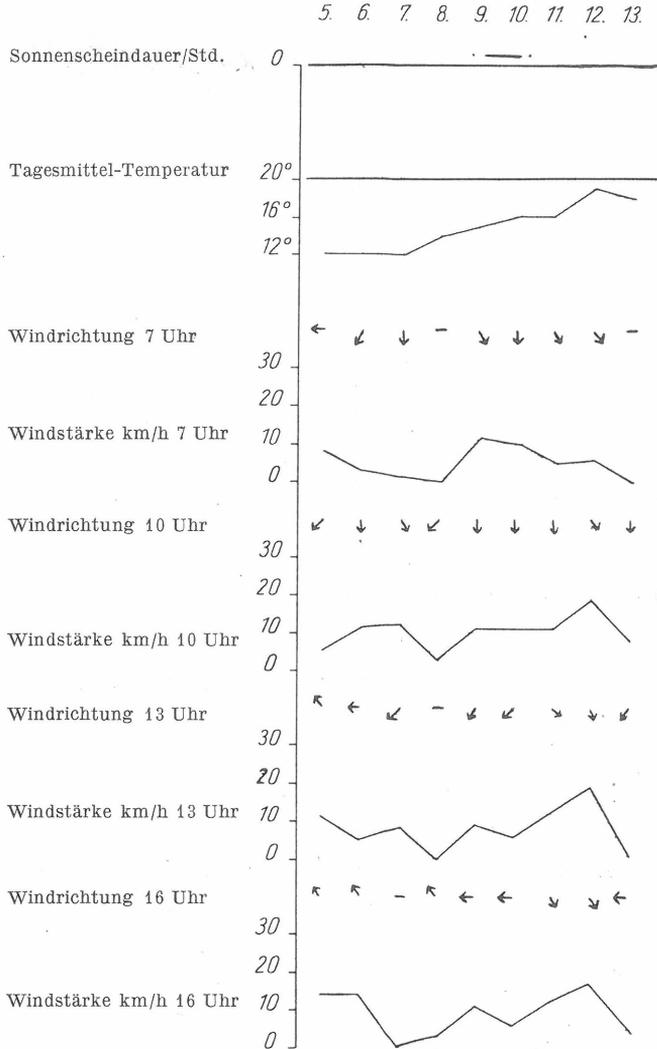


Fig. 14. Witterungsverlauf in Düsseldorf. September 1960

(Nr. 10, Tab. 2). Die Zugphase dieser Fuchsfalter fällt ebenso wie die des Vorjahres mit einer Hochdruckwetterlage und überdurchschnittlichen Tagesmitteltemperaturen (über 20°) zusammen (Fig. 15—17). Die Luftströmungen waren allerdings 1961 vergleichsweise stärker. Nach der nur um

wenige Grade voneinander abweichenden Zugrichtung der 150, 70 und 66 km geflogenen Falter muß angenommen werden, daß sie gleichen Wanderbedingungen ausgesetzt waren; möglicherweise sind sie sogar zu gleicher Zeit ge-

