

Mimikry und Phylogenie

von

ROLF-ULRICH ROESLER

Eingegangen am 16.V.1987

Zusammenfassung:

Zu den fünf Forderungen für das Zutreffen einer Mimikry, die seit WALLACE (1867) als allgemeingültig anerkannt werden, fügt der Autor eine weitere Forderung hinzu: Die Klärung der Frage nach dem Vorhandensein oder Fehlen von Verwandtschaftsverhältnissen zwischen den Mimikranten und den Vorbildern.

Am Beispiel des Korallenschlangen-Musterphänomens wird der Versuch unternommen, aufgrund der heutigen Kenntnisse der Systematik und Evolution der echten und unechten Korallenschlangen in den Tropen und Subtropen von Amerika, die MERTENSsche Mimikry zu durchleuchten. Wenngleich auch die heutige Stellung der *Elapidae* und „*Colubridae*“ sensu MERTENS nicht angegriffen wird, so stellt doch die Unkenntnis über die Phylogenie des Korallenmusters ein großes Hemmnis für eine Deutungsmöglichkeit als Mimikry dar.

Eine Mimikry zwischen *Papilio memnon* als Nachahmer und *Atrophaneura nox* sowie *Atrophaneura coon* (Papilionidae - Lepidoptera) als Vorbilder wird ausgeschlossen, da sie nachgewiesenermaßen monophyletischen Ursprungs sind. Wie auch in einer Tabelle gezeigt, schließt eine enge Verwandtschaft jede Mimikry aus.

Summary:

To the five conditions for the evidence of mimicry, which since WALLACE (1867) have been considered as generally accepted, one more has been added by the author: the clarification of the question of whether or not any relationship exists between mimicking and model animals.

The coral snake pattern phenomenon is taken as an example to investigate, on the basis of modern knowledge of the systematics and evolution of true and not true coral snakes in the tropic and subtropic regions of America, MERTENS mimicry. Though the present position of *Elapidae* and „*Colubridae*“ sensu MERTENS is not being attacked, the lack of information about the phylogeny of the coral pattern is a great obstacle to the interpretation as mimicry.

Mimicry between *Papilio memnon* as imitator and *Atrophaneura nox* and *Atrophaneura coon* (Papilionidae - Lepidoptera) as models is excluded, since they have been proved to be of monophyletic origin. As the table shows, close relationship excludes mimicry.

Der Begriff Mimikry bezeichnet eine auf „Signalfälschung“ beruhende Ähnlichkeit zweier oder mehrerer Organismen, ohne daß diese näher miteinander verwandt sind.

Diese Definition kann man in fast allen einschlägigen Literaturstellen finden, in welchen es um die Erklärung des Terminus „Mimikry“ geht. Nicht immer allerdings wird dann einer solchen, oft an den Anfang gestellten Definition im weiteren Verlauf des entsprechenden Artikels sinngemäß gefolgt. In der Regel heißt es dann in der näheren Determination des Begriffes weiter: Ein harmloser bzw. wehrloser

