

Beiträge zur Kenntnis der Insektenfauna Sumatras
Teil 6: Betrachtungen zum Problembereich „Mimikry“
am Beispiel südostasiatischer Insekten

von R. U. ROESLER und P. V. KÜPPERS

A) Die verschiedenen Erscheinungsformen der Mimikry

von R. ULRICH ROESLER

Mit 12 Abbildungen

Inhalt

Einleitung	113
I) Pseudomimikry	115
II) Phylaktische Tracht	117
A) Tartracht	117
1) Mimese	117
2) Sympathische Tracht	120
B) Kryptische Tracht	120
1) Somatolyse	120
2) Katalepsie	121
3) Farbwechsel	121
4) Gegenschattierung	121
III) Aposematische Tracht .	122
A) Fremdtracht .	123
1) Misoneismus	123
2) Drohfärbung	123
B) Schrecktracht	124
1) Trutzfärbung	124
2) Warntracht	124
3) Scheinwarntracht	124
4) Mimikry	126
Zusammenfassung, Summary	129
Literaturverzeichnis	131

Einleitung

Das oft verwandte deutsche Wort „Tracht“ bezieht sich lediglich auf den optischen Sektor (die vorliegenden Betrachtungen beschränken sich auf diesen optischen Sektor, da die Beobachtungen der übrigen Sparten sich noch nicht auswerten ließen). Gemeint ist dabei Farbe, Zeichnungsmuster und schließlich die Form. Trachten können ganz verschiedenen Zwecken

dienen wie zum Beispiel dem Anlocken (etwa der Geschlechter oder bei den Pflanzen die bekannten Attrappenbildungen der Orchideenblüten), der äußeren Ausschmückung oder auch unter anderem dem Schutze bzw. der Warnung. Einteilungen und Abgrenzungen sind normalerweise äußerst schwierig, da es sich um ein ineinandergreifendes Naturgeschehen handelt, dessen spezielle Einzelgegebenheiten nicht immer einwandfrei deutbar sind bzw. praktisch nicht ohne Überschneidungen vorkommen. Um der realen Situation des Gesamtkomplexes Mimikry möglichst gerecht zu werden, hat der Autor den Versuch unternommen, die miteinander verwobenen Einzelercheinungen aneinanderzureihen und entdeckte dabei, daß sich die beiden Endstücke ebenfalls aneinanderlegen ließen. So entstand schließlich ein Kreis, in welchem die Sektoren in verschiedenen Ebenen Teildarstellungen der „Mimikry“ beinhalten und verdeutlichen, daß sich Tarnen und Warnen – obwohl eigentlich gegensätzliche Begriffe – in ein harmonisches, in einem Kreis umspanntes, dynamisches Gesamtgeschehen eingliedern lassen, in welchem alle Teil-Erscheinungsformen nach beiden Seiten miteinander verwoben sind. (Abb. 1).

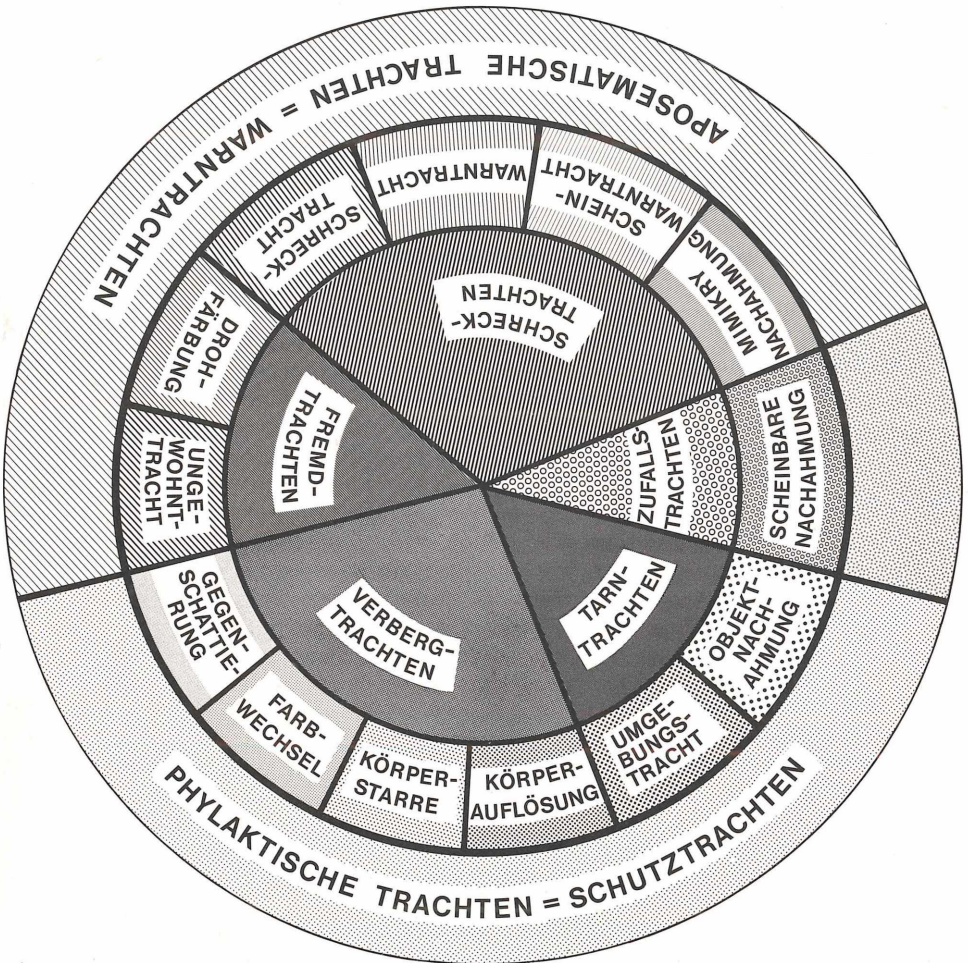


Abb. 1: Der Problemkreis „Mimikry“. Darstellung der Wechselbeziehungen der einzelnen Erscheinungsformen. Näheres im Text.

Kurz gesagt ist auch die Mimikry, wie alle Äußerungen und Abläufe in der Natur, kein statisches Phänomen, sondern ein Skelektionstest der Evolution, ein unglaublich aktiv-dynamischer Prozeß, dessen einzelne Erscheinungen wir beobachten und zu beschreiben versuchen, aber nicht in ihrer gesamten Bedeutung erfassen können, da zahllose Grenzfälle und Übergänge für ein stetiges Ineinanderfließen sorgen und so eine starre Schematisierung unmöglich machen. Auf diese Problematik will die erläuternde, in Abbildung 1 dargestellte, runde Graphik hinweisen, die dieser dynamischen Betrachtungsweise Rechnung trägt.

Der Sinn der vorliegenden Studie ist es nicht, einen weiteren Beitrag zum Für und Wider der einzelnen Theorien über die Mimikry unzähligen vorangegangenen anzufügen. Vordergründig finden hier die von dem Autor und P. V. KÜPPERS im Indonesischen Archipel auf verschiedenen Reisen gemachten Beobachtungen und Untersuchungen für den Bereich „Mimikry“ ihren Niederschlag.

Der Deutschen Forschungsgemeinschaft und der Fritz-Thyssen-Stiftung sei für die Unterstützung des Forschungsprogramms anlässlich der Reise nach Sumatra im Jahre 1972, und der v.-Kettner-Stiftung anlässlich der Reise nach Palawan/Philippinen 1976, gedankt.

1) Pseudomimikry (Zufallstracht, Scheingleichheit, Scheinnachahmung)

Gemeint ist hier eine rein zufällige Ähnlichkeit bzw. eine sich lediglich auf das Äußere beziehende (geht man hier lediglich vom optischen Standpunkt aus und läßt weitere Möglichkeiten beiseite) Übereinstimmung in Färbung und Zeichnung, ohne daß sich – vom anthropozentrischen Standpunkt aus gesehen – eine erkennbare Bedeutung für einen oder mehrere der Kontrahenten manifestieren ließe. Konvergenzerscheinungen ganz allgemeiner Art lassen sich bereits auch schon innerhalb einer taxonomisch einheitlichen Tiergruppe feststellen. Grundsätzlich kann aber gesagt werden, daß es in keinem Falle einfach ist, dies auch abgesichert nachzuweisen. Vor diesem Problem stand der Autor wiederholt bei der Revision der Phycitinen-Gattung *Ancylosis* (ROESLER 1973, M. P. IV: 308 ff.): Ganz bestimmte Zeichnungsmuster treten innerhalb der Untergattungen und Genera des *Ancylosis*-Komplexes in für das menschliche Auge nicht unterscheidbarer Form auf, und zwar gleich mehrfach – und doch lassen sich die betreffenden, auf den ersten Blick einander so verblüffend ähnlichen Arten bei eingehender Untersuchung, vor allem innerer Organe, eindeutig voneinander trennen.

Allgemein geläufig ist der von PRYER 1886 geprägte Begriff der sogenannten Dual-Species. In der Definition wird davon ausgegangen, daß die vikarianten und sympatrischen Species, die einer einzigen Gattung angehören, auch phylogenetisch eindeutig auf eine gemeinsame Stammart zurückgeführt werden können. Der Begriff nimmt aber nicht für sich in Anspruch, eine eigene systematische Kategorie darzustellen. Im übrigen gehören hierher auch die alle später aufgestellten Begriffe wie „Komplementärarten“, „Sibling Species“, „Gemini-Species“, „Schizo-Spezies“ u. a., da sie die gleiche Erscheinung beinhalten. Als eindeutig geklärte Dual-Species gelten neben einer ganzen Reihe von Arten beispielsweise die auch hinsichtlich ihrer Biologie bekannten Noctuiden: *Amphipyra pyramidea* und *A. berbera*, sowie *Chryaspidia festucae* und *Chr. gracilis*.

Der von AMSEL 1942: 226 in die Literatur eingeführte Begriff Parallelarten soll die Festlegung einer „Konvergenz“ (die als solche primär in Zweifel gestellt werden muß, da die Vertreter einer einheitlichen Familie zweifellos miteinander verwandt sein müssen, und eine untereinander auftretende Ähnlichkeit also auch ohne weiteres auf den gleichen Ursprung zurückgeführt werden kann) innerhalb derselben Familie bzw. Familienreihe darstellen. Hierher gehören die vom Autor selbst untersuchten Vertreter des bereits erwähnten *Ancylosis*-Komplexes sowie unter anderem die Phycitinen-Paare, die eine verblüffende Übereinstimmung von Zeichnungsmuster und Kolorit zeigen: Einmal *Pristocerelia solskyi* (Subtribus Phycitina) und *Gymnancyla (Dentinodia) craticulella* (Subtribus Acrobasiina – ROESLER 1973,

M. P. IV: Taf. 4, Fig. 33) und zum anderen *Hypsotropa limbella* (Tribus Anerastiini) und *Decotocera pseudolimbella* (Tribus Phycitini – ROESLER 1973, M. P. IV: Taf. 13, Fig. 120). Auf den ersten Blick sind hierher auch die oftmals überraschenden Übereinstimmungen von Morphen verschiedener, geographisch getrennt voneinander vorkommender *Papilio*-Arten zu rechnen, die im indonesischen Archipel beheimatet sind. Es handelt sich im einzelnen um *Papilio memnon* (Ostasien, Malaysia, Sumatra), *Papilio lowi* (Palawan), *Papilio ascalaphus* (Celebes) und schließlich um *Papilio deiphobus* (Nord-Molukken), alles sogenannte ungiftige Arten. Allerdings muß berücksichtigt werden, daß lediglich nur ganz bestimmte Weibchen-Morphen einander mehr oder weniger stark ähneln, so daß man nicht im eigentlichen Sinne von Parallelarten sprechen kann. Deshalb schlage ich hierfür den Begriff *Parallelmorphen* vor, der die Situation am besten zu kennzeichnen geeignet erscheint. Familie sind mit Parallelmorphen die bei polymorph auftretenden Species innerhalb einer Familie oder Familienreihe auftauchenden, einander gleichenden bzw. stark ähnlenden Formen verschiedener Arten.

In die Kategorie Parallelarten gehören auch die von BOURSIN (1967: 28) behandelten Noctuiden verschiedener Unterfamilien: *Hermonassa dictyota* (Noctuidae), *Mythimna tessellum* (Hadeninae) und *Adrapta reticulatis* (Hypeninae); alle drei Species weisen ein auf gelbbraunem Grund aufliegendes Fleckenmuster auf, das im übrigen einen ganz offensichtlichen Somatolyse-Effekt zeigt (hierbei allerdings als eine Mustermöglichkeit von vielen, so daß also des Somatolyse-Effektes wegen nicht ausgerechnet das hier verwirklichte Zeichnungsmuster als einzig effektvolles allen andersgearteten bevorzugt wäre). Täuschend ähnlich diesem Fleckenmuster der drei Noctuiden ist das Zeichnungskleid einer im gleichen Habitat (China: Li-kiang) fliegenden, auch in ihrem sonstigen Äußeren angeglichenen Geometride, *Exheterolocha dictyota* (SEITZ 1927, IV suppl.: Taf. 34 d). Diese hier nun ganz eindeutige Konvergenzerscheinung kann allerdings nicht mehr unter den Begriff Parallelart eingereiht und auf diese Weise dem Mimikry-Komplex gegenübergestellt werden.

Im indoaustralischen Großraum (Schwerpunkt Sahulgebiet) kommt eine charakteristische und mit Sicherheit ungiftige und damit für ihre Feinde genießbare Gattung – *Taenaris* – in der Familie der Amathusiidae (Rhopalocera) vor, die sich durch ein bestimmtes Augenzeichnungsmuster hervorhebt. Innerhalb des zu den Satyridae (Rhopalocera) gehörenden Genus *Elymnias*, in welchem es eine Reihe von Danaiden-Nachahmern gibt, tritt eine kleine Gruppe von Species auf, die ganz einhellig Übereinstimmungen in Farbe und Zeichnungsmuster mit *Taenaris*-Arten aufweist. Wie für die sogenannten Parallelarten und -morphen läßt sich für die hier zuletzt genannten Vertreter, die eine täuschend ähnliche und gleichgeartete Facies mit Arten anderer Familien oder noch höherer taxonomischer Kategorien aufweisen, keine erkennbare Bedeutung für einen der Kontrahenten feststellen. Neben den Dual-Species stellen auch die Parallelarten und -morphen einen Komplex von Erscheinungen innerhalb einer Familie oder Familienreihe dar, in welchem die angesprochenen Erscheinungsformen wohl mit Sicherheit allein schon wegen ihres Verwandtschaftsgrades phylogenetisch auf einen gemeinsamen Ursprung zurückgeführt werden können.

Einer solchen species parallela können nun die nicht zu einer gemeinsamen Familie gehörenden „zufällig“ gleichgestalteten Vertreter aufgrund ihrer sicherlich auf Konvergenz beruhenden Übereinstimmungen zugeordnet werden; daher werden diese „Scheinzwillingsarten“ als species consimiles terminologisch sowohl einerseits den Parallelarten und andererseits insbesondere den Mimikry-Arten gegenübergestellt.

Zufallstracht tritt also aufgrund unserer Beobachtungen im südostasiatischen Raum bei der *Papilio memnon*-Gruppe auf und wird durch den Begriff „Parallelmorphen“ charakterisiert; „Scheinzwillingsarten“ stellen die einander jeweils gleichenden Vertreter der Sahulspecies aus den zu verschiedenen Familien gehörenden Tagfaltergattungen *Taenaris* und *Elymnias* dar.

II) Phylaktische Tracht (Schutztracht)

Unter diesen Begriff werden die Tarn- und Verbergtrachten eingereicht, Erscheinungen, die zwar im eigentlichen Sinne etwa das Gleiche aussagen, jedoch bei einer speziellen Untersuchung jeweils besondere Situationen kennzeichnen. Wenn in der Mehrzahl der Fälle, auch davon ausgegangen werden muß, daß innerhalb der Schutztrachten mehrere Deutungsmöglichkeiten bestehen, so steht es doch eindeutig außer Zweifel, daß ein Vertreter, dessen Äußeres mit einem Tarnkleid oder einer Verbergtracht ausgestattet ist, einen offensichtlichen Schutz genießt, wenn er sich in einer Umgebung befindet, der er mit seiner Facies ähnelt. Andererseits wird ein Insektenfresser wie *Tupaia* oder *Crocidura*, die ihre Opfer mit dem Geruchssinn aufspüren, auf jeden Fall die nur optisch getarnte oder verborgene Beute entdecken und verzehren. Immerhin bleibt aber doch ein Vorteil gegenüber den nicht „angepaßten“ Insektenformen bestehen – und sei er auch noch so gering!

A) Tarntracht (Objektnachahmung, Umgebungstracht, Farbanpassung).

1) Mimese (Zoo-, Phyto-, Allomimese – Objektnachahmung)

Im Gegensatz zur Mimikry bezieht sich hier die Nachahmung auf Gegenstände, die für den Feind ohne jede Bedeutung sind und daher unbeachtet bleiben. Hinzugefügt werden muß der von fast allen Autoren übersehene Zusatz, daß auch das Verwenden von ablenkenden Attrappen hierher gehört, mit einem anderen Wort: das Irritieren, wie es WICKLER (1968: 52, 1971: 46) nennt.

Die für die Kuckuckseier geltende *Zoomimese* konnten wir im indonesischen Raum in zwei teilweise angezweifelten Erscheinungsformen beobachten.

