

57615

NH



# SPIXIANA

Zeitschrift für Zoologie

**Konvergente Farbmusterentwicklungen  
bei Tagfaltern**

**Freilanduntersuchungen  
in Asien, Afrika und Lateinamerika**

**Walter Winhard**



## ZEITSCHRIFT FÜR ZOOLOGIE

herausgegeben von der

ZOOLOGISCHEN STAATSSAMMLUNG MÜNCHEN

SPIXIANA bringt Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Zoologischen Systematik mit Schwerpunkten in Morphologie, Phylogenie, Tiergeographie und Ökologie. Manuskripte werden in Deutsch, Englisch oder Französisch angenommen. Pro Jahr erscheint ein Band zu drei Heften.

Umfangreiche Beiträge können in Supplementbänden herausgegeben werden.

SPIXIANA publishes original papers on Zoological Systematics, with emphasis on Morphology, Phylogeny, Zoogeography and Ecology. Manuscripts will be accepted in German, English or French. A volume of three issues will be published annually. Extensive contributions may be edited in supplement volumes.

Redaktion – Editor-in-chief  
M. BAEHR

Fotoarbeiten: M. MÜLLER

Einbandgestaltung: Architekturbüro H.-J. SCHMIDT-SCHICKETANZ und Partner Dipl. Ing. Jan LEWERENZ  
Grundriß und Schnitt der Zoologischen Staatssammlung

Manuskripte, Korrekturen und Besprechungsexemplare sind zu senden an die  
Manuscripts, galley proofs, commentaries and review copies of books should be addressed to

Redaktion SPIXIANA  
ZOOLOGISCHE STAATSSAMMLUNG MÜNCHEN  
Münchhausenstraße 21, D-81247 München  
Tel. (089) 8107-0 – Fax (089) 8107-300

**SPIXIANA – Journal of Zoology**  
published by  
**The State Zoological Collections München**

Die Deutsche Bibliothek - CIP-Einheitsaufnahme

**[Spixiana / Supplement]**

Spixiana : Zeitschrift für Zoologie / hrsg. von der Zoologischen Staatssammlung, München.

Supplement. - München : Pfeil

Früher Schriftenreihe  
ISSN 0177-7424

21. Winhard, W.: Konvergente Farbmusterentwicklungen bei Tagfaltern. - 1996

**Winhard, Walter:**

Konvergente Farbmusterentwicklungen bei Tagfaltern : Freilanduntersuchungen  
in Asien, Afrika und Südamerika / von Walter Winhard. - München : Pfeil, 1996

Zugl.: München, Univ., Diss., 1996

(Spixiana : Supplement ; 21)

ISBN 3-931516-11-3

Copyright © 1996 by Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München

Alle Rechte vorbehalten – All rights reserved.

No part of this publication may be reproduced, stored in a retrieval system, or transmitted in any form or by any means, electronic, mechanical, photocopying or otherwise, without the prior permission of the copyright owner.

Applications for such permission, with a statement of the purpose and extent of the reproduction, should be addressed to the Publisher, Verlag Dr. Friedrich Pfeil, P.O. Box 65 00 86, D-81214 München, Germany.

ISSN 0177-7424 – ISBN 3-931516-11-3

Printed in Germany

**Verlag Dr. Friedrich Pfeil, P.O. Box 65 00 86, D-81214 München, Germany**

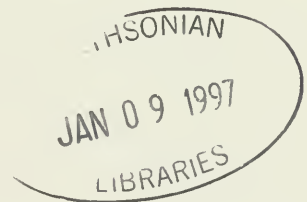
Tel. (089) 74 28 270 – Fax (089) 72 42 772 – E-Mail: 100417.1722@compuserve.com

# Konvergente Farbmusterentwicklungen bei Tagfaltern

Freilanduntersuchungen  
in Asien, Afrika und Südamerika

Walter Winhard

Dissertation der Fakultät für Biologie  
der Ludwig-Maximilians-Universität München



Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München





## Konvergente Farbmusterentwicklungen bei Tagfaltern

Freilanduntersuchungen  
in Asien, Afrika und Südamerika

Von Walter Winhard

Winhard, W. (1996): Konvergente Farbmusterentwicklungen bei Tagfaltern. Freilanduntersuchungen in Asien, Afrika und Südamerika. – Spixiana Suppl. 21: 1-192

Some major aspects of the phenomenon of mimicry remain puzzling. The evaluation of collected specimens clearly shows the well-known forms of mimicry, i.e. Batesian and Müllerian mimicry, but extensive observations in nature give a more complicated picture, which is not so easily explained by the 'classical' forms of mimicry. In many cases, the obvious similarities of butterflies in their natural habitats do not fit the theories of Batesian or Müllerian mimicry either. The frequency of 'models' and 'mimics' may also not be in accordance with the expectations drawn from theory.

During extensive field work in South-East Asia, Africa and South America, an additional and more generalizing theory has been developed to explain patterns of similarity among syntopic and synchronously occurring tropical butterflies. In general, a considerable number of species converge in their overall appearance in flight, but if attacked by birds, the different species try to escape with different patterns of evasive behaviour, flight speed and directional changes, thereby creating a 'confusion group'. This reduces the chances of learning on the part of the predators and prevents a more pronounced convergence on the part of the prey, the palatable butterflies. In some cases wing structures, such as elongated tails, serve to deceive predators. Species of very different systematic position may thus partake in this kind of mimicry grouping without being forced to develop the high degree of conformity typical of Batesian mimicry, as it is sufficient for the similarity to be apparent during rapid and mostly erratic flight.

The new results provide a broader view of the mimicry phenomenon and they make the process of fine tuning in the classical forms of mimicry more plausible. The findings in this paper are supported by an extensive array of examples.

(For more detailed information in English, see Summary on page 111, in Spanish on page 113.)

Dr. Walter Winhard, Austr. 4, D-87666 Pforzen.

## Inhalt

1. Einleitung	
1.1. Problemstellung	7
1.2. Batesche Mimikry	8
1.3. Müllersche Mimikry	9
1.4. Ähnlichkeit genießbarer Arten	10
1.5. Freßfeinde	10
1.6. Chemische Verteidigung bei Faltern	12
2. Beobachtungsorte	
2.1. Auswahl der Beobachtungsorte	13
2.2. Der Khao Phra Thaew-Naturpark in Thailand	14
2.3. Die kenianische Küstenregion	15
2.4. Beobachtungsorte in Südamerika	16
3. Erhebung der Befunde und Methodik der Untersuchungen	
3.1. Bestimmung und Präparation der auftretenden Arten	18
3.2. Erfassung des Verhaltens	
3.2.1. Ermittlung der Falterhäufigkeit	18
3.2.2. Durchschnittliche Häufigkeit des Wechsels der Flugrichtung pro Sekunde und Fluggeschwindigkeit	21
3.2.3. Sonstiges Verhalten	22
3.3. Attacken der Freßfeinde	
3.3.1. Direkte Beobachtung	22
3.3.2. Indirekte Erschließung	22
3.4. Fütterungsexperimente	23
3.5. Statistische Auswertung der gewonnenen Daten (Meßergebnisse)	
3.5.1. Flugrichtungswechsel und Fluggeschwindigkeit	24
3.5.2. Falterhäufigkeit und Verteilung der Attacken von Freßfeinden	24
3.6. Gesichtspunkte für die Zusammenstellung der Farbbilder	25
4. Ergebnisse und Diskussion der Befunde	
4.1. Flugverhalten der Tagfalter	
4.1.1. Durchschnittliche Häufigkeit des Flugrichtungswechsels pro Sekunde und Fluggeschwindigkeit	25
4.1.2. Änderungen des Flugverhaltens bei äußeren Einwirkungen (Störungen) und bei der Balz	29
4.1.3. Besondere Anpassungen an die Bedrohung durch Freßfeinde (Feindvermeidungsverhalten der Falter)	32
4.1.4. Diskussion	33
4.2. Selektionsdruck auf die Tagfalter	
4.2.1. Häufigkeit der Attacken gegen schmackhafte und ungenießbare Falter	34
4.2.2. Wie Freßfeinde Falter jagen (Jagdmethoden der Freßfeinde)	35
4.2.3. Diskussion	36
4.3. Fütterungsexperimente	
4.3.1. Verlauf	37
4.3.2. Diskussion	39
4.4. Typische Fälle Batescher und Müllerscher Mimikry	
4.4.1. Thailändische Faltergemeinschaften	
4.4.1.1. <i>Pachliopta aristolochiae</i> , <i>Atrophaneura coon</i> , die ♀-form <i>polytes</i> von <i>Papilio polytes</i> und die ♀-form <i>distantianns</i> von <i>Papilio menemon</i> als Ähnlichkeitskomplex in Thailand (Abb. 8.16-17; mit Diskussion)	40

4.4.1.2. Danainae (vor allem der Gattung <i>Euploea</i> ) und ihre Nachahmer im Khao Phra Thaew-Forest-Park (Abb. 8.18-23; mit Diskussion) .....	45
4.4.2. Südamerikanische Faltergemeinschaften	
4.4.2.1. Mimikryringe mit den Pieridenarten <i>Dismorphia amphione</i> bzw. <i>Dismorphia astynome</i> und <i>Dismorphia astyocha</i>	
4.4.2.1.1. <i>Hypothesis lycaste antonia</i> und ähnliche Arten in der Westkordillere Ecuadors (Abb. 8.24; mit Diskussion) .....	50
4.4.2.1.2. Ein vergleichbarer Mimikryring in den Wäldern um die Wasserfälle des Iguazú (Abb. 8.25; mit Diskussion) .....	54
4.4.2.2. <i>Heliconius erato</i> und <i>Heliconius melpomene</i> (Abb. 8.27), <i>Heliconius clysonymus</i> und <i>Heliconius hecalesia eximius</i> (Abb. 8.28) in Ecuador, <i>Heliconius erato phyllis</i> (Abb. 8.26, rechts unten) bei den Wasserfällen des Iguazú (mit Diskussion) .....	56
4.4.2.3. <i>Heliconius erato</i> und <i>Eresia lansdorfi</i> in den argentinischen und brasilianischen Wäldern um die Wasserfälle des Iguazú (Abb. 8.26, rechte Spalte; mit Diskussion) .....	59
4.4.2.4. <i>Heliconius erato</i> und <i>Adelpha isis</i> in den argentinischen und brasilianischen Wäldern um die Wasserfälle des Iguazú, <i>Adelpha lara</i> und ähnliche Arten im südlichen Ecuador (Abb. 8.29; mit Diskussion) .....	61
4.4.3. Afrikanische Faltergemeinschaften	
4.4.3.1. <i>Amauris niavus dominicanus</i> und ähnliche Arten an der kenianischen Küste ( <i>Papilio</i> <i>dardanus tibullus</i> ♀-f. <i>hippocooides</i> , <i>Hypolimnas dubius wahlbergi</i> , <i>Hypolimnas usambara</i> , <i>Euxanthe wakefieldi</i> ♀; Abb. 8.30; mit Diskussion) .....	63
4.4.3.2. <i>Cymothoe beckeri</i> und <i>Othoeda planax</i> (Abb. 8.10; mit Diskussion) .....	67
4.5. Typische Fälle konvergenter Farbmusterentwicklungen bei Tagfalterarten, die nicht durch schlechten Geschmack geschützt sind	
4.5.1. Ecuadorianische Faltergemeinschaften	
4.5.1.1. <i>Lymanopoda nivea</i> (Satyrinae) und ähnliche Arten im Andenhochland westlich von Otavalo (Ecuador, Provinz Imbabura; Abb. 8.33; mit Diskussion) .....	67
4.5.1.2. <i>Aravaeus togaria</i> (Theclinae, Lycaenidae), <i>Leucochinona lagora</i> (Riodininae, Lycaenidae) und ähnliche Arten in der westlichen Präkordillere Ecuadors (Abb. 8.34) .....	70
4.5.1.3. Diskussion: Ähnlichkeit genießbarer Arten: Die neue Hypothese .....	72
4.5.1.4. Ausblick (Abb. 8.35,36; mit Diskussion) .....	74
4.5.2. Afrikanische Faltergemeinschaften	
4.5.2.1. <i>Eronia leda</i> und <i>Colotis auxo incretus</i> (Abb. 8.37) .....	75
4.5.2.2. <i>Pseudacraea semire</i> und <i>Graphium</i> arten (Abb. 8.39) .....	75
4.5.2.3. Diskussion: Schutz durch Frustration der Freßfeinde? .....	76
4.5.3. Thailändische Faltergemeinschaften	
4.5.3.1. <i>Cupha erymanthis</i> und <i>Cirrochroa orissa</i> (Abb. 8.41) .....	77
4.5.3.2. Der besondere Fall der Gattung <i>Lamproptera</i> (Abb. 8.42,43) .....	77
4.5.3.3. Ähnlichkeitskomplexe genießbarer Arten (Abb. 8.44,45) .....	78
4.5.3.4. Diskussion .....	81
4.6. Analyse komplexer Ähnlichkeitsgruppen und Ausbildung von Formen innerhalb einer Art, insbesondere im weiblichen Geschlecht	
4.6.1. Ansammlungen kleinerer Ithomiinae und ähnlicher Arten in der westlichen Präkordillere Ecuadors (Abb. 8.46a,b; mit Diskussion) .....	82
4.6.2. Die Bedeutung von Weibchenformen bei Pieriden	
4.6.2.1. <i>Eurema senegalensis</i> und <i>Dixcia spilleri</i> (Abb. 8.47,48), <i>Colotis eucharis evarne</i> und <i>Colotis auxo incretus</i> , die Weibchenformen von <i>Colotis ione</i> (Abb. 8.49,50; Kenia) .....	86
4.6.2.2. <i>Colias lesbia</i> und <i>Colias dimera</i> in den Anden Ecuadors (Provinzen Imbabura und Tungurahua; Abb. 8.51) .....	88
4.6.2.3. <i>Colias lesbia</i> in Nord- und Westargentinien (Abb. 8.51) .....	89
4.6.2.4. <i>Colias vautieri</i> am Ostrand der südargentinischen Anden (Abb. 8.52) .....	92
4.6.2.5. <i>Colias blameyi</i> im Andenhochland Nordargentinien (Abb. 8.53) .....	92
4.6.2.6. Zusammenfassende Diskussion .....	93
4.6.3. Die Formen von <i>Appias nero</i> und ähnliche Arten (Thailand; Abb. 8.54,55; mit Diskussion) .	95
4.6.4. <i>Mylothris agathina</i> und ihre "Nachahmer" (Kenia; Abb. 8.56-58; mit Diskussion) .....	97
4.6.5. <i>Amauris ochlea</i> und ähnliche Arten an der kenianischen Küstenregion (Abb. 8.32; mit Diskussion) .....	101

4.7. Abschließende Diskussion .....	102
5. Zusammenfassung / Summary / Resumen	
5.1. Zusammenfassung .....	109
5.2. Summary .....	111
5.3. Resumen .....	113
6. Danksagung .....	116
7. Abkürzungen .....	116
8. Farbbilder .....	116
9. Literatur .....	175
10. Anhang: Detaillierte Meßdaten .....	180
11. Index der in der Arbeit erwähnten Arten .....	187

## 1. Einleitung

### 1.1. Problemstellung

#### Was macht Schmetterlinge erstaunlich ähnlich, wenn nicht Verwandtschaft?

Wer schon des öfteren in entomologischen Sammlungen die Farbenpracht und Vielfalt tropischer Tagfalter bestaunt hat und auch um die Artenmannigfaltigkeit in tropischen Wäldern weiß, ist mitunter sehr enttäuscht, wenn er selbst zum ersten Mal die Tagfalter eines Tropenwaldes in Augenschein nehmen kann. Es geht ihm dann vielleicht wie dem Ökologen, der OWEN (1971, S. 1) in Uganda besuchte und der von diesem in den Budongo Forest geschickt wurde, einem der artenreichsten ostafrikanischen Wälder. Dieser kehrte ein paar Tage später zurück und meldete, er habe zwar sehr viele Tagfalter gesehen, aber nur sehr wenige verschiedene Arten. Ganz ähnlich erging es mir, als ich nach umfangreichen Erfahrungen in Afrika und Asien zum ersten Mal in Südamerika ein Primärwaldgebiet aufsuchte, das mir der peruanische Falterexperte LAMAS sehr empfohlen hatte. Im Naturschutzgebiet Tambopata der Provinz Madre de Dios im Südosten Perus trat mir anstatt der auf Grund des Studiums von Schmetterlingsbüchern erwarteten Vielfalt eine 'Eintönigkeit' von Typen entgegen: Die großen Ithomiinen waren alle rotbraun, die kleineren transparent, die Heliconier hatten alle auf schwarzem Grund rotbraune Zeichnungselemente, auf den Hinterflügeln in Form von radiär angeordneten Strahlen, oder sie waren gelb-schwarz mit blauem Metall-Glanz. Vertreter anderer Familien, die ich zunächst gar nicht bewußt wahrnahm und vielfach nur versehentlich entdeckte, reihten sich in Aussehen und Verhalten in die beschriebenen Typen ein.