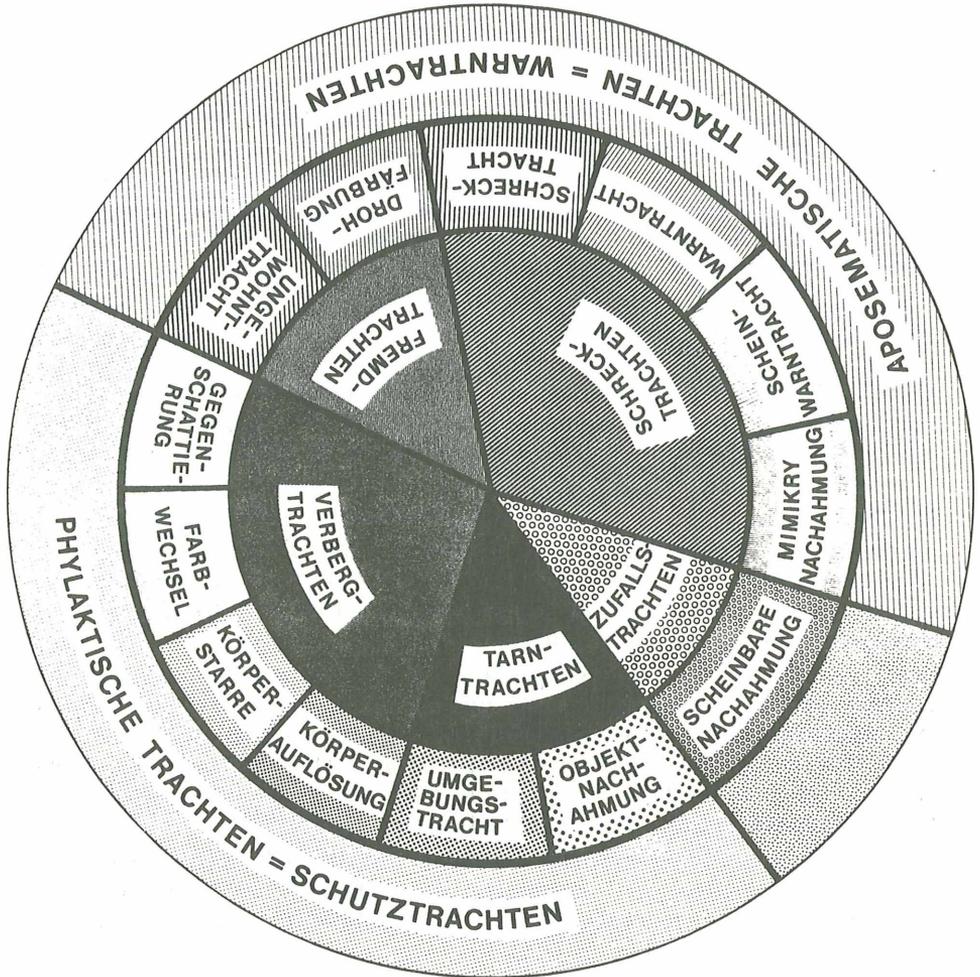


Abb. 1: Wechselbeziehungen der Warn- und Tarntrachten mit- und untereinander unter Einschluß der Mimikry. - Definitionen siehe bei ROESLER 1977: 113 ff.

Organismus ahmt einen gefährlichen bzw. wehrhaften nach, um durch diese „agresive Tarnung“ (was das Zusammenführen der einander gegensätzlichen Begriffe „Tarnen“ und „Warnen“ bedeutet - siehe die Abbildung 1) geschützt zu sein.

Mimikry wird dann als bewiesen angesehen, wenn

1. der Nachweis vorliegt, daß der Signalempfänger in gewünschter Weise anspricht, und
2. der Nachweis vorliegt, daß dieses Ansprechen für den Signalgebenden von Vorteil ist.

Damit hören in der Regel die Erörterungen über die Definition des Begriffes „Mimikry“ auf, was bedeutet, daß die anfänglich angeführte und auch allgemein akzeptierte Angabe über die Verwandtschaftsverhältnisse zwischen Signalempfänger und Signalgebenden völlig außer Acht gelassen wird.

WALLACE (1867) hat in seiner grundlegenden Arbeit über Mimikry fünf Forderungen für das Zutreffen von Mimikry aufgestellt:

1. Die Nachahmer müssen nach WALLACE stets in den gleichen Gebieten vorkommen wie ihre Vorbilder.
2. Die Nachahmer müssen sich in ihrer Tracht deutlich und augenfällig von der Mehrzahl ihrer nächsten Verwandten unterscheiden.
3. Eine echte Mimikry darf sich nur auf rein äußerliche Merkmale beschränken, auf die der Gesichtssinn anspricht, und nicht auch auf Merkmale des inneren Körperbaus.
4. Die Individuenzahl der Nachahmer muß stets geringer sein als die der Vorbilder bzw. Modelle.
5. Die Nachahmer müssen in ihrer Gefährlichkeit und Wehrhaftigkeit deutlich unter den Werten liegen, welche die Vorbilder aufweisen, damit ein Tatbestand des Nutzens vorliegen kann. Optimal liegen die Bedingungen dann, wenn die Nachahmer völlig wehrlos und die Vorbilder eindeutig wehrhaft sind.

Auch hier fehlt wieder eine eindeutige weitere Forderung in der Frage nach dem Vorhandensein oder Fehlen von Verwandtschaftsverhältnissen zwischen den Nachahmern und Vorbildern.