Ich hielt die von einem Kollegen vorgebrachte Theorie, die ausgezogenen Apices der Atlasfalter (*Attacus atlas*) sähen täuschend einem Schlangenkopf ähnlich und würden einen Feind abschrecken, für absurd. Trotzdem machte ich in Sumatra mehrere Versuche mit beschädigt erbeuteten Exemplaren und fütterte Hühnern, *Draco volans*, *Bufo melanostictus* und einem Javaneraffen Atlasfalter so, daß sie auf jeden Fall auf die Apices blicken mußten. Nicht ein einziges Mal schreckte auch nur ein Tier zurück oder verweigerte die Nahrung! Ich glaube ganz sicher, daß die Entdeckung, es könnte sich bei den Zeichnungsmustern der Apices der Atlasfalter um eine einen Schlangenkopf nachahmende Attrappe handeln, lediglich in der Phantasie eines Menschen eine Bedeutung erlangen kann; jedenfalls steht sie zu der gemachten Erfahrung in krassem Gegensatz.

Ein vieldiskutiertes Phänomen in der Literatur ist die Erscheinung des „Falschen Kopfes“ bei den Zipfelfaltern unter den Bläulingen (Lycaenidae). Wir haben im indoaustralischen Raum Vertreter der Bläulingsgattung *Jacoona* (*Jacoona* sp., Sumatra), dann die Art *Drupadia ravindra* (Singapore) (Abb. 2) sowie auf Nias *Rapala* spp. und *Drupadia* sp. beobachtet. Die Ausbildung der Zipfel und der an deren Basis sitzenden Flecken und Augenzeichnungen kann durchaus bei einigen Formen den optischen Eindruck eines Kopfes vermitteln. Augenscheinlich wirkungsvoll fanden wir das Kopfzeichnungsmuster bei mehreren Arten der Gattung *Rapala*, sowie bei *Jamides* sp., die zum Teil deutliche Bißmarken (Vogelschnäbel) in den Hinterflügeln aufwiesen. Bei anderen Species der Genera *Drupadia* und *Jacoona* scheinen die Verhältnisse etwas anders zu liegen: Die überdimensional entwickelten Schwanzanhänge werden von den entsprechenden Analadern nicht in der Weise getragen, daß sie vom Flügel mehr oder weniger waagrecht abstehen, sondern sie hängen als schlaffe, Fahnen-ähnliche Gebilde vielfach verdreht und zusammengelegt herab und liegen beim sitzenden Falter flach der jeweiligen Unterlage auf – wenn sie nicht bereits kurz nach dem Schlüpfen durch den intensiven Flug, der meist im Unterholz erfolgt, abgerissen waren. Auf Grund unserer momentanen Kennt-

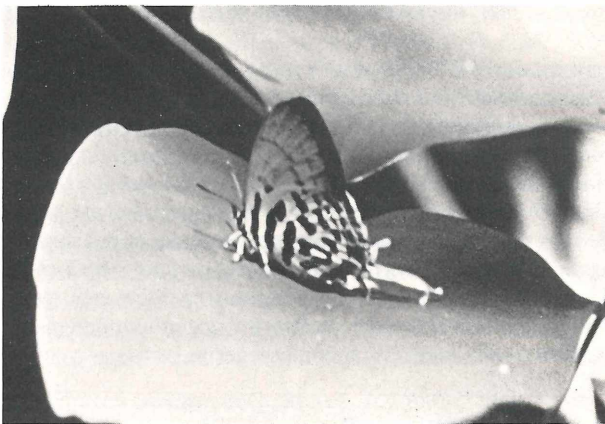


Abb. 2: Eine Reihe von Zipfelfaltern unter den Bläulingen vermag dadurch ihre Feinde zu irritieren, daß ihre Hinterflügelspitzen mit den Zipfeln und den daneben liegenden Zeichnungen einen Kopf vortäuschen.

nisse kann gesagt werden, daß eine bedingte Wirkung für zahlreiche gezipfelte Lycaeniden postuliert werden kann, daß dieser Effekt jedoch keineswegs in gleichem Umfang für alle geschwänzten Vertreter der Bläulinge geltend gemacht werden kann.

Bezüglich der *Phytomimese*, die wir natürlich auch in breitem Ausmaß bei Blatt- und Stabheuschrecken verschiedener Art feststellen konnten, führen wir hier neben diesen bekannten Beispielen wiederum Beobachtungen an Lepidopteren an (*Kallima paralecta*, *Doleschallia bisaltide* und *Melanitis* sp.).

Von *Kallima* ist seit langem das typische Sitzverhalten kopfabwärts mit zusammengelegten Flügeln bekannt. Dabei soll der Falter aufgrund seines Unterseitenmusters ein Blatt nachahmen. Entsprechende Beobachtungen machten wir nur an Tieren, die am Spätnachmittag ihre



Abb. 3: Die Eule *Ennomodia pudens* von der Insel Nias ist optisch nur mit Mühe zwischen den am Boden liegenden Blättern zu entdecken.

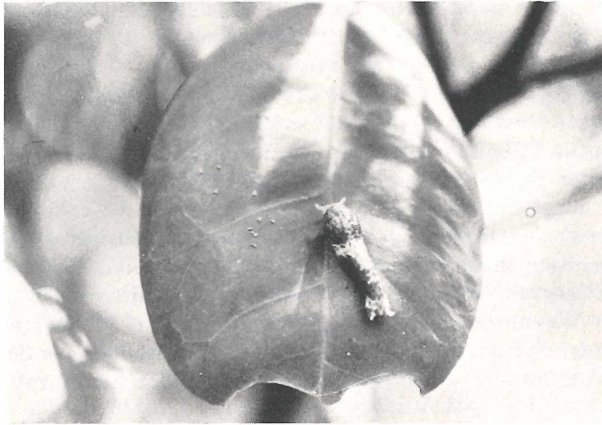


Abb. 4: Raupe von *Papilio memnon*, die bis zum vierten Häutungsstadium täuschend ähnlich Vogelkot auf dem Blatt der Futterpflanze nachahmt.

Schlafplätze aufsuchten. Tagsüber konnten wir in neun von zehn Fällen beobachten, daß sich die Schmetterlinge mit ausgebreiteten Flügeln auf stark sonnenbeschienene Blätter (vornehmlich Musaceen) niederließen. Dabei rief die bräunlich-orange bis blau changierende Färbung so deutlich den Eindruck einer Faulstelle des Blattes hervor, daß es schwerfiel, den ruhig sitzenden Falter zu identifizieren. Diese Beobachtungen finden ihre Stütze in ähnlich ge-



Abb. 5: Auch die Jungraupe von *Papilio polytes* ruft, auf einem Blatt der Futterpflanze sitzend, verblüffend deutlich durch ihre Facies den Eindruck von Vogelkot hervor.

lagerten Feststellungen von HAGEN (1896:180). Demgegenüber setzen sich sowohl *Dolechallia*- als auch *Melanitis*-Arten bevorzugt mit zusammengelegten Flügeln auf dürres Laub und sind so gut getarnt, daß sie sogar bei intensivem Suchen – sofern man sich die Stelle des einfallenden Falters gemerkt hat – praktisch kaum zu entdecken sind. In der Regel machen sie nur durch Auffliegen bzw. Platzwechsel auf sich aufmerksam.

Zahlreiche Eulen wie Ophiderinae und verwandte Gruppen decken in der Ruhestellung die Vorderflügel so über die Hinterflügel, daß diese völlig verschwinden und, bedingt durch die Form der Vorderflügel, der Eindruck eines abgefallenen Blattes entsteht (Abb. 3).

Erwähnenswert erscheint mir schließlich ein Phänomen aus dem Bereich der Allomimese, indem nämlich die Raupen der Arten *Papilio polytes* und *Papilio memnon* in den ersten Jugendstadien den Eindruck von Vogelkot auf dem Blatt der Futterpflanze durch ihre Erscheinung hervorrufen. Mit zunehmendem Wachstum verliert der für die Jungraupe mit ziemlicher Sicherheit vorhandene Schutzfaktor seine Wirkung und spätestens von der vierten Häutung ab wird die Zahl der Raupen durch Vogelfraß erheblich dezimiert (Abb. 4 und 5).

2) Sympathische Tracht (Umgebungstracht, Farbanpassung)

Insektenformen mit einer Farbanpassung oder einer ausgesprochenen Umgebungstracht gibt es unzählige, man könnte ganze Bände mit ihrer Beschreibung anfüllen, selbst wenn man dabei „nur“ die Tropen berücksichtigte. Auch hier beschränke ich mich auf die Erwähnung einiger Beobachtungen, die unter dem Aspekt der hiesigen Fragestellung nur wenig oder gar keine Beachtung in der Literatur gefunden haben.

Immer wieder bemerken wir die Vertreter der Genera *Neptis* und *Athyma* (*Pantoporia* Nymphalidae) (FLEMING 1975, Taf. 43 und 44) nur dann deutlich und schon von weitem, wenn die Tiere entweder mit ausgebreiteten Flügeln auf den grünen Blättern saßen oder wenn sie sich auf offenes Gelände wagten. Sobald sie sich aber spielerisch fliegend in mehr oder weniger abgedunkeltem Urwald bewegten, genossen sie offensichtlich aufgrund ihrer charakteristischen Streifenzeichnung, die sich in ihrer Bewegung verblüffend dem Filigranmuster des Urwaldes mit seinen Hell-Dunkel-Reflexen anpaßte, einen offensichtlichen Schutz.

Im Gegensatz zu den nur als fliegende Insekten mit einer „Umgebungstracht“ ausgestatteten *Neptis*-Arten tragen die *Melanitis*-Species (FLEMING 1975, Taf. 27, Fig. S43–45) – wie alle tropischen Satyridae der Indomalayischen Regionen generell – ein farbanpassendes Schutzkleid nur dann, wenn sie sich zur Ruhe niedergelassen haben. Wiederholt konnten wir *Melanitis*-Vertreter beobachten, wie sie sich in der unteren Region der Baumstämme niederließen. Dabei wurde die an und für sich schon schützende Umgebungstracht der Flügelunterseiten in ihrer Wirkung noch verstärkt durch eine schräg eingenommene Sitzhaltung.

Ein geradezu typisches Paradebeispiel für die Erscheinung einer Umgebungstracht stellt *Papilio palinurus* (FLEMING 1975, Taf. 11, Fig. P26) aus der Familie der Papilionidae dar. Wie viele Rhopaloceren und insbesondere die Satyridae, besitzt auch *palinurus* eine bräunliche, unruhig gemusterte Flügelunterseite, die ihn in seiner Ruhestellung am heterogenen Boden seiner Umgebung angepaßt erscheinen läßt. Zusätzlich können auch Farbe und Zeichnungsmuster der Flügeloberseite den Falter, wenn er mit ausgebreiteten Flügeln im Blätterwerk des Urwaldes sitzt, durch seine dem Licht- und Schattenspiel im Laub der Bäume angegliche Erscheinung „verschwinden“ lassen. Daß diese Wirkung voll zum Tragen kommt, können wir durch eigene Beobachtungen bestätigen.

B) Kryptische Tracht (Verbergtracht).

1) Somatolyse

Gemeint ist der eine Körpergestalt auflösende Effekt eines Farb- und Zeichnungsmusters – ebenfalls eine weit verbreitete Erscheinung, die überall im Tierreich festgestellt und beobach-

tet werden kann. Im Kapitel Pseudomimikry wurde bereits auf die Somatolyse-Erscheinung hingewiesen, und zwar bei den Parallelarten *Hermonassa dictyota*, *Mythimna tessellum* und *Adrapta reticulatis* sowie deren Scheinzwillingsart *Exheterolocha dictyota*. Erstaunlicherweise gibt es eine vom Sundaland bis zu den Philippinen verbreitete Pyrgine, *Odina hieroglyphica* (FLEMING 1975, Taf. 80, Fig. H43), die zu den Hesperiidae gehört und so naturgetreu dieses gleiche Trachtenkleid wie jene aufgeführten Falter zur Schau trägt, daß man nur verblüfft sein kann. Das schwarz-gelbe Farbmuster zeigt die gleiche Körper-auflösende Wirkung, wie wir sie auch von den Raubkatzen kennen.

Wenn man den nachahmenden Effekt der Licht-Schatten-Wirkung der Blätter vor allem im gleißenden Licht der heißen Mittagsstunden unter den Begriff Somatolyse einreihen wollte, müßte man vor allem zwei weitere Papilionidae, *Graphium empedovana* und *Graphium agamemnon* (FLEMING 1975, Taf. 11, Fig. P30 und Taf. 12, Fig. P36) anführen. Insbesondere *agamemnon* läßt sich – wie wir auf allen Reisen im indoaustralischen Raum immer wieder feststellen konnten – zu seiner ein- bis zweistündigen Ruhepause über Mittag offen auf das Laubwerk nieder und ist optisch für seine Umgebung „verschwunden“. Wird er dennoch unversehens aufgestöbert, vermag er wieselflink zu entkommen.

Innerhalb der zu den Nymphalidae zählenden Gattung *Euthalia* hebt sich eine Art durch ihre braungraue bis gelbbraune Färbung deutlich von dem sonst vorherrschenden, kontrastreichen, schwarz-weiß-roten oder schwarz-blauen Farbkleid der übrigen Arten heraus. Es handelt sich um *Euthalia anosia* (FLEMING 1975, Taf. 49, Fig. N115). In ihrer Ruhestellung verharrt diese Species mit ähnlicher Flügelstellung wie *Ennomodia pudens* (Abb. 3) und verbirgt sich durch ihr „körperauflösendes“ Zeichnungsmuster in ihrer Umgebung.

2) Katalepsie (Akinese, Tanatose – Körperstarre)

Die oft für das menschliche Auge schon überraschende Ähnlichkeit mit einem Gegenstand (Mimese) wird oft dadurch noch verstärkt, daß die nachahmenden Tiere bei Beunruhigung in eine Körperstarre verfallen, nachdem sie vorher noch ruckartig ihren Körper in eine die Nachahmung vervollkommnende Stellung gebracht haben. Bekannt ist dies bei praktisch allen Geometridenraupen, die in vom Ast abgespreizter Haltung über längere Zeiträume hinweg unbeweglich bleiben können. Auch von den in Indonesien beheimateten Stabheuschrecken weiß man, daß sie, zwischen den Zweigen sitzend, die Vorderbeine weit nach vorn gestreckt oder gespreizt, eine totale Leblosigkeit dokumentieren, die oft viele Stunden lang andauern kann. Es würde mich interessieren, wie viele Vertreter dieser Tiergruppe auf diese Weise unserem suchenden Auge entgangen sein mögen.

3) Farbwechsel

Die sofort eintretende Farbänderung des äußeren Habitus, wie ihn das Chamäleon vornehmen kann, ist nach bisherigen Kenntnissen bei Insekten noch nicht nachgewiesen worden. Wohl kommt ein beschränkter Farbwechsel bei Heuschrecken vor: Nach jeder Häutung zeigen die heranwachsenden Larven vieler steppenbewohnender Heuschrecken die Farbgebung der unmittelbar vor der Häutung vorhanden gewesenen Umgebung. Auch für die indoaustralischen Stabheuschrecken ist neuerdings ein beschränkt anpassender Farbwechsel beobachtet worden, jedoch fehlen uns zu einer Beurteilung die entsprechenden Beobachtungen.

4) Gegenschattierung

Diese Erscheinung der Verbergracht tritt insbesondere bei grün gefärbten Raupen verschiedenster Lepidopterenengruppen auf. Fast durchweg ist allen eine gelblich oder bräunlich gefärbte Seitenlinie gemeinsam. Entweder ist die Oberseite (Rücken) dunkelgrün und die Unterseite (Bauch) hellgrün – dann sitzen die Raupen mit der Oberseite dem Licht zugekehrt –



Abb. 6: Raupe von *Acosmeryx cinerea* im Blätterwerk der Futterpflanze. Durch die ausgenutzte Gegen-
schattierung hebt das Tier die Licht-Schatten-Wirkung seines Körpers auf.

oder die Oberseite erscheint heller grün als die Unterseite – und dann sitzen die Raupen mit der Unterseite zur Sonne. Wir haben bei verschiedenen Schwärmer-Raupen (Sphingidae) des grün gefärbten Typs die als erste geschilderte Situation angetroffen. Es handelte sich im einzelnen um die Raupen von *Hippotion celerio*, von mehreren nicht näher bestimmbar *Macroglossum*-Species (da die Raupen entweder nicht geschlüpft oder parasitiert gewesen waren) und von *Macroglossum pyrrhosticta*. Die Tiere saßen an Zweigen oder schmalen Blättern mit der Oberseite nach oben: Die dunklere Oberseite wurde von dem von oben einfallenden Licht aufgehellt, während die hellere Unterseite im Schatten blieb und automatisch dunkler wirkte. Dadurch hob sich die Licht-Schatten-Wirkung auf und die Tiere wirkten flächig und verschwanden so in ihrer Umgebung. Bei der Raupe von *Acosmeryx cinerea* war es genau umgekehrt – die hellere Oberseite wurde dann auch prompt in den Schatten gebracht, wenn die Raupen in Ruhestellung verharrten. (Abb. 6).

III) Aposematische Tracht (Warntracht)

Hierher gehören die Fremd- und Schrecktrachten, die in scharfem Gegensatz zu den bisher behandelten Erscheinungsformen stehen, wengleich der Übergang der einen Gruppe zur anderen in gewissem Sinn doch fließend und allmählich erfolgt. Während für die mit einer Schutztracht ausgestatteten Vertreter Tierformen beschrieben wurden, deren äußere Facies an Gegenstände oder Hintergründe angepaßt ist, die von einem räuberischen Feind nicht beachtet werden, fallen unter den Begriff Warntracht alle diejenigen Arten, welche durch ihr Äußeres auf sich aufmerksam machen, geradezu den Feind auf sich lenken mit dem Erfolg, daß die Gegner, wenn sie bei ungenießbaren oder stachelbewehrten Species mit auffallendem Habitus schlechte Erfahrungen gemacht haben, diese fortan meiden; gleichermaßen geraten natürlich auch die sie nachahmenden, harmlosen Vertreter in den Vorteil, geschützt zu werden, obwohl sie ungiftig sind. Im großen und ganzen kann dem im Prinzip zugestimmt werden. Allerdings gibt es in der Literatur viele nicht zutreffende Beispiele, da sie von feldunerfahrenen „Schreibtisch-Wissenschaftlern“ ohne Prüfung der tatsächlichen Verhältnisse angeführt wurden, und die nach und nach durch Erfahrungsberichte ausgemerzt werden müssen. Unter diesem Aspekt möchte ich die Darstellung der unter dem Begriff „Warntracht“ behandelten Feldbeobachtungen, die wir auf unseren Reisen in das tropische indoaustralische Gebiet gesammelt haben, verstanden wissen.