Hat man nun aber erst einmal die Tagfalterfauna eines Gebietes besser kennengelernt und möchte unter den häufigeren, bereits vertrauten Faltern weitere Arten entdecken, die einem noch nicht zu Gesicht gekommen sind, lernt man trotz großer Anstrengungen eigentlich nie, gewisse ähnliche Arten im Flug zu unterscheiden. Immer wieder hält man eine seltene Art für eine am selben Ort fliegende häufige und erfährt von seinem Irrtum oft nur durch Zufall, wenn man den Falter z.B. fängt und genauer inspiziert. Da hilft es meistens wenig, daß man die entsprechenden Arten im präparierten Zustand ohne weiteres unterscheiden kann, da vielfach im Freiland die für die Differenzierung entscheidenden Merkmale nicht zu erkennen sind, sei es, daß der Falter mit zusammengeklappten Flügeln irgendwo sitzt und nur die oft kryptische Unterseite der Hinterflügel und wenig von den Vorderflügeln zeigt, sei es, daß er herumfliegt.

Schon wenn der Falter langsam und relativ geradlinig fliegt, sind die Farbeindrücke, die von ihm ausgehen, für den Menschen und vermutlich auch für die bedeutsamsten Freßfeinde der Falter, die Vögel, ganz anders.

Sieht man den Falter nicht direkt von oben, was meistens der Fall ist, so beeinflussen je nach Blickwinkel auch oder überwiegend die Flügelunterseiten die Farbeindrücke. Einzelheiten der Zeichnung und Färbung lassen sich nicht mehr genau erfassen. Je nachdem, wie intensiv und unter welchem Einfallswinkel die Sonnenstrahlen auf die Flügel treffen, Zustände, die sich bei einem fliegenden Falter innerhalb von Sekundenbruchteilen ändern können, stellt sich das fliegende Objekt dem Auge auch wieder anders dar. Man denke dabei nur an die großen Helligkeitsunterschiede zwischen schattigen Stellen unter dem Laubdach der Urwaldriesen und den Lichtungen.

Fliegt der Falter schnell, bewegt er die Flügel relativ häufig auf und ab und wechselt noch oft die Flugrichtung, so muß auch bei Vögeln mit besserem zeitlichen Auflösungsvermögen, als es der Mensch besitzt, in der optischen Wahrnehmung ein Verschmelzen der Färbungs- und Zeichnungselemente auftreten.

So ist zu erwarten, daß Falter, die in präpariertem Zustand leicht zu unterscheiden sind, wenn sie fliegen, nur noch einer Ähnlichkeitsgruppe zugeordnet werden können, und zwar gelingt die Differenzierung in der Regel um so weniger, je schneller sich der Falter durch die Luft bewegt.

Weiterhin spielt auch das Verhalten des Falters während des Fluges und bei Start und Landung eine Rolle.

Die erstaunlichen Ähnlichkeiten zwischen oft nicht näher verwandten Tagfaltern blieben in der Vergangenheit nicht unbemerkt und führten zu der Entwicklung von zwei fundamentalen Theorien zur Mimikry (Batessche und Müllersche Mimikry, s.u.). Viele Fälle überraschender Ähnlichkeiten wurden entdeckt, als die Falter in präpariertem Zustand in Museen bestimmt und systematisch eingeordnet wurden; ja manchmal deckten erst nachträglich Experten die wahre Identität falsch eingeordneter Exemplare auf.



Nicht selten wurden dann Freilanduntersuchungen und Experimente angestellt, die Aufschlüsse über die Ursachen der auffälligen Ähnlichkeiten der betreffenden Arten gaben.

Ob nun die Entdeckungen im Freiland oder im Museum Ausgangspunkt für weitere Forschungen waren, immer ging man von einer Ähnlichkeitsgruppe aus und kümmerte sich dann im Freiland eben nur um diese Gruppe von Faltern, ohne weitere Falter bzw. Insekten mit einzubeziehen, die vielleicht im Flug ebenfalls – wenigstens etwas – ähnlich erscheinen oder zu anderen Ähnlichkeitsgruppen überleiten.

Es erschien mir deshalb wichtig, in Tagfaltermgemeinschaften tropischer Gebiete alle auftretenden Falter zu registrieren, zu bestimmen und sie einerseits nach ihrem Erscheinungsbild im Flug Ähnlichkeitsgruppen zuzuordnen, andererseits aber auch die Häufigkeit ihres Auftretens in Abhängigkeit von Ort und Zeit, ihr Flugverhalten und den Selektionsdruck, dem sie von seiten ihrer Freßfeinde ausgesetzt sind, festzuhalten, um so Informationen über die biologischen Ursachen dieser Ähnlichkeiten zu bekommen.

Eine ganz besondere Bedeutung sollte dabei der Frage zugemessen werden, ob mit den Theorien der Batesschen und Müllerschen Mimikry alle Ähnlichkeiten zwischen nicht näher verwandten Tagfaltern erklärt werden können oder ob gerade für das Verständnis der oft verblüffenden Ähnlichkeit genießbarer Tagfalter andere Mechanismen verantwortlich gemacht werden müssen.

## 1.2. Batessche Mimikry

Als der englische Naturforscher HENRY W. BATES in den Jahren 1849 bis 1860 brasilianische Urwälder durchstreifte, entdeckte er immer wieder zwischen Scharen auffällig gefärbter Falter aus der Familie der Nymphalidae einige wenige sehr ähnliche, die aber einer ganz anderen Familie angehörten. In seiner Veröffentlichung (BATES 1862) stellte er Nymphalidae und Pieridae dar. Er nahm an, daß die selteneren Weißlinge (Pieridae) genießbar sind, aber kaum gefressen werden. Sie täuschen durch ihr Aussehen ihre potentiellen Freßfeinde (ROTHSCHILD 1972a, HUHEEY 1984), die nach unangenehmen Erfahrungen mit den ähnlichen bunten, langsam fliegenden und viel häufigeren Nymphalidae, die den Vögeln nicht schmecken, auch die schmackhaften Weißlinge nicht weiter beachten (BATES 1862).

Die genießbare Art (Nachahmer, engl. *mimic*) profitiert durch die Ähnlichkeit mit der ungenießbaren Art (Vorbild, engl. *model*), während sich diese Ähnlichkeit nachteilig für das Vorbild und den Freßfeind auswirkt. Das Vorbild wird öfters attackiert, insbesondere nachdem der Freßfeind gerade gute Erfahrungen mit dem Nachahmer gemacht hat, dem Freßfeind entgeht mögliche Beute, wenn er nach unangenehmen Erfahrungen mit dem Vorbild auch den Nachahmer meidet. Das wurde in der Theorie (HUHEEY 1964, TURNER et al. 1984) ausgeführt und im Experiment (LEA & TURNER 1972) aufgezeigt.

Der auf den Nachahmer wirkende Selektionsdruck, dem Vorbild ähnlicher zu werden bzw. ähnlich zu bleiben, ist wesentlich stärker als der Selektionsdruck, der auf das Vorbild einwirkt, sich vom Nachahmer abzusetzen. Deshalb advergiert der Nachahmer gegen das Vorbild, das zu 'entfliehen versucht'. Ein Batessches Mimikrysystem ist deshalb nicht stabil, sondern Änderungen unterworfen (BROWER & BROWER 1972, TURNER et al. 1984). Die Advargenz wird möglich, weil das Vorbild seine Färbung nicht ändern soll wegen der "Erziehung" von Freßfeinden (NUR 1970, BROWER & BROWER 1972).

Folgende Charakteristika kennzeichnen ein Batessches Mimikrysystem:

- Das Vorbild muß häufiger als der Nachahmer sein (BATES 1862, COTT 1940, BROWER 1960, HOLLING 1965, RETTENMEYER 1970, PILECKI & O'DONALD 1971, HUHEEY 1988). Andernfalls könnte die Ähnlichkeit des Nachahmers mit der auffälligen Warntracht des Vorbilds sich für den Nachahmer stark negativ auswirken, da sie ihn auffällig macht, ohne ihm genügend Schutz durch ein funktionierendes Mimikrysystem zu bieten (COTT 1940, SHEPPARD 1959, TURNER et al. 1984).
- Der Nachahmer muß das Vorbild möglichst genau kopieren, wobei die Ähnlichkeit sich auf äußerlich sichtbare Strukturen, Färbung oder/und Verhalten beschränken kann (COTT 1940, SHEPPARD 1959, HUHEEY 1984). Andernfalls könnten Freßfeinde die Nachahmer von den Vorbildern unterscheiden lernen und die Nachahmer dezimieren.
- Polymorphismus tritt beim Nachahmer oft auf, weil er seine Häufigkeit so erhöhen kann, ohne seinen mimetischen Schutz zu verlieren, indem sich verschiedene Vorbilder, denen die Morphen ähnlich sehen, die Last der Schädigung durch den Nachahmer teilen (SHEPPARD 1959).

- Weiterhin forderte COTT 1940, daß Vorbild und Nachahmer am selben Ort und zur selben Zeit auftreten müssen. Selbstredend vermindert sich dadurch die Wahrscheinlichkeit, daß ein Freßfeind Vorbild und Nachahmer unterscheiden kann. Während aber das gemeinsame Auftreten von Vorbild und Nachahmer am selben Ort strikt zu fordern ist, da sonst Freßfeinde lernen könnten, wo genießbare und wo ungenießbare Vertreter des Mimikrysystems auftreten, kann man das gemeinsame zeitliche Auftreten nur mit Einschränkung fordern. Es sind viele Beispiele Batescher Mimikry bekannt geworden, bei denen Vorbild und Nachahmer zu verschiedenen Zeiten auftreten (ROTHSCHILD 1963, HUHEEY 1980a, 1984, GILBERT 1983, WALDBAUER 1988).  
Besonders interessant in diesem Zusammenhang sind die Befunde von WALDBAUER (1988), warum in der gemäßigten Zone Nordamerikas die Nachahmer von Hummeln und Wespen aus der Familie der Diptera zeitlich vor ihren Vorbildern im Frühjahr erscheinen können. Die Erklärung ist relativ einfach: Die unangenehmen Erfahrungen der insektenfressenden Vögel bei Attacken auf die wehrhaften Hymenopteren sind so einprägsam, daß ältere Vögel noch lange Zeit danach weder Vorbild noch Nachahmer angreifen. Die Nachahmer treten vor den Vorbildern bereits im Frühjahr auf. Später, wenn die heranwachsenden unerfahrenen Jungvögel flügge werden, treffen sie auf die Vorbilder. Man kann also vereinfachend sagen: Die Freßfeinde müssen mit größerer Wahrscheinlichkeit auf die Vorbilder als auf die Nachahmer treffen, damit ein Batesches System gut funktionieren kann.
- Die Vorbilder sind langlebig und zäh (HUHEEY 1984), da so die Warntracht den Freßfeinden möglichst lang vor Augen geführt wird, und der Falter eine Attacke möglicherweise überleben kann, wenn sie vom Freßfeind frühzeitig abgebrochen wird – sei es wegen des schlechten Geschmacks des Falters oder sei es auf Grund von olfaktorischen oder anderen Reizen, die der Freßfeind in unangenehmer Erinnerung hat.
- Der Nachahmer verhält sich im Gegensatz zum Vorbild eher unauffällig wie kryptisch gefärbte Arten (HUHEEY 1984).

### 1.3. Müllersche Mimikry

Wie schon BATES bemerkt hatte, sehen sich vielfach auch ungenießbare Arten ähnlich. Dafür bot der deutsche Zoologe FRITZ MÜLLER folgende Erklärung (MÜLLER 1878): Freßfeinde müssen lernen, welche Falter ungenießbar sind. Wenn nun verschiedene Arten die gleiche Warnfärbung tragen, so verteilt sich die Zahl der zu opfernden Individuen, um einen Freßfeind zu "erziehen", auf mehrere Arten, wovon jede einzelne Art profitiert.

Bei Müllerscher Mimikry profitieren alle beteiligten Arten (potentielle Freßfeinde und Beutearten) von der Ähnlichkeit. Die Freßfeinde vermeiden sinnlose Fangaktionen, die Falter werden weniger attackiert, da die Freßfeinde nur eine Warntracht erlernen müssen (FISHER 1958).

Im Gegensatz zu einem Bateschen System sind Erbänderungen, die das äußere Aussehen eines Falters so verändern, daß er nunmehr vom Freßfeind von den anderen ungenießbaren Arten des Mimikryrings unterschieden werden kann, mit einem Selektionsnachteil verbunden. Also kommt es zu einer Stabilisierung des Systems (BROWER & BROWER 1972).

Dabei kann konvergente oder parallele Evolution zur Entstehung solcher Ähnlichkeiten der beteiligten Arten führen (BROWER & BROWER 1972). Man spricht von Konvergenz, wenn zwei oder mehr nicht näher verwandte Arten durch Erbänderungen ihren Vorfahren immer unähnlicher werden und sich dabei in ihren äußerlichen Merkmalen immer mehr annähern. Von Parallelismus hingegen spricht man, wenn die Selektion dafür sorgt, daß zwei oder mehr Arten im Laufe der Stammesgeschichte nicht divergieren, sondern in ihren äußerlichen Merkmalen ähnlich bleiben, sie also gleichsinnig verändern, während die Arten bezüglich der übrigen Merkmale durchaus in verschiedene Richtungen evolvieren können. Ein berühmtes Beispiel liefern dafür die Arten *Heliconius erato* und *Heliconius melpomene* (Heliconiinae, Nymphalidae) in Zentral- und Südamerika (TURNER 1988).

Folgende Charakteristika kennzeichnen ein Müllersches Mimikrysystem:

- Je häufiger die Arten einer Müllerschen Ähnlichkeitsgruppe (Mimikryring) sind, umso besser fällt für jedes einzelne Individuum der Schutz aus (COTT 1940, SHEPPARD 1958, TURNER et al. 1984).



- Die Ähnlichkeit muß nicht allzu groß sein (COTT 1940), da es für die Freßfeinde nicht vorteilhaft ist, die Mitglieder des Ringes an kleineren Differenzen unterscheiden zu lernen.
- Polymorphismus tritt selten auf (SHEPPARD 1958). Je kleiner die Zahl der von den Freßfeinden zu erlernenden Warntrachten bleibt, umso geringer fällt die Zahl der Opfer aus.
- Ein Auftreten der Arten am selben Ort und zur selben Zeit ist zwar nicht unbedingt erforderlich, steigert aber den Lernerfolg beim Freßfeind (HUHEEY 1984).
- Alle beteiligten Arten sind zäh und langlebig wie die Vorbilder der Batesschen Nachahmer (HUHEEY 1984, cf. oben).
- Die Vertreter eines Müllerschen Systems sind auffällig gefärbt und bewegen sich langsam (HUHEEY 1984).

Zwischen Batesscher und Müllerscher Mimikry gibt es fließende Übergänge: So ist ein Müllersches System, bestehend aus einer extrem und einer nur ganz schwach giftigen Art einem Batesschen System sehr ähnlich (REMINGTON & REMINGTON 1957, BROWER 1958a-c, ROTHSCCHILD 1963, HUHEEY 1988). Man kann Batessche und Müllersche Mimikry als extreme Fälle eines kontinuierlichen Spektrums mit allen Übergängen betrachten (HUHEEY 1976, 1980b, ROTHSCCHILD 1981a) bzw. als die beiden Hälften des Spektrums (BENSON 1977). Sehr giftige Falter entwickeln eine eigene Warntracht und setzen sich so von den anderen Vertretern des Müllerschen Systems ab (HUHEEY 1988). Das zweifelten allerdings auch einige an (BENSON 1977, SHEPPARD & TURNER 1977, TURNER 1977).

Genen ein Verweisen von Müllerscher und Batesscher Mimikry sprechen sich aus: TURNER 1977, BENSON 1977, ROTHSCCHILD 1963, 1981a.

#### 1.4. Ähnlichkeit genießbarer Arten

Bleiben die Fälle zu untersuchen und zu erklären, in denen genießbare Arten einer Gattung ganz erheblich im Aussehen, mitunter auch im Verhalten von ihren allernächsten Verwandten abweichen und sich damit – vor allem im Flug – dem Erscheinungsbild von Arten anderer Gattungen, ja gar anderer Familien oder Ordnungen annähern. Diese Tatsache blieb Naturforschern nicht verborgen und findet immer wieder Erwähnung. So schreibt z.B. AURIVILLIUS (1910 in SEITZ 1925) auf Seite 62: "*Eronia leda* erinnert im männlichen Geschlecht sehr an *Teraocolus incretus* (= *Colotis aixio incretus*), ...". Als der Verfasser des Buches 'Butterflies in Thailand', Bro. A. PINRATANA, auf die merkwürdige Papilionidengattung *Lamproptera* im Zusammenhang mit der hier vorliegenden Forschungsarbeit ansprochen wurde, erzählte er sofort von der Ähnlichkeit der beiden Arten mit Libellen, was auch JORDAN (1909 in SEITZ 1927) bereits berichtet: "Sie (*Lamproptera curius* und *Lamproptera meges*) halten sich in der Nähe von Gewässern auf, an offenen Stellen, über die sie in schnellem niedrigen Fluge wie Libellen hin- und herschießen."