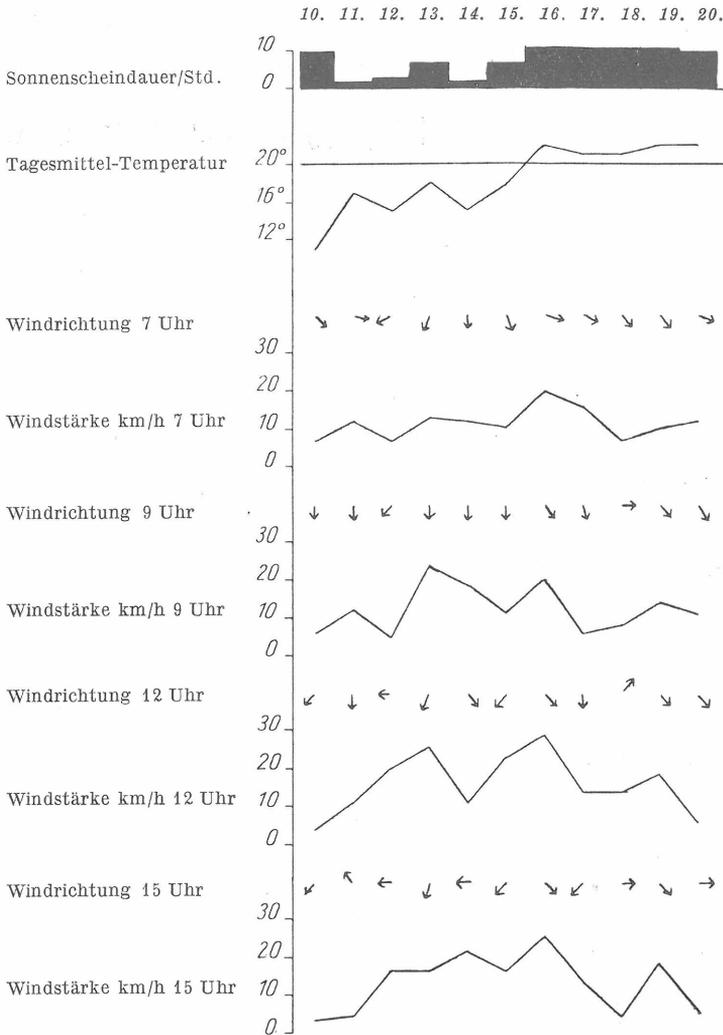


Fig. 15. Witterungsverlauf in Köln/Wahn. September 1961

flogen. Damit kommen wir zu einem weiteren wichtigen Problem der Wanderfalterforschung, der Orientierung im Raum.

Die Zugrichtung

Das Problem der Raumorientierung der Wanderfalter ist in den letzten Jahren wiederholt Gegenstand eingehender theoretischer Erörterungen ge-

wesen (KENNEDY, 1961; WILLIAMS, 1958). In unserem Fall interessiert vor allem die Frage, ob sich die Septemberfalter auf ihrer Wanderung eines Orientierungsmechanismus bedient, d. h. aktive Flüge unternommen haben, oder einfach von der Luftströmung „verfrachtet“ ließen (dispersal). In einer früheren Arbeit kam ich auf Grund von Wanderfalterbeobachtungen