A) Fremdtracht

1) Misoneismus (Ungewohnttracht)

Gemeint sind die Insektenformen, die durch ihre Färbung und Zeichnung jeden potentiellen Gegner stutzig machen, obwohl sie lediglich ein auffallendes Trachtenkleid ohne Bezugsvorbilder zur Schau tragen. Neben einer Reihe verschiedenartigster Insekten reihen sich hier etliche Lepidopteren ein, die wir im Indonesischen Archipel untersuchen konnten: Beispielsweise die Nymphaliden *Cetosia* spp. (Sundaland), *Argyreus hyperbius* (Toba-Ebene, Sumatra), *Vanessa cardui* (Berglandschaften Sumatras) und *Polygonia canace* (Sundaland bis Philippinen) (FLEMING 1975, Taf. 40, Fig. N22–25, N32, N33) fallen jedem Beobachter in gleichem Ausmaß ins Auge wie die bereits erwähnten *Neptis*- und *Athyma*-Vertreter, die auf Blättern sitzend, eine ausgesprochene Ungewohnttracht aufweisen. Den gleichen Eindruck gewannen wir aufgrund unserer Beobachtungen auch von den *Eurema*-Species (= *Terias*) (FLEMING 1975, Taf. 17/18, Fig. Q35–43), die zu den Coliadinæ innerhalb der Pieridae gerechnet werden.

2) Drohfärbung

Mit einer Drohfärbung sind beispielsweise solche Insekten ausgestattet, die nicht nur eine ungewohnte Färbung aufweisen, sondern zusätzlich noch ein Zeichnungsmuster besitzen, das auf potentielle Gegner drohend wirkend kann. Als typisches Beispiel kann hierzu *Precis almana*, eine im Sundaland beheimatete Nymphalide, angeführt werden (Abb. 7). Das stets mit geöffneten Flügeln sitzende Tier bietet dem Betrachter nicht nur eine kräftige orange-braune Färbung in augenfälliger Form dar, sondern außerdem eine Augenzeichnung, die durch leichtes Bewegen der Flügel eine außerordentliche Lebendigkeit ausstrahlt.

Wenn die *Erites*-Arten (FLEMING 1975, Taf. 24, Fig. S7–10), die zu den Satyridae zählen, auch nicht eine ähnlich auffallende Grundfarbe ihrer Flügel vorweisen, gehören sie wie auch die Amathusiide *Taenaris horsfieldii* (FLEMING 1975, Taf. 30, Fig. A6) zu den Species mit einer Drohfärbung, da sie flügeloberseits wie -unterseits Augenzeichnungen vor Augen führen, die jedem sich nähernden Feind offensichtlich ins Blickfeld gerückt werden.



Abb. 7: Die auf den ersten Blick anscheinend mit einer Schrecktracht ausgestattete *Precis almana* besitzt eine Drohfärbung, da sie nicht durch eine plötzliche Bewegung die Augenzeichnung sichtbar macht, sondern diese immerwährend zeigt.

B) Schrecktracht

1) Trutzfärbung

Wie in den europäischen Bereichen die *Catocala*-Arten (Noctuidae) als immer wieder herausgezogene Paradebeispiele für die Trutzfärbung angeführt werden, können für die indoaustralischen Tropen die in weiterem Sinne zu den *Catocalinae* (Noctuidae) zu rechnenden *Ophideres*-Arten gelten. Sie besitzen Vorderflügel mit einer ausgesprochenen Tarltracht. In der Ruhestellung sitzen sie mit über den Hinterflügeln aufliegenden Vorderflügeln getarnt auf entsprechendem Untergrund. Bei der geringsten Beunruhigung schnellen sie ihre Vorderflügel nach vorn und lassen urplötzlich grellgelbe oder gelbrote Hinterflügel zum Vorschein kommen. Auf diese Weise wird jeder räuberische Feind so stark erschreckt, daß er in der Regel die Flucht ergreift.

Auch die *Mycalesis*-Arten (Satyridae – FLEMING 1975, Taf. 26, Fig. S23–37) können wenigstens zum Teil zu den Vertretern mit einer Schrecktracht gezählt werden. So hat beispielsweise KÜPPERS in Indien beobachten können, wie *Mycalesis patnia* (SEITZ 1927, Taf. 91 d), die er unversehens aufstöberte, durch das plötzliche Öffnen ihrer Flügel eine derart frappierende, gesichtsähnliche Zeichnung mit Augenmuster offerierte, daß er beeindruckt innehielt. Gerade die Trutzfärbung vermag mit ihrer erschreckenden Wirkung sicherlich zu einem bedeutenden Ausmaß dazu beizutragen, ihren Trägern eine effektvolle Überlebenschance zuzusichern.

2) Warntracht

Alle Tierformen, die entweder giftig oder wehrhaft sind und zusätzlich ein augenfälliges und kontrastreiches, in ihrer Umgebung ungewohnt wirkendes Habituskleid vorweisen, können hier aufgeführt werden. Praktisch sind das alle sogenannten Bezugsvorbilder und Modelle, die ihre Feinde durch ihre auffällige Tracht vor ihrer Ungenießbarkeit warnen. Allerdings darf man nicht grundsätzlich davon ausgehen, daß alle hier anzuführenden Vertreter vollkommen geschützt sind und von ihren Feinden verschont werden. Wir konnten beispielsweise wiederholt im Indonesischen Archipel feststellen, daß die Raupen der als giftig geltenden und somit ungenießbaren Danaiden in erstaunlich hohem Ausmaß allen möglichen Schmarotzerinsekten anheimgefallen waren.

Unbestritten bleibt jedoch ein gewisses Ausmaß an Schutzwirkung für die adulten Danaiden schlechthin. Das Gleiche gilt auch für die zu den Pieriden zählenden *Delias*-Arten, deren Raupen *Loranthus*fresser sind: KÜPPERS fand für *Delias eucharis* in Indien und wir für *Delias hyparete* (FLEMING 1975, Taf. 14, Fig. Q10) in Sumatra, daß die Tiere in langsamem Gleitflug die Bäume in zwei bis drei Metern Höhe umflogen und deutlich ihre schwarz-rot-gelb gefärbten Hinterflügel zur Schau stellten. In Palawan schließlich machten wir in Strandnähe für die auch dort fliegende *Delias hyparete* die gleiche Beobachtung.

Für die Nachfalter (Heterocera) erwähnen wir die schon für die menschliche Nase deutlich nach Karotinoiden riechenden, kontrastreich gefärbten *Cyana*-Species (Arctiidae) stellvertretend für die große Zahl hier erwähnenswerter Warntracht-Träger.

3) Scheinwarntracht

Dieser Begriff wird von vielen Autoren fälschlicherweise mit Mimikry synonymisiert. Vielmehr gehören hierher alle wehrgosen und genießbaren Arten, die man als Nachahmer bezeichnen kann. Warntracht und Scheinwarntracht ergeben zusammen die Erscheinung, die man unter Mimikry versteht. Zusätzlich muß man hier auch alle die Species einreihen, die eine warnende Färbung oder Zeichnung tragen, jedoch mit dieser nicht im eigentlichen Sinne erschrecken. Als Beispiel mag die zu den Nymphalidae gehörende *Euthalia lubentina* – Gruppe (FLEMING 1975, Taf. 49, Fig. N116–120) Pate stehen: Die Arten dieser Gruppe sind als

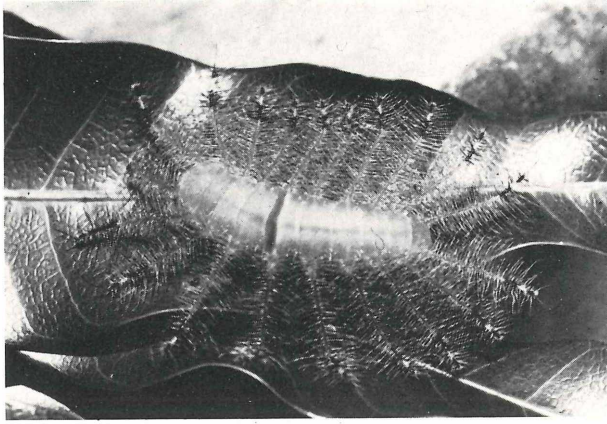


Abb. 8: Die Raupen der *Euthalia lubentina*-Gruppe werden durch einen um ihren Körper herum angeordneten Borstenbesatz wirksam gegen ihre Feinde geschützt.

„harmlos“ bekannt und weisen eine kräftige, schwarz/grün-schillernd weißrote Farbgebung auf. Neben den auf diese Weise „gemiedenen“ Faltern besitzen auch die Raupen einen wirksamen Schutz durch einen befremdenden, seitlich vom Körper abstehenden, verzweigten Borstenbesatz, der zudem auch noch durch verschiedene Färbung in verstärktem Maß zur Geltung gebracht wird (Abb. 8).

Weiterhin zählen wir auch die Pieride *Appias nero* (FLEMING 1975, Taf. 15, Fig. Q19: Männchen) zu den charakteristischen Arten, die mit einer Scheinwartracht ausgestattet sind. Immer wieder konnten wir in Indonesien und auf den Philippinen *Appias nero*-Männchen beobachten, die mit halb geöffneten Flügeln an Pfützen in freiem, fast baumlosem Gelände oder auf Wegen – für jedes Auge weithin sichtbar – vor einem ihrem rotbraunen Kolorit extrem kontrastierenden Hintergrund saßen. Nur in einem einzigen Falle habe ich auf Palawan eine



Abb. 9: Die in grellfarbigem Kolorit auftretende Raupe von *Theretra oldenlandiae* wird durch ihre Scheinwartracht von potentiellen Feinden gemieden.

dem eben Geschilderten entgegengesetzte Feststellung machen können: Ein *Appias nero*-Männchen setzte sich an eine Pfütze, die sich in einem kleinen, eng begrenzten Raum befand, in welchem Laterit anstand. Hier „verschwand“ der in dieser Umgebung erstaunlich ähnlich gefärbte Falter mit dem Moment seines Niedersetzens. Die Weibchen von *Appias nero* (SEITZ 1927, Taf. 58 b, c) zeigen einen gewissen Grad von Polymorphie, da sie – mit einer Schwärzung am Apex versehen – in allen möglichen Varianten von Rotbraun bis Weiß auftreten, und fallen im großen und ganzen gesehen, dadurch weniger auf als die Männchen. Schließlich möchte ich die Raupe von *Theretra oldenlandiae* bei der Nennung „Schweinwarntracht“ nicht unerwähnt lassen, die eine entfernt ähnliche Farbgebung und auch das Zeichnungsmuster aufweist wie die europäische Wolfsmilchschwärmer-Raupe. Allerdings ist die Larve von *oldenlandiae* genießbar und harmlos (Abb. 9).

4) Mimikry (Nachahmung)

Für die Mimikry gibt es eine Fülle von Beispielen und eine fast unübersehbare Literatur. Leider sind allzu viele mimetische Formen ohne Bezug zu den Arten am Schreibtisch lediglich aufgrund ihrer Ähnlichkeiten als solche deklariert worden. Ich sehe die Darstellung unserer Beobachtungen und Untersuchungen als Bausteine auf dem Wege einer realitätsbezogenen Klarheit über die tatsächlichen Verhältnisse der Mimikry an.

In Nias entkam mir der Käfer *Nothopoeus hemipterus* allein deshalb, weil ich ihn ursprünglich für eine stachelbewehrte Wegwespe gehalten und erst im allerletzten Moment erkannt hatte. Hier kann also einwandfrei aufgrund eigener Beobachtungen die Sphecoïdie seitens des Käfers bestätigt werden. *Nothopoeus hemipterus* ahmt für das menschliche Auge überraschend gut die Wegwespe *Macromeris splendida* aus der Familie der Psammocharidae (= Pompilidae) nach.

Einen breiteren Rahmen nehmen auch hier wiederum die Beobachtungen an Lepidopteren ein.

Auf den ersten Blick wirken die miteinander verwobenen Erscheinungsformen etwas verwirrend, da die Vorbilder einerseits Nachahmer aus verschiedenen Rhopalocerenfamilien (in seltenen Fällen auch Familien der Heteroceren) haben können, im anderen Falle mehrere Vorbilder verschiedener Familien nur einen einzigen gemeinsamen Nachahmer vorweisen können. Eine überragende Rolle als sogenannte Ekelsafttiere fällt den Danaiden im weitesten Sinne zu. Wir haben die reichhaltigsten Beobachtungen bei folgenden drei *Euploea*-Arten machen können und zwar bei *Euploea mulciber*, *E. eyndhovii* und *E. diocletiana*.

Von den vier die *Euploea eyndhovii* nachahmenden Species *Euripus halitherses* (Weibchen-Form), *Hypolimnas antilope anomala* (nur Männchen-Form) (beides Nymphalidae), *Papilio (Chilasa) paradoxa* und *P. (Ch.) slateri* (beides Papilionidae) zeigt das gleichmäßig braun gefärbte Weibchen von *Euripus halitherses* hinsichtlich des Standortes als auch des Verhaltens die größten Affinitäten zu seinem Vorbild. Für *Hypolimnas antilope anomala* ist zu bemerken, daß es sich bei dieser Art um einen Vertreter handelt, der zwar auch in Primärlandschaften mit seinem Vorbild zusammen vorkommt, sich hier jedoch durch seinen andersgearteten Flug weitgehend von jenem unterscheidet. In Sekundärlandschaften, die von *anomala* besonders bevorzugt zu werden scheinen, findet sich *eyndhovii* zudem seltener. Die Weibchen-Form *leucothoides* von *Papilio (Chilasa) paradoxa* gleicht habituell zwar *Euploea eyndhovii*, zeigt jedoch das für ihre Art typische Flugverhalten und nicht das des angeblichen Vorbildes. Über das Verhalten des vierten Nachahmers, *Papilio (Chilasa) slateri perses*, der sein Vorbild in beiden Geschlechtern kopiert und von Assam bis Sundaland vorkommt, können wir mangels Beobachtungen nichts aussagen.

Die phylogenetisch älteren, ebenfalls zu den Ekelsafttieren gehörenden Chalcosiinae (Zygaenoidea), *Mimeuploea rhadamanthe* und *Cyclosia midamus* werden jeweils von zwei *Euploea*,

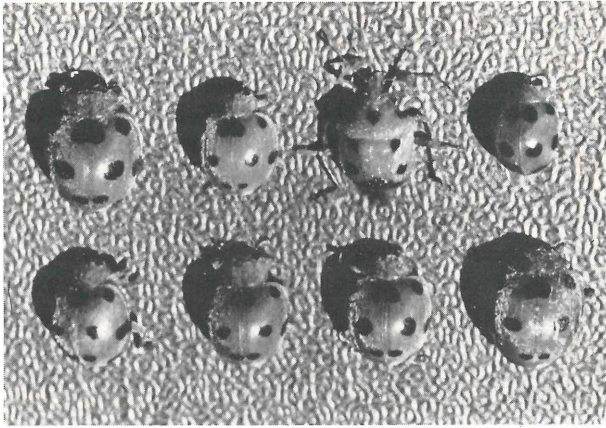


Abb. 10: Coccinelliden (Coleoptera) und in der oberen Reihe die dritte von links eine Pentatomide (Heteroptera). Sowohl Käfer wie Wanze kommen miteinander vor, zeigen eine orange bis rotbraune Warnfarbe, sind beide ungenießbar und weisen das gleiche Verhalten auf: = Ein MÜLLER'scher Mimi-kry-Ring.

nämlich *E. diocletiana* (früher *rhadamantha*) und *E. mulciber*, kopiert. Wir haben es in diesem Falle mit einem von FRITZ MÜLLER definierten Mimikry-Ring zu tun (Abb. 10).

Die so verstärkte Wirkung dieser Warntracht ist für jeweils mehrere Nachahmer von Nutzen: Das Trachtkleid von *Euploea mulciber* finden wir bei der Weibchenform von *Hypolimnas antilope anomala* (Nymphalidae) – wobei die Weibchen-Form von *anomala* die Männchen-Form von *mulciber* nachahmt –, sowie bei der Nominatform von *Papilio (Chilasa) paradoxa* (Papilionidae) – wobei jeweils die Geschlechter einander nachahmen.

Euploea diocletiana dient gleich drei Arten verschiedener Familien als Bezugsvorbild: *Papilio (Chilasa) paradoxa* in den Männchen-Formen *danisepa* (von Assam) und *aegialus* (vom Sundaland), *Elymnias harterti* (Satyridae) (vom Malayischen Archipel) und *Euripus halitherses (nyctelius)* in den Weibchen-Formen *pfeifferae* und *isina* (vom Sundaland).