Eine Erklärung für die Ähnlichkeit nicht näher verwandter genießbarer Arten wurde meines Wissens bis jetzt erst in einem Spezialfall versucht (MARDEN 1992). Dieser nimmt an, daß sich weniger geschickte Flieger unter den Tagfaltern zwischen sehr geschickten verstecken, die von den Vögeln nicht attackiert werden, weil kaum eine Chance auf Fangerfolg besteht. Ansonsten wurde allenfalls hie und da vergeblich versucht, einen Fall von Müllerscher oder Batesscher Mimikry zu konstruieren, wie im Beispiel der Nymphalidengattungen *Asterope* und *Agrias* (D'ABRERA 1987b, Butterflies of the Neotropical Region, S. 590).

Umso mehr erschien es interessant, gerade diesen Ähnlichkeiten ganz besondere Aufmerksamkeit bei den Untersuchungen zu schenken.

#### 1.5. Freßfeinde

Unter den Freßfeinden, die das Leben der am Tage fliegenden Falter bedrohen, spielen Vögel die wichtigste Rolle (COTT 1957, WICKLER 1968, RETTENMEYER 1970). Daneben gibt es auch noch eine Menge anderer Freßfeinde geringerer Bedeutung, z.B. Eidechsen, Kröten, etc. (COTT 1940, BROWER 1958a-c, SEXTON 1964, PAPAGEORGIS 1975, SCHULER 1985, SCHULER & HESSE 1985). Doch fast ausschließlich die Vögel unter all diesen Freßfeinden können gezielt Jagd auf Tagfalter machen.



**Abb. 1.1.** *Troides amphrysus ruficollis* ♀ (Khao Phra Thaew-Park, Phuket, Thailand). Die Arten der Gattung *Troides* sind auffällig gefärbt und ungenießbar.

Die meisten Vögel attackieren Falter, wenn sie ruhen, beschäftigt sind (z.B. Balzflug, Blütenbesuch) oder dicht an deren Warte vorbeifliegen. Vor allem landende Falter werden attackiert (SWYNNERTON 1915, CHAI 1986).

Da es ausgesprochen schwierig ist, im Freiland die Attacken der Vögel auf Falter zu beobachten und weniger die Pläne des Beobachters als der Zufall diktieren, welche Falter gerade in die Fangversuche der Vögel – mit oder ohne Erfolg – verwickelt sind, haben auch Untersuchungen der Spuren, die die Vögelschnäbel auf den Flügeln der Falter infolge von Attacken zurücklassen (beakmarks), und Fütterungsexperimente große Bedeutung.

POULTON (in MARSHALL & POULTON 1902: 366) vermutete, daß Falter der Acraeinae und Danaeinae (Nymphalidae) signifikant mehr Schnabelspuren aufweisen müßten als Vertreter genießbarer Arten. Er begründete das so: Vögel fangen und testen die Falter, lassen aber die ungenießbaren wieder frei, während sie die genießbaren fressen. CARPENTER (1941, 1942) konnte diese Vermutung bestätigen. Über die Aussagekraft dieser Methode herrschen heute keine Zweifel mehr (SHEPPARD 1959, SARGENT 1973, EDMUNDS 1974a,b, SHAPIRO 1974, SMITH 1979, ROBBINS 1981).

POUGH & BROWER (1977), BOWERS & WIERNASZ (1979) erweiterten die Methode, indem sie zwei Arten von Schnabelspuren auf den Falterflügeln unterschieden, solche, die davon zeugen, daß der Vogel den Falter freiwillig wieder losließ (Falter mit Schnabelspuren, engl. beak-marked butterfly), und solche, die darauf schließen lassen, daß sich der Falter, der wahrscheinlich gefressen worden wäre, wieder losreißen konnte (Falter mit Pickmarken, engl. beak-torn butterfly). Ist die Anzahl der Individuen mit Pickmarken bei einer Art höher als die der Falter mit Schnabelspuren, so kann sie als genießbarer gelten als eine Art, bei der sich das Verhältnis umkehrt. So konnten BOWERS und WIERNASZ (1979) z.B. zeigen, daß freilebende Vögel die Art *Ascia monuste* (Pieridae) zehnmal so häufig nach dem Fang wieder losließen als die Art *Cercyonis pegala* (Satyriinae).

Da die Bedingungen, unter denen Attacken auf Tagfalter von seiten der Vögel im Freiland stattfinden, kaum steuerbar sind, griffen viele Forscher zu Fütterungsexperimenten, um Antworten auf spezielle Fragen der Mimikrytheorien zu bekommen. Dem Vorteil, daß so der Verlauf des Experiments beeinflusst werden kann, steht der Nachteil gegenüber, daß die Falter dabei in der Regel in einer der Situation in der

Natur wenig vergleichbaren Form geboten bzw. nur Attrappen verwendet wurden (SWYNNERTON 1915b, HOLLING 1965, ESTABROOK & JESPERSEN 1974, SCHULER 1974, 1980, DILL 1975, BOBISUD & POTRATZ 1976, ARNOLD 1978, LUEDEMAN et al. 1981, CHAI 1986).

Was die Akzeptanz von Faltern durch Vögel anlangt, so gibt es artliche, aber auch individuelle Unterschiede. Außerdem spielen auch andere Faktoren eine entscheidende Rolle, so z.B. der Hunger (des Vogels selbst bzw. der zu versorgenden Nachkommenschaft), das Angebot an alternativer Beute, die Wahrscheinlichkeit, den Falter erbeuten zu können, aber auch die Vorerfahrungen mit ungenießbaren Vorbildern bzw. genießbaren Nachahmern eines Batesschen Systems ("Angst vor Strafe", "Schlimmheit der Strafe", relative Häufigkeit von Vorbild und Nachahmer), und die Zeit, die seit einer unangenehmen Erfahrung verflossen ist (BROWER 1960, HUHEEY 1988).

Wegen der Theorien, wie sich Batessche bzw. Müllersche Mimikry entwickeln, ist es wichtig zu wissen, daß auch Vorbilder attackiert werden. Das wurde schon öfters auch in der Natur nachgewiesen (CARPENTER 1942, ENDLER 1986, BROWER 1988b).

Zweifellos wird die Vermeidung von Vorbildern und Nachahmern von Freßfeinden erlernt (MOSTLER 1935, BROWER 1958a-c, BROWER & BROWER 1965, ALCOCK 1970, PLATT et al. 1971, SCHULER 1974, EVANS & WALDBAUER 1982).

## 1.6. Chemische Verteidigung bei Faltern

Einen sehr guten Überblick über die Mechanismen chemischer Verteidigung bei Tagfaltern findet man bei L. P. BROWER (1984, Chemical defences in butterflies.)

Viele Pflanzenfamilien sind dadurch geradezu charakterisiert, daß ihre Arten chemische Verteidigungsstoffe produzieren (BROWER & BROWER 1964, ROTHSCCHILD 1972a). Da es kaum einen absoluten Schutz geben kann, nimmt es nicht Wunder, daß sich gewisse Tagfalterfamilien auf solche Pflanzenfamilien spezialisiert haben: So ernähren sich – soweit bekannt – die Raupen der Danainen von Asclepiadaceen, der Heliconiinen von Passifloraceen und die der Ithomiinen von Solanaceen (DEVRIES 1987).

Die zur Verteidigung dienenden chemischen Substanzen können von den Lepidopteren selbst produziert werden, z.B. von den Arten der Gattung *Zygaena* (BROWER 1984), oder die Larven nehmen beim Verzehr der Futterpflanzen Stoffe auf, die sich – eventuell nach Umwandlung in Derivate – auch noch in der Imago finden, z.B. bei Arten der Gattung *Danaus* (OWEN 1971, BROWER 1984). Die Palette der eingesetzten Stoffe ist recht umfangreich und sicher noch nicht in vollem Umfange bekannt (Kardenolide, Senfölykoside, HCN, Alkaloide mit Pyrrolizidin-Struktur, usw.).

BROWER (1984) definiert chemische Verteidigung folgendermaßen: Ein Beuteindividuum genießt chemischen Schutz, wenn es eine oder mehrere chemische Substanzen enthält, welche zur Ablehnung der Beute durch Parasiten oder Freßfeinde führen. Die Verschmähung durch den Freßfeind kann bereits auf Grund des Geschmacks oder des Geruchs erfolgen oder sich nach dem teilweisen oder völligen Verzehr von einem oder mehreren Beuteindividuen einstellen.

Nach dieser Definition besitzen Batessche Nachahmer, die lediglich den optischen, akustischen und/oder taktilen Sinn des Freßfeindes irreführen, kein chemisches Verteidigungssystem. Wenn sich die schädlichen Effekte der chemischen Stoffe eines Beutetieres beim Freßfeind unmittelbar einstellen, kann das Beutetier eine Attacke möglicherweise überleben. Tritt eine schädliche Wirkung der aufgenommenen Substanzen allerdings erst mit Verzögerung ein, so wird das Beutetier wahrscheinlich getötet und gefressen. Sein Tod nutzt dann anderen Individuen, wenn der Freßfeind auf Grund der unangenehmen Erfahrung in der Folgezeit Tiere mit ähnlichen Merkmalen meidet.

Zwei grundsätzlich verschiedene Arten chemischer Verteidigungsstoffe treten bei Schmetterlingsartigen auf:

Substanzen, die dem Freßfeind Schaden zufügen, wobei sie für den Feind mit dem Geschmacks- oder/und Geruchssinn wahrnehmbar sein mögen oder auch nicht, und solche, die unschädlich sind, auf die aber der Geschmacks- oder/und Geruchssinn des Freßfeindes anspricht (BROWER 1984). Entsprechend kann man, wenn man sehr exakt sein will, auf einen Falter je einen Begriff aus den beiden Merkmalspaaren giftig/ungiftig und genießbar/ungenießbar anwenden.

Da – wie bereits gesagt – chemische Stoffe dem Träger nie einen absoluten Schutz verleihen können, gelingt es immer einigen Freßfeinden – wenn auch nur teil- oder/und zeitweise – sich von der chemisch geschützten Beute zu ernähren (POULTON 1887, MOSTLER 1935, COTT 1940, FORD 1945, WIGGLESWORTH 1964, RETTENMEYER 1970, ROTHSCCHILD 1971, 1981b, DAWKINS & KREBS 1979). Deshalb muß es zwischen ungenieß-



baren bzw. giftigen und genießbaren bzw. ungiftigen Arten in Abhängigkeit vom Beutetierindividuum und vom individuellen Fressfeind alle Übergänge geben.

Trotzdem lassen sich Schmetterlingsarten generell als mehr oder weniger ungenießbar bzw. relativ ungenießbar klassifizieren.

Satyrinen scheinen fast ausnahmslos für alle Fressfeinde genießbar zu sein (BROWER & BROWER 1964, POUGH & BROWER 1977), während man bei den Pieridae ein weit gefächertes Genießbarkeitspektrum antrifft: So sind z.B. Arten der Gattung *Delias* völlig ungenießbar für Vögel, während Arten der Gattungen *Eurema* und *Belenois* völlig genießbar sind (BROWER 1984).

Die Familie der Papilionidae enthält genießbare, aber auch sehr giftige Vertreter. So sind z.B. die Arten der Gattungen *Battus*, *Ornithoptera*, *Pachliopta* völlig ungenießbar (VON EUW et al. 1968, ROTHSCCHILD et al. 1970, ROTHSCCHILD 1972b), Arten der Gattung *Papilio* jedoch relativ genießbar (BROWER 1958a,b,c).

Ithomiinae sind zwar mehr oder weniger ungenießbar (ALCOCK 1965, BROWER 1984), werden aber von Vögeln nicht so häufig abgelehnt wie Danainae, bei denen allerdings nicht alle gleich giftig und auch nicht für alle Vögel gleichermaßen ungenießbar sind (SWYNNERTON 1915b, BROWER 1988b). Auch bei den Ithomiinae treten von Art zu Art größere Unterschiede in der Ungenießbarkeit auf (POUGH et al. 1973, HUHEEY 1976).

Die Heliconiinae scheinen allesamt ziemlich ungenießbar zu sein, insbesondere die aposematischen Arten (BROWER et al. 1963, BOYDEN 1976), die Acraeinae sind vermutlich alle recht ungenießbar (MARSHALL & POULTON 1902, SWYNNERTON 1915b, CARPENTER 1942).

In den noch nicht genannten Unterfamilien der Nymphalidae ist wohl die Mehrzahl der Arten genießbar (PLATT et al. 1971, BROWER 1984), wenn auch einige Arten sich als relativ ungenießbar erwiesen haben (PLATT et al. 1971, MARSH et al. 1977, BOWERS 1980).

Es bleibt lediglich noch zu erwähnen, daß man von einer großen Zahl tropischer Tagfalterarten entweder nichts über ihre Genießbarkeit aussagen kann oder auf Vermutungen angewiesen ist.

## 2. Beobachtungsorte

### 2.1. Auswahl der Beobachtungsorte

Um allgemein gültige Prinzipien leichter entdecken zu können, wurden tropische Gebiete aus drei verschiedenen Faunenregionen – der Orientalischen, der Äthiopischen und der Neotropischen – ausgewählt. Im Vergleich sollten sich dann Gemeinsamkeiten sowie Unterschiede feststellen lassen.

Wegen der Artenfülle wurde in erster Linie in den Tropen geforscht, wegen der günstigen Arbeitsbedingungen in Thailand, Kenia und Ecuador. Aus Gründen des Vergleichs zu der Situation in Ecuador wurden noch einige sub- und extratropische Gebiete Argentiniens herangezogen. Da als Arbeitsperioden im Freiland hauptsächlich die Monate Juli und August in Frage kamen, mußten sich die Untersuchungen in Kenia auf die Küstenregion beschränken, wo auch während dieser Monate noch die fast täglich aufziehenden Monsumwolken für genügend Feuchtigkeit und ein reiches Falterleben sorgen. In Thailand herrscht in besagten Monaten Regenzeit mit entsprechendem Tagfalterreichtum. Leider erschweren die häufig und unerwartet eintretenden Regenfälle die Quantifizierung so mancher Beobachtungsreihen. Ecuador bietet sowohl geographisch als auch klimatisch eine derartige Vielfalt, daß man während der genannten Monate mit etwas Glück geeignete Orte zur passenden Zeit aufsuchen kann.

Viele Anforderungen sind an einen Beobachtungsort zu stellen, wenn er geeignet sein soll:

- Es sollte sich in der Regel um einen intakten Biotop handeln, da unter dem Einfluß des Menschen meist einige Arten zahlenmäßig stark zunehmen, andere aber selten werden oder gar ganz verschwinden. Ausgehend von der aktuellen Situation ist es dann ausgesprochen schwierig – wenn nicht oft unmöglich – die auftretenden Ähnlichkeiten unter den Faltern zu deuten, die sich im Laufe von Jahrtausenden unter ganz anderen Bedingungen entwickelt haben.
- Der Biotop muß zugänglich sein. Sollen Arten beobachtet werden, die sich im Regenwald aufhalten, so sind schmale Wege bzw. Pfade sehr geeignet. Obwohl Flußläufe durch Waldgebiete in der Regel ein reiches Falterleben bieten, sind sie ohne begleitenden Pfad wenig zur Beobachtung von Faltern geeignet, da vom Wasser aus nur bestimmte Arten registriert werden können.



Abb. 2.1. Pflanzenwuchs am Rand des Weges nach Pha Khlok (Khao Phra Thaew, Phuket, Thailand)

- Da sich die auftretenden Falterarten an gewissen Plätzen ansammeln, müssen diese Orte entdeckt werden. Nicht selten sind es blühende oder fruchtende Sträucher entlang von Wegen und Pfaden durch den Wald oder am Waldrand, die die Falter anziehen. Doch manchmal sind es auch Stellen mitten im Wald, die sich zu Sammelplätzen von Faltern entwickeln, was z.B. für die Ithomiinae und *Parides*arten (Papilionidae) in Südamerika (Papilionidae) in Südamerika, *Deliastis*- (Pieridae) und *Euploea*arten (Danainae) in Südostasien und *Acraea*arten in Afrika gilt. Das Auffinden entsprechender Orte erfordert Zeit, Geduld und auch etwas Glück.

Aufgrund dieser Forderungen versteht es sich von selbst, daß es nicht leicht ist, geeignete Beobachtungsorte zu finden. So ging ihrer Auswahl jeweils ein Besuch des entsprechenden Landes voraus mit ausgedehnter Reisetätigkeit zu naturbelassenen Gebieten.