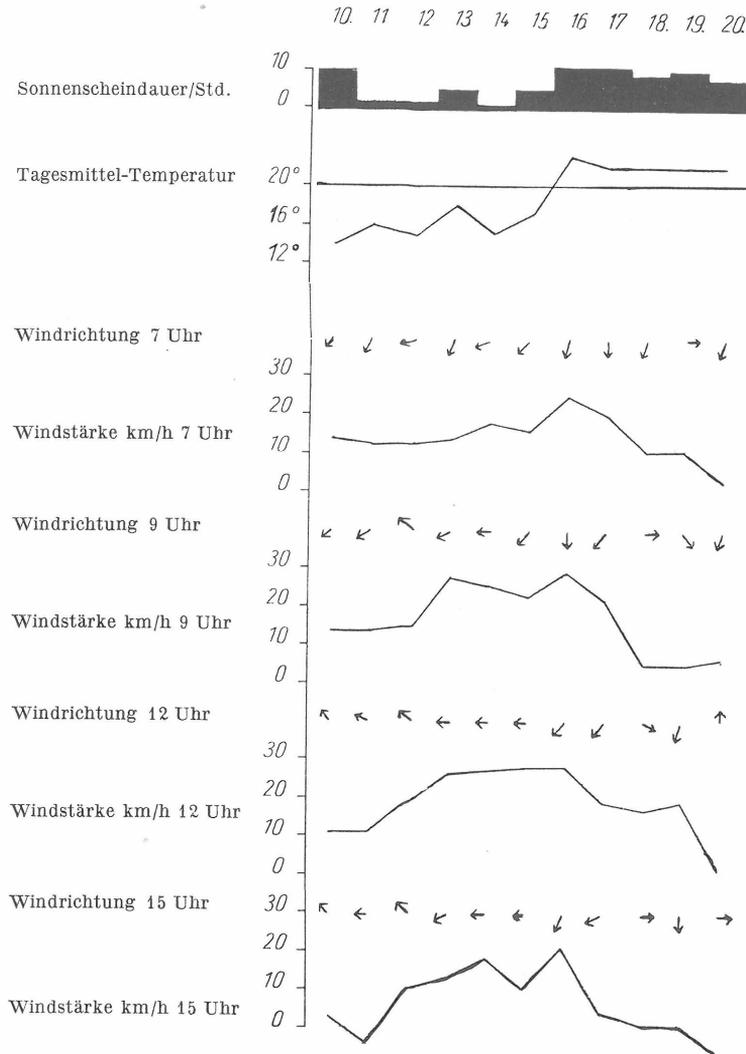


Fig. 16. Witterungsverlauf in Essen-Mülheim. September 1961

bei Bonn Ende August 1958 zu der Feststellung, daß sich *Aglais urticae* an den südwärts gerichteten Herbstwanderungen typischer mitteleuropäischer Zugfalter (*Pyrameis cardui* L., *Vanessa atalanta* L., *Pieris brassicae* L. u. a.) nicht beteiligt. Auch in späteren Jahren sind mir gerichtete Flüge dieser

Nymphaliden nicht begegnet. Die hier vorgelegten Rückfundergebnisse sprechen daher für die Vermutung, daß *Aglais urticae* über kein Raumorientierungsvermögen verfügt, denn mit ca. 90° ist die Streuung der in den beiden zurückliegenden Versuchsjahren nachweislich gewanderten Falter be-

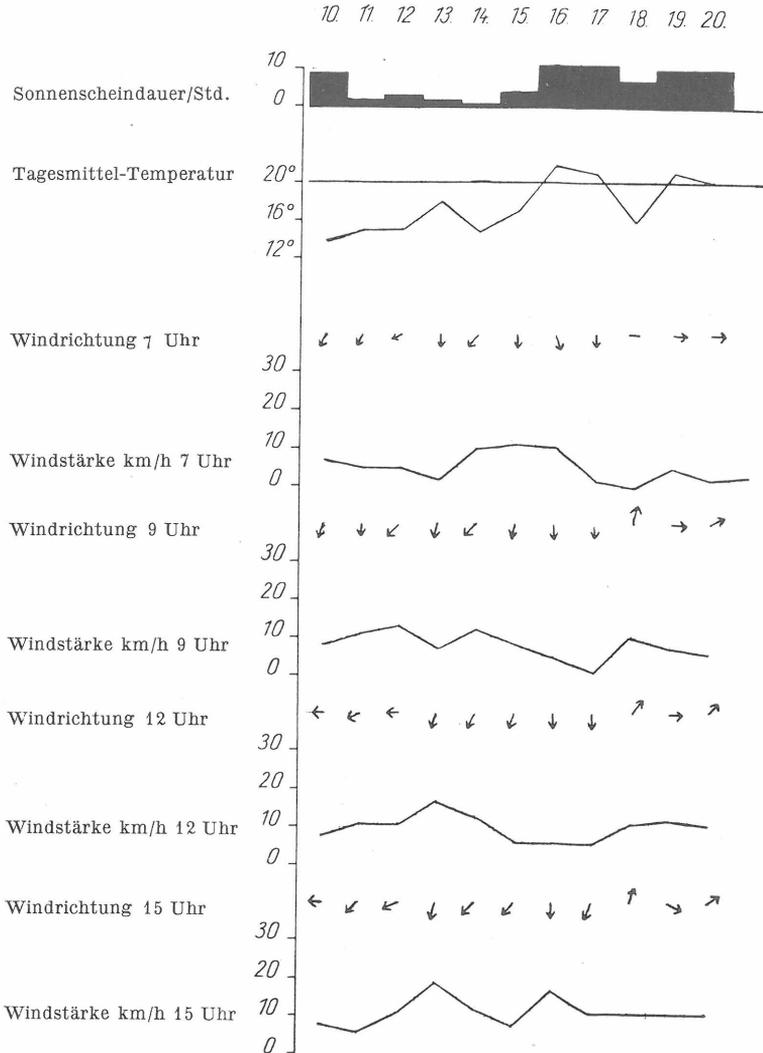


Fig. 17. Witterungsverlauf in Münster/Westf. September 1961

merkenswert groß. Vergleicht man aber die Zugrichtung der an einem Ort gleichzeitig freigelassenen *urticae*-Falter untereinander, so überrascht die geringe Abweichung. Besonders gilt das für die am 10. 9. 61 ausgesetzten Fernwanderer. Offenbar sind es exogene, auf alle Individuen gleichermaßen