Wir können feststellen, daß *Papilio (Chilasa) paradoxa* gleich drei verschiedene Bezugsvorbilder besitzt: Die Nominatform kopiert *Euploea mulciber*, die Männchen-Formen *danisepa* und *aegialus* *Euploea diocletiana* und die Weibchen-Form *leucothoides Euploea eyndhovii*. Die für *Euripus halitherses* vorliegende Situation in ihrer Gesamtheit wiedergeben zu wollen, würde letztendlich wieder alles verwirren; denn auf den verschiedenen Inseln des Indoaustralischen Archipels gibt es eine ebenso verschiedene Namensgebung für die dort jeweils vorkommenden Formen, so daß hier im Einzelnen viele Namen angegeben werden müßten. *Euripus halitherses* als ausschließlicher Waldbewohner besitzt eine Männchen-Form und – vereinfacht gesehen – acht Weibchen-Formen. Die Art zerfällt deshalb in eine große Zahl von Areal- und Inselformen, da sie sehr empfindlich auf klimatische und geographische Einflüsse reagiert. Sie zeigt eine unstete, an *Athyma* erinnernde Verhaltensweise, ganz im Gegensatz zu den Danaiden. Interessant ist nun, daß die nachahmenden Weibchen-Formen ein ihren Bezugsvorbildern entsprechendes Verhalten an den Tag legen und auf diese Weise auch uns zu täuschen vermochten: Wir hielten im Alastal (Sumatra) *Euripus halitherses uniformis* (Weibchenform) für *Euploea eyndhovii*, bis wir sie gefangen hatten und in Händen hielten. Zwei weitere Weibchen-Formen, *isina* und *pfeifferae*, ahmen *Euploea diocletiana* nach. Der Verständlichkeit halber sind die Verhältnisse für die Nachahmer und ihre Bezugsvorbilder in einer Tabelle zusammengestellt und übersichtlich gemacht. (Siehe Tabelle).

Vorbild	Nachahmer	Nachahmer	Nachahmer	Nachahmer	Nachahmer
<i>Euploea multiciber</i> , ♂ + <i>Cyclosia midamus</i>	<i>Papilio</i> (Ch.) <i>paradoxa</i> , ♂	–	<i>Hypolimnias antilope anomala</i> , ♀	–	–
<i>Euploea multiciber</i> , ♀	<i>Papilio</i> (Ch.) <i>paradoxa</i> , ♀	–	–	–	–
<i>Euploea diocletiana</i> + <i>Mimeuploea rhadamanthe</i>	<i>Pap. paradoxa</i> ♂-f. <i>danisepa</i> ♂-f. <i>aegialus</i>	–	–	<i>Euripus halitherses</i> ♀-f. <i>isina</i> ♀-f. <i>pfeifferae</i>	<i>Elymnias harterti perses</i>
<i>Euploea eyndhovii</i>	<i>Pap. paradoxa</i> ♀-f. <i>leucothoides</i>	<i>Papilio</i> (Ch.) <i>slateri</i> <i>perses</i>	<i>Hypolimnias antilope anomala</i> , ♂	<i>Euripus halitherses</i> ♀-f. <i>uniformis</i>	–

Neben der Problematik, wie sie sich bei *Papilio memnon* (Abb. 11 und 12) und seinen sogenannten Vorbildern *Atrophaneura nox* und *A. coon* ergibt, und die von KÜPPERS in der folgenden Arbeit diskutiert wird, hat uns insbesondere die Situation für den *Citrus*-fressenden *Papilio polytes* und sein angebliches, an giftigen Aristolochien lebendes Bezugsvorbild *Atrophaneura aristolochiae* u. a. interessiert. Es folgt eine Aufstellung der über das Verbreitungsgebiet von *polytes* unterschiedlichen Nachahmung:

- a) Vorderindien bis einschließlich Malayische Halbinsel:
Nachahmung der Nominatform von *aristolochiae* (mit weißen Discoidalspiegeln).
- b) Südliches Vorderindien:
Nachahmung neben der Nominatform von *aristolochiae* zusätzlich auch von *Atrophaneura hector*.



Abb. 11: *Papilio memnon*. Männchen beim Blütenbesuch in Nias.



Abb. 12: *Papilio memnon*. Weibchen, das, wie *Papilio polytes*, im offenen Kulturgelände ohne Bezugsvorbild fliegt.

- c) Sumatra, Borneo und Philippinen:
Nachahmung der Form *antiphus* von *aristolochiae* (ohne weiße Discoidalspiegel).
- d) Java:
Nachahmung der Nominatform von *aristolochiae* (mit weißen Discoidalspiegeln).
- e) Celebes:
Nachahmung von *Atrophaneura polyphontes*.
- f) Molukken bis Neuguinea:
Nachahmung von *Atrophaneura polydorus*.

Wie von KÜPPERS mitgeteilt, kann nach seinen in Südindien gemachten Beobachtungen eine Mimikry zwischen *Atrophaneura aristolochiae* und *A. hector* als Bezugsvorbilder sowie *Papilio polytes* als Nachahmer in weiten Zügen bestätigt werden. Etwas anders liegen die Verhältnisse im übrigen Verbreitungsgebiet. Im Sundaland ist *polytes* durch den Citrus-Anbau als Kulturfolger ein dominantes Erscheinungsbild geworden in Bereichen, die von seinen äußerst seltenen und an Waldhabitate gebundenen Vorbildern überhaupt nicht erreicht werden. Er kann offensichtlich auch ohne jedes Bezugsvorbild existieren, da eine Schutzwirkung überhaupt nicht zum Tragen kommen kann.

Zusammenfassung

Vieles von dem, was bislang über Mimikry bekannt war oder dem Mimikry-Komplex zugeordnet wurde, stellt sich bei genauerer Betrachtung als fehlerhaft oder lückenhaft dar. Wir versuchen, durch unsere Beobachtungen bestehende Auffassungen zu ergänzen resp. zu korrigieren und so das Ganze aus seinem starren Schema herauszulösen, und zu einer realitätsbezogeneren Darstellung zu gelangen, die nicht allein vom Schreibtisch aus, sondern in den Lebensräumen selbst, erarbeitet werden kann.

Den bisher unter dem Begriff „Pseudomimikry“ aufführbaren Dualspecies und Parallelarten werden mit entsprechender Definition die Parallelmorphen und Scheinzwillingsarten hinzugefügt und der so zusammengesetzte Gesamtkomplex terminologisch den echten Mimikry-Species gegenübergestellt.

Unter „Phylaktische Trachten“ werden Beobachtungsergebnisse zur Objektnachahmung und Tarntracht dargestellt wie beispielsweise über das „Schlangenkopfmuster“ beim Atlasfalter, über den „Falschen Kopf“ bei Lycaeniden, über die Phytomimese von *Kallima paralecta* (Nymphalidae), über das „Flugmuster“ bei *Neptis* und *Athyma* (*Pantoporia* – Nymphalidae) und über die Umgebungstracht des *Papilio palinurus* (Papilionidae); weiterhin werden die sich im Indomalayischen Archipel ergebenden Situationen zur Kryptischen Tracht diskutiert: der Somatolyse-Effekt bei *Odina hieroglyphica* (Hesperiidae), *Graphium empedovana* und *Gr. agamemnon* (Papilionidae) und *Euthalia anosia* (Nymphalidae), die Katalepsie bei Geometridenraupen und Stabheuschrecken, der Farbwechsel bei Stabheuschrecken sowie die Gegenschattierung bei den Spingidenraupen *Hippotion celerio*, *Macroglossum* spp., *M. pyrrhosticta* und *Acosmeryx cinerea*.

Für die „Aposematischen Trachten“ wird festgestellt, daß sie enge Wechselbeziehungen zu den Phylaktischen Trachten aufweisen. Diskutiert werden die Erscheinungsformen zum Misonismus bei Nymphalidae, zur Drohfärbung bei *Precis almana* (Nymphalidae), *Erites* spp. (Satyridae) und *Taenaris horsfieldii* (Amathusiidae), zur Trutzfärbung bei *Ophideres* spp. (Noctuidae) und *Mycalis patnia* (Satyridae), zur Warntracht bei Danaidae, *Delias* spp. (Pieridae) und *Cyana* spp. (Arctiidae), zur Scheinwarntracht bei der *Euthalia lubentina* - Gruppe (Nymphalidae), *Appias nero* (Pieridae) und *Theretra oldenlandiae* (Spingidae) sowie zur Mimikry bei *Macromeris splendida* (Psammocharidae – Hymenoptera) – *Nothopoeus hemipterus* (Coleoptera), *Euploea* spp. (Danaiidae) – *Papilio* (*Chilasa*) *paradoxa* und *Pap. (Ch.) slateri* (Papilionidae), *Elymnias harterti* (Satyridae), *Euripus halitherses* und *Hypolimnas antilope anomala* (Nymphalidae) sowie *Atrophaneura* spp. – *Papilio polytes* (Papilionidae). Die Erscheinung „Mimikry“ setzt sich aus zwei Einzelbegriffen zusammen: der „Warntracht“, deren Tracht-Träger die giftigen und stachelbewehrten und somit ungenießbaren Bezugsmodelle und Vorbilder darstellen, und der „Scheinwarntracht“, wozu die als Nachahmer bezeichneten, ungiftigen, wehrlosen und somit genießbaren Species zählen.

Summary

A number of phenomena, regarded as belonging to the mimicry complex, seem to be misinterpreted or incompletely defined. In this paper the author tries to give a realistic view on the whole complex, based on observations, made in the habitats of southeast Asian insects.

The so called „Dualspecies“ (double species) and the „Parallellarten“ (AMSEL 1942) belong to the complex of „Pseudomimicry“. Two more terms, „Parellelmorphen“ and „Scheinzwilingsarten“ are introduced and discussed.

Records, dealing with protective (phylactic) patterns, include observations on the apical pattern of *Attacus atlas*, which resembles a snake's head, the „false head“ of Lycaenidae, the protective colours of *Kallima paralecta*, the flight habits of *Neptis* and *Athyma* species (Nymphalidae), and the protective colours of *Papilio palinurus*, which forms a transition to the cryptic patterns, of which the phenomenon of „somatolysis“ is discussed in the case of *Odina hieroglyphica* (Hesperiidae), *Graphium empedovana*, *Gr. agamemnon* (Papilionidae), and *Euthalia anosia* (Nymphalidae).

The „colour change“ of stick insects is as well recorded as their „cataleptic behaviour“, which is also shown by the larvae of the Geometridae, followed by views on the contrasting colours of several larvae of the Spingidae *Hippotion celerio*, *Macroglossum* spp., *M. pyrrhosticta*, and *Acosmeryx cinerea*.

It is shown that there are correlations between the so called „Aposematische Trachten“ and the „Phylaktische Trachten“. Different genera of Nymphalidae show phenomena as „misonismus“, „surprising colours“, or the „Scheinwarntracht“, and mimicry. True mimetic relations are discussed in the following species: *Precis almana* (Nymphalidae), *Erites* spp. (Satyri-

dae), *Taenaris horsfieldii* (Amathusiidae), *Ophideres* spp. (Noctuidae), *Mycalesis patnia* (Satyridae), Danaidae, *Delias* spp. (Pieridae), *Cyana* spp. (Arctiidae), *Euthalia lubentina* – spp. (Nymphalidae), *Appias nero* (Pieridae), *Theretra oldenlandiae* (Sphingidae), *Macromeris splendida* (Psammocharidae – Hymenoptera) and *Nothopoeus hemipterus* (Coleoptera), *Euploea* spp. (Danaiidae) and *Papilio (Chilasa) paradoxa*, *P. (Ch.) slateri* (Papilionidae), *Elymnias harterti* (Satyridae), *Euripus halitherses*, *Hypolimnas antilope anomala* (Nymphalidae), *Atrophaneura* spp. and *Papilio polytes* (Papilionidae).

The whole complex of mimicry can be divided in two parts, one part, which comprises on one hand the poisonous and unpalatable species, marked by typical warning colours and treated as „models“, on the other hand their unpoisonous and palatable mimics. The second part comprises all those species, which only seem to possess warning colours or an unpalatable, poisonous character. These insects can be said to possess a „Scheinwartracht“

Literaturverzeichnis

- AIGNER-ABAFI, L. v., 1902: Über Mimikry. – Allgem. Zschr. Ent. 7: 368–372, 405–409. Berlin.
- AMSEL, H. G., 1942: Revision der Gattung *Holcopogon* STGR. (Lepidoptera: Scythrididae). – Veröff. dt. Kolon- u. Übersee-Mus. Bremen 3: 224–237, 21 Fig. auf 3 Taf. Bremen.
- BATES, H. W., 1861: Contributions to an Insect Fauna of the Amazon Valley. – Trans. Linn. Soc. 23: 495–566, Taf. 55–56. London.
- BOURSIN, Ch., 1967: Die neuen *Hermonassa* WLK. – Arten aus Dr. H. HÖNE'S China-Ausbeuten. (Beiträge zur Kenntnis der Noctuidae Trifinae, 157). – Z. wien. ent. Ges. 52: 24–38, 9 Taf. Wien.
- BROWER, J. VZ., 1960: Experimental studies of Mimicry 4. The reactions of starlings to different proportions of models and mimics. – Amer. Nat. 44: 271–282. Salem.
- BROWER, L. P., 1969: Ecological Chemistry. Certain insects feed on plants that make substances that are poisonous to vertebrates. Hence the insects are unpalatable to bird predators. These relations have surprising results. – Scient. Amer. 1969: 22–30, Textabb. New York.
- 1971: Prey Coloration and Predator Behavior. – in Topics in the Study of Live: The BIO Source Book, Sektion 6, Animal Behavior, S. 360–370. London.
- BRUNS, H., 1952: Die Bedeutung optischer Merkmale des Futterplatzes und des Futters für nahrungssuchende Meisen. – Biol. Zentralbl. 71. Hannover.
- 1952: Warn- und Tarntrachten im Tierreich. – Stuttgart.
- 1954: Visuelle Schutzanpassungen im Tierreich. – Naturwiss. Rundschau. Stuttgart.
- CURIO, E., 1965: Ein Falter mit „falschem Kopf“. – Natur und Museum 95: 43–46. Frankfurt.
- DIXEY, F. A., 1896: On the relation of mimetic patterns to the original form. – Trans. ent. Soc. 1896: 65–77, Taf. 3–5. London.
- 1897: Mimetic attraction. – Trans. ent. Soc. 1897: 317– 31, Taf. 7. London.
- DOFLEIN, F., 1908: Über Schutzanpassung durch Ähnlichkeit (Schutzfärbung und Mimikry). – Biol. Centralbl. 28: 243–254. Leipzig.
- ERGENSE, S., 1951: Hat homochrome Färbung Schutzwert? – Dt. zool. Z. 1: 187–195. Berlin.
- 1951: Hat homochrome Färbung Schutzwert? – Z. vgl. Physiologie 32. Berlin.
- FINN, F., 1897: Contributions to the theory of warning colours and mimicry. – J. Asiat. Soc. Beng. 66: 613–668, Calcutta.
- FLEMING, W. A., 1975: Butterflies of West Malaysia and Singapore. – 2 Bände. Hongkong.
- HAASE, E., 1893: Untersuchungen über die Mimikry auf Grundlage eines natürlichen Systems der Papilioniden. I. Tl.: Entwurf eines natürlichen Systems der Papilioniden. II. Tl.: Untersuchungen über die Mimikry. – Stuttgart.
- HAGEN, B., 1896: Verzeichnis der von mir auf Sumatra gefangenen Rhopaloceren. –Dt. ent. Z. Iris 9: 153–187. Dresden.
- HEIKERTINGER, F., 1919/1920: Exakte Begriffsfassung und Terminologie im Problem der Mimikry und verwandter Erscheinungen. – Z. wiss. Insektenbiol. 15. Berlin.
- 1930: Methodik der Erforschung des Mimikry-Problems einschließlich der Probleme der übrigen schützenden Tiertrachten. – in: Abderhaldens Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden.
- 1938: Über den derzeitigen Stand der Mimikryfrage und der Tiertrachtfragen im allgemeinen. – Internat. Kongr. f. Ent. Berlin.