## 2.2. Der Khao Phra Thaew-Naturpark in Thailand

In Thailand hat sich auf der Insel Phuket der Khao Phra Thaew-Naturpark als ausgesprochen günstiger Beobachtungsort erwiesen: Es handelt sich hierbei um ein viele Quadratkilometer großes, dichtes, weitgehend ursprüngliches und intaktes Waldgebiet auf hügeligem Gelände (siehe Abb. 2.1 und 8.1-8.6). Die Wohngelegenheit im Gästehaus der Parkverwaltung machte es möglich, zwischen den häufigen Regenfällen jeweils im Wald zu arbeiten. In der Zeit vom 15. Juli 1987 bis zum 25. August 1987 vor allem, aber auch vom 21. bis zum 24. März 1988 konnten dort Beobachtungen angestellt werden. Als besonders günstig erwies sich ein Weg vom Gästehaus zur Hügelkuppe, der eine besondere Attraktion auf die meisten Tagfalterarten ausübte (Abb. 2.1 und 8.5-8.6). Er war bereits etwas zugewachsen, wurde von keinen

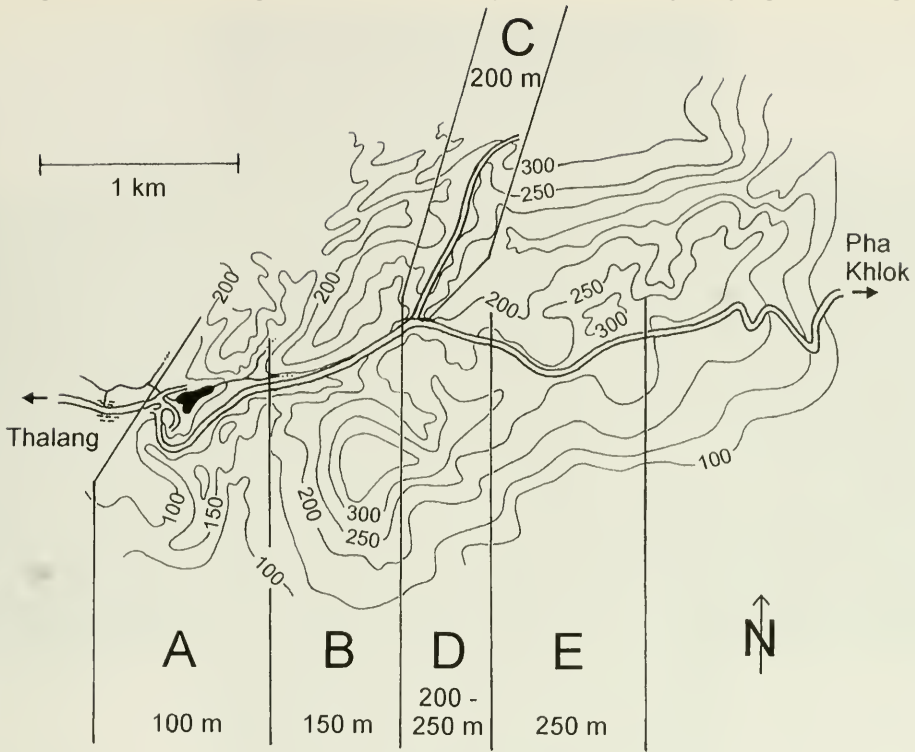


Abb. 2.2. Lage der Beobachtungszonen A, B, C, D und E längs des Weges von Thalang nach Pha Khlok im Khao Phra Thaew-Naturpark auf der Insel Phuket (südl. Thailand)

Fahrzeugen befahren, war aber breit genug, um auf ihm gut vorwärts zu kommen, ohne die Faltergemeinschaften allzusehr zu stören. Entlang dieses Weges wurden fünf Zonen unterschieden: A, B, C, D und E (siehe Abb. 2.2). Der Weg über den Khao Phra Thaew nach Pah Khlok steigt längs der Zonen A, B und D ständig an und verläuft auf der Kuppe (Zone E) im wesentlichen horizontal. Mit Zone C ist das Gebiet um einen Seitenweg bezeichnet, das deshalb mit in die Untersuchungen aufgenommen wurde, weil er rasch in den dichten Wald führt, wo immer wieder große *Euploea*-Ansammlungen zu beobachten waren.

### 2.3. Die kenianische Küstenregion

In Kenia haben sich neben dem großen, aber wohl weitgehend sekundären Arabuko-Sokoke-Waldgebiet südlich von Malindi für die Untersuchung als besonders ergiebig die Wälder des Parks der Shimba Hills und ein kleines Resturwaldgebiet mit großen alten Bäumen an der Diani-Beach südlich von Mombasa erwiesen (Abb. 2.3 und 8.7-8.8).

Der Shimba Hills-Park enthält naturnahe Waldgebiete, nämlich den Longomwagandi-Wald und den Makadara-Wald, wo u.a. noch von epiphytischen Farnen bewohnte Baumriesen zu finden sind.

Im Arabuko-Sokoke-Wald wurden Falter vor allem am Waldrand südlich des Ortes Roka (ca. 40 km südlich von Malindi) und im Waldweg zu der Jilore-Forest-Station (ca. 20 km südlich von Malindi) beobachtet, jeweils ab der Hauptstraße, die von Mombasa nach Malindi führt.

Das Dornbuschgebiet des Tsavo-Parks wurde von Zeit zu Zeit besucht, hauptsächlich um Vergleiche mit der Situation in der feuchteren Küstenregion anstellen zu können.





Abb. 2.3. Wald und Grassavanne des Shimba Hills-Nationalparks bei Kwale (südöstliches Kenia, unweit der Küste des Indischen Ozeans)

#### 2.4. Beobachtungsorte in Südamerika

In Ecuador wurden an mehreren Orten Untersuchungen durchgeführt, wobei die Wälder am Ufer des Río Toachi westlich von Santo Domingo de los Colorados sich als besonders geeignet erwiesen. Die Orte sind im folgenden in alphabetischer Reihenfolge aufgelistet und präzisiert:

- **Baños:** Wiese auf ca. 2100 m über NN, südlich und direkt oberhalb der Stadt Baños, am Fuße des Vulkans Tungurahua, der auch der Provinz den Namen gab. Bellavista (= "Schöne Aussicht") heißt ein Aussichtspunkt ganz in der Nähe (siehe auch Abb. 2.4).
- **Otavalo:** Bergwald mit Bach (Quebrada San Luis, Stelle 1) und angrenzende Wiesen (Stelle 2) – vgl. auch Tab. 4.16 – bei Tablachupa, ca. 2900 m über NN, ca. 40 km westlich von Otavalo, südlich des Weges von Otavalo nach Apuela, im Kanton Cotacachi der Provinz Imbabura;  
Wiesen ca. 6 km südlich von Otavalo (Stelle 3), auf ca. 3200 m bis 3400 m über NN, Provinz Imbabura
- **Piñas:** Waldgebiet der westlichen Präkordillere bei Buenaventura, ca. 900 m über NN, ca. 11 km westlich von Piñas, Provinz El Oro, südliches Ecuador
- **Puerto Napo:** Primärwaldgebiet am linken Ufer des Río Jatunyacu, nahe der Mündung in den Río Napo, Kanton Tena, Provinz Napo (siehe auch Abb. 8.9)
- **Río Quimi:** Waldgebiet entlang des rechten Ufers des Río Quimi, nahe der Mündung in den Río Yacuambi, auf ca. 900 m über NN, Provinz Zamora-Chinchipe, südöstliche Kordillere
- **Río Topo:** Waldgebiet des rechten Ufers des Río Topo, nahe der Mündung in den Río Pastaza, auf ca. 1250 m über NN, ca. 50 km östlich von Baños, Ostkordillere, Provinz Tungurahua
- **Santo Domingo:** Die bewaldeten Ufer des Río Toachi in der Provinz Pichincha, im Kanton Santo Domingo, ca. 15-17 km westlich der Stadt Santo Domingo de los Colorados. Es ist wenig Primär-, hauptsächlich Sekundärwald übriggeblieben. Die extrem steilen Hänge des linken Flußufers oberhalb der Hauptstraße von Quito nach Santo Domingo de los Colorados haben wohl den Wald dort in den Ausläufern der Westkordillere vor der endgültigen Rodung bis jetzt bewahrt. Vor allem zwei Stellen erwiesen sich für Beobachtungen als besonders geeignet:  
Stelle 1: Ca. 17 km westlich von Santo Domingo de los Colorados, auf ca. 700 m über NN, im Wald





Abb. 2.4. Tal des Río Pastaza, östlich von Baños, Provinz Tungurahua

westlich der ersten Kehre des Weges, der von der oben erwähnten Hauptstraße nach San Francisco de Tanti führt

Stelle 2: Ca. 15 km westlich von Santo Domingo de los Colorados, Waldgebiet zwischen den Ríos Tahuasa und Tanti, auf ca. 700-750 m über NN

- **Valladolid:** Waldgebiet bei Valladolid im Süden Ecuadors, auf ca. 1600 m über NN, Provinz Zamora-Chinchipec, ca. 150 km südlich der Stadt Loja

In **Argentinien** (z.T. auch im südöstlichen Brasilien) wurden Beobachtungen vor allem in folgenden Gebieten durchgeführt:

(Hinweis: Alle genannten Orte liegen – mit Ausnahme von Iguazú – in den östlichen Anden oder an deren Rand.)

- **Bariloche:** Wiesen beim Bahnhof von San Carlos de Bariloche, ca. 700 m über NN, Provinz Río Negro
- **Cieneguillas:** trockenes Gebiet der Anden (Wiesen zwischen Flächen mit niedrigen Sträuchern), ca. 3600 m über NN, dicht an der bolivianischen Grenze, ca. 30 km westlich von La Quiaca, Provinz Jujuy
- **El Calafate:** Wiesen längs gleichnamigen Baches (Arroyo Calafate) in der Nähe seiner Mündung in den Lago Argentino und südlich des Ortes El Calafate, ca. 250 m über NN, Provinz Santa Cruz, südliches Patagonien
- **Iguazú:** subtropische Primärwaldgebiete um die Wasserfälle des Iguazú (port. Iguazú), ca. 250 m über NN, sowohl auf der argentinischen (Provinz Misiones) als auch auf der brasilianischen Seite (Provinz Paraná)
- **San Javier:** Andenwiesen zwischen subtropischem Wald auf ca. 1200 m über NN bei San Javier, ca. 20 km westlich von San Miguel de Tucumán, Provinz Tucumán
- **Uspallata:** Wiese bei Uspallata (Provinz Mendoza), am Ufer des gleichnamigen Fließchens (Arroyo Uspallata), ca. 1900 m über NN, ca. 110 km westlich von Mendoza, an der Straße nach Chile

### 3. Erhebung der Befunde und Methodik der Untersuchungen

#### 3.1. Bestimmung und Präparation der auftretenden Arten

Zwar galt mein Interesse in erster Linie den Tagfaltern, doch mußten bei der Analyse der Ähnlichkeitsgemeinschaften tagfliegende Nachtfalter ebenso wie Vertreter anderer Insektenfamilien mitberücksichtigt werden.

Für die Bestimmung der thailändischen Falter erwies sich das Werk "Butterflies in Thailand" von PINRATANA (1977, 1983, 1979, 1981, 1985, 1988) als sehr nützlich. Zusätzlich fanden die drei Bände von D'ABRERA "Butterflies of the Oriental Region" (1982, 1985, 1986) Anwendung.

Die kenianischen Falter wurden mit Hilfe des Werkes von D'ABRERA "Butterflies of the Afrotropical Region" und diversen Monographien (ELTRINGHAM 1922, TALBOT 1939, 1944, CARCASSON 1960, 1961, 1963) bestimmt. Erst gegen Abschluß des kenianischen Teils der vorliegenden Arbeit erschien das Buch "The Butterflies of Kenya" (LARSEN 1991), anhand dessen noch einige Zweifel bezüglich der gültigen Artnamen geklärt werden konnten.

Als besonders schwierig erwies sich die Bestimmung der ecuadorianischen Falter. Mit Hilfe der bereits erschienenen fünf Bände "Butterflies of the Neotropical Region" (D'ABRERA 1981, 1984, 1987a,b, 1988), den Werken "Rhopalocera Americana" (SEITZ 1924), "*Heliconius* and related genera" (HOLZINGER 1994), "Ecología geográfica e Evolução nas Florestas Neotropicais" (BROWN 1979) und "The Butterflies of Costa Rica" (DEVRIES 1987), einer nicht publizierten Photosammlung ecuadorianischer Weißlinge von ROBERT (Pieridenspezialist aus Alicante) und der Tagfaltersammlung der Zoologischen Staatssammlung in München erfolgte die Ermittlung der wissenschaftlichen Namen der erwähnten bzw. abgebildeten Falter.

Die Namen von Unterarten werden in der Regel nur angegeben, wenn es der nomenklatorischen Präzision dient, vor allem wenn die Zuordnung einer Unterart zur entsprechenden Art nicht zweifelsfrei erscheint. Morphen – für die vorliegende Arbeit von zentraler Bedeutung – werden nur dann namentlich vorgestellt, wenn allgemein gebräuchliche Namen existieren. Ansonsten werden deskriptive Bezeichnungen verwendet, wobei dann die betreffenden Formen in Kapitel 8 farbig abgebildet sind.

Die Präparation der Falter, die zum Bestimmen, Vergleichen und zur Anfertigung der Photos nötig waren, erfolgte in der üblichen Weise (vgl. FORSTER-WOHLFAHRT 1954, "Die Schmetterlinge Mitteleuropas", Bd. 1: 33-38).

#### 3.2. Erfassung des Verhaltens

##### 3.2.1. Ermittlung der Falterhäufigkeit

Grundsätzlich wurden jeweils alle an einem bestimmten Ort zu einer Zeit auftretenden Tagfalter (mit Ermittlung ihrer Häufigkeit) erfaßt und aufgrund ihres Erscheinungsbildes im Flug Ähnlichkeitsgruppen zugewiesen. Insbesondere wurden Falter, die im Flug nicht eindeutig identifiziert werden konnten, wenigstens einer solchen Ähnlichkeitsgruppe zugeordnet und so doch mitgezählt. Auf diese Weise läßt sich so manche Ähnlichkeit feststellen, die bei schnell fliegenden Arten nur im Flug zu erkennen ist.

Um das Artenverhältnis innerhalb solcher Ähnlichkeitsgruppen näher zu bestimmen, mußten dann noch während der Beobachtungszeit möglichst viele solcher Falter mit dem Netz gefangen werden. Hierbei ist allergrößte Behutsamkeit geboten, denn Fangaktionen bringen eine große Beunruhigung in Falteransammlungen, auf die gerade manche Arten durch Flucht reagieren. Meiden die Falter dieser Arten dann den betreffenden Ort, während andere Arten (z.B. ungenießbare aposematische) dort verbleiben, liefern die erfaßten Häufigkeitsverhältnisse ein schiefes Bild. Deshalb ist es ratsam, jeweils bei einem ersten Aufenthalt an einem geeigneten Beobachtungsort das Artenspektrum durch Fangen zu erfassen und erst geraume Zeit, z.B. ein Jahr später, die Arten zu beobachten und ihre Häufigkeit zu ermitteln. Unvermeidbare Fangaktionen sollte man dabei auf ein Minimum beschränken und – soweit möglich – im Anschluß an eine Beobachtungsperiode durchführen.

Was die Feststellung der örtlichen und zeitlichen Häufigkeitsverteilung der Falter anbelangt, konnte auf der thailändischen Insel **Phuket** grundsätzlich anders vorgegangen werden als an den anderen Beobachtungsorten. Die günstigen Arbeitsbedingungen im Khao Phra Thaew-Park Phuket und die relativ lange Aufenthaltsdauer dort ermöglichten es einerseits, Populationschwankungen und örtliche Falteransammlungen über viele Wochen hinweg festzustellen, andererseits erschwerten die häufigen, oft auch

tagelang andauernden Regenfälle die Planung von Beobachtungszeiten und -zonen.

Um vergleichbare Daten zu bekommen, wurde pro Tag für jede Zone (vgl. Abb. 2.2) etwa die gleiche Beobachtungszeit (ca. 30 min) aufgewendet. Regelmäßig auftretende tägliche Regenperioden von kurzer Dauer, während derer die meisten Tagfalter nicht flogen (mit Ausnahme der *Euploea*-Arten, die nur durch sehr starken Regen am Fliegen gehindert wurden), blieben dabei außer acht. Während der einzelnen Beobachtungsperioden (siehe Tab. 3.1) – in der Regel 2 bis 3 mehr oder weniger aufeinanderfolgende Tage – wurde das Falterauftreten der verschiedenen Zonen erfaßt, indem einmal mit den Zonen A, B begonnen wurde und später die Zonen C, D und E durchstreift wurden, das nächste Mal von Zone E nach Zone A vorgerückt wurde. Aus den Zonen D und E liegen geringfügig weniger Meßwerte vor, da nicht selten mit Erreichen dieser Zonen, die vom Gästehaus weiter entfernt waren, starker Regen einsetzte. Da also weder innerhalb der einzelnen Beobachtungsperioden noch auf jeder Höhenstufe gleich oft die Falter beobachtet werden konnten, da – wie schon gesagt – heftige, oft lange anhaltende Regenfälle das erschweren, wurden die Häufigkeitszahlen jeweils auf eine kleinste gemeinsame Beobachtungseinheit (BE) bezogen, nämlich die Erfassung aller Falter in **einer** Zone während einer halben Stunde. Die Zahl dieser Beobachtungseinheiten pro Zone bzw. pro Periode ist in den Tabellen 3.2 und 3.3 angegeben.