Viele Gegner der Mimikry wie zum Beispiel auch HEIKERTINGER (1954) führen mehr oder weniger fundierte Gründe auf, um die Erscheinung der Mimikry ad absurdum zu führen, niemand aber schafft einwandfreie und klare Verhältnisse in Bezug auf Verwandtschaft oder Nichtverwandtschaft! Auch WERNER (1907) bringt nicht die notwendige Klarheit in das Dunkel.

Im Folgenden wird auf das Problem der Korallenschlangen-Mimikry eingegangen, da sich hier ein Problemkreis stellt, der mehr als andere Bereiche der Mimikry in der Literatur mit „pro“ und „contra“ belegt worden ist.

MERTENS (1956, 1957, etc.) beschäftigte sich sehr eingehend mit der Korallentracht mittelamerikanischer Schlangen und der daran anknüpfenden Mimikry, die

späterhin als sogenannte „MERTENSsche Mimikry“ breiten Eingang in die Mimi-
kryliteratur gefunden hat. MERTENS (1956) ist einer der wenigen Autoren, die bei
ihren Überlegungen auch „ökologisch-evolutionistische“ Aspekte nicht nur berück-
sichtigten, sondern sogar in den Vordergrund rückten.

Bereits vor über 100 Jahren war den Herpetologen (WIED 1820, COPE 1860)
das auffallende Farbkleid sehr verschiedenartiger Schlangen in Amerika aufgefal-
len, ein Farbkleid, das im wesentlichen aus schwarzen, roten, gelblichen und weißen
Querbändern oder Ringen besteht, und den Trägern den Namen „Korallenschlan-
gen“ eingetragen hat. Es war dann WALLACE (1867), der als Erklärung für diese
Ähnlichkeit der verschiedenen Korallenschlangen die Mimikry anführte. Es folgte
eine Flut an Literatur, wobei erbitterte Gegenartikel (GADOW 1908, 1911, WER-
NER 1907, 1917, MERTENS 1946, BRATTSTROM 1955, u.a.) mit solchen der
Befürwortung der Mimikry (STERNFELD 1913, HECHT & MARIEN 1956, MER-
TENS 1956, 1957, u.a.) wetteiferten.

Die Korallenschlangen treten in 18 verschiedenen Gattungen mit etwa 75 Arten
auf, die alle in der tropischen bzw. subtropischen Zone Amerikas vorkommen.
MERTENS (1956) ordnet sie zwei verschiedenen Familien zu, innerhalb der einen
Familie außerdem vier verschiedenen Unterfamilien (1. Elapidae; 2. Colubridae:
a. Sibynophinae, b. Colubrinae, c. Xenodontinae und d. Dipsadinae). Fast alle diese
„Nattern“ leben entweder versteckt oder sie sind nachtaktiv, wodurch das grelle
Korallenfarbmuster sicherlich nicht unbedingt eine anthropozentrisch gesehen
„sinnvolle“ Erscheinung zu sein braucht.

Es gibt sich fast vollständig gleichende giftige und ungiftige Arten. Korallenschlan-
gen kommen im Primärwald, in der Buschsteppe, in sehr verschiedenen Höhenla-
gen wie auch in trockenen Wüstenlagen vor.

Die Korallenfärbung erstreckt sich lediglich auf Arten in der Größenordnung zwi-
schen 40 bis etwa 110 Zentimetern Länge, größere wie auch kleinere verwandte
Arten sowie auch alle verwandten Vertreter der Alten Welt sehen völlig anders
aus, sowohl im Muster wie auch in der Farbe.

Das Gift der einzelnen Gruppen ist unterschiedlich weit entwickelt, auch bei
einander als sehr nahe verwandt angesehenen Formen, und die Giftwirkung bei
den Giftnattern (Elapidae) am wirkungsvollsten. Es gibt auch Genera mit sehr
giftigen wie auch völlig ungiftigen Species neben solchen mit unterschiedlich me-
diärem Charakter. Zusätzlich existieren neben der mehr oder weniger vorhande-
nen Giftigkeit auch alle möglichen Abstufungen in der Bissigkeit (resp. dem Tem-
perament) der Korallenschlangen. Als Beispiel für eine Gattung mit sehr gifti-
gen wie auch ungiftigen Schlangen innerhalb derselben Unterfamilie (Xenodon-
tinae) sei *Erythrolamprus* genannt. Die Gefährlichkeit der Schlangen ist also nicht
korreliert mit der Verwandtschaft der Arten untereinander.