- 1944: Das Problem der Schmetterlingsmimikry und seine Lösung. – Z. wien. ent. Ges. 29: 129–140, 169–183, 198–208, 225–241, 7 Taf. 4 Abb. Wien.
- 1954: Das Rätsel der Mimikry und seine Lösung. – Jena.
- HENNE, R., 1904: Streifzüge in der südostasiatischen Insektenwelt. – Ent. Z. Guben 18: 50–51, 54–56, 58–59, 62–63, 65–66. Guben.
- HEYDEMANN, F., 1943: Die Bedeutung der sogenannten Dualspecies (Zwillingsarten) für unsere Kenntnis der Art- und Rassenbildung bei Lepidopteren. – Stett. ent. Ztg. 104: 106–142. Stettin.
- 1956: Bemerkungen über „Dualspecies“ bei Lepidopteren. – NachrBl. bayer. Ent. 5: 105–109. München.
- HESSE, R. & DOFLEIN, F., 1914: Tierbau und Tierleben. Band 2, 1. Auflage. Leipzig.
- 1943: Tierbau und Tierleben. Band 2, 2. Auflage. Jena.
- HUXLEY, J. S., 1948: Evolution. The Modern Synthesis. – London.
- JACOBI, 1913: Mimikry und verwandte Erscheinungen. – Braunschweig.
- JUST, G., 1934: Zur Phylogenese von Anpassungscharakteren. – Verh. Dt. Zool. Ges. 36. Stuttgart.
- LONGSTAFF, G. B., 1908: Bionomic notes on Butterflies. – Trans. ent. Soc. 1908: 607–673. London.
- MARX, H., 1956: Tracht und Verhalten. Ein Beitrag zur Frage der Schutzanpassungen, insbesondere der Mimikry. – Ent. Z. Frankf. a. M. 66: 150–160, 183–184, 189–192, 2 Abb. Stuttgart.
- MELL, R., 1922: Beiträge zur Fauna Sinica (II). Biologie und Systematik der südchinesischen SpHINGIDEN. Zugleich ein Versuch einer Biologie tropischer Lepidopteren überhaupt. – Berlin.
- MERTENS, R., 1949: Die Tierwelt des tropischen Regenwaldes. – Frankfurt.
- PIEPERS, M. C., 1903: Mimikry, Selektion, Darwinismus. – Leyden.
- 1907: Noch einmal Mimikry, Selektion, Darwinismus. – Leyden.
- POULTON, E. B., 1887: The experimental proof of the protective value of colour and markings in insects in reference to their vertebrate enemies. – Proc. zool. Soc. 1887: 191–274. London.
- 1890: The colours of animals, their meaning and use. – London.
- 1898: Natural selection the cause of mimetic resemblance and common warning colours. – J. Linn. Soc. 26: 558–612, Taf. 40–44. London.
- PRELL, H., 1923: Über Schutztrachten und Mimikry. – Zschr. wiss. Insektenbiol. 18: 336–345. Berlin.
- PROCHNOW, O., 1906: Über die Färbung der Lepidoptera. Ein Beitrag zur Descendenz-Theorie. Einige Momente für und gegen Mimikry, Sektion, Descendenz. – Ent. Z. Guben 20: 1–2, 10–11, 20–21, 26–27, 33–36, 43–45, 49–52, 57–60, 63–64, 68–70, 74–76, 81–83, 87–88, 95–96, 99–100, 107–109, 114–116, 134–135, 138–140, 146–148, 154–155, 164–165, 171–173, 177–178, 188–189, 204–205, 211–212, 217–220, 231, 239–240, 245–246, 255–256, 263–264, 270–271, 285–286, 294–295, 1 Taf. 8 Fig. Guben.
- PRYER, H., 1886: Rhopalocera Nihonica. A description of the butterflies of Japan. – 1886–1889. Yokohama.
- PUNNET, R. C., 1915: Mimicry in butterflies. – Cambridge.
- ROESLER, R. U., 1973: (in) AMSEL, H. G., GREGOR, F., REISSER, H. „Microlepidoptera Palaearctica“ Band IV Phycitinae: Trifine Acrobasiina. 2 Bände. – Wien.
- ROESLER, R. U. & KÜPPERS, P. V., 1973: Beiträge zur Kenntnis der Insektenfauna Sumatras (Ergebnisse einer entomologischen Forschungsreise) Teil 1: Reisebericht und Landschaftsbeschreibung. – Beitr. naturk. Forsch. SüdWtl. 32: 97–121, 36 Abb. Karlsruhe.
- 1974: Beiträge zur Kenntnis der Insektenfauna Sumatras (Ergebnisse einer entomologischen Forschungsreise) Teil 2: Geographie, Entstehungsgeschichte und Geobiologie. – Beitr. naturk. Forsch. SüdWtl. 33: 129–156, 40 Abb. Karlsruhe.
- 1976: Beiträge zur Kenntnis der Insektenfauna Sumatras (Ergebnisse einer entomologischen Forschungsreise) Teil 4: Fünf neue *Cyana*-Arten (Lepidoptera: Arctiidae). – Ent. Z. Frankf. a. M. 86: 161–170, 6 Abb. Stuttgart.
- 1977: Beiträge zur Kenntnis der Insektenfauna Sumatras (Ergebnisse einer entomologischen Forschungsreise) Teil 5: Zur Ethologie und Geobiologie der Schwärmer Sumatras (Lepidoptera: Sphingidae). – Bonn, zool. Beitr. 28: 160–197. 19 Abb. Bonn.
- RUITER, L. de, 1958: Some Remarks on Problems of the Ecology and Evolution of Mimicry. – (in) Arch. Néerl. Zool. 13, Suppl. 1: 351–368. Leiden.
- SCHRÖDER, Chr., 1904: Kritische Beiträge zur Mutations-, Selektions- und zur Theorie der Zeichnungsphylogenie bei den Lepidopteren. – Allgem. Zschr. Ent. 4: 281–297. Berlin.
- 1929: Handbuch der Entomologie. Band 2. – Jena.

- SEITZ, A., 1927: Die Gross-Schmetterlinge der Erde. Eine systematische Bearbeitung der bis jetzt bekannten Gross-Schmetterlinge. 9. Band. Die Indo-Australischen Tagfalter. – Stuttgart.
- 1933: Die Gross-Schmetterlinge der Erde. Eine systematische Bearbeitung der bis jetzt bekannten Gross-Schmetterlinge. 10. Band. Die Indo-Australischen Spinner und Schwärmer. – Stuttgart.
- 1954: Die Gross-Schmetterlinge der Erde. Eine systematische Bearbeitung der bis jetzt bekannten Gross-Schmetterlinge. Suppl. zu Band 4. Die Spanner des Palaearktischen Faunengebietes. – Stuttgart.
- SHELFORD, R., 1902: Observations on some mimetic Insects and Spiders from Borneo and Singapore. – Proc. zool. Soc. 1902: 230–284, Taf. 19–23. London.
- STANDFUSS, M., 1894: Die Beziehungen zwischen Färbung und Lebensgewohnheit bei den paläarktischen Großschmetterlingen. – Vierteljahrsschr. naturforsch. Ges. Zürich 39: 85–119. Zürich.
- STEINIGER, F., 1938: Warnen und Tarnen im Tierreich. Ein Bildbuch zur Schutzanpassungsfrage. – Berlin-Lichterfelde.
- 1938: Die genetische, tierpsychologische und ökologische Seite der Mimikry. – Z. angew. Entom. 25. Berlin.
- STRIDE, G. O., 1957: Investigations into the courtship behaviour of the male of *Hypolimnas misippus* L. (Lepidoptera, Nymphalidae), with special reference to the role of visual stimuli. – Brit. J. anim. Beh. 5: 153–167. London.
- STUDY, E., 1918: Die Mimikry als Prüfstein phylogenetischer Theorien. – Berlin.
- SÜFFERT, O., 1935: Neue Arbeit an den Fragen der visuellen Anpassung. – Verh. dt. Zool. Ges. – Stuttgart.
- SWINHOE, Ch., 1895: On mimicry in Butterflies of the genus *Hypolimnas*. – J. Linn. Soc. 25: 339–348, Taf. 15–17, London.
- THAYER, A. H., 1903: Protective Coloration in its relation to Mimicry, Common Warning Colours, and Sexual Selection. – Trans. ent. Soc. 1903: 553–569. London.
- TINBERGEN, J., 1940: Die Ethologie als Hilfswissenschaft der Ökologie. – J. Ornith. 88. Cassel & Leipzig.
- WALLACE, A. R., 1865: On the phenomena of variation and geographical distribution as illustrated by the Papilionidae of the Malayan Region. – Trans. Linn. Soc. 25: 1–71, 8 Taf. London.
- WICKLER, W., 1968 & 1971: Mimikry. Nachahmung und Täuschung in der Natur. – München.

Anschrift des Verfassers: PrivDoz. Dr. R. ULRICH ROESLER, Entomologische Abteilung der Landes-sammlungen für Naturkunde, Erbprinzenstr. 13, Postfach 4045, D–7500 Karlsruhe 1

B) Zur Problematik der BATES'schen Mimikry bei *Papilio memnon* L. und seinen „Vorbildern“

von PETER V. KÜPPERS

Mit 2 Tafeln

Inhalt

Einleitung und Problemstellung .	134
I) Die „mimetischen Partner“	134
1. Morphologie	134
2. Geographische Verbreitung	135
3. Lebensräume und Verhalten	137
4. Phylogenetische Beziehungen	140
5. Feinde	141
II) Diskussion	144
Zusammenfassung und Schluß, Summary	150
Literaturverzeichnis	150

Einleitung und Problemstellung

Ein vielzitiertes Beispiel im Rahmen der BATES'schen Mimikry umfaßt einen Komplex südostasiatischer Tagfalter, dem einerseits die als „Ekelsafttiere“ bekannten Aristolochienfalter *Atrophaneura nox* SWAINSON und *Atrophaneura coon* FABRICIUS als „Vorbilder“ und andererseits *Papilio memnon* LINNÉ, eine nicht durch Ekelsaft geschützte citrusfressende Papilionidenart als „Nachahmer“ angehören.

Nach BATES versteht man unter Mimikry die äußerliche Nachahmung einer wehrhaften oder ungenießbaren Art durch eine ungeschützte Art, die nicht unmittelbar mit jener verwandt ist, die dann, ebenso wie die geschützte Art, von einem Räuber gemieden wird, wodurch diese ungeschützte Art einen Selektionsvorteil haben soll.

Die komplexe Vielgestaltigkeit der BATES'schen Mimikry erfordert eine von Fall zu Fall differenzierte Betrachtungsweise, die neben den rein morphologischen Aspekten auch ökologische, ethologische, phylogenetische und zoogeographische Gesichtspunkte berücksichtigt. Erst die sinnvolle Verknüpfung dieser einzelnen Faktoren kann der tatsächlichen Situation eines so dynamischen Testverfahrens der Selektion Rechnung tragen.

Zielsetzung dieser Arbeit ist es, die oben genannten Aspekte für die „mimetischen Partner“ *Atrophaneura nox* und *coon* als „Modelle“ und *Papilio memnon* als „Nachahmer“ darzustellen und auf ihre Kongruenz hin zu überprüfen.

I) Die „mimetischen Partner“

1. Morphologie

Während das Weibchen von *A. coon* (Taf. 1) weitgehend dem Männchen gleicht und sich von diesem nur durch die etwas breiteren Vorderflügel unterscheidet, zeigt *A. nox* (Taf. 1) bereits einen deutlichen Geschlechtsdimorphismus: Das Weibchen hat gegenüber dem Männchen deutlich größere und breitere Flügel, wobei die Vorderflügel eine in der Intensität wechselnde weiße Apikalstreifung aufweisen.

Demgegenüber ist *P. memnon* nicht nur sexualdimorph, sondern im weiblichen Geschlecht polymorph, wobei die Art je nach geographischem Raum bis zu neun verschiedene weibliche Morphen ausbilden kann (Taf. 1 und 2).

Das Männchen tritt im gesamten Verbreitungsgebiet in einer mehr oder weniger gleichbleibenden Form auf, während das Weibchen, um es zunächst vereinfacht darzustellen, in zwei Hauptformen auftreten kann:

- a) einer ungeschwänzten Morphe, die entweder habituell dem Männchen gleicht, oder sich dem Weib von *nox* in Zeichnung und Färbung weitgehend nähert,
- b) einer geschwänzten Form, die habituell *A. coon* ähnelt. Jede dieser beiden Hauptformen zeigt eine erstaunliche Variationsbreite, die eine Anzahl benannter Formen umfaßt, wobei diese Formen teilweise im gesamten Verbreitungsgebiet auftreten können, teilweise einer strengen geographischen Lokalisierung unterliegen.

Die phänotypische Ähnlichkeit der weiblichen *memnon*-Morphen mit den Weibchen der Aristolochienfalter ist fließend und wie aus den Abbildungen zu ersehen, teilweise sehr oberflächlich: So ist das *memnon*-Weib nicht nur etwa doppelt so groß wie ein *coon*-Weib, sondern dem ungewöhnlich schmalen Flügelschnitt des *coon* stehen die deutlich breit-dreieckigen Flügel des *memnon* mit ihrer ausladenden Fläche gegenüber.

Beim Vergleich *nox* – *memnon* zeigt sich kein derart deutliches Mißverhältnis in der Flügelgröße und im Flügelschnitt. Lediglich die Hinterflügel weisen deutliche Unterschiede hinsichtlich der Gestalt und Größe auf. Insgesamt wirkt *nox* gerundeter und gedrungener als die „nachahmenden“ *memnon*-Weibchen.

Neben diesen augenfälligen Größenunterschieden sei noch auf den in der Farbe von weiß über orange nach rot variierenden charakteristischen Schulterfleck der *memnon*-Weibchen hingewiesen, der bei den pharmakophagen „Vorbildern“ nie in Erscheinung tritt.

Während des Fluges, besonders beim Blütenbesuch, ist dieser Schulterfleck an der Basis der Vorderflügel deutlich zu erkennen.

Ähnlich verhält es sich mit der Färbung des Abdomens, das bei *nox* stets schwarz mit roter Analbehaarung, bei den entsprechenden *memnon*-Weibchen jedoch sowohl schwarz als auch gelblich gefärbt sein kann.

Bei *A. coon* ist das Abdomen der nördlichen Rassen (s. u.) rot, bei den südlichen Rassen gelb-schwarz gefärbt. Bei den als Nachahmern der jeweiligen „Vorbildgruppe“ zugesprochenen *memnon*-Weibchen ist nur eine abdominale Dunkel- oder Hellfärbung, bzw. die Kombination beider möglich, nicht jedoch eine Rotfärbung. Selbst *memnon*-Weibchen, die eine rote Hinterflügelsäumung zeigen (wie die nördlichen *coon*-Rassen), haben einen gelben oder schwarzen Hinterleib.

Nach FORD (1944) unterscheiden sich die „Vorbilder“ von den „Nachahmern“ hinsichtlich des Chemismus der Körper- und Flügel Farben dahingehend, daß die Rotfärbung des Genus *Atrophaneura* zum Typ A der Rotpigmente, die des Genus *Papilio* zum Typ B zu rechnen ist, wobei eine Zuordnung zu einer bestimmten Stoffklasse dieser Pigmente offenbleibt.

Rein optisch manifestiert sich der Unterschied in einer anderen Farbnuancierung: Das Rot der *Atrophaneura*-Arten (A) ist leuchtend ziegelrot und deutlich weithin sichtbar, während das Rot der *Papilio*-Arten (B) einen mehr bläulich-violetten Schimmer zeigt und weniger auffällig ist, als die Rotfärbung der *Atrophaneura*-Arten. Die charakteristische Rotfärbung des Körpers der pharmakophagen Arten tritt bei Vertretern des Genus *Papilio* nie auf.

2. Geographische Verbreitung

Wie aus der Verbreitungskarte ersichtlich, decken sich die Verbreitungsgebiete der „Vorbilder“ *A. nox* und *coon* nicht vollständig mit dem Verbreitungsgebiet von *P. memnon*, der vor allem im nordöstlichen Bereich ohne „Vorbilder“ bleibt.

Grundsätzlich ist in diesem Zusammenhang die Rassenfrage nicht relevant, da bei den Aristolochienfaltern keine besonders scharf differenzierten geographischen Rassen auftreten, die für den Vorbildcharakter von besonderer Bedeutung wären. Lediglich *A. coon* bildet zwei unterschiedlich gefärbte Rassengruppen aus:

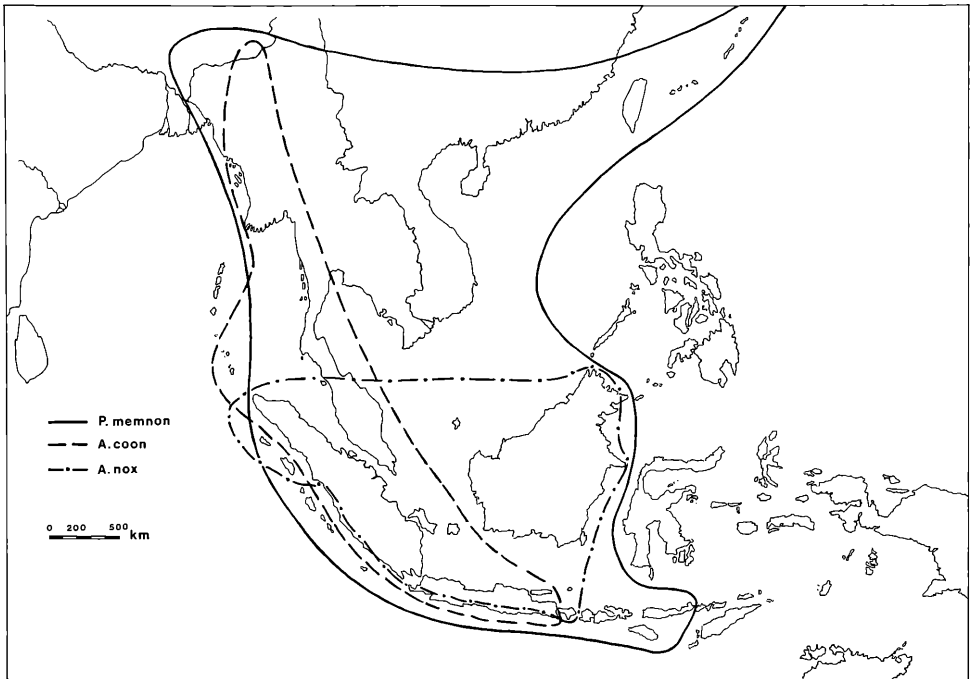
a) eine südliche Gruppe, die die Rassen von Java und Süd-Sumatra umfaßt. Diese Tiere zeigen ein gelbes Abdomen und gelbe Hinterflügelsäumung, während

b) die nördliche Gruppe, deren Tiere ein deutlich rotes Abdomen und rote Hinterflügelsäumung besitzen, West- und Nord-Sumatra, Malaya, Burma und Assam bewohnen.

Beiden Farbgruppen entsprechen ähnlich gefärbte *memnon*-Weibchen, die in den entsprechenden Gebieten über andere Formen dominieren sollen (CLARKE & SHEPPARD, 1971; WICKLER, 1968).

Eine Rasse von *coon* (*insperatus*), die nach JOICEY & TALBOT (1921, 1924) auf Hainan vorkommen soll, sei erwähnt. Da mir keine Angaben über ein *coon*-Vorkommen in Thailand, Annam und Tonkin bekannt sind, müßte man dieses Vorkommen als isoliert betrachten. *A. nox* bleibt in seiner Verbreitung auf den Sundaraum beschränkt und stößt südostwärts nur bis Bali vor (s. Karte).