Durch Bildung der Quotienten  $N/BE$  (beobachtete Zahl von Individuen  $N$  pro Beobachtungseinheit  $BE$ ) ist gewährleistet, daß umfangreichere Beobachtungen während bestimmter Perioden oder in gewissen Zonen lediglich die Meßwertgenauigkeit erhöhen.

Da zwischen August 1987 und März 1988 ein relativ langer Zeitraum liegt, wurden bei der Ermittlung der örtlichen Häufigkeitsverteilungen die Meßwerte vom März 1988 nicht berücksichtigt.

Selbstverständlich bekommt man so wenig Informationen über die tatsächliche Häufigkeit der einzelnen Arten bzw. Geschlechter. Fliegen Batessche Nachahmer seltener als ihre Vorbilder, oder registriert man die flugträglichen Weibchen (OWEN 1971) vieler geschlechtsdimorphen Arten in weit geringerer Zahl als die aktiveren Männchen, ergibt sich ein schiefes Bild bezüglich der tatsächlichen Individuenanzahlen der Arten eines Gebietes. Man erhält so jedoch einen relativ ähnlichen Eindruck wie die Vögel, nämlich in welcher Häufigkeit die in einem Gebiet vorkommenden Falter unterscheidbarer Ähnlichkeitsgruppen den Freßfeinden zu Gesicht kommen. Lediglich in den Wäldern mit hohen Bäumen sind Beobachtungen der Falter des Blätterdaches schwierig, ja mitunter – selbst bei Verwendung eines Fernglases – fast unmöglich. Hilfreich sind da Pfade, die an einem Abhang entlang führen und einen Blick auf die Baumkronen von oben bieten.

Die Beobachtungsmöglichkeiten entlang des Weges über den Khao Phra Thaew nach Pah Khlok waren günstig, weil die meisten Tagfalterarten sich längs dieses Weges ansammelten bzw. ihn entlangflogen,

**Tab. 3.1-3.** Definition der Beobachtungsperioden (Tab. 3.1) und Zahl der Beobachtungseinheiten (BE, 1 BE  $\approx$  30 min) je Zone (Tab. 3.2) bzw. je Periode (Tab. 3.3) im Khao Phra Thaew-Naturpark auf Phuket (Thailand)

**Tab. 3.1**

Beobachtungsperiode	I87	II87	III87	IV87	V87	88
Tag und Monat	16.7.	25.7.	4.8.	7.8.	22.8.	22.3.
	18.7.	29.7.	7.8.	13.8.	23.8.	23.3.
	20.7.			14.8.	24.8.	
	21.7.					
Jahr	1987	1987	1987	1987	1987	1988

**Tab. 3.2**

Beobachtungszone	A	B	C	D	E
Beobachtungseinheiten (BE)	11	11	10	9	8

**Tab. 3.3**

Beobachtungsperiode	I87	II87	III87	IV87	V87	88
Beobachtungseinheiten (BE)	11	8	10	10	10	8



wenn man von den Arten absieht, die ohnehin nur im Halbdunkel des Waldes fliegen oder sitzen (z.B. *Melanitis* spec., Arten der Amathusiinae, einer Unterfamilie der Nymphalidae). Entlang von Schneisen (Flußläufe oder Wege, möglichst gesäumt von blühenden Büschen) fliegen auch insektenfressende Vögel, die immer wieder für geraume Zeit im Gezweig von angrenzenden Büschen und Bäumen Rast machen. So ist also anzunehmen, daß man bei diesem Vorgehen die verschiedenen Tagfalterarten in ähnlicher Zusammensetzung zu Gesicht bekommt wie die wichtigsten Freßfeinde der Tagfalter, die Vögel.

Wie schon erwähnt, wurden jeweils **alle** Falter registriert, was große Konzentration erforderte, denn auch der Mensch – vor allem der Sammler – neigt wie die Vögel dazu, Suchbilder zu entwickeln, was dann seine ermittelten Häufigkeitszahlen verfälscht. Dieses Vorgehen resultierte aus dem Wunsch, diese Zahlen so objektiv wie möglich zu gewinnen. Auch der höher gelegene Luftraum, wo *Euploea* langsam schwebten, wurde immer wieder mit dem Feldstecher abgesucht. Denn wenn man z.B. in WICKLER (1968, S. 31) liest: "Im Gebiet um Nairobi kommen auf 32 Vorbilder 133 *Papilio dardanus*weibchen ...", so stellen sich einige Fragen: Zu welchen Tageszeiten wurden die Zahlen ermittelt? (Die Nachahmer müssen nicht zur selben Tageszeit wie die Vorbilder fliegen.) Inwiefern sind Häufigkeitsschwankungen über längere Zeiträume hinweg berücksichtigt? Wie lange waren die Vorbilder im Vergleich zu den Nachahmern jeweils zu sehen? (Die Vorbilder fliegen oft sehr lange an einem Platz, während die Nachahmer scheu sind und vielfach nur kurze Zeit auffliegen, um sich dann wieder zu verstecken.) So sehen z.B. die Weibchen von *Cymothoe beckeri*, welche im tropischen Regenwald Afrikas vorkommen, einer ebenfalls dort auftretenden Lymantriide (*Othroeda planax*) sehr ähnlich (s. Abb. 8.10). Zwar konnten während eines 14-tägigen Aufenthaltes in Kribi (Kamerun) zum Jahreswechsel 1974/75 mehr Weibchen von *Cymothoe beckeri* registriert werden als von *Othroeda planax*, doch sah man die *Cymothoe beckeri*weibchen jeweils nur kurz, wenn sie von einem belaubten Busch aufflogen, in welchem sie zuvor mit zusammengeklappten Flügeln gleich einem welken Blatt gut getarnt saßen. Die Falter von *Othroeda planax* jedoch flogen langsam, teils segelnd, mal höher, mal tiefer in 2 bis 5 m Höhe und konnten lange Zeit an einer lichtereren Stelle im Wald beobachtet werden.

Die Aufenthaltszeiten in **Kenia** waren jeweils nur kurz, trotzdem konnten gezielt geeignete Beobachtungsorte aufgesucht werden, was auf eine jahrzehntelange Vorerfahrung durch zahlreiche Sammelreisen in dieses Gebiet zurückzuführen ist. Da gerade in den Waldstücken des Shimba Hills-Park oft ein Weg bzw. Flußlauf fehlt, andererseits sich die Falter an bestimmten Stellen um blühende krautige Pflanzen sammeln, erwies es sich als günstiger, durch mehrfaches Zählen der jeweils fliegenden Falter zu verschiedenen Zeiten die durchschnittliche Anzahl der Falter einer jeden vorkommenden Art zu ermitteln.

Die gewonnenen Häufigkeitszahlen ergaben sich durch Summenbildung über folgende Beobachtungstage:

Shimba Hills: 21., 23., 24.8.85 und 4., 11.8.88

Diani Beach: 30.8.85 und 10.8.88

Arabuko-Sokoke Forest: ca. 20 km südlich von Malindi: 27.8.85 und 8.8.88

ca. 40 km südlich von Malindi: 22., 29.8.85 und 9.8.88

Küste nördlich von Mombasa: 18.8.85

bei Kilifi: 31.8.85

In **Ecuador** wurde im Prinzip dieselbe Methode wie in Thailand angewandt, doch beschränkten sich die Beobachtungen auf kürzere Zeiträume. Es waren dann also keine Aussagen über die Entwicklung der Falterhäufigkeiten in der Zeit möglich. Da jedoch verschiedene Gegenden des Landes besucht wurden, konnten so vergleichbare Falterkomplexe in durch die Anden wohl separierten Räumen untersucht werden. Die enorme Vielfalt an Insekten und tagfliegenden Schmetterlingen machte manchenorts eine Beschränkung auf Ähnlichkeitskomplexe nötig, vor allem in den Waldgebieten der Quellflüsse des Amazonas.

Die Falter **Argentiniens** wurden nur insofern einbezogen, als in den argentinischen Anden sich ähnliche Faltergemeinschaften finden wie in der ecuadorianischen Sierra, und bei Iguazú wohl eine mit der in der westecuadorianischen Cordillere vergleichbare Entwicklung stattgefunden haben muß.

Die Beobachtungszeiträume in Südamerika sind jeweils – soweit die Befunde ergänzend – bei den entsprechenden Tabellen bzw. im Text angegeben.

### 3.2.2. Durchschnittliche Häufigkeit des Wechsels der Flugrichtung pro Sekunde und Fluggeschwindigkeit

WICKLER (1968, S. 23) bemerkt zu Recht: "Alle genaueren Untersuchungen ... beziehen sich auf die körperbaulichen Merkmale. Falls sich aber die Vorbilder zusätzlich im Verhalten unterscheiden, sollte man erwarten, daß die Nachahmer diese Verhaltensunterschiede kopieren."

Tatsächlich läßt sich feststellen, daß Vorbilder in der Regel langsam fliegen und selten die Flugrichtung ändern, während viele genießbare Arten schnell, ja oft geradezu rasant fliegen (z.B. viele *Charaxes*- und *Papilio*arten) oder /und oft bis sehr oft pro Zeiteinheit ihre Flugrichtung wechseln. Die Fluggeschwindigkeit quantitativ exakt zu ermitteln, ist ausgesprochen schwierig, vor allem wenn die Falter sich auf kreisförmigen Flugbahnen bewegen, ganz dicht im Laubwerk fliegen, nur jeweils kurze Flugstrecken zurücklegen oder sich stark zickzackförmig fortbewegen. Hier läßt sich nur eine relativ grobe Klassifizierung vornehmen.

Was die durchschnittliche Häufigkeit der Richtungswechsel pro Sekunde je Falterart anbelangt, konnte man auf folgende Weise zu gut gesicherten Ergebnissen kommen (vgl. Kap. 4.1):

Bis zu einer bestimmten Entfernung vom menschlichen Auge konnten nach entsprechendem Training die Änderungen der Flugrichtung mitzählt werden. Solange lief dann eine Stoppuhr mit. Mit  $RW/s$  wird die durchschnittliche Zahl von Richtungswechseln pro Sekunde bezeichnet, mit  $S_{RW}$  die zugehörige Standardabweichung.

Zur ungefähren Bestimmung der Fluggeschwindigkeit – wie auch zur Erfassung der Zahl von Richtungswechseln – wurde während des Fluges ein Punkt ausgewählt, ab dem die Stoppuhr lief (nicht selten war das meine Position, wenn der Falter an mir vorbeiflog) und ein weiterer markanter Punkt, bei dessen Passage die Uhr anhielt. Als Streckenmaß verwandte ich meine Schrittlänge. Größere Genauigkeit anzustreben, etwa durch Benutzung eines Bandmaßes, hätte keinen Sinn gehabt, da sich infolge häufiger Richtungswechsel auch dann keine ganz gerade Flugbahn ergibt, wenn der Falter z.B. einen Weg entlangfliegt und dabei seine Richtung im wesentlichen beibehält. Mit  $SR/s$  wird die durchschnittliche Zahl von Schritten (1 Schritt = ca. 0,7 m) pro Sekunde benannt, mit  $S_{SR}$  die zugehörige Standardabweichung. Diese Methode liefert leider oft keine gesicherten Werte, vor allem wenn Falter hoch bzw. in Kreisbahnen fliegen oder die Richtung oft und stark während ihres Fluges ändern. Gefangene und in großen Käfigen gehaltene Falter eignen sich auch nicht, da nach Aussagen von Mr. A. COTTON, der in Chiang Mai eine Schmetterlingszuchtfarm unterhält, die Falter ihr Verhalten in solchen Käfigen grundlegend ändern.

Da sich im Laufe der Freilanduntersuchungen herausstellte, daß es weit schwieriger ist, zahlreiche Meßdaten zur Fluggeschwindigkeit zu bekommen als zur Häufigkeit des Flugrichtungswechsel, und sich manche unwegsamen Gebiete überhaupt nicht dazu eignen, lag das Hauptaugenmerk auf der Ermittlung der Flugrichtungswechselfrequenz. Für beide Meßgrößen eigneten sich besonders Falter, die keine Blüten besuchten, sondern Wege entlang flogen oder sich aus anderen Gründen im freien Luftraum aufhielten (z.B. die Männchen von *Colotis auxo incretus* bzw. von *Eurena senegalensis*, vgl. Kap. 4.6.2.1). Was die nicht so häufig auftretenden mimetischen Weibchen mancher Arten anbelangt, war es nicht leicht, entsprechendes Zahlenmaterial zu erlangen. Zwar kann man diese Weibchen oft sehr früh am Morgen oder am Spätnachmittag beim Blütenbesuch längere Zeit beobachten, doch fliegen sie dann jeweils nur ganz kurze Strecken von Blüte zu Blüte, wobei die Richtungswechsel wahrscheinlich auch von der Lage der nächsten Blüte, den Zweigen und Blättern beeinflußt werden.

Die gefundenen Werte gelten selbstverständlich nur für die aufgesuchten Orte in der jeweils angegebenen Beobachtungszeit. Sie hängen außerdem auch bei ein- und demselben Falter von Außenfaktoren ab wie zum Beispiel von unmittelbar vorausgegangenem unangenehmen Erfahrungen mit Freßfeinden etc. (vgl. Kap. 4.1.2).

Eine Besonderheit tritt bei gewissen Faltern Südamerikas auf, vor allem bei kleineren, transparenten Ithomiinen: Unter gewissen Umständen – vor allem nach unmittelbar vorausgegangenem Attacken – fliehen solche Falter nicht nur im Zickzackflug, sondern sinken auch in der Vertikalen immer wieder ab um gleich anschließend erneut aufzusteigen, was dem Flug eine Wellenform in der Senkrechten verleiht.

Um die Reaktion von Faltern auf Attacken auch dann registrieren zu können, wenn die Attacke eines Freßfeindes auf sie in natura nicht beobachtet werden konnte, wurden Angriffe dadurch imitiert, daß der Falter nur ganz kurz mit dem Netz gefangen und sofort wieder freigelassen wurde. Beste Ergebnisse, z.B. hochsignifikant häufigerer Flugrichtungswechsel während der Flucht bei manchen Arten, ergaben sich vor allem dann, wenn sich der Falter nur einen Sekundenbruchteil im Netz befand und beim Fangen nicht verletzt wurde.

### 3.2.3. Sonstiges Verhalten

Das sonstige Verhalten der Tagfalter wurde nur qualitativ untersucht. Genauere quantitative Analysen hätten den Rahmen dieser Arbeit gesprengt. Doch soll betont werden, daß gleichwohl die Beobachtung des gesamten Verhaltensrepertoire der Falter insofern sehr wichtig erscheint, als so die richtige Deutung der erhaltenen Untersuchungsergebnisse erleichtert wird. Es ist notwendig, wenn man die Häufigkeit des Flugrichtungswechsels eines Falter registriert, auch gleich mit zu protokollieren, ob der Beobachtung unmittelbar eine Attacke auf den Falter durch einen Vogel vorausgegangen war oder ob ein Weibchen einen männlichen Falter zum Balzflug veranlaßt hatte.

## 3.3. Attacken der Freißfeinde

### 3.3.1. Direkte Beobachtung

Unbeschadet der großen Bedeutung von Fütterungsexperimenten sollten möglichst viele Attacken von Freißfeinden gegen Falter im Freiland beobachtet werden. Gefangene Vögel reagieren vielfach nicht genau so wie freilebende, indem sie Falter fressen, die freilebende nicht beachten (CHAI 1986).

Die Attacken von Vögeln, die im dichten Laubwerk jagen, waren dabei weniger wichtig, nicht etwa nur, weil schwer zu beobachten, sondern weil das Interesse in erster Linie den im freien Luftraum fliegenden Faltern galt.

Die erhaltenen Befunde sind zwar aufschlußreich, es ergeben sich aber hierbei viele Schwierigkeiten, die dafür sorgen, daß man wenige Zusammenhänge ableiten kann. Das liegt zum einen daran, daß der Zufall eine bedeutsame Rolle spielt: Die Attacke muß sich im Blickfeld des Beobachters abspielen, der Erfolg oder Mißerfolg des Freißfeindes sollte festgestellt werden können und der angegriffene Falter sollte einer Art oder wenigstens einer Ähnlichkeitsgruppe zugeordnet werden können. Vielfach stehen einem nur Sekundenbruchteile für die Beobachtung zur Verfügung.

Die beteiligten Vögel, Reptilien oder räuberischen Insekten zu bestimmen wurde nicht versucht, da es für die Fragestellung dieser Arbeit zwar bedeutsam ist, welche Falter mit welcher Häufigkeit attackiert werden, weniger aber die Art, der der jeweilige Angreifer angehört.