MERTENS (1956) hat nach Abschluß seiner taxonomischen Untersuchungen an
den Korallenschlangen eine Deutung des Korallenmusterphänomens versucht und

hielt es für die wahrscheinlichste Erklärung, daß es sich um Mimikry handele, wobei er allerdings alle Erscheinungen mit der BATESschen und MÜLLERschen Mimikry zu erklären versucht.

Nachdem er allerdings mit diesen Deutungen sehr unter Beschuß seiner Kritiker geraten war, nahm unter anderen WICKLER (1968, 1971) eine neue Wertung von Signalempfänger und Vorbilder vor, wodurch nunmehr die „schwachgiftigen Formen“ als Vorbilder erklärt wurden und der Begriff „MERTENSsche Mimikry“ geprägt wurde. Nachahmer wurden - gewissermaßen als „Mimikry-Kollektiv“ - sowohl die „starkgiftigen“ wie auch die völlig „ungiftigen“ Vertreter. Demnach ist also MERTENSsche Mimikry eine Form, bei welcher nicht die gefährlichste bzw. wehrhafteste Art das Vorbild ist, sondern - weil eben zu wehrhaft, um noch ein Lernen des Signalempfängers zu erlauben - Nachahmer einer weniger wehrhaften bzw. gefährlichen Species sein soll. Letztendlich befriedigend ist diese Erklärung denn doch wohl nicht, wenn man sich in diesem Zusammenhang die vielen Kritikeraussagen in der umfangreichen Literatur ansieht.

Zum Beispiel gibt es in den südwestlichen U.S.A. Gebiete, wo „unechte“ Korallenschlangen vorkommen, aber keine *Micrurus*-Arten, also nach WICKLERs Deutung nur Vorbilder und keine giftigen Nachahmer, nach MERTENS entsprechend umgekehrt.

Die Korallentracht wird als höchste Entwicklungsstufe der bei vielen Schlangen auftretenden „Körperringelung“ angesehen.

Die Giftnattern werden zudem als entwicklungsgeschichtlich besonders junge Gruppe eingestuft, da außer den beiden kleinen Gifthaken (Zähnen) keine weiteren Zähne im Oberkiefer ausgebildet sind.

Zu Zeiten von MERTENS wurden die Korallennattern taxonomisch durch die verschiedenen Ausbildungsstufen in Bezug auf die Zähne voneinander getrennt, wobei sogenannte Aglypha den Opisthglypha und Proteroglypha gegenüberstanden. Während die Elapidae eindeutig zu den Proteroglypha gerechnet werden konnten, war die systematische Gliederung der Colubridae wesentlich schwieriger, da hier opisthglyphe und aglyphe Vertreter direkt nebeneinander stehen konnten.

Aufgrund der heutigen Kenntnisse haben sich die verschiedenen Bezahnungstypen als mehrfach entstandene Konvergenzen erwiesen; die Colubridae sensu MERTENS (1956 ff.) wurden inzwischen in mehrere Familien aufgelöst, die neuen Kriterien sind Merkmale an den Schädelknochen, Muskeln und Nervenmustern (BÖHME in litt.).

Die verwandtschaftlichen Verhältnisse unter den Korallenschlangen sind auch heute noch nicht endgültig geklärt. Selbst für die „echten“ Korallenschlangen als Unterfamilie der Elapidae und zudem als einzige neotropische Gruppe einer sonst rein altweltlichen Familie konnte ein monophyletischer Ursprung noch nicht endgültig nachgewiesen werden (BÖHME in litt.).