Aus dieser Verbreitung ergibt sich ein klares Bild, das die ungeschwänzten Morphen der *memnon*-Weibchen im gesamten Norden des Verbreitungsgebietes ohne „Vorbild“ erschei-



Karte: Verbreitungsgebiete von *Papilio memnon*, *Atrophaneura nox* und *A. coon*. Näheres im Text.

nen läßt¹⁾), während die geschwänzten Weibchen im gesamten östlichen Teil ohne mimetisches „Vorbild“ bleiben. Dieser Sachverhalt erscheint besonders bedeutsam im Hinblick auf die z. B. in China und Taiwan auftretenden geschwänzten, wie auch die äußerst lebhaft schwarzweiß gefärbten ungeschwänzten Morphen, die, obgleich „vorbildlos“, dennoch ausgesprochen häufig sind.

Gerade die Häufigkeit im gesamten nordöstlichen Teil des Verbreitungsgebietes läßt den Schluß zu, daß die Art in diesen Arealen ohne mimetischen Schutz auskommt, ohne dabei in ihrem Bestand gefährdet zu werden. Mithin muß die Art andere Selektionsvorteile gegenüber selteneren konkurrierenden Arten besitzen als die der Mimikry.

3. Lebensräume und Verhalten

a) Vorbilder

Beide Arten sind Waldschattentiere mit einem hohen Bedarf an Wärme und Luftfeuchtigkeit. Wie bereits erwähnt, sind beide sog. pharmakophage Papilioniden, wobei die Raupe von *A. coon* monophag auf *Apama tomentosa* (Aristolochiaceae) lebt (ROEPKE nach LEEFMANS; CORBET & PENDLEBURY), während die Raupe von *A. nox* nach CORBET & PENDLEBURY auf einer Piperacee leben soll.

In jedem Fall sind beide Arten durch Giftstoffe, die aus der Futterpflanze aufgenommen werden, geschützt, da die Imagines durch diese Gifte für potentielle Feinde ungenießbar werden. Für Malaya melden CORBET & PENDLEBURY *A. nox* als eine reine Waldart, die nur in den dichten Wäldern der Ebene zu finden ist. (Nach FLEMING, 1975, in Primär- und Sekundärwäldern bis 2500 Fuß, entsprechend ca. 750 m). FRUHSTORFER und ROEPKE, die über das Vorkommen der Art in Java berichten, nennen als Lebensräume auch lichte Wälder, wobei ROEPKE die Art allerdings als Gebirgstier mit bekanntestem Fundort „Gunug Gedeh“ (West-Java) bezeichnet. Nach eigenen Beobachtungen in Sumatra und mündlicher Mitteilung von DIEHL, ist die Art stets vereinzelt in den Urwäldern der Ebene anzutreffen.

Ähnlich liegen die Verhältnisse bei *coon*, von dem TALBOT berichtet, daß er in Primär- und Sekundärforsten von der Ebene bis ins Gebirge vorkommt, wobei er dies für die Rassen von Assam bis Malaya geltend macht. Nach CORBET & PENDLEBURY kommt die Art in Malaya nur in den Wäldern der Ebene vor, was FLEMING mit der Höhenangabe „up to 2500 ft“, bis ca. 750 m also, präzisiert. Nach eigenen Beobachtungen trifft dies ebenso für Nord-Sumatra zu, wo wir das Tier nur in den Wäldern der Ebene fanden (durch Angaben von DIEHL bestätigt). HAGEN (1894) schreibt dazu: „*P. Doubledayi*²⁾ ist ein Waldthier, das für gewöhnlich an ganz anderen Localitäten fliegt als *Memnon*.“ Nach ROEPKE (1935) trifft ähnliches auch für Java zu, wo die Art allerdings auch in Sekundärlandschaften auftreten soll und TREADAWAY berichtet (ined.), daß die Art auch in Parks und Gärten z. B. in Bogor auftritt.

Beide Arten scheinen innerhalb ihres Verbreitungsgebietes zwar nicht selten, aber doch ziemlich lokal zu sein. Allerdings widersprechen sich die Angaben über die Häufigkeit: So berichtet DOHERTY die Rasse *coon sambilanga* als häufig auf den Nicobaren, was weder von FERRAR noch von EVANS oder TALBOT bestätigt wird. Aus den einzelnen Häufigkeitsangaben kann geschlossen werden, daß es sich nicht um eine generelle, sondern eine saisonale oder jahresweise wechselnde Häufigkeit handelt.

¹⁾ In Burma und Assam wird *A. nox* durch die nächstverwandte Art *A. varuna* ersetzt, der die *memnon*-Form *bulerianus* entspricht. Für die interspezifischen Beziehungen gilt das gleiche wie für *nox* und *memnon f. esperi*.

²⁾ *Doubledayi*: *Atrophaneura coon doubledayi*,

Schließt man aus der Häufigkeit in Sammlungen auf die Häufigkeit in der Natur, so sind beide Arten – verglichen mit *memnon* – in ihrem Auftreten als vereinzelt bis selten zu bezeichnen, ein Sachverhalt, der auch von HAGEN bestätigt wird und der sich auf Grund der fortschreitenden Waldvernichtung heute noch wesentlich deutlicher manifestiert als vor achtzig Jahren. Während *A. coon* allgemein im ganzen Gebiet mit Vorliebe blühende *Lantana*-Büsche besucht, bisweilen auch in der Wipfelregion blühender Bäume zu beobachten ist (eigene Beobachtungen in Kebon Balok, Dolok Ulu und Naga Radja, Nord-Sumatra; TALBOT: Malaya), bevorzugt *A. nox* die weißblühenden *Pavetta*-Sträucher, die vereinzelt im dichten Wald zu finden sind (eigene Beobachtungen im Alas-Tal, Nord-Sumatra; HAGEN: Nord-Sumatra). MARTIN (JORDAN in SEITZ) beobachtete die Art öfter am Waldrand an den „*Veronica*-ähnlichen blauen Blüten eines kleinen Baumes“.

Flugverhalten und Tagesrhythmik

Beide *Atrophaneura*-Arten ist die für das Genus übliche propellerartige Bewegung der Vorderflügel eigen. Dabei hat *A. nox* jedoch einen äußerst unregelmäßigen Flug, langsam und flatterhaft, der ihn im dichten Unterholz leicht etwaigen Nachstellungen entkommen läßt (JORDAN; ROEPKE; HAGEN).

A. coon zeigt demgegenüber ein etwas anderes Flugverhalten: Er bewegt sich schnell, zielstrebig, meist in einer stets gleichbleibenden Höhe von etwa 2 m über dem Erdboden. Während die propellerartigen Bewegungen der Vorderflügel den Falter gewissermaßen „vortwärtsschrauben“, werden die Hinterflügel fast unbeweglich gehalten und nur bei Richtungsänderungen wird durch Kippen der schlanken, langgeschwänzten Hinterflügel die Steuerwirkung verstärkt. So ist der Falter äußerst wendig und es gelingen ihm plötzliche, unvermutete Ausweichmanöver, um einer drohenden Gefahr zu entgehen.

Beide Arten stehen beim Blütenbesuch mit fächernden Flügeln vor der Blüte und tänzeln, gleichsam um Gleichgewicht ringend, von einer Blüte zur nächsten, dabei halten sie sich oft sehr lange an ein und derselben Pflanze auf. So konnten wir in Dolok Ulu ein Weibchen von *A. coon* in der weiß blühenden Krone eines kleinen Baumes – ca. 3–4 m über dem Boden – über einen Zeitraum von etwa zwei Stunden hinweg beobachten.

Zur Tagesrhythmik ist zu bemerken, daß beide Arten bis zur Zeit des ersten Insolationsmaximums (etwa 10.00 h) von den zeitigen Vormittagsstunden an von uns im dichten Wald, am Waldrand, in Schneisen und auf Lichtungen beobachtet wurden, wobei mit Vorliebe die beschatteteren Räume aufgesucht wurden und insbesondere Schneisen und Lichtungen entweder mit gesteigerter Rapidität überquert oder im lichten Unterholz umflogen wurden.

Während der Zeit des Temperaturmaximums von etwa 11.30 h bis gegen 13.00 h schienen die Falter völlig zu fehlen. Erst gegen 14.00 h tauchten sie wieder auf, waren jedoch offenbar wesentlich weniger flugaktiv und hielten sich hauptsächlich in der Blütenregion kleinerer Bäume auf. Nach 16.00 h beobachteten wir die Arten nicht mehr.

b) Nachahmer

Grundsätzlich unterscheidet sich *memnon* von seinen „Vorbildern“ durch ein anders gelagertes Vorkommen, dies sowohl in der vertikalen als auch in der horizontalen Verbreitung. Durch sein Auftreten im Primärwald kann *memnon* seine Herkunft als ursprüngliches Waldschattentier nicht verleugnen, doch liegt sein heutiges Hauptverbreitungsareal in den Sekundärlandschaften, bzw. sogar in ausgesprochenen Kulturlandschaften. In der Vertikalen findet sich *memnon* von der Meeresspiegelhöhe bis hinauf in eine Höhe von etwa 1500 m (FLEMING nennt für Malaya 5000 ft), das bedeutet, daß er rund 700–800 m in den Gebirgslagen höher hinaufsteigt als seine „Vorbilder“

Ursprünglich lebte die Raupe an wildwachsenden Rutaceen des Primärwaldes, jedoch gelang es der Art, diesen Lebensraum zu verlassen und die „freien Räume“, also auch Kulturland-

schaften ohne nennenswerten Baumbesatz zu erobern, so daß man heute die Art als echten Kulturfolger bezeichnen muß, da sie selbst Stadtgebieten wie Singapore, Medan, Jakarta etc. nicht fehlt. Zweifellos ist dies darauf zurückzuführen, daß *memnon* nicht mehr, wie zahlreiche konkurrierende Arten, monophag auf eine Rutaceenart angewiesen ist, sondern als polyphage Art auch kultivierte Citruspflanzen als Nahrung akzeptiert und damit heute praktisch überall dort zu finden ist, wo *Citrus* angebaut wird. Die Tatsache, daß *P. memnon* aus seinem ursprünglichen Lebensraum ausbrechen konnte, zeigt, daß er gegenüber seinen „Vorbildern“ sowie verschiedenen konkurrierenden Arten eine höhere ökologische Valenz besitzt, die es ihm ermöglicht, die beschatteten Räume zu verlassen und geringere Luftfeuchtigkeitsgrade, stärkere Temperaturschwankungen und höhere Insoleationsgrade zu tolerieren. Die Art ist also in Kulturlandschaften sehr häufig; zudem ist sie in Primär- und Sekundärlandschaften des Sunda-Archipels keineswegs selten, so daß sie insgesamt an Häufigkeit ihre beiden „Modell-Arten“ weit übertrifft. Die einzelnen Generationen gehen mehr oder weniger fließend ineinander über und der Falter kann mit wechselnder Häufigkeit – nie jedoch selten – das ganze Jahr über beobachtet werden.

HAGEN schreibt zur Häufigkeit von *memnon*:

„IV. Ist die geschwänzte *Memnon-Form* z. B. in Deli¹⁾ viel häufiger als der nachgeahmte *P. Doubledayi*²⁾ und diese Thatsache allein stößt schon die ganze WALLACE'sche Behauptung um, da sie im Widerspruch mit seinem von ihm selbst aufgestellten 3. Gesetz über Mimikry steht (Fußnote: A. R. WALLACE, Beiträge zur Theorie der natürlichen Zuchtwahl. Deutsch von A. B. MEYER, p. 87. Er sagt: ‚Das 3. Gesetz ist, daß die Arten, welche diesen vorherrschenden Gruppen ähneln oder sie nachahmen, verhältnismäßig geringer an Individuenzahl und oft sehr selten sind.‘) *P. Doubledayi* ist ein recht seltenes Thier (s. o.) und das angeblich nachahmende *Memnon*-♀ häufig.“ An anderer Stelle schreibt er (p. 23): „Die Raupen von *P. Memnon* sind auf *Citrus* an manchen Stellen ausserordentlich häufig, ich habe von einem Baum schon einmal 100 abgenommen.“

Wenngleich wir nie das Glück hatten, eine derart große Anzahl von Raupen zu finden, so können wir doch die außergewöhnliche Häufigkeit dieser Art bestätigen. Nach unseren Beobachtungen ergibt sich in etwa ein Zahlenverhältnis von 10 : 1 von *P. memnon* zu je einer „Vorbildart“, bezogen auf die von uns beobachteten und gefangenen Imagines in Nord-Sumatra; die ersten Stände der „Vorbilder“ wurden nicht beobachtet.

Während in manchen Gegenden Javas das Verhältnis *memnon* : *coon* etwas günstiger für *coon* aussehen kann, scheint in Malaya das Verhältnis *memnon* : *nox* etwas günstiger für *nox* zu liegen. Allerdings muß stets betont werden, daß eine lokale Häufigkeit der einen oder anderen „Modell-Art“ nicht darüber hinwegtäuschen darf, daß generell für das Gesamtareal beide „Modelle“ an Häufigkeit weit hinter *memnon* zurückstehen.

Unbekannt ist mir die Häufigkeit der „mimetischen Partner“ für Borneo.

Hinsichtlich der Tagesrhythmik zeigt *memnon* gewisse Übereinstimmungen mit seinen „Vorbildern“. Insbesondere die Männchen sind von den frühen Vormittagsstunden (etwa 8.00 h) bis zur Zeit der größten Hitze nahezu unermüdlich mit der Nahrungs- und Partnersuche beschäftigt. Eine Hauptaktivitätsphase scheinen die Tiere nach der Zeit des ersten Insoleationsmaximums zu passieren. Meist treten dann die ersten Weibchen in Erscheinung und der bis dahin schon hektisch und bizarr anmutende Flug der Männchen steigert sich dann noch bis zur Zeit des Temperaturmaximums (ca. 12.00–13.00 h). Um diese Zeit ziehen sich die Männchen an etwas schattigere Stellen wie lichte Wäldchen, hohe Bambushecken und -gebüsche zurück,

1) Deli = Medan mit Umgebung; alte Bezeichnung für ein ehemaliges Sultanat.

2) *Doubledayi* = *Atrophaneura coon doubledayi*

um dort gemächlich um Baumkronen zu segeln. Tauchen allerdings Weibchen auf, so werden diese mit hektischem Fluge verfolgt. Nach der Mittagsruhe ist keine besondere Aktivität mehr zu beobachten, vielmehr wird das gesamte Flugbild ruhiger, die Falter segeln mehr und suchen häufiger Blüten auf, an denen sie länger verweilen als in den Vormittagsstunden, jedoch nicht annähernd so lange wie *coon*. Wir beobachteten *memnon* sowohl im Wald als auch im Plantagegebiet oft bis kurz vor Dämmerungsbeginn.

Wie bereits angedeutet, ist das Flugbild von *memnon* völlig von dem seiner Vorbilder verschieden, da der Flug zackig, hektisch mit oft wechselnder Höhe und Richtung verläuft.

HAGEN beschreibt den Flug so: „von raschem wellenförmigem, nie rastendem Fluge“ und an anderer Stelle: „*Doubledayi* hat auch einen anderen Flug, mehr flatternd, während *Memnon* in eleganten Bogen rasch dahinschwebt.“

Dem ist nur hinzuzufügen, daß selbst ein ungeübtes Auge sogleich den charakteristischen Propellerflug der Aristolochienfalter von dem entweder stürmisch schlagenden oder ruhig segelnden Gleitflug des *memnon* unterscheiden kann. TREADAWAY, der *coon* und *memnon* zusammen in Bogor beobachtete, berichtet, daß selbst dort, wo die Tiere tatsächlich einmal nebeneinander vorkommen, eine Verwechslung auf Grund der jeweils typischen Flugbilder völlig ausgeschlossen ist. Mit Sicherheit bleiben solch krasse Unterschiede im Verhalten dem scharf beobachtenden Vogelaugen nicht verborgen.

4. Phylogenetische Beziehungen

Betrachtet man die geographische Verbreitung und das Vorkommen der Arten, so muß man davon ausgehen, daß die einzelnen Portionen des Sunda-Raumes während der letzten Eiszeiten verschiedentlich einen Kontinentalblock bildeten, der während der Interglacialia durch Überfluten der Tiefländer wieder in Inseln zerrissen wurde (ZEUNER, 1944).

Dieser bis noch vor rund 100 Jahren dicht bewaldete Sunda-Kontinent kann als Entstehungszentrum der meisten rezenten Arten des Indo-Malayischen Raumes angesehen werden, so auch der *Atrophaneura*-Arten *coon* und *nox*, sowie der „nachahmenden“ Art *P. memnon*. FORD (1944) gelangte auf Grund seiner vergleichend morphologischen und chemischen Untersuchungen zu dem Ergebnis, daß die aristolochienfressenden Papilioniden phylogenetisch älter sind als die Citrusfresser. Nimmt man nun an, daß die gesamte *memnon*-Gruppe (ebenso die *polytes*-Gruppe) an der Basis dieses sich neu vom alten Papilionidenstamm abspaltenden Seitenzweiges steht, so wird die verblüffende Übereinstimmung von Vertretern der *memnon*-Gruppe mit verschiedenen älteren pharmakophagen Stammesgenossen verständlich. Hier kann ich keineswegs mit HAGEN konform gehen, der diese habituellen Übereinstimmungen „in die Rubrik zufällige Ähnlichkeiten“ verweisen will.

Durch die im Laufe der Erdgeschichte wiederholt stattgefundenen Trennungen der einzelnen Portionen des Sunda-Kontinentes wurden bestehende Populationen einer Art getrennt und mußten in der Folgezeit unter Isolationsbedingungen stets mehr oder weniger scharf gegeneinander abgrenzbare Taxa ausbilden. Es ist nicht weiter verwunderlich, daß die phylogenetisch älteren Arten geringere Differenzierungstendenzen erkennen lassen, als die jüngere Art *P. memnon*, die auf Grund genetischer Homologie, atavistische Formen und Zeichnungselemente noch oder schon wieder sekundär realisiert, wobei insgesamt die Mutationspotenz wie die gesamte Reaktionsnorm, gegenüber den rezenten Vertretern der Basis-Arten gesteigert ist.