wirkende Faktoren, die für die Zugrichtung verantwortlich sind. Stellt man nun die Luftströmungsverhältnisse im Rheinland während der mutmaßlichen Zugzeit, d. h. für die Zeit zwischen Start und Wiederfang bzw. Start und vermutlichem Stationärwerden der Migrationsrichtung gegenüber, so ist eine Parallele zwischen beiden Richtungen unverkennbar. Während der Flugzeit im September 1961 meldeten die Wetterwarten Köln/Wahn, Essen-Mülheim und Münster/Westf. übereinstimmend südwestliche bis südsüdwestliche Windrichtungen. Es kann demnach kaum zweifelhaft sein, daß sich *Aglais urticae* von der Luftströmung verfrachten ließ. Möglicherweise haben die zurückgemeldeten Versuchsfalter die maximal 150 km lange Strecke sogar im Non-Stop-Flug bewältigt. Diese Flugleistung würde nicht überraschen, wenn man bedenkt, daß in der Zeit vom 13.—16. 9. mittags bereits in Bodennähe Windstärken von 25 bis 28 km/h gemessen wurden. Mitwind-Migrationen lassen sich für das Vorjahr zwar nicht unmittelbar nachweisen, weil die Zeitspanne zwischen Start und Wiederfund zum Teil wesentlich größer gewesen ist; der geringe Zugwinkel zwischen den einzelnen Wiederfunden läßt aber auch hier Windverfrachtung vermuten.

Physiologische Merkmale

Über die physiologische Seite des Migrationsgeschehens ist — mit Ausnahme einiger Aphiden und Orthopteren — noch sehr wenig bekannt. Unsere Versuchsergebnisse an *Aglais urticae* reichen noch nicht aus, gesicherte Aussagen über physiologische Veränderungen bei Wandertieren gegenüber standorttreuen zu machen, doch möchte ich hier wenigstens auf einige Besonderheiten hinweisen.

Zwei Feststellungen verdienen besondere Beachtung: 1. Die Konzentration der Migrationen auf Septemberfalter (2. Generation), 2. Die Konzentration der die Diapause überlebenden Falter auf Individuen, die im September schlüpften. Die Fundorte aller nach dem 15. Februar (dem frühesten Termin für den Ausgang des Winters) lebend wiedergefangenen Individuen sind in Fig. 6 wiedergegeben. Bemerkenswert daran ist, daß es sich hier ausschließlich um Falter handelt, die in der Zeit von Ende August und Anfang Oktober geschlüpft sind. Bisher haben wir bei keinem einzigen „Fernwanderer“ entwickelte Gonaden festgestellt; wohl aber fanden wir Individuen mit stark entwickeltem Fettkörper. Diese Befunde deuten darauf hin, daß Fettablagerung anstelle von Keimzellenentwicklung einerseits sowie Wanderneigung und Diapausebereitschaft andererseits Glieder eines Beziehungsgefüges sind. Demnach müßte sich also nachweisen lassen, daß Bereitschaft zum Ausführen ausgedehnter Migrationen auf Individuen beschränkt ist, deren Gonadenentwicklung gehemmt ist und die nach Erlöschen dieses Zugtriebes zunächst Reservestoffe speichern, um dann anschließend eine Diapause durchzumachen.

Über Einzelheiten des physiologischen Geschehens lassen sich z. Z. nur Vermutungen anstellen. Fest steht jedenfalls, daß zu der physiologisch ge-

steuerten Bereitschaft zum Wandern ein äußerer Reiz (Temperatur, Sonnenschein, Luftströmung) hinzukommen muß, damit ein Abflug stattfinden kann. Ungünstige Witterung blockiert den auslösenden Reiz. So bedeutsam diese exogenen Bewirkungsfaktoren für die Ausbreitung im einzelnen sein mögen, sie sind keine *conditiones per quas* Migrationen ausgelöst werden.