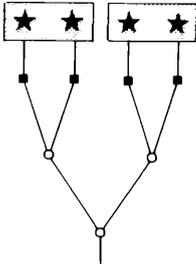
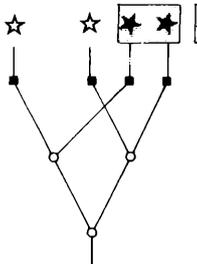
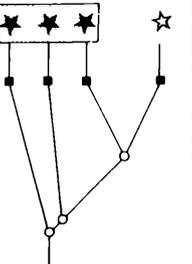
Wenngleich in dieser Arbeit die heutige Systematik der echten und unechten Korall-

lenschlangen nicht angezweifelt werden soll, so steht doch die Unkenntnis über die Evolutionsgeschichte des Korallenmusters schlechthin einer Deutungsmöglichkeit als Mimikry im Wege. Solange die Korallenschlangen verschiedenen Familien zugerechnet werden, besteht durchaus auch leicht die Möglichkeit, daß das Korallenmuster konvergent zueinander entstanden sein könnte, womit dann auch die Mimikry als existent angenommen werden könnte. Solange aber die konvergent entstandene Korallenmusterung nicht schlüssig bewiesen werden kann, ist auch jede Mimikry umstritten. In einer taxonomischen Kategorie innerhalb eines Familienranges können alle phänotypischen Erscheinungsbilder als Ausdruck „alter phylogenetischer Kleider“ gedeutet werden, und wären dann auch gleichen Ursprungs. Auf einen monophyloetischen Ursprung zurückführbare Erscheinungsbilder schließen jede Deutungsmöglichkeit als Mimikry aus! Dies läßt sich optisch auch in der nachfolgenden Tabelle ausdrücken. Danach kann zwischen zwei *Similarspecies* (ROESLER 1979) ohne weiteres (wenn die Konvergenz nachgewiesen werden kann!) eine Mimikry angenommen werden, was zwischen *Species* innerhalb einer einzigen Familie entweder sehr schwer fällt oder ausgeschlossen werden kann.

Aufgrund der in der vorliegenden Arbeit vorgenommenen Überlegungen - und nicht zuletzt auch wegen der äußerst schweren Deutbarkeit: die schwachgiftigen Formen als Vorbilder anzusehen und die starkgiftigen sowie auch die ungiftigen als Mimikranten bleibt die sogenannte MERTENSsche Mimikry eine der eigenartigsten und rätselhaftesten Erscheinungen in der amerikanischen Schlangenwelt!

Deutlicher, weil klar, liegen die Verhältnisse bei den Lepidopteren der Familie der Papilionidae. Hier sind besonders häufig Ähnlichkeiten verschiedener Arten zueinander von Entomologen zuhause am Schreibtisch in das Phänomen der Mimikry eingeordnet worden.

Beispielsweise zeigt KÜPPERS (1977) in seiner Publikation („Zur Problematik der BATESschen Mimikry bei *Papilio memnon* und seinen „Vorbildern“) deutlich, daß eine (also fälschlicherweise angenommene) Mimikry-Partnerschaft zwischen *Papilio memnon* als Mimikrant und *Atrophaneura nox* sowie *Atrophaneura coon* als Vorbilder abgestritten werden muß, nicht nur so sehr dadurch, daß auch zoogeographische, ethologische sowie ökologische Befunde eindeutig dagegen sprechen, sondern vielmehr dadurch, daß die drei hier angesprochenen *Species* eng miteinander verwandt sind und lediglich innerhalb einer einzigen Familie verschiedene Genera angehören. Hier ist einwandfrei bewiesen, daß die Genera *Atrophaneura* wie auch *Papilio* monophyletischen Ursprungs sind, so daß die Gleichheit oder doch starke Ähnlichkeit diverser Morphen beide Artengruppen auf eine Remanifestierung phylogenetisch alter Kleider zurückgeführt werden muß, wodurch automatisch eine Deutungsmöglichkeit als Mimikry unbedingt ausgeschlossen wird.

	Monophylie sicher bzw. sehr wahrscheinlich	Para- bzw. Polyphylie anzunehmen	Konvergenz: dann auch Mimikry
Phylogenet. Symbolik			
Zur Familie 1 gehörig	Parallelspecies 1 Dualspecies 1 Superspecies 1 Species 1 Subspecies 1	Similarspecies 1	?
Zur Familie 2 gehörig	Parallelspecies 2 Dualspecies 2 Superspecies 2 Species 2 Subspecies 2	Similarspecies 2	
Konvergenz	?		