Hat man dann in einem Gebiet bereits einige Beobachtungen angestellt, so ergeben sich daraus Fragestellungen, die zu beantworten in der Regel in kürzeren Zeiträumen unmöglich ist, wenn man derart vom Zufall abhängt.

### 3.3.2. Indirekte Erschließung

Nicht selten findet man getötete Falter auf der Erde, die eindeutig Spuren von Gewalteinwirkung aufweisen, in den meisten Fällen wohl hervorgerufen durch Vogelschnäbel (s. Abb. 8.11, 1. Reihe, rechter Falter). Ein besonderer Glücksfall ist es schon, wenn man einen Vogel einen Falter töten sieht, der dann aber vom Vogel nicht gefressen, sondern fallengelassen wird. Die Folgerung, es handle sich in solchen Fällen um einen Falter, der dem Vogel nicht schmeckte, ist wahrscheinlich in den allermeisten Fällen zutreffend.

Neben getöteten Faltern, die noch weitgehend komplett sind, findet man auch oft mehr oder weniger beschädigte Schmetterlingsflügel oder Flügelteile (s. Abb. 8.12). Man kann dann mit ziemlicher Sicherheit darauf schließen, daß ein Freißfeind den Körper des Falters fraß, die chitinigen Flügel aber verschmähte. Es sollte dabei jedoch beachtet werden, daß Falter nach einem natürlichen Tode z.B. von Ameisen zerlegt werden. In diesem Fall allerdings ist zu erkennen, daß die Flügel von Insektenmandibeln abgeissen und meist auch angeknabbert wurden.

Da die weichen Flügel mancher Falterarten (z.B. *Mycalopsis* spec. bzw. *Ypthima* spec., Satyrinae) von einigen Vögeln samt Falterkörper mitverzehrt werden, sind bei genießbaren Schmetterlingen nicht immer entsprechende Überreste zu erwarten.

Gerade deshalb sind die in Kapitel 1.5 erwähnten Pickmarken und Schnabelspuren von Bedeutung (vgl. Abb. 8.11). Eine gewisse Unsicherheit bei dieser Methode rührt daher, daß Beschädigungen von Falterflügeln nicht ausschließlich auf die Einwirkung von Vogelschnäbeln zurückzuführen sein müssen, selbst wenn symmetrisch auf zwei Flügeln etwa gleich große dreieckige Stücke fehlen. Da Falter sich auch



an Gesträuch verletzen können, langsam fliegende ungenießbare Falter mit zähen, biegsamen Flügeln mögen sich dabei abschaben (Pseudoschnabelspuren!), schnell fliegende genießbare Falter Fetzen der Flügel verlieren – mitunter zufälligerweise auch symmetrisch (Pseudopickmarken!) –, sollte man zweifelhafte Fälle ausschließen. Es bleiben noch genug eindeutige Spuren bzw. Marken (vgl. z.B. *Zerene cesonia*, Abb. 8.13).

Die Unterscheidung zwischen Schnabelspuren und Pickmarken ist insofern problematisch, als der Schluß, ein Schmetterling mit Schnabelspuren müsse immer vom Vogel freiwillig losgelassen worden sein (POUGH & BROWER 1977, BOWERS & WIERNASZ 1979), nicht ganz zwingend erscheint.

### 3.4. Fütterungsexperimente

Eine Schwäche der Fütterungsexperimente mit in kleineren Käfigen gehaltenen Vögeln mag es sein, daß die Falter nicht am Vogel vorbeifliegen, sondern – sich niedersetzend oder im Käfig gehemmt umherflatternd, falls überhaupt lebende Falter angeboten werden – für den Vogel beliebig lange zu beobachten und leichter zu fangen sind. Selbst Falter, die der Vogel auf Grund ihres scheuen Verhaltens in der freien Natur nur selten zu Gesicht bekommt und so kaum von häufigeren, ähnlichen unterscheiden lernt, kann der Vogel im Experiment relativ problemlos erbeuten, was gegenüber der realen Freilandsituation einen geringeren Energieaufwand für den Fang der Falter bedeutet. Da es sich bei Vögeln um lernfähige Individuen handelt, kann sich der Vogel im Käfig anpassen und seinen Speisezettel gegenüber freilebenden Individuen verändern, also auch Falter akzeptieren, deren Fang sich normalerweise vom Energieaufwand her nicht lohnt, oder die er bislang nicht von anderen ähnlichen, viel häufigeren ungenießbaren Faltern unterscheiden gelernt hat. Im letzteren Fall lohnt der Fang erst recht nicht auf Grund der vielen Fehlgriffe bei Attacken: nicht jede Attacke ist erfolgreich, nur wenige erfolgreiche Attacken bringen genießbare Beute ein. Daher ist es wahrscheinlich, daß Falter von Käfigvögeln attackiert werden, die in der Natur unbehelligt bleiben.

Trotz alledem aber, da – wie in Kapitel 3.3.1 erläutert – im Freiland Attacken von Vögeln gegen Falter nicht leicht zu beobachten sind, wurde in Thailand ein Dajaldrosselpaar (*Copsychus saularis*) zu Fütterungsversuchen herangezogen, das in Gefangenschaft bis dahin nur mit pflanzlicher Nahrung aufgezogen worden war, also in Bezug auf Tagfalter keine Vorerfahrungen hatte. Die gewählte Vogelart frißt neben pflanzlicher Nahrung auch Insekten.

Somit konnten nun die Schmetterlingsarten bestimmt werden, die diese Vögel zu Gesicht bekamen, und auch die Reihenfolge, in der ihnen die einzelnen Arten angeboten wurden, soweit die entsprechenden Arten jeweils gefangen werden konnten.

Folgende Fragen wurden an das Experiment gestellt:

- Gibt es Falter, die bereits beim ersten Kontakt abgelehnt werden?
- Reagieren die Vögel so, wie man es nach der Literatur erwartet, d.h. verschmähen sie die Falter, die allgemein als ungenießbar gelten, während sie die Falter fressen, die gemeinhin für genießbar gehalten werden?
- Welche Auswirkungen haben üble Vorerfahrungen mit schlecht schmeckenden bzw. ungenießbaren Faltern (z.B. Vorbilder eines Bateschen Systems) auf die Akzeptanz von ähnlich gefärbten, aber genießbaren Nachahmern?
- Wie groß darf der Unterschied zwischen ungenießbaren Faltern sein, damit die Vögel nach unangenehmen Erfahrungen mit den einen auch die anderen noch meiden? Generalisieren die Vögel dabei ähnlich oder gar genauso wie der Mensch?



### 3.5. Statistische Auswertung der gewonnenen Daten (Meßergebnisse)

#### 3.5.1. Flugrichtungswechsel und Fluggeschwindigkeit

Die Bestimmung der (empirischen) Mittelwerte  $RW/s$  bzw.  $SR/s$  (vgl. Kap. 3.2.2) erfolgte nach der Formel

$$\bar{x} = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n x_i, \quad \text{wobei } x = (x_1, x_2, \dots, x_n) \text{ eine Stichprobe vom Umfang } n \text{ ist.}$$

Die (empirischen) Standardabweichungen  $S$  ( $S_{RW}$  bzw.  $S_{SR}$ ) wurden errechnet mit Hilfe der Formel

$$S^2 = \frac{1}{n-1} \sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})^2, \quad \text{wobei } x = (x_1, x_2, \dots, x_n) \text{ eine Stichprobe vom Umfang } n \text{ mit } n \geq 2 \text{ ist.}$$

Im Fall, daß Mittelwerte miteinander zu vergleichen waren, wurde der  $t$ -Test nach STUDENT angewandt:

Sind  $\bar{x}_1, \bar{x}_2$  die beiden zu vergleichenden Mittelwerte mit ihren zugehörigen Standardabweichungen  $S_1, S_2$ , so berechnet man die Prüfgröße  $t$  und die Freiheitsgrade  $df$  folgendermaßen:

$$t = \frac{|\bar{x}_1 - \bar{x}_2|}{\sqrt{\frac{S_1^2}{n_1} + \frac{S_2^2}{n_2}}}, \quad df = \frac{n_1 + n_2 - 2}{2}$$

$n_1, n_2$  sind die jeweiligen Stichprobenumfänge.

Den Wert  $F_{df}(t)$  der Verteilungsfunktion bzw. die Irrtumswahrscheinlichkeit  $1 - F_{df}(t)$  für die Annahme, daß sich die verglichenen Mittelwerte unterscheiden, errechnet man z.B. bequem durch Anwendung eines Computerprogrammes zur  $t$ -Verteilung, wie es in BOSCH (1986) zu finden ist.

Sollte ein einzelner Wert, z.B. der  $RW/s$ -Wert eines balzenden Falters, auf signifikante Abweichung vom Durchschnittswert der unter Normalbedingungen gewonnenen  $RW/s$ -Werte überprüft werden, so wurden die Konfidenzintervalle (je nach Bedarf einseitige oder zweiseitige) für den Mittelwert  $\mu$  und die Standardabweichung  $\sigma$  mit Hilfe von Basicprogrammen berechnet, wie sie z.B. BOSCH (1986, Programme KONFMY und KONFSI) zu entnehmen sind.

Lediglich der Anschaulichkeit wegen wurde bei Meßwerten, die erschreckte bzw. balzende Falter lieferten, die Abweichung vom empirischen Mittelwert (nach oben mit "+", nach unten mit "-" gekennzeichnet) als Vielfaches der empirischen Standardabweichung angegeben.

Schließt man die Meßwerte aus, die man bekommt, wenn Falter offensichtlich erschreckt sind oder einen Balzflug durchführen, so kann man vermutlich annähernd von einer Normalverteilung ausgehen, wenn die Daten von ein und derselben Art am selben Ort gewonnen wurden. Diese Folgerung legen Verteilungen der Einzelwerte bei größeren Stichprobenumfängen jedenfalls nahe.

Zur genaueren Klärung dieses Sachverhalts wären Stichproben ausreichend großen Umfangs für eine Vielzahl von Arten nötig, was den Rahmen der vorliegenden Arbeit gesprengt hätte. In Fällen, in denen die Annahme der Normalverteilung zu verwerfen wäre, könnte entweder eine Transformation, die zur Normalverteilung führt, Abhilfe schaffen oder ein parameterfreies Prüfverfahren wie der  $U$ -Test von MANN und WHITNEY (ZÖFEL 1985) angewandt werden. Tendenziell ergäben sich bei Anwendung dieses  $U$ -Testes keine anderen Schlußfolgerungen als bei Benutzung des  $t$ -Testes nach STUDENT. Lediglich die Irrtumswahrscheinlichkeit bei entsprechenden Aussagen würde sich etwas erhöhen.

#### 3.5.2. Falterhäufigkeit und Verteilung der Attacken von Freßfeinden

In der Regel wurde ein Binomialtest durchgeführt. Sollte die relative Häufigkeit eines Merkmalsträgers in zwei Grundgesamtheiten verglichen werden, so wurde die Grundgesamtheit mit dem größeren Stichprobenumfang als Maß genommen, zu der die Häufigkeit des Merkmalsträgers in der anderen Grundgesamtheit in Beziehung gesetzt wurde.

Zum Nachweis, daß ungenießbare Arten in der Regel seltener die Flugrichtung pro Sekunde wechseln als genießbare Arten, kam der exakte Test nach FISHER und YATES zur Anwendung, wie er z.B. in ZÖFEL (1985) zu finden ist.

### 3.6. Gesichtspunkte für die Zusammenstellung der Farbbilder

Stellt man Falter einer Mimikrygruppe zu einer Farbtafel zusammen, so ist vielfach die äußerliche Ähnlichkeit, die bei der Bateschen Mimikry zu fordern ist und in meist etwas schwächerem Grade auch bei der Müllerschen Mimikry auftritt, ohne weiteres darstellbar. Die Merkmale jedoch, die offenbaren, daß die dargestellten Arten verschiedenen Gattungen, ja sogar verschiedenen Familien angehören, sind meist weniger gut zu sehen und eher dem Spezialisten erkenntlich. Aus diesem Grunde wurden vielfach zum Vergleich nahe Verwandte der dargestellten Arten zusammen mit den in den Mimikrykomplex verwickelten abgebildet. Die Art der Trennlinien zwischen den Artnamen und unterschiedliche Farben in den Abbildungslegenden sollen die phylogenetische Kluft zwischen den Arten plastisch veranschaulichen.

Wenn sich zwei Arten mehr im Flug als im präparierten Zustand ähneln, so ist das im Farbbild kaum darstellbar. In diesem Fall ist der beschreibende Text zu konsultieren. Der Einsatz des Mediums Film würde hierbei sicher lohnende Aufschlüsse zeitigen.

## 4. Ergebnisse und Diskussion der Befunde

### 4.1. Flugverhalten der Tagfalter

#### 4.1.1. Durchschnittliche Häufigkeit des Flugrichtungswechsels pro Sekunde und Fluggeschwindigkeit

Die Abbildungen 4.1-3 (genaue Zahlenwerte und Stichprobenumfänge siehe Tab. 10.1-3, S. 180-182) zeigen, daß Tagfalter Thailands, Kenias und Südamerikas während des Fluges im Durchschnitt bis über viermal pro Sekunde die Richtung ändern können, daß es aber auch Falter gibt, die das seltener als einmal pro Sekunde tun.

Teilt man die *RW/s*-Skala (*x*-Achse, durchschnittliche Zahl von Richtungswechseln pro Sekunde) in zwei Bereiche ein, nämlich in die Bereiche I: *RW/s* < 1,5 und II: *RW/s* ≥ 1,5, so finden sich in Thailand, Kenia und auch Südamerika in Bereich I signifikant mehr ungenießbare Falter und deren Nachahmer, in Bereich II hingegen signifikant mehr genießbare Falter ohne ungenießbares Vorbild. Der Test von FISHER und YATES ergibt folgende Irrtumswahrscheinlichkeiten:

$$\text{Thailand (vgl. Abb. 4.1):} \quad P = \left[ \binom{6}{5} \cdot \binom{18}{0} \right] : \binom{24}{5} \approx 0,014 \%$$

$$\text{Kenia (vgl. Abb. 4.2):} \quad P = \left[ \binom{12}{11} \cdot \binom{12}{0} \right] : \binom{24}{11} \approx 0,00048 \%$$

$$\text{Ecuador (vgl. Abb. 4.3):} \quad P = \left[ \binom{12}{12} \cdot \binom{12}{0} \right] : \binom{24}{12} \approx 0,00003 \%$$

In Abb. 4.1 (Thailand) handelt es sich bei den ersten 6 aufgeführten Arten um ungenießbare Vorbilder (*Atrophaneura coon*, *Pachliopta aristolochiae*, *Euploea*), einen genießbaren Nachahmer (*Papilio polytes* ♀) und eine Art (*Cethosia penthesilea*), über deren Genießbarkeit mir nichts bekannt ist. Das Weibchen dieser Art sieht *Danaus chrysippus* ähnlich, das Männchen erfährt allenfalls einen Teilschutz durch nur etwas ähnliche, ungenießbare Arten. Es wurde – obwohl genau an der Grenze der Bereiche I und II – Bereich II zugeordnet. Die restlichen 18 Arten sind genießbar.

In Abb. 4.2 (Kenia) handelt es sich bei den ersten 12 genannten Faltern – mit Ausnahme von *P. dardanus* ♂ – um ungenießbare Vorbilder (*Acraea natalica*, *Acraea satis* ♂, *Amauris niavius*, *Amauris ochlea*, *Mylothris agathina* ♀ und ♂, *Mylothris yulei*) bzw. genießbare Nachahmer (*Pseudacraea boisduvali*, *Hypolimnas deceptor*, *Papilio dardanus* ♀, *Pseudacraea lucretia*). Die Männchen von *Papilio dardanus* zeichnen sich durch einen

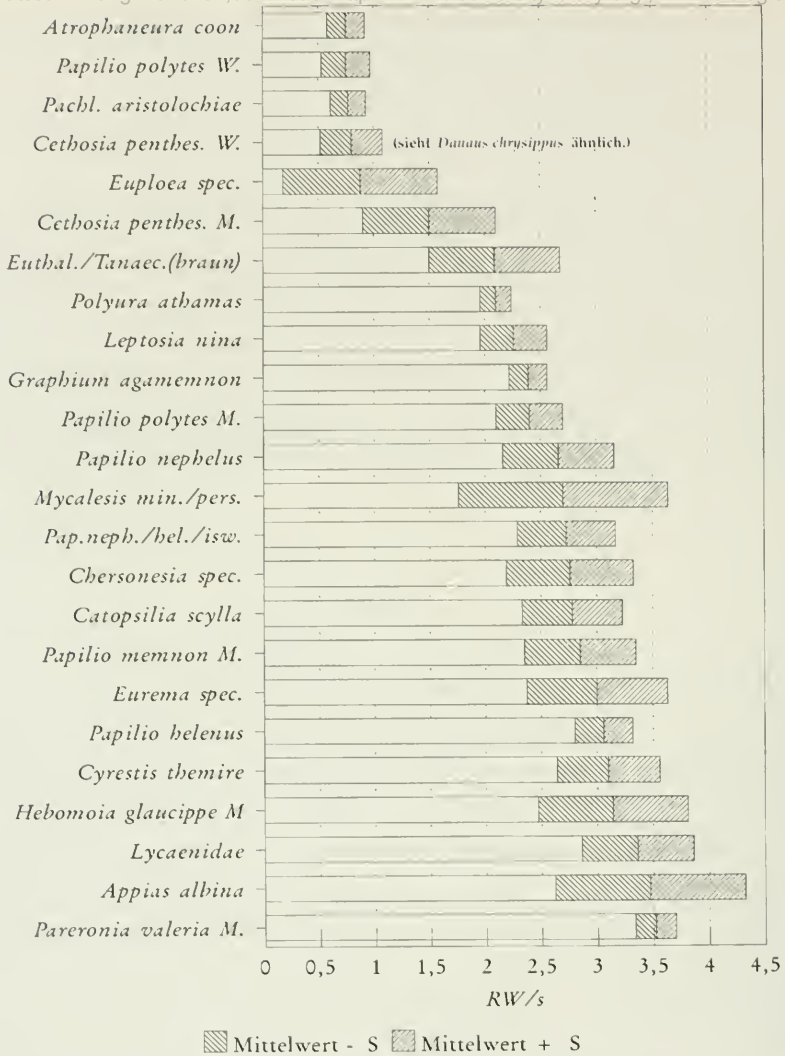


Abb. 4.1. Durchschnittliche Häufigkeit des Flugrichtungswechsels pro Sekunde einiger, soweit feststellbar, nicht erschreckter bzw. balzender Falterarten **Thailands**.