Die frühzeitig erfolgte endgültige Trennung Javas vom übrigen Teil des Sunda-Blocks mag die stärkeren farblichen Rassenunterschiede der javanischen *coon* von den übrigen *coon*-Rassen erklären. Wenn man jedoch die Dominanz der gelbgesäumten *memnon*-Morphen in Java auf einen durch habituelle Übereinstimmung mit *coon* gegründeten mimetischen Schutz zurückführen will, so vergißt man dabei, daß eben diese *memnon*-Form auch in Nord-Sumatra dominiert oder zumindest zahlenmäßig sehr stark vertreten ist, während die gelbgesäumte *coon*-

Form dort nicht fliegt. Ebenso fliegt diese *memnon*-Form in Malaya und ich besitze sogar gelblich gefärbte Weibchen aus Taiwan, wo die Art allerdings ohnehin vorbildlos bleibt. Wenn einerseits einer möglichst genauen „Kopie“ einer „Modellart“ ein sehr hoher selektiver Schutzwert beigemessen wird, erscheint es andererseits unverständlich, warum sich eine „schlechte Kopie“ in einem bestimmten Areal nicht nur halten kann, sondern sogar zahlenmäßig dominiert.

5. Feinde

Nicht unerheblich scheint es mir, bei der Frage nach der Effizienz eines unterstellten „mimetischen Schutzes“, auch einen Blick auf die stets beschworenen, aber kaum genannten Feinde zu werfen. In erster Linie sind hier als potentielle Feinde der Imagines Vögel und große Eidechsen zu nennen. Weder Kleinsäuger noch Raubinsekten kommen im vorliegenden Fall als Feinde ernsthaft in Betracht, da für die einen die Falter meist eine unerreichbare Beute bleiben (anders ist es für die ersten Stände), für die anderen, selbst große Mantiden, die Falter entweder zu groß sind oder kein Unterschied zwischen pharmakophagen „ungenießbaren“ oder citrusfressenden „genießbaren“ Arten gemacht wird, so daß in diesem Falle auch eine mimetische Tracht ohne Bedeutung bleiben muß.

Arachniden können als Feinde eine gewisse, sicherlich aber minimale, Rolle spielen. So findet man bisweilen Schmetterlinge in Spinnennetzen. In Sumatra beobachteten wir mehrfach Tagfalter, u. a. auch *Euploea mulciber* – eine durch Ekelsaft geschützte Art – die halb mumifiziert in großen Spinnennetzen hingen.

Auf Nias beobachteten wir ein Weibchen von *P. memnon*, das sich in Spinnweben verfangen hatte, dem es jedoch gelang, sich zu befreien. Ein weniger glückliches Männchen, nur noch an den Flügelfragmenten erkenntlich, fanden wir im Wald bei Dolok Ulu.

MELL berichtet für Süd-China über Feinde folgendes:

„Buscheidechsen lauern nicht selten auf Blütenbüschen und schnappen *Cupha*, *Atella*, *P. polytes*, *helenus* und *memnon*.“ Als Arten nennt er: „*Calotes versicolor* und *Tachydromus meridionalis*, die lebhaft nach fliegenden Insekten jagen.“ Setzt sich ein Falter in Ruhstellung, so entgeht er der Verfolgung. Eidechsen jagen die Falter im Sprung. Nicht selten werden bei solchen Angriffen nur die Flügel erwischt, so daß der Falter, abgesehen von Bißmarken, unbeschadet entkommt.

Offenbar zählt in diesem Falle der Wert des mimetischen Musters kaum oder gar nicht, da als Stimulans zum Beutefang wohl nur die Bewegung ausschlaggebend ist.

Mir ist nicht bekannt, ob Eidechsen pharmakophage Falter fressen und diese wieder hervorwürgen, wie es teilweise bei Vögeln der Fall sein soll.

Unter den Vögeln führt MELL Haushühner, Sperlinge (*Passer montanus*) und Schneidervögel (*Orthotomus sartorius* SWINH.) an. Als ärgsten Insektenfresser nennt er das Elsterchen (*Copsychus saularis* L.), das die Arten *Janthocincla canora* L. und *Acridotheres cristatellus* L. (Bürstenschnabelstar) bei weitem übertrifft.

HAGEN nimmt zu diesem Punkt folgendermaßen Stellung:

„II. Glaube ich beobachtet zu haben, daß der *Memnon* selbst von den Vögeln verschont bleibt; ich habe niemals dessen Flügel gefunden, oder ihn durch insectenfressende Vögel trotz seiner Häufigkeit verfolgen gesehen.“

Dieser Aspekt der HAGEN'schen Argumentation wurde mir gesprächsweise auch von DIEHL vorgetragen, der vermutet, daß *P. memnon* auf Grund seiner imponierenden Größe und wegen seines rapiden Fluges von Vögeln nicht angegriffen wird. Einen Bezug zu einem mimetischen „Vorbild“ lehnte DIEHL mit dem Hinweis auf das Nichtvorkommen der „Modelle“ im Plantagen- und Kamponggelände ab, wie auch mit dem von TREADAWAY bestätigten Hinweis auf ein völlig verschiedenes Flugverhalten.

Tabelle: Verbreitung der weiblichen Morphen von *Papilio memnon* und seiner „Modelle“ *Atrophaneura coon* und *nox*.

Rasse/Morphe	Verbreitungsgebiet	geschwänzt a		„Modelle“	
		a	b	<i>coon</i>	<i>nox</i>
<i>thunbergi</i> SIEB.	Kiu Shiu, Japan	+		-	-
<i>pryeri</i> ROTH.	China, Liu Kiu	+		-	-
<i>agenor</i> L.	Assam bis Taiwan südl. bis Singapore				
f. <i>rhetenorina</i>	Assam	+		-	-
f. <i>butlerianus</i>	Assam	+		- varuna	-
	Burma			- varuna	-
	Malaya			- varuna	-
<i>esperii</i>	Malaya	+		-	+
	Sumatra			-	+
<i>vinii</i>	Malaya	+		-	-
<i>phoenix</i>	Assam	+		-	-
	Burma			-	-
	Malaya			-	-
<i>agenor</i>	Burma	+		-	-
	Tonkin			-	-
	Hainan			-	-
	China			-	-
	Taiwan			-	-
<i>alcanor</i>	Indien	+		+	-
	China			-	-
	Taiwan			-	-
	Burma			+	-
	Tenasserim			+	-
<i>distantianus</i>	Assam	+		+	-
	Burma			+	-
	Malaya			+	-
	Hainan			+	-
	China			-	-
	Taiwan			-	-
<i>titania</i>	Taiwan	+		-	-

<i>anceus</i> CR.	Sumatra, Nias, Batu			
f. <i>erebinus</i>	Sumatra	+	-	+
<i>trochila</i>	Sumatra	+	-	+
	Nias		-	-
	Batu		-	-
<i>anceus</i>	Sumatra	+	-	+
	Nias		-	-
<i>sitolensis</i>	Nias	+	-	-
<i>gerania</i>	Sumatra	+	-	-
<i>ityla</i>	Nias	+	-	-
<i>butis</i>	Sumatra	+	+	-
<i>hellopia</i>	Nias, Batu	+	-	-
<i>memnon</i> L.	Java, Bali, Borneo			
f. <i>gyrtia</i>	Borneo	+	-	+
(entspr. <i>erebinus</i>)				
<i>dobera</i>	Borneo	+	-	+
<i>laomedon</i>	Java	+	-	+
	Banga		-	-
	Bunguran		-	-
	Borneo		-	+
<i>hiera</i>	Bunguran	+	-	-
<i>imperiosa</i>	Java	+	-	-
	Banga		-	-
<i>isarcha</i>	Java	+	-	-
	Banga		-	-
	Bawean		-	-
<i>venusia</i>	Borneo	+	-	-
<i>achates</i>	Java	+	+	-
	Banga		-	-
<i>anura</i>	Borneo	+		-
<i>oceani</i> DOH.	Engano	+	-	-
<i>perlucidus</i> FRUHST.	Lombok			
f. <i>nesocles</i>	Lombok	+	-	-
<i>nysala</i>	Lombok	+	-	-
<i>clathratus</i> ROTH.	Sumbawa	+	-	-
<i>merapu</i> DOH.	Sumba			
		♀ unbekannt	-	-
		n. JORDAN i. SEITZ		
<i>subclathratus</i> FRUHST.	Adonara	+	-	-
	Pantar	+	-	-
	Flores	+	-	-

Allerdings steht dieser Behauptung unsere Beobachtung aus dem Alas-Tal (Nord-Sumatra) gegenüber. Hier beobachteten wir allmorgendlich, wie *P. memnon*, *helenus*, *nephele* etc. beim Versuch den Alas zu überqueren, von schwalbenähnlichen Vögeln gezielt gejagt und teilweise weggeschnappt wurden. Trotz dieser starken Bedrohung gelang es allerdings immer wieder erstaunlich vielen Faltern, den Fluß unbeschadet zu überqueren.

Unter den Kleinsägern nennt MELL als Feinde *Crocidura murina* L. und *microtis* PTRS., die sogar die Imagines von *A. aristolochiae* (pharmakophage *Atrophaneura*-Art) angreifen und verzehren. In erster Linie sind Kleinsäger jedoch als Feinde der Raupen und Puppen zu sehen.

Fledermäuse kommen als Feinde auch kaum in Betracht. Nur zufällig nachts aufgestöberte Imagines dürften ihnen in sehr seltenen Fällen zum Opfer fallen.

Die wichtigsten und gefährlichsten Feinde sind unter den Insekten selbst zu suchen, es sind die zahlreichen, die ersten Stände bedrohenden, Hymenopteren, Dipteren und Heteropteren, die aber für diese Arbeit ohne Belang sind.

II) Diskussion

Wie gezeigt werden konnte, lassen sich neben oberflächlichen habituellen Übereinstimmungen zwischen *P. memnon* und seinen pharmakophagen „Vorbildern“ erhebliche Differenzen feststellen, die nicht nur die Tracht, sondern vor allem die Verbreitung und das Verhalten der Arten betreffen.

Ogleich diese habituelle Übereinstimmung zwischen „Vorbildern“ und „Nachahmern“ sehr oberflächlich ist, läßt sie sich nicht verleugnen. Man kann nun für den Fall, daß die jeweils einander entsprechenden Arten miteinander vergesellschaftet sind oder dies zu früheren Zeitpunkten einmal waren, mit MORRELL (1953) einer bedingten Schutzwirkung zustimmen: Ein Feind (Vogel), der einmal eine unangenehme Erfahrung mit einem „Vorbild“ gemacht hat, wird sich vor allem bei Wiederholung eines solch unangenehmen Erlebnisses die Tracht eines solchen Falters mehr oder weniger deutlich einprägen. Bei einer Begegnung mit einem „Nachahmer“ kann nun der Fall eintreten, daß der Feind unsicher ist, was die Genießbarkeit dieses potentiellen Beuteobjektes betrifft, und zögert. Dieses Zögern des Feindes mag dem Falter genügen, um zu entkommen, was grundsätzlich einleuchtet, wenn man weiß, wie geschickt und rasch ein *polytes* oder *memnon* die drohende Gefahr spürend (s. u.), blitzschnell und zielsicher ein nahes Versteck aufsuchen und entkommen.

Der Einwand HAGEN's: „I. Ist der *P. nox* und noch mehr der *P. Doubledayi* um die Hälfte kleiner als die in Rede stehenden Weibchen-Formen von *P. Memnon*; wie soll nun ein so auffallendes verschiedenes Thier das scharfe Vogelauge zu täuschen im Stande sein, denn auf Schutz vor dem Weggeschnapptwerden durch Vögel kommt es ja bei der schützenden Nachahmung doch hauptsächlich an?“ kann zwar durch die nuancierte Betrachtungsweise MORRELL's weitgehend entkräftet werden, doch leitet er zu einem weiteren sehr wesentlichen Aspekt über, nämlich zu dem der Perception von Bewegungsabläufen, die ebenso als Muster wie die Tracht das Gedächtnisschema eines so hochgradigen „Augentieres“ wie dem Vogel

Tafel 1. (von l. n. r.)

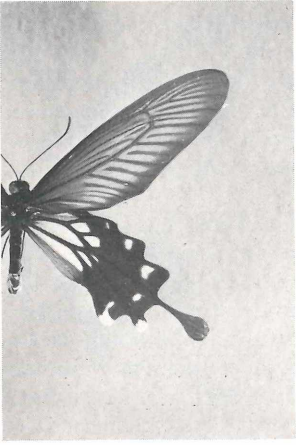
Obere Reihe

1. <i>A. coon</i> , Männchen	Java	5. f. <i>esperii</i>	Sumatra
2. <i>A. nox</i> , Weibchen	Malaysia	6. f. <i>laomedon</i>	Sumatra
3. <i>P. memnon</i> , Männchen	Nias		

Mittlere Reihe

4. <i>P. memnon</i> , Weibchen		7. f. <i>alcanor</i>	Taiwan
f. <i>distantianus</i>	Assam	8. f. <i>laomedon</i>	Java
		9. f. <i>anceus</i>	Nias

Tafel 1



prägen. Dazu schreibt MARX: „Es ist bekannt, daß Tiere (u. a. Vögel) neben ihrem Gedächtnisschema der Tracht ein Schema der Bewegung besitzen.“

Sicherlich wird erst die Kombination beider Gedächtnismuster zu einer Einheit den Vogel unter Normalbedingungen in vielen Fällen zum Beutefang stimulieren.

Im Zusammenhang mit diesem Diskussionspunkt werden die oben gezeigten, sehr deutlichen Verhaltensdiskrepanzen relevant, und wenn man unterstellt, daß eben diese Unterschiede wie Flugtechnik, Art und Dauer der Nahrungsaufnahme etc. von Vögeln sehr deutlich wahrgenommen und verarbeitet werden, so wird der „mimetische Schutzwert“ auch in der von MORRELL vorgeschlagenen Form stark in Frage gestellt.

Ergänzend seien hier Beobachtungen aus Süd-Indien (Malabar-Küste) angeführt, die an dem eng mit *memnon* verwandten *Citrus*-Fresser-Komplex *P. polytes* und seinen „Vorbildern“ *A. aristolochiae* und *A. hector* gemacht wurden: Sehr oft beobachtete ich Sperlinge, die in Gärten und Wäldchen die Weibchen von *P. polytes* verfolgten, während die gleichzeitig mit ihnen fliegenden *A. hector* und *aristolochiae* offenbar gar nicht beachtet wurden. Allerdings habe ich nie beobachtet, daß ein Vogel Erfolg gehabt hätte, denn blitzschnell ließen sich die Weibchen (auch Männchen, wenn sie verfolgt wurden) in einen Reisighaufen „fallen“, oder sie tauchten in einem Bambusdickicht oder der dichten, hartbelaubten Krone eines Citrusbäumchens unter und verließen ihr Versteck, in das ihnen der Vogel nicht folgen konnte, erst wieder, nachdem dieser seine Jagdbemühungen aufgegeben hatte.

Damit zeigt *P. polytes* ein ganz anderes Fluchtverhalten als seine „Vorbilder“, die bei einer drohenden Gefahr durch gesteigerte Fluggeschwindigkeit und plötzliche Richtungsänderungen zu entkommen versuchen, was von vielen Autoren einfach übersehen wird. Unter den neueren Autoren verweist WINTER-BLYTH auf diese Verhaltensunterschiede.

MARX schreibt dazu: „Warum aber wollen wir außer auf die Mimikry-Tracht auf das Mimikry-Verhalten so besonderes Gewicht legen? – Weil in diesem Punkt auch die heftigste Kritik versagen muß.“ Wenn man es sich allerdings so einfach macht wie MARX, der einige Beispiele aus der Literatur übernimmt und kritiklos wiedergibt, ohne den Wert dieser sogenannten Beobachtungen überprüft zu haben, nimmt man sich selbst von vornherein jeden Spielraum einer kritischen Betrachtung. Gerade viele ältere Autoren waren von der Mimikry-Theorie so begeistert, daß sie eine Fülle von erwünschten Befunden lieferten, die ernsthaften Beobachtungen kaum standhalten können. Dies gilt vor allem auch für das von MARX angeführte Beispiel von *P. (Chilasa) paradoxa*, der sich sehr gut, auch ohne daß er ein deutliches Fluchtverhalten zeigt, von seinen „*Euploea*-Vorbildern“ im Fluge unterscheiden läßt.

Im vorliegenden speziellen Falle wird also gerade der ethologische Aspekt unserer Überlegungen zu einem bedeutsamen Argument gegen die Mimikry-Theorie, denn sowohl die Be-

Tafel 2.

Obere Reihe

1. *P. memnon*, Weibchen

f. *distantianus*

Assam

2. f. *achates*

Sumatra

3. f. *thunbergi*

Riu Kiu

Mittlere Reihe

4. f. *agenor*

Taiwan

5. f. *isarcha*

Java

6. f. *butlerianus**

Assam

Untere Reihe

7. *P. lowi*, Männchen

Palawan

8. *P. lowi*, Weibchen

f. *zephyria*

Palawan

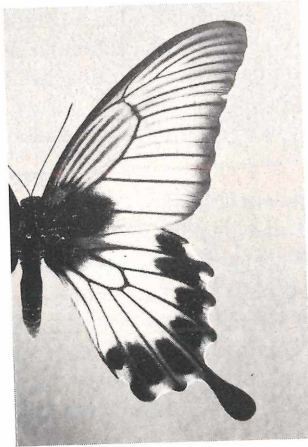
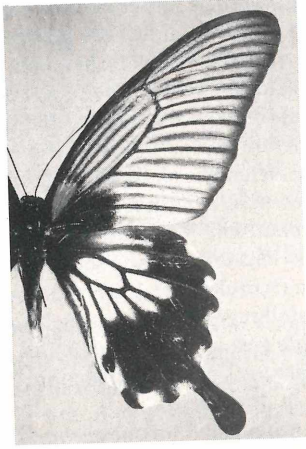
9. f. *suffusa*

Palawan

Von den zahlreichen weiblichen Morphen von *P. memnon* wurden in erster Linie solche Tiere gezeigt, die entweder wie die Abb. der Taf. 1 deutliche Übereinstimmungen mit den „Modellen“ zeigen, oder die, wie die auf Taf. 2 abgebildeten Tiere, besonders markant gezeichnet sind, jedoch ohne „Vorbild“ bleiben.