Zusammenfassung

In den Jahren 1956—61 wurden ca. 23 000 markierte Falter einer rheinischen Population des Kleinen Fuchs (*Aglais urticae* L.) bei Bonn ausgesetzt, um Fragen des Ortswechsels und der ihn auslösenden Faktoren zu klären. 1% der Versuchsfalter wurden zurückgemeldet. Nur ein kleiner Teil der frisch geschlüpften Imagines erfährt ein Einklinken in den Migrationskreis; das Gros bleibt mehr oder minder standorttreu. Nachweislich entfernten sich nur 12 Versuchsfalter mehr als 16 km vom Auflaßort (Fernwanderer). Die maximale Flugleistung erzielte ein *urticae*-Falter, der 7 Tage nach dem Start 150 km nordöstlich des Startplatzes gefangen wurde. Die zurückgemeldeten Fernwanderer gehörten ohne Ausnahme der vorletzten Jahrgeneration an (Septemberfalter). Andererseits sind es gerade die im September schlüpfenden Falter, die nach den vorliegenden Beobachtungen nach Anlegen eines Reservestoffkörpers erfolgreich überwintern. Es muß daher angenommen werden, daß Wechselbeziehungen zwischen diesen beiden Lebensäußerungen, Wandertrieb und Diapause, bestehen. Möglicherweise ist die Bereitschaft zum Migrieren ein photoperiodisch gesteuerter Diapause-Effekt. Witterungsfaktoren sind *conditiones sine quibus non*, aber nicht *conditiones per quas* Migrationen ausgelöst werden. Die Zugrichtung der Wanderer wird von der Luftströmung bestimmt. *Aglais urticae* gehört demnach nicht zu jener Gruppe von Wanderinsekten, die sich — um ihre einmal eingeschlagene Zugrichtung konstant einhalten zu können — der Raumorientierung bedienen müssen.

Summary

There are discussed the results of the author's experiments on the migration habits of *Aglais urticae* L. in Western Germany (Rhine) between 1956 and 1961 with about 23 000 marked specimens. The author concludes relations between migration impulse and diapause, whereas climate factors are — though important — not conditions which induce migrations. The direction of migration is determined by airstreams. So *Aglais urticae* is not one of those migratory insects which need orientation of space to keep their direction of migration constant.

Резюме

В 1956—61 гг. было высажено около 23000 меченных мотыльков рейнской популяции *Aglais urticae* L. вблизи города Бонн с тем, чтобы выяснить вопросы изменения места и факторов, которые его вызывают. 1% опытных мотыльков вернулся обратно. Лишь незначительная часть только что вылупившихся имаго включается в круг миграции; главная часть более или менее остается на месте происхождения. По достоверным сведениям только 12 опытных мотыльков удалились дальше чем 16 км от места высадки („дальние путники“). Максимальный полет совершил мотылек *urticae*, который был поймен 7 дней после старта в 150 км к северно-востоку от места старта. Вернувшиеся „дальние путники“ принадлежали без исключения к поколению предпоследнего года (сентябрьские мотыльки). С другой стороны именно вылупающиеся в сентябре мотыльки успешно перезимуют после образования тела резервных веществ. Поэтому надо предполагать, что существуют взаимные соотношения между этими двумя проявлениями жизни — инстинктом миграции и диапаузой. Возможно, что готовность к миграции является фотопериодически управляемым эффектом диапаузы. Метеорологические факторы являются *conditiones*