RW/s: Mittelwert der Richtungswechsel pro Sekunde. S: zugehörige Standardabweichung.

eigentümlich wackelnden Flug aus, der es Vögeln möglicherweise erschwert, sie trotz des relativ geringen RW/s-Wertes zu erbeuten (vgl. auch Kap. 4.4.3.1). Außerdem gibt es Hinweise darauf, daß die Art zumindest von gewissen Vögeln verschmäht wird (LARSEN 1991, S. 110).

Die 12 letztgenannten Arten sind allesamt genießbar und – von *Belenois thysa* einmal abgesehen – nicht mimetisch. Männchen wie Weibchen von *Belenois thysa* sehen zwar den Geschlechtern der ungenießbaren Art *Mylothris agathina* recht ähnlich und gelten seit langer Zeit als Batessche Nachahmer (WICKLER 1968, LARSEN 1991), genießen aber aus verschiedenen Gründen wohl nur einen Teilschutz durch diese Ähnlichkeit: Der "Nachahmer" kommt in vielen Gebieten viel häufiger vor als das Vorbild, manche Formen von *B. thysa*, vor allem im männlichen Geschlecht, sehen dem Vorbild nicht allzusehr ähnlich und der "Nachahmer" unterscheidet sich im Flug deutlich vom Vorbild, u.a. da sein RW/s-Wert signifikant höher ist als der des Vorbildes. Deshalb ist diese Art nicht als überwiegend mimetisch eingestuft worden. Genauere Ausführungen findet man in Kap. 4.6.4.

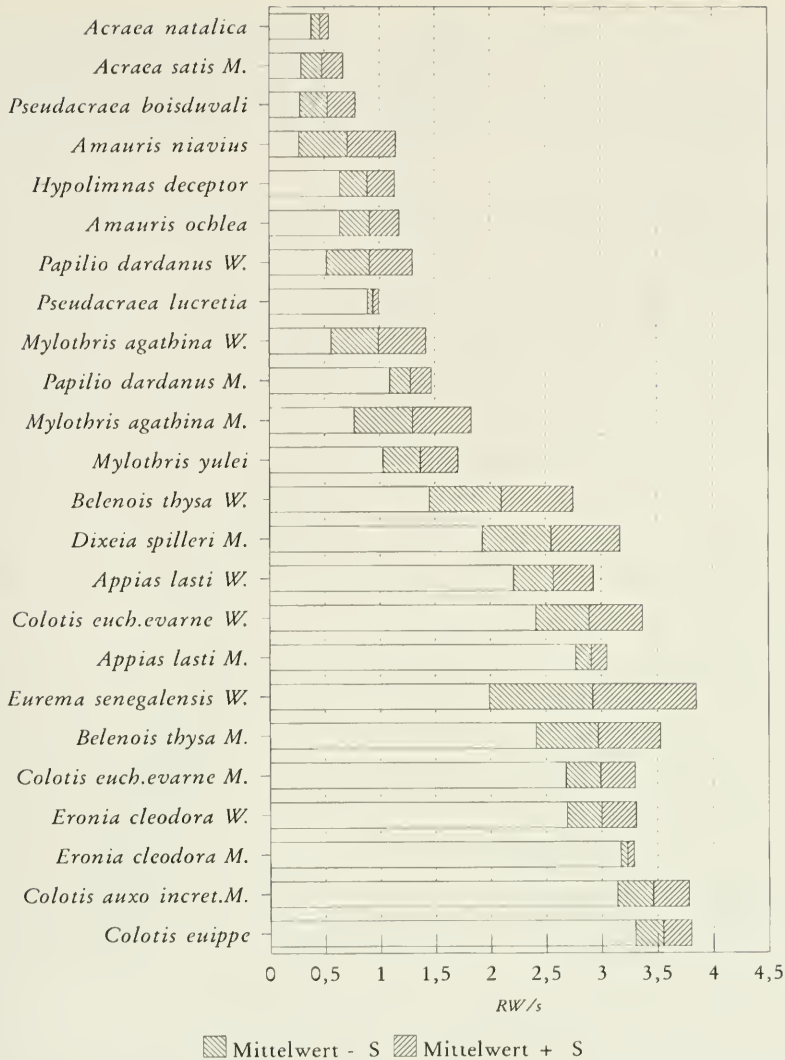


Abb. 4.2. Durchschnittliche Häufigkeit des Flugrichtungswechsels pro Sekunde einiger, soweit feststellbar, nicht erschreckter bzw. balzender Falterarten Kenias.  
 RW/s: Mittelwert der Richtungswechsel pro Sekunde. S: zugehörige Standardabweichung.

In Abb. 4.3 (Ecuador) handelt es sich wohl bei den 12 erstgenannten Arten um ungenießbare Vorbilder bzw. genießbare Nachahmer, bei den 12 letztgenannten um genießbare, nichtmimetische Arten. Obwohl gerade in Südamerika von vielen Tagfalterarten nichts Sicheres über die Genießbarkeit gesagt werden kann, wirft die Zuordnung der ausgewählten 24 Arten zu Müllerschen bzw. Batesschen Systemen oder zur Gruppe der nichtmimetischen, genießbaren Arten wenig Probleme auf. Lediglich bei der Art *Leptophobia gonzaga* ist ein gewisser Zweifel an ihrer Genießbarkeit angebracht, da eine verwandte Art (*L. caesia*) möglicherweise ungenießbar ist (YOUNG 1972).

Man kann nicht generell sagen, daß ungenießbare Arten und deren Nachahmer Bereich I, genießbare, nichtmimetische Arten Bereich II zuzuordnen sind. Zum einen ist zu bedenken, daß manche Falterarten sich auf Kreisbahnen bewegen und dabei relativ selten die Flugrichtung ändern, attackiert aber sehr geschickt ausweichen (z.B. viele Nymphaliden, *Arhopala*-Bläulinge). Solche Falter muß man eher Bereich I



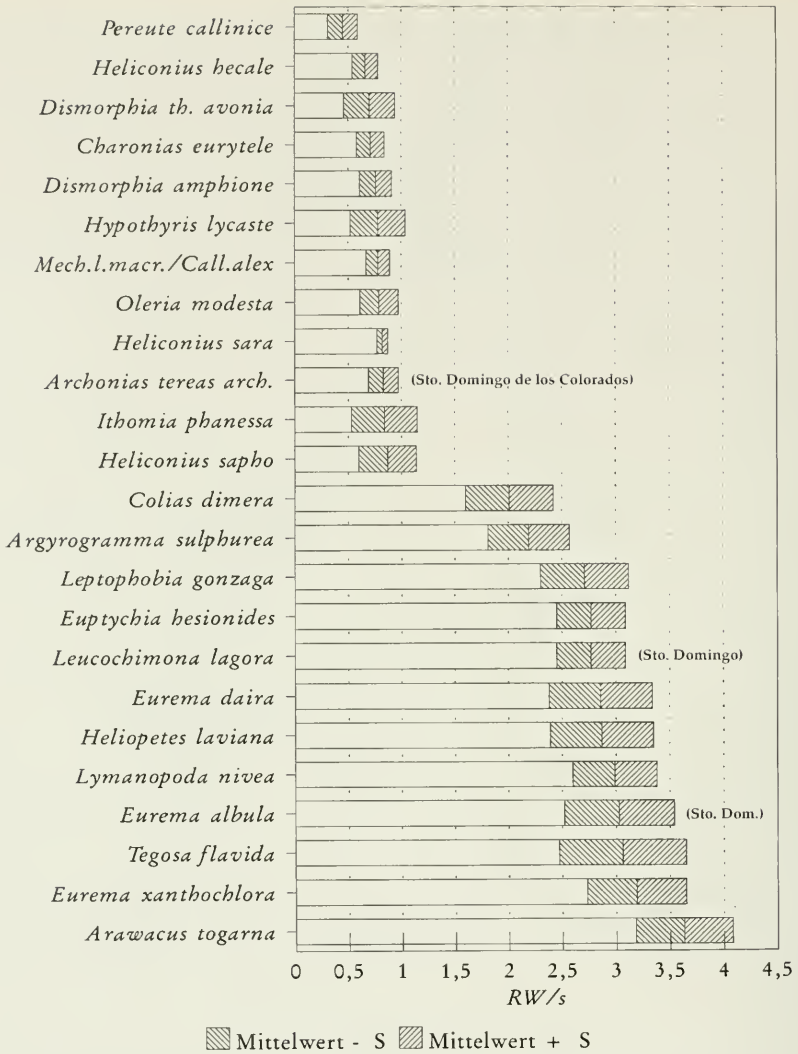


Abb. 4.3. Durchschnittliche Häufigkeit des Flugrichtungswechsels pro Sekunde einiger, soweit feststellbar, nicht erschreckter bzw. balzender Falterarten **Ecuadors**. RW/s: Mittelwert der Richtungswechsel pro Sekunde. S: zugehörige Standardabweichung.

zurechnen. Von diesen Faltern fehlen RW/s-Werte in den Abbildungen, weil sie sich wenig zur Ermittlung entsprechender Meßdaten eignen. Da sie selten lange Strecken fliegen, meistens von einer entsprechenden Warte aus (z.B. einem Blatt) starten und bald darauf zu ihr oder einer benachbarten Warte zurückkehren, kann man in der Regel nur ganz kurze Zeit, d.h. nur einige Sekunden, die Richtungswechsel zählen. Bedenkt man noch, daß der Start – weil selten vorhersehbar – und die Landung mit speziellem Flugverhalten außer acht gelassen werden, so bleiben nur wenig brauchbare Werte, schon weil sich bei entsprechend kurzen Zählzeiten auch die Meßungenauigkeit erhöht.

Zum anderen ist der Begriff 'ungenießbar' niemals absolut zu verstehen (vgl. Kap. 1.6). Es ist also nicht auszuschließen, daß es für eine relativ ungenießbare Art außerdem von Vorteil ist, durch häufigen Wechsel der Flugrichtung die Fangchancen von Freißfeinden zu verringern. Die Gattung *Catantix* könnte dafür Beispiele liefern. Die Falter dieser Art fliegen mitunter sehr schnell mit häufigem Flugrichtungswechsel.

Die Futterpflanzen der Raupen sind anscheinend unter den Loranthaceae zu suchen, ihre nahen asiatischen Verwandten der Gattung *Delias* gelten als ungenießbar.

Eine Klärung dieses Sachverhaltes kann nur weitere Forschung bringen.

Ganz allgemein mag gelten, daß Weibchen langsamer und richtungswechselärmer fliegen als Männchen, wenn es sich um Arten handelt, die Bereich II zuzuordnen sind (vgl. Abb. 4.2 bzw. Tab. 10.2, S. 181).

#### 4.1.2. Änderungen des Flugverhaltens bei äußeren Einwirkungen (Störungen) und bei der Balz

Generell läßt sich erkennen (vgl. Tab. 4.1-3), daß Erschrecken nur bei manchen Faltern zu einer sehr signifikanten Steigerung der *RW/s*-Rate führt, und zwar in erster Linie bei Arten, die dem Bereich I zuzuordnen sind (vgl. Kap. 4.1.1), unter diesen wiederum vor allem die Nachahmer. Bei ungenießbaren Vorbildern, die dem Bereich I zuzuordnen sind, sind vielfach keine signifikanten Reaktionen auf Störungen zu registrieren, was vermutlich auch bei genießbaren, nichtmimetischen Faltern des Bereiches II der Fall sein kann. Es lassen sich folgende Fälle unterscheiden:

1. Fall: Genießbare, nichtmimetische Falter, die den *RW/s*-Wert bei Störungen nicht besonders erhöhten:  
Tab. 4.1: *Cethosia penthesilea* ♂ (oder zu 4. Fall), *Papilio polytes* ♂, *Papilio memnon* ♂, *Eurema* spec., *Jamides* spec., *Miletus* spec.  
Tab. 4.2: *Colotis eucharis evarne* ♀, *Belenois thysa* ♂,  
Tab. 4.3: *Colias dimera*, *Eurema albula*
2. Fall: Genießbare, nichtmimetische Falter, die signifikant bzw. sehr signifikant auf die Störungen reagieren:  
Tab. 4.3: *Eurema daira*, *Heliopterus chimbo*, *Lymanopoda nivea*
3. Fall: Genießbare, mimetische Falter, die auf Störungen zwar nicht immer signifikant reagierten, stark erschreckt allerdings stets sehr signifikant reagierten:  
Tab. 4.2: *Hypolimnias deceptor*  
Tab. 4.3: *Dismorphia amphione*, *Dismorphia theucharila avonia* f. *pallida*
4. Fall: Ungenießbare Falter, die auf Störungen nicht immer, seltener oder gar nicht (?) signifikant reagierten:  
Tab. 4.1: *Atrophaneura coon* ♀, *Pachliopta aristolochiae* ♂, *Euploea* spec.  
Tab. 4.2: *Mylothris agathina* ♂ und ♀  
Tab. 4.3: *Archonias tereas archidona* f. *regillus*, *Charonias eurytele*, *Hypothyris lycaste antonia*, *Ithomia hyala*, *Ithomia phanessa*, *Mechanitis polynmia chimborazona*, *Pereute callinice*

Diese grobe Klassifizierung ließe sich bei entsprechend umfangreichem Zahlenmaterial verfeinern und noch von einigen Unsicherheiten bereinigen:

Genießbare Arten, die dem Bereich II zuzuordnen sind, erhöhen wahrscheinlich ihren *RW/s*-Wert zumindest geringfügig, wenn sie erschreckt werden, ohne sie allzusehr zu beschädigen oder zu lange in einem Netz festzuhalten. So ergibt sich für *Eurema albula* (Sto. Domingo de los Colorados) nach Tabelle 4.3 für den Mittelwert  $\bar{x}_1 \approx 3,41$ , für die Standardabweichung  $S_1 \approx 0,38$  und den Stichprobenumfang  $n_1 = 10$ . Vergleicht man diesen Mittelwert der erschreckten Falter mit dem unerschreckt fliegender (vgl. Tab. 10.3, S. 182,  $\bar{x}_2 \approx 3,03$ ,  $S_2 \approx 0,51$ ,  $n_2 = 15$ ), so ergibt sich gemäß dem *t*-Test nach STUDENT ein signifikanter Unterschied:  $df = 11,5$ ,  $t \approx 2,12$ ,  $1 - F_{df}(t) \approx 3,1\%$ .

Zum Nachweis der Signifikanz eines geringen Unterschiedes braucht man große Stichprobenumfänge, die für andere vergleichbare Mittelwerte möglicherweise nicht vorliegen.

*Archonias tereas archidona* f. *regillus*, *Charonias eurytele* und *Pereute callinice* (alle drei Arten sind Pieriden) erinnern sehr an ungenießbare Arten: Sie sind kaum bzw. nicht leicht zu erschrecken, fliegen wie aposematische Arten langsam und ohne häufige Flugrichtungswechsel, die erst- und letztgenannte Art tritt oft gerade dort zahlreicher auf, wo keine Vorbilder in vergleichbar großer Zahl zu beobachten sind usw. Trotzdem scheint *Archonias tereas* genießbar zu sein, zumindest in Costa Rica (BROWER 1984). Die ersten beiden Arten sehen ungenießbaren, zusammen mit ihnen fliegenden Arten ähnlich. *Pereute callinice* allerdings ist kaum mit anderen Arten, die nicht der Gattung *Pereute* angehören, zu verwechseln.