* Der weiblichen Morphe *butlerianus* entspricht eine von Assam bis Singapore vorkommende „Modell-Art“, *Atrophaneura varuna*, für die im Prinzip das gleiche gilt wie für *A. nox*, die von *varuna* in Malaya, Burma und Assam vertreten wird.

Tafel 2



obachtungen an *memnon* in Sumatra als auch an *polytes* in Indien, zeigen, daß zumindest Vögel in der Lage zu sein scheinen, zwischen genießbarem „Nachahmer“ und ungenießbarem „Vorbild“ zu unterscheiden, um gezielt Jagd auf die genießbare Beute zu machen.

Die rezente Häufigkeit von *memnon*, die von verschiedenen Autoren auf den mimetischen Selektionsvorteil zurückgeführt wird, ist nach CORBET & PENDLEBURY in erster Linie eine Folge des kultivierten Citrusanbaus. In der Tat liegt hier ein sehr großer Vorteil gegenüber konkurrierenden Arten wie *P. helenus*, *nepheles*, *iswara* etc. begründet. Auf Grund ihrer monophagen Lebensweise sind diese Arten eng an ihren Waldbiotop gebunden und müssen deshalb heute zahlenmäßig hinter *memnon*, der ein Kulturfolger ist, zurückstehen. Die Tatsache allein, daß diese Arten ohne „mimetische Vorbilder“ auskommen, deutet auf die Fragwürdigkeit der Mimikry hin. In diesem Zusammenhang sei nochmals auf die Tatsache verwiesen, daß *memnon* selbst in etwa einem Drittel seines Verbreitungsgebietes „mimetischen Schutz“ entbehrt und trotz heftiger Nachstellungen (MELL) entbehren kann, ohne in seinem Bestand gefährdet zu sein. Weiterhin konnte gezeigt werden, daß z. B. in Nord-Sumatra Morphen fliegen, die kein oder ein „falsch gefärbtes Vorbild“ haben und dennoch zahlenmäßig sehr stark sind oder gar über andere Formen dominieren.

So bleibt auch die ungeschwänzte weibliche Morphe *agenor* (*isarcha*) in Java vorbildlos, stellt aber unzweifelhaft die dominierende ungeschwänzte Form, eine Tatsache, die in krassem Gegensatz zur Forderung der Mimikry-Theorie steht.

Weiterhin spricht auch die Existenz solcher Arten wie *P. lowi* von Palawan und *P. ascalaphus* von Celebes, die habituell dem *memnon* gleichen und diesen in den genannten Gebieten ersetzen, gegen die Mimikry-Theorie. Beide Arten haben keine „Vorbilder“ und konnten sich dennoch zu ausgesprochenen Kulturfolgern entwickeln. In Analogie dazu sei auf die ebenfalls ungeschützten Arten *P. rumanzowia* von den Philippinen und *P. deiphobus* von den Molukken verwiesen, die ähnlich wie *memnon* und *polytes* zu Kulturfolgern geworden sind.

Mit fortschreitender Entwicklung entfalteten die Arten der *memnon*-Gruppe auf Grund einer hohen genetischen Potenz ein breites Morphenspektrum. Innerhalb der Gruppe gibt es nun eine Abstufung, wobei nach PIEPERS und JORDAN monomorphe Arten wie *P. mayo* von den Andamanen und *P. ascalaphus* von Celebes deutlich „primitiver“ sind als z. B. der dimorphe *P. lowi* von Palawan (Taf. 2) oder gar der polymorphe *P. memnon*, der neben den phylogenetisch alten Mustern immer wieder Neukombinationen produziert, deren tatsächlichen selektiven Wert wir bei der Kürze des Beobachtungszeitraumes keineswegs absehen können. Unabhängig von diesem graduellen morphologischen Aufstieg ist allen Angehörigen der Gruppe die breite physiologisch-ökologische Reaktionsnorm eigen, die diesen Arten gegenüber zahlreichen konkurrierenden Arten die entscheidenden Vorteile sichert.

Im Hinblick auf die genetischen Aspekte dieses Problemkreises erscheinen die Arbeiten von CLARKE & SHEPPARD von besonderem Interesse. Zunächst an dem afrikanischen Citrusfresser *P. dardanus*, dann auch an *P. polytes* und *memnon* untersuchten die beiden britischen Genetiker die Ursachen und Abläufe der Mutationen, Modifikationen etc. der betreffenden Arten.

Sie gelangten dabei zu etwa folgendem Ergebnis, das auch von anderen Wissenschaftlern bestätigt wird:

Erwartungsgemäß treten keine „Nachahmer“ fertig auf, sondern die zufällige Mutation einer ungeschützten Art zeigt eine gewisse Ähnlichkeit mit einer geschützten Art, wodurch die nachahmende Art einen gewissen Vorteil erfährt, der dazu führt, daß sich das mutierte Gen weiter verbreitet und diese entsprechende Form dominierend für eine Population wird. Diese Form kann im Laufe der Zeit so weit modifiziert werden, bis eine sehr große Ähnlichkeit mit dem „mimetischen Vorbild“ erreicht wird, wodurch die Situation des „Nachahmers“ bis zu einem gewissen Optimum verbessert wird.

Prinzipiell mag dagegen nichts einzuwenden sein, nur scheint mir im vorliegenden Fall die Ähnlichkeit nicht zufällig, sondern wie bereits betont, notwendigerweise eine Reminiszenz an den zugrundeliegenden Basistypus zu sein.

Sicher sind die durch groß angelegte Versuche gefundenen Ergebnisse CLARKE'S, so auch die Zahlenverhältnisse zwischen den einzelnen Morphen mit einer Dominanz der Hauptmorphen und damit z. T. auch der eigentlichen „Nachahmer“, richtig. Jedoch geht die Schlußfolgerung, sofern sie eine Selektion auf der Basis der Mimikry beinhaltet, aus den oben genannten ökologischen und zoogeographischen Gründen an der Realität vorbei.

Eine Selektion kann da nicht stattfinden, wo es nichts zu selektieren gibt. Dieser Fall ist zumindest überall dort gegeben, wo die weiblichen *memnon*-Morphen keine oder „falsche Vorbilder“ besitzen; dabei sind diese für einen potentiellen Feind zur Orientierung unerlässlich.

Wie bereits mehrfach angedeutet, geht es im Falle des *P. memnon* nicht um ein morphologisches Selektionskriterium, sondern um ein physiologisch-ökologisches. Die hohe genetische Potenz, die einerseits *memnon* eine erstaunliche morphologische Variabilität ermöglicht, realisiert andererseits eine, gegenüber den phylogenetisch älteren *Atrophaneura*-Arten, wie auch zahlreichen jüngeren Citrusfressern, gesteigerte ökologische Valenz, die es der Art erlaubt, auf einer Vielzahl von Rutaceen zu fressen und in zunehmendem Maße die beschatteten Räume zu verlassen (dies möglicherweise auch bedingt durch eine stärkere Entwicklung der Flugmuskulatur, die zu schnellerem und anders geartetem Flug befähigt), und halboffene und offene Gebiete mit einem Minimum an Feuchtigkeit und Schatten zu besiedeln. Damit besitzt *memnon* zweifellos einen hohen Selektionsvorteil gegenüber zahlreichen jüngeren konkurrierenden Arten, wie auch gegenüber den „Vorbildern“, die auf Grund ihrer monophagen Lebensweise zwingend auf ihren Primärbiotop oder wenigstens auf regenerierende Sekundärlandschaften mit starkem Baumbesatz und entsprechendem Nahrungsangebot angewiesen sind. Als Kulturfolger hat *memnon* heute mit einem überreichen Futterangebot eine deutlich gesteigerte Vermehrungsrate, die ihn anderen Arten zahlenmäßig überlegen macht.

Durch die rapide fortschreitende Vernichtung primärer Landschaften, wird in dem Maße den „Vorbildern“ der Lebensraum entzogen, wie er dem „Nachahmer“ bereitet wird. Mit der progressiven Entwicklung von *memnon* geht also zwangsläufig die regressive Entwicklung seiner „Vorbilder“ einher, sofern der Umweltvernichtung nicht Einhalt geboten wird.

So zeichnet sich die gesamte Entwicklungstendenz im Falle des *P. memnon* nicht als Folge eines mimetischen Selektionswertes ab, sondern als Folge eines ökologischen Selektionsdruckes, dem *memnon* auf Grund seiner hohen ökologischen Valenz entgegentreten kann, während die „Vorbilder“ und verschiedene konkurrierende Arten auf Grund ihres „primitiveren“ Status keine, zumindest im Augenblick erkennbare, Ausweichmöglichkeit besitzen. Wie angedeutet, sind die eigentlichen Feinde von *memnon* unter den Insekten selbst zu suchen, die in erster Linie die ersten Stände dieser und verwandter Arten bedrohen. In diesem Zusammenhang ist die Frage nach der Resistenz gegenüber Ei- oder Raupenparasiten interessant und eine mündliche Mitteilung von TREADAWAY mag die Problematik dieses Selektionsfaktors abschließend andeuten:

P. demolus, eine unserem Schwalbenschwanz ähnelnde, nicht durch Vorbilder geschützte Art, war bis vor etwa 15–20 Jahren auf den Philippinen noch nicht präsent. Durch die Einfuhr von Citruspflanzen von Taiwan und dem südostasiatischen Festland wurde die Art auf den Philippinen eingeschleppt und zählt dort heute zu den verbreitetsten Kulturfolgern überhaupt. Ja, sie verdrängt ganz augenscheinlich den konkurrierenden *polytes*, was TREADAWAY auf Grund seiner Zuchterfahrungen darauf zurückführt, daß *P. polytes* wesentlich anfälliger gegenüber Ei- und Raupenparasiten ist als *demoleus*.

Es wäre interessant zu wissen, ob *memnon* über eine ähnlich starke Resistenz verfügt wie *demoleus*.

Zusammenfassung und Schluß

1. *Papilio memnon* ist ein Tagfalter, der die Erscheinung des Sexualdimorphismus und im weiblichen Geschlecht das Phaenomen des Polymorphismus zeigt.
2. Einige weibliche Morphen gleichen auf Grund phylogenetischer Bezüge habituell den Aristolochienfaltern *Atrophaneura nox* und *coon*.
3. Diese weiblichen Morphen werden dauernd modifiziert, wobei bestimmte Hauptmorphen dominieren.
4. *P. memnon* besitzt eine höhere ökologische Valenz als die ihm zugeordneten „Vorbilder“ und zahlreiche seiner citrusfressenden Verwandten, weshalb er trotz grundlegender Veränderung seines Lebensraumes überlebte, ja sogar zum Kulturfolger wurde.
5. Der Wert eines „mimetischen Schutzes“ wird in Frage gestellt, da auf Grund ökologischer, ethologischer und zoogeographischer Befunde eine Selektion auf der Basis der Mimikry allein weder notwendig noch effizient gewesen ist, oder zumindest heute nicht mehr ist.

Abschließend sei nochmals der phylogenetische Aspekt angesprochen. Wie gezeigt wurde, sind „Vorbilder“ und „Nachahmer“ eng miteinander verwandt, indem sie zwar verschiedenen Gattungen, jedoch einer Familie angehören, wobei die phylogenetisch jüngeren „Nachahmer“ auf eine gemeinsame Wurzel mit ihren „Vorbildern“ zurückgehen. Nach der BATES'schen Forderung sollten die „mimetischen Partner“ jedoch nicht unmittelbar miteinander verwandt sein, ein Postulat also, das im vorliegenden Falle nicht erfüllt ist. Dies würde bedeuten, daß diejenigen Autoren, die eine „mimetische Partnerschaft“ zwischen den betreffenden Arten konstruieren, bereits in einer entscheidenden Voraussetzung irren.

Summary

1. *Papilio memnon*, a citrus feeding palatable butterfly of the Asiatic Region, shows the phenomenon of sexual dimorphism and in the female sex polymorphism.
2. Some female forms resemble in their patterns the poisonous, unpalatable Aristolochia feeding species *Atrophaneura nox* and *coon* (resp. *varuna* in India). There is a close phylogenetic relationship between the species concerned.
3. The female forms pass a permanent process of variation and modification, producing a lot of different forms; yet there is a predominance of certain tailed and tailless main forms.
4. A very high ecological standard enabled *P. memnon* not only to survive, but to become an abundant butterfly in cultured areas, though his primary habitat is going to be more and more destroyed.
5. The protective value of mimicry in the special case of *P. memnon* is negotiated, as ecological, ethological, zoogeographical, and phylogenetic aspects show that there is neither a necessity nor an efficiency of such a protection. The advantages, regarding natural selection, of *P. memnon*, if compared with other citrus feeding species, are based on its high ecological standard, more than on the doubtful value of mimetic patterns.

Literaturverzeichnis

- BRYK, F. in STRAND, E., 1930: Lepidopterorum Catalogus. Pars 37 Papilionidae II. – Berlin.
CLARKE, C. A. & P. M. SHEPPARD, 1971: Further studies on the genetics of the mimetic butterfly *Papilio memnon* L. – Phil. Trans. R. Soc. Lond. (B) 263: 35–70.

- CORBET, A. S. & H. M. PENDLEBURY, 1956: The Butterflies of the Malay Peninsula. – Second Ed. revised and enlarged, London, Edinburgh.
- DISTANT, W. L., 1882–1886: *Rhopalocera Malayana*. Penang.
- EVANS, W. H., 1932: Identification of Indian Butterflies. – Second Ed., revised. Madras.
- FLEMING, W. A., 1975: siehe Arbeit ROESLER
- FORD, E. B., 1944 a: Studies on the chemistry of pigments in the Lepidoptera, with reference to their bearing on systematics. III. The red pigments of the Papilionidae. – Proc. R. ent. Soc. Lond. (A) 19: 92–106.
- 1944 b: dto. IV. The classification of the Papilionidae. – Trans. R. ent. Soc. Lond. 94: 201–223.
- 1945: Polymorphism. – Biol. Rev. 20: 73–88.
- FRYER, J. C. F., 1913: An investigation by pedigree breeding into the polymorphism of *Papilio polytes* Linnaeus. – Philos. Trans. (B) 204: 227–254.
- HAGEN, B., 1894: Verzeichnis der von mir auf Sumatra gefangenen *Rhopaloceren*. – Iris VII: 1–41. Dresden.
- JACOBSSON, E., 1909: Beobachtungen über den Polymorphismus von *Papilio memnon* L. – Tijdschr. Ent. 52: 125–157.
- KERSHAW, J. C., 1905–07: The Butterflies of Hong Kong.
- LEECH, J. H., 1892–94: Butterflies from China, Japan, and Corea. – London.
- MARX, H., 1956: s. Arbeit ROESLER.
- MELL, R., 1922: s. Arbeit ROESLER.
- 1938: Beiträge zur Fauna sinica XVII. Inventur und ökologisches Material zu einer Biologie der südchinesischen Lepidopteren. – Dt. Ent. Z. 1938: 197–345. Berlin.
- MORRELL, R., 1953: *Papilio memnon agenor* in Singapore: Some problems of mimicry. – Malayan Nature Journal 8: 109–115.
- ROEPKE, W., 1935–42: *Rhopalocera Javanica*. – Wageningen (1935: I. Fam. Papilionidae en Pieridae).
- ROESLER, R. U. & P. V. KÜPPERS, 1973: s. Arbeit ROESLER.
- 1974: s. Arbeit ROESLER.
- ROTHSCHILD, W., 1895: A revision of the Papilios of the Eastern Hemisphere, exclusive of Africa. – Novit. Zool. 2: 167–463.
- SEITZ, A., 1927: s. Arbeit ROESLER.
- TAKASHI SHIROZU, 1960: Butterflies of Formosa in Colour. – Hoikusha.
- TALBOT, G., 1939: The Fauna of British India, including Ceylon and Burma. Butterflies Vol. I (Papilionidae, Pieridae) London.
- TOXOPEUS, L. J., 1930: De Soort als Functie van Plaats en Tijd getoetst aan de Lycaenidae van het Australaziatisch Gebied. – Amsterdam.
- WALLACE, A. R., 1869: The Malay Archipelago. – London.
- WICKLER, W., 1968: s. Arbeit ROESLER.
- WINTER-BLYTH, M. A., 1957: Butterflies of the Indian Region. – Bombay.
- YOKOYAMA, M. & M. WAKABAYASHI, 1971: Coloured Illustrations of the Butterflies of Japan.
- ZEUNER, F. E., 1943: Studies in the systematics of *Troides* and its allies. – Trans. Zool. Soc. Lond. 25: 107–184.

Anschrift des Verfassers:

Dipl.-Biol. PETER V. KÜPPERS, Entomologische Abteilung der Landessammlungen für Naturkunde,
Erbprinzenstraße 13, Postfach 4045
D-7500 Karlsruhe 1

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Beiträge zur naturkundlichen Forschung in Südwestdeutschland](#)

Jahr/Year: 1977

Band/Volume: [36](#)

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

Artikel/Article: [Beiträge zur Kenntnis der Insektenfauna Sumatras Teil 6: Betrachtungen zum Problemkreis "Mimikry" am Beispiel südostasiatischer Insekten 113-151](#)