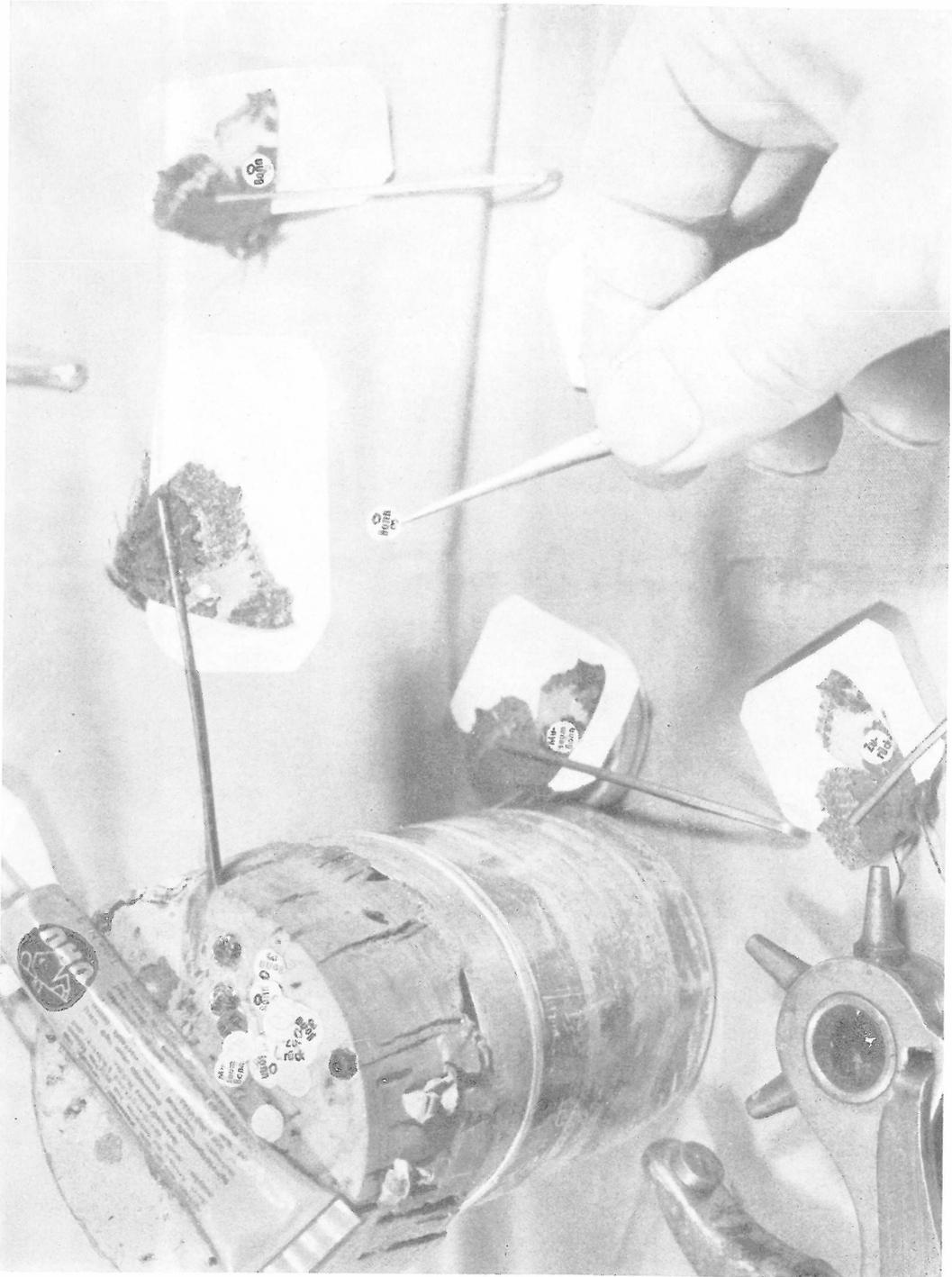
sine quibus non, а не conditiones per quas вызываються миграции. Направление перелета путников определяется воздушным течением. Следовательно *Aglais urticae* не принадлежит к той группе мигрирующих насекомых, которые должны пользоваться ориентировкой в пространстве, чтобы иметь возможность постоянно соблюдать выбранное ими направление полета.