Literatur

- BRATTSTROM, B.H. (1955): The coral snake „mimic“ problem and protective coloration. *Evolution* **9**: 217-219.
- COPE, E.D. (1860): Catalogue of the colubrid snakes in the Museum of the Academy of Natural Sciences in Philadelphia, with notes and descriptions of new species. - *Proc. Acad. nat. Sci. Philadelphia* **12**: 241-266.
- DUNN, E.R. (1954): The coral snake „mimic“ problem in Panama. *Evolution* **8**: 97-102.
- GADOW, H. (1908): Through southern Mexico. London.
- GADOW, H. (1911): Isotely and coral snakes. *Zool. Jb. Syst.* **31**: 1-24, 18 Abb., 1 Tafel.
- HARNACK, M. von (1953): Die Hautzeichnungen der Schlangen. *Zschr. Morphol. Ökol. Tiere* **41**: 513-573, 129 Abb.
- HECHT, M.K. & D. MARIEN (1956): The coral snake mimic problem: a reinterpretation. - *J. Morphol.*
- HEIKERTINGER, F. (1954): Das Rätsel der Mimikry und seine Lösung. - Jena.
- KÜPPERS, P.V. (1977): in ROESLER, R.U. & P.V. KÜPPERS: Beiträge zur Kenntnis der Insektenfauna Sumatras. Teil 6: Betrachtungen zum Problembereich „Mimikry“ am Beispiel südostasiatischer Insekten. B) Zur Problematik der BATESschen Mimikry bei *Papilio memnon* L. und seinen „Vorbildern“. - *Beitr. naturk. Forsch. SüdWdtl.* **36**: 134-151.
- MERTENS, R. (1946): Die Warn- und Droh-Reaktionen der Reptilien. *Abh. Senckenb. naturf. Ges.* **471**.
- MERTENS, R. (1956): Beobachtungen an Korallenschlangen im Terrarium. *Die Aquar. Terrar. Zschr.* **9**: 74-77, 103-106, 9 Abb.
- MERTENS, R. (1956): Das Problem der Mimikry bei Korallenschlangen. - *Zool. Jb. Syst.* **84**: 541-576, 9 Taf.
- MERTENS, R. (1957): Gibt es eine Mimikry bei Korallenschlangen? *Natur und Volk* **87**: 56-66, 8 Abb.
- ROESLER, R.U. (1977): in ROESLER, R.U. & P. V. KÜPPERS: Beiträge zur Kenntnis der Insektenfauna Sumatras. Teil 6: Betrachtungen zum Problembereich „Mimikry“ am Beispiel südostasiatischer Insekten. A) Die verschiedenen Erscheinungsformen der Mimikry. *Beitr. naturk. Forsch. SüdWdtl.* **36**: 113-133.
- SCHNEE, P. (1900): Mimikry bei Schlangen? - *Zool. Gart.* **41**: 219-222.
- STERNFELD, R. (1913): Die Erscheinungen der Mimikry bei den Schlangen. *Sitzg. Ber. Ges. naturf. Freunde Berlin* **1913**: 98-117, 7 Abb., 4 Taf.
- WALLACE, A.R. (1867): Mimicry and other protective resemblances among animals. - *Westminster Review*, July **1867**: 45-129.
- WERNER, F. (1907): Das Ende der Mimikryhypothese? *Biol. Zentralbl.* **27**: 174-185.
- WERNER, F. (1917): Mimikry bei Schlangen. *Bl. Aquar. Terrar. kde* **28**: 186-188.

- WICKLER, W. (1968 & 1971): Mimikry. Nachahmung und Täuschung in der Natur. München.
- WIED, M. Prinz zu (1820): Über die Cobra Coral oder Cobra Coraes der Brasilianer. Verh. Leop. Carol. Akad. Naturf. 2 (1): 105-110, 1 Taf.

Anschrift des Verfassers:

Professor Dr. ROLF-ULRICH ROESLER
Landessammlungen für Naturkunde
Erbprinzenstraße 13, Postfach 3949
D-7500 Karlsruhe

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Atalanta](#)

Jahr/Year: 1987

Band/Volume: [18](#)

Autor(en)/Author(s): Roesler Ulrich-Rolf

Artikel/Article: [Mimikry und Phylogenie 195-203](#)