Literatur

- BERGMANN, A., Die Großschmetterlinge Mitteleuropas. Band 2, Tagfalter, Jena, 495 pp, 1952.
- FRIESE, G., Die Rhopaloceren Nordostdeutschlands (Mecklenburg und Brandenburg), mit zoogeographischen Erörterungen und einem vergleichenden Überblick über die Nachbargebiete. Beitr. Ent., **6**, 53—100, 403—442, 625—658, 1956.
- JOHNSON, C. G., A basis for a general system of insect migration and dispersal by flight. Nature, **186**, 348—350, 1960.
- KENNEDY, J. S., A turning point in the study of insect migration. Nature, **189**, 785—791, 1961.
- KOCH, A., Wir bestimmen Schmetterlinge. Band 1, Tagfalter Deutschlands. Radebeul & Berlin, 119 pp., 1954.
- LEMPKE, B. J., Trekvlinders in 1960. Ent. Ber., **21**, 185—199, 1961.
- MARTEN, W., Wanderflüge, Suchflüge und gerichtete Flüge bei Schmetterlingen. Ent. Ztschr., **66**, 217—231, 237—239, 248—252, 1956.
- MAZZUCCO, K., Rundschreiben Nr. 7 der Österreichischen Forschungszentrale für Schmetterlingswanderungen. Ztschr. Wiener ent., Ges., (41) **67**, 89—95, 1956.
- ROER, H., Erforschung von Schmetterlingswanderflügen. Neues vom Aluminium, **7**, 8—9, 1957.
- , Zur Erforschung der Flug- und Wandergewohnheiten mitteleuropäischer Nymphaliden (Lepidoptera). Bonn. Zool. Beitr., **10**, 286—297, 1959.
- SEILKOPF, H., Über die meteorologischen Verhältnisse bei Falterwanderungen. Trans. 9. internat. Congr. Entomol., **1**, 416—423, 1952.
- , Eine biologisch wirksame Wetterlage auf der Nordsee im Spätsommer 1956. Der Wetterlotse. Nr. 108, p. 237—239, 1956.
- URQUHART, F. A., The Monarch Butterfly. Toronto, 1960.
- UVAROV, B. P., A revision of the genus *Locusta* L. with a new theory as to periodicity and migration of locusts. Bull. ent. Res., **13**, 135—163, 1921.
- WILLIAMS, C. B., Seasonal changes in flight direction of migrant butterflies in the British Isles. J. anim. Ecol., **20**, 180—190, 1951.
- , Die Wanderflüge der Insekten. (Einführung in das Problem des Zugverhaltens der Insekten unter besonderer Berücksichtigung der Schmetterlinge.) Hamburg, 232 pp., 1961. (Übersetzung der engl. Ausgabe: "Insect Migration", London, 1958).
- WILLIAMS, C. B., COCKBILL, G. F., GIBBS, M. & DOWNES, J. A., Studies in the migration of *Lepidoptera*. Trans. ent. Soc. London, **92**, 101—283, 1942.
- WILLIAMS, C. B., COMMON, I. F. B., FRENCH, R. A., MUSPRATT, V. & WILLIAMS, M. C., Observations on the migration of insects in the Pyrenees in the autumn of 1953. Trans. R. ent. Soc. London, **108**, 385—407, 1956.
- WARNECKE, G., Die Großschmetterlinge des Niederelbegebietes und Schleswig-Holsteins. Verh. Verein. naturw. Heimatforsch. Hamburg, **32**, 24—68, 1955.
- ZAHER, M. A. & LONG, D. B., Some effects of larval population density on the biology of *Pieris brassicae* L. and *Plusia gamma* L. Proc. R. ent. Soc. London, **34**, 97—109, 1959.

Tafel 4

Sobald die frisch geschlüpften Falter ihre volle Flugfähigkeit erlangt haben, werden ihre Vorderflügel mit einer Lochzange perforiert und mit einem beschrifteten Etikettenpaar versehen. 60—70 Individuen lassen sich nach dieser Methode von einer Person in der Stunde signieren. (Photo vom Verfasser).



H. Roer, Migrationsverhalten des Kleinen Fuchs

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Beiträge zur Entomologie = Contributions to Entomology](#)

Jahr/Year: 1962

Band/Volume: [12](#)

Autor(en)/Author(s): Roer Hubert Franz Maria

Artikel/Article: [Experimentelle Untersuchungen zum Migrationsverhalten des Kleinen Fuchs \(*Aglais urticae* L.\) \(Lepidoptera: Nymphalidae\). 528-554](#)