Auch ist es fraglich, ob die Arten *Cethosia penthesilea*, *Dismorphia amphione* und *Dismorphia theucharila avonia* tatsächlich genießbar sind.

Reagiert eine Art auf Störungen nicht bemerkenswert (z.B. *Charonias eurylele*), so weiß man nicht, ob sie selten oder nie signifikant reagiert, was man z.B. bei der Art *Hypothyris lycaste antonia* sehr wohl sagen kann, die wenigstens einmal zu einem völlig anderen Flugverhalten überging (vgl. Tab. 4.3). Einige ungenießbare Arten (z.B. *Charonias eurylele*, *Emploea*-arten, *Parantica aspasia*) flogen nach einer kräftigen Störung relativ richtungswechselarm weiter, allerdings schräg nach oben in den freien Luftraum.

Mehrere Falter der Art *Dismorphia amphione* hingegen flüchteten sich, stärker beunruhigt, jeweils unmittelbar ins dicke Unterholz.

Die Männchen einiger Arten allerdings, die auf Störungen nicht signifikant reagierten, zeigten beim Balzflug sehr signifikante Abweichungen bzgl. der RW/s-Werte (*Atrophaneura coon* ♂, *Pachliopta aristolochiae* ♂, *Archonias tereas archidona* f. *regillus*, *Perente callinice* ♂). Diese Falter können also sehr wohl

**Tab. 4.1-2.** Häufigkeit der Richtungswechsel und Fluggeschwindigkeit einiger, erschreckter (e) bzw. balzender (b) thailändischer (Tab. 4.1) und kenianischer (Tab. 4.2) Falter mit Angabe der Abweichung von den Mittelwerten der Tabellen 10.1 bzw. 10.2 (S. 180-181), ausgedrückt als Vielfaches (x) der empirischen Standardabweichung S (+/-xS). RW/s: Richtungswechsel pro Sekunde. SR/s: Fluggeschwindigkeit in Schritten (ca. 0,7 m) pro Sekunde. b/e, Konfb.: s. Legende zu Tab. 4.3.

**Tab. 4.1**

Art	b/e	RW/s	+/-xS	Konfb. (P=99%)	SR/s	+/-xS
<i>Atrophaneura coon</i> ♂	b	1,94	+7,0S	$\mu \leq 0,90$	2,39	+3,0S
<i>Atrophaneura coon</i> ♀	e	1,00	+1,5S	$\sigma \leq 0,36$	2,67	+3,8S
<i>Pachliopta aristolochiae</i> ♂	b	2,33	+9,8S	$\mu \leq 0,88$ $\sigma \leq 0,28$		
<i>Euploea</i> spec.	e	2,40	+2,2S		2,20	+0,9S
	e	1,86	+1,4S		3,14	+1,9S
<i>Cethosia penthesilea</i> ♂ (nach erfolgloser Vogelattacke)	e	1,90	+0,7S		3,74	+2,0S
<i>Papilio polytes</i> ♂	e	3,33	+3,1S		3,50	+0,2S
	e	2,60	+0,7S			
<i>Papilio memnon</i> ♂	e	2,86	0,0S		4,71	-0,7S
<i>Eurema sari</i> ♀	e	3,60	+1,0S		2,15	+0,9S
<i>Eurema</i> spec.	e	3,30	+0,5S		3,10	+2,1S
<i>Eurema</i> spec.	e	3,25	+0,4S		1,75	+0,4S
<i>Eurema</i> spec. ♀	e	2,50	-0,8S		1,88	+0,6S
<i>Eurema hecabe</i> ♀	e	1,50	-2,4S		0,75	-0,9S
<i>Jamides</i> spec. (Lycaenidae)	e	3,33	-0,1S		2,00	+0,3S
<i>Miletus</i> spec. (Lycaenidae)	e	2,73	-1,3S		0,77	-0,9S

**Tab. 4.2**

Art	b/e	RW/s	+/-xS	Konfb. (P=99%)	SR/s	+/-xS
<i>Hypolimnas deceptor</i>	e	3,02	+8,5S	$\mu \leq 1,31$ $\sigma \leq 1,00$		
<i>Mylothris agathina</i> ♂	e	2,00	+1,3S		2,64	+1,2S
<i>Mylothris agathina</i> ♀	e	1,73	+1,7S			
<i>Mylothris agathina</i> ♀	e	1,67	+1,6S		2,62	+1,8S
<i>Mylothris agathina</i> ♀	e	0,94	-0,1S		3,06	+2,6S
<i>Colotis eucharis evarne</i> ♀	e	3,13	+0,5S			
<i>Colotis eucharis evarne</i> ♀	e	2,88	0,0S			
<i>Belenois thysa</i> ♂	e	3,33	+0,6S			
<i>Belenois thysa</i> ♂	e	3,21	+0,4S			



**Tab. 4.3.** Häufigkeit der Richtungswechsel einiger erschreckter (e) bzw. balzender (b) ecuadorianischer Falter mit Angabe der Abweichung vom Mittelwert der Tabelle 10.3. Erklärung von *RW/s* und *+/-xS* s. Tab. 4.1-2. e/b/h: erschreckt/balzend/hüpfende Flugweise (d.h. auch Richtungsänderungen in der Vertikalen, die zu einem undulierenden Flug führen, vgl. Text). Konfb.: Bereich für den Erwartungswert  $\mu$  und die Standardabweichung  $\sigma$  auf dem Konfidenzniveau *P* (95 % bzw. 99 %)

Art	e/b/h	<i>RW/s</i>	<i>+/-xS</i>	Konfb. ( <i>P</i> =95%)	Konfb. ( <i>P</i> =99%)
<i>Archonias tereas archidona</i> f. <i>regillus</i> ♂	b	2,27	+10,3S		$\mu \leq 0,95$ $\sigma \leq 0,29$
<i>Charonia eurytele</i>	e	0,81	+0,8S		
	e	0,54	-1,3S		
<i>Colias dimera</i>	e	1,93	-0,2S		
<i>Dismorphia amphione</i>	e	0,50	-1,7S		
<i>Dismorphia theucharila</i> f. <i>pallida</i>	e	0,86	-0,4S		
<i>Dismorphia theucharila</i> f. <i>pallida</i> ♂	e	3,55	+13,8S		$\mu \leq 1,09$
<i>Dismorphia theucharila</i> f. <i>pallida</i> ♂	h	2,06	+5,9S		$\sigma \leq 0,38$
<i>Eurema albula</i> (Santo Domingo de los Colorados)	e	3,87	+1,6S		
	e	3,68	+1,3S		
	e	3,62	+1,2S		
	e	3,57	+1,1S		
	e	3,56	+1,0S		
	e	3,54	+1,0S		
	e	3,53	+1,0S		
	e	3,17	+0,3S		
	e	2,90	-0,3S		
e	2,65	-0,7S			
<i>Eurema दौरा</i> (Malacatos, Provinz Loja)	e	4,32	+3,0S		$\mu \leq 3,24$
	e	4,29	+3,0S		$\sigma \leq 0,92$
<i>Heliopetes chimbo</i> (Santo Domingo de los Colorados)	e	3,38	+4,0S		$\mu \leq 2,53$
	e	3,13	+3,1S		
	e	3,06	+2,9S		$\sigma \leq 0,70$
	e	2,80	+2,0S		
	e	0,95	-4,4S		$\mu \geq 1,91$
<i>Hypothyris lycaste antonia</i>	e	0,53	-1,0S		
	e	0,56	-0,8S		
	e	0,67	-0,4S		$\mu \leq 0,90$
	e	2,00	+4,7S		$\sigma \leq 0,38$
<i>Ithomia hyala</i>	h	1,87	+3,2S	$\mu \leq 1,29$ $\sigma \leq 0,53$	
<i>Ithomia phanessa</i>	e	2,93	+6,7S		$\mu \leq 1,08$
	h	2,03	+3,8S		$\sigma \leq 0,59$
	h	1,40	+1,8S		
<i>Lymanopoda nivea</i>	e	3,81	+2,1S	$\mu \leq 3,15$ $\sigma \leq 0,55$	$\mu \leq 3,23$ $\sigma \leq 0,64$
<i>Mechanitis polymnia chimborazona</i> (Santo Domingo de los Colorados)	h	2,32	+12,4S	$\mu \leq 1,03$	
	h	1,53	+5,8S	$\sigma \leq 0,60$	
	h	1,32	+4,1S		
<i>Perente callinice</i>	b	0,71	+2,6S	$\mu \leq 0,53$ $\sigma \leq 0,15$	$\mu \leq 0,56$ $\sigma \leq 0,19$

ähnlich wie andere Falter genießbarer Arten ihr Flugverhalten ändern, sind aber durch Erschrecken nicht leicht bzw. gar nicht dazu zu bewegen.

Manche Arten, die attackiert den RW/s-Wert kaum erhöhen, scheinen zumindest die Fluggeschwindigkeit deutlich zu erhöhen (z.B. *Atrophaneura coon* ♀, *Mylothris agathina* ♀).

Bleibt zu erwähnen, daß – nur in Südamerika beobachtet – viele ungenießbare Arten der Ithomiinae und Heliconiinae (*Ithomia hyala*, *Ithomia phanessa*, *Mechanitis polymnia chiaborazona*, *Mechanitis polymnia dorissides*, *Miraleia cymothoe*, *Greta audromica*, *Heliconius charitonia charitonia*), aber auch genießbare Nachbarer der Familien Pieridae und Nymphalidae (*Dismorphia theucharila avonia* f. *pallida*, *Consul fabius*) registriert werden konnten, die attackiert in 'hüpfender' Flugweise (vgl. Kap. 3.2.2) das Weite suchen. Viele Ithomiinen sind relativ leicht zu dieser charakteristischen Fluchtweise zu veranlassen.

#### 4.1.3. Besondere Anpassungen an die Bedrohung durch Freßfeinde (Feindvermeidungsverhalten der Falter)

Sitzende Falter sind in der Regel gut getarnt und nicht sonderlich gefährdet, wenn sie sich an einer Stelle niedergelassen haben, in deren nächster Nähe sich kein potentieller Freßfeind befindet.

Meisterhafte Tarnungen wie beim Blattfalter *Kallima*, der mit zusammengeklappten Flügeln an einem Ast sitzend einem toten Blatt täuschend ähnlich sieht, sind wohlbekannt. Solange ein Falter unbeweglich irgendwo sitzt, ist die Wahrscheinlichkeit groß, daß ein Freßfeind ihn nicht von dem gegebenen Hintergrund unterscheiden kann.

Sobald er jedoch auffliegt, kann er von Freßfeinden bemerkt werden. Um das Risiko zu vermindern, während des Fluges gefangen zu werden, wenden die genießbaren Falter unterschiedliche Techniken an.

Selbst Mimese tritt bei gewissen Faltern sogar dann noch auf, wenn sie den freien Luftraum durchqueren. So wurden einige Nachtfalter im Khao Phra Thae-w-Park (Phuket, Thailand) und ein schwarzweißes Weibchen der Art *Caretis bulis* bzw. *Caretis dentata* (Lycanidae) im Norden Thailands (Chiang Mai, Doi Suthep) dabei beobachtet, wie sie sich wie ein totes Blatt mit zusammengeklappten Flügeln heruntersegeln ließen und dann auf einem Blatt eines niederen Strauches oder Grases liegenblieben, ohne sich zu bewegen. Die Männchen dieser Lycanidenarten sind schwarz und rot gefärbt, bei den Weibchen ist das Rot durch Hellgrau ersetzt, was ihnen das Aussehen eines abgestorbenen Blattes gibt. Diese Methode der Fortbewegung ist natürlich nur in beschränktem Maße anwendbar, da hierbei die Richtung durch die Schwerkraft festgelegt wird. Da allerdings Vögel auf der Nahrungssuche vielfach tote Blätter von Zweigen lösen, die dann ähnlich nach unten trudeln, verleiht dieses Verhalten im Falle der Gefahr den entsprechenden Faltern wohl einen guten Schutz.

Im Fluge können sich die Falter unterschiedlich gut schützen. Manche Falter fliegen nur ganz dicht über dem Erdboden, zwischen den Kräutern und meist nur kurze Wegstrecken (z.B. Satyrinen der Gattungen *Melanitis* oder *Ypthima*). Ähnlich verhalten sich viele *Colotis*- und *Eurema*arten (z.B. *Colotis euippe*). Diese allerdings fliegen rastlos oft über weite Strecken im Zickzackflug mit sehr häufigen Richtungswechseln (vgl. Abb. 4.1-3) dicht über dem Erdboden, immer wieder in Mulden der Vegetations- bzw. Erdoberfläche eintauchend. Da Vögel – ohne sich der Gefahr einer Verletzung auszusetzen – nur kurzzeitig der Vegetations- bzw. Erdoberfläche sehr nahe kommen können, wo der Falter dauernd fliegt, sind diese Falter während des Fluges durch Vögel so gut wie nicht gefährdet. Das liegt auch daran, daß sie während des Fluges sehr häufig die Flugrichtung geringfügig ändern.

Andere Falter – wie z.B. zur Art *Graphium agamemnon* gehörige – fliegen in größerer Höhe, aber ähnlich dicht im Laubwerk mit sehr häufigen Richtungswechseln. Auf Grund der durchscheinenden grünen Flecken der Flügel kann man Vertreter der genannten Art fliegend zwischen den Blättern kaum mit dem Auge verfolgen.

Viele Nymphaliden, wie z.B. die Arten der Gattungen *Enthalia* und *Tinacria*, sitzen oft an überreifen Früchten oder auf Blättern (dort vor allem die Männchen), von wo aus sie von Zeit zu Zeit zu einem kleinen Ausflug starten, der sie nicht selten auf einer kreisförmigen Flugbahn zum Ausgangspunkt zurückführt. Ihr Flug ist ausgesprochen geradlinig, so daß man glauben möchte, ein Vogel hätte mit ihnen leichtes Spiel. Das Gegenteil ist der Fall: Attackiert weichen diese Falter in einer blitzschnellen Reaktion seitlich aus.

Größter Gefahr ausgesetzt sind Falter beim Landen, wenn ein Freßfeind in der Nähe lauert.

Andere Falter, z.B. viele *Papilio*arten, aber auch viele Pieridae (z.B. Abb. 8.14), fliegen im freien Luftraum so schnell mit so häufigen Richtungswechseln, daß sie nicht leicht durch Vögel gefangen werden können.

Und schließlich gibt es noch die ungenießbaren Falter, die sich bevorzugt im freien Luftraum aufhalten, meist langsam fliegen und selten die Flugrichtung ändern, zusammen mit ihren Nachahmern, die sich in der Regel ähnlich verhalten (vgl. Abb. 4.1-3).

#### 4.1.4. Diskussion

Bei einem abrupten Richtungswechsel muß ein Falter abbremsen und wieder beschleunigen. Die meisten genießbaren Falter können schneller beschleunigen als die in dieser Hinsicht leistungsfähigsten Vögel (MARDEN 1992).

Häufige Richtungswechsel während des Fluges reduzieren höchstwahrscheinlich das Risiko, von einem Freßfeind während des Fluges gefangen und getötet zu werden. Es ist deshalb zu erwarten, daß viele genießbare Falter dem Bereich II (vgl. S. 25) zuzuordnen sind, da ja diese Falter sonst von Freßfeinden allzu sehr dezimiert würden.

Anders stellt sich die Situation dar, wenn ein genießbarer Falter einem ungenießbaren Falter ähnlich sieht. Ändert er deutlich häufiger die Richtung während des Fluges als sein Vorbild, so wird er vom Vorbild unterscheidbar, und zwar zum einen eben deshalb und zum anderen weil er dem Freßfeind ein anderes Farbenspiel liefert als das langsam fliegende Vorbild. Die genießbaren Nachahmer müssen also auf den Schutz durch schnelleres Fliegen mit häufigeren Richtungswechseln verzichten, wenn sie den mimetischen Schutz gewinnen wollen.

Das heißt also, daß Batesche Nachahmer dem Bereich I angehören müssen, wenn auch ihre ungenießbaren Vorbilder diesem Bereich zuzuordnen sind. Diese Situation ist wohl die häufigste, obwohl es Ausnahmen davon geben mag (vgl. Kap. 4.1.1, Bemerkung zur Gattung *Catasticta*, und Kap. 4.4.2.2, Situation der Art *Heliconius clysonymus hygiaana* bei Piñas).

BROWER (1984) wundert sich, daß Raupen seltener Mimikry zeigen als Falterimagines (CLARKE & SHEPPARD 1960, 1972, SBORDONI et al. 1979). Eine Erklärung mag sein, daß Raupen nicht fliegen können. So hat ein Freßfeind die Möglichkeit, sie in Ruhe zu testen. Wegen der Bindung an gewisse (bei verschiedenen Arten oft unterschiedliche) Futterpflanzen bestünde so die Möglichkeit für Freßfeinde, Vorbilder und Nachahmer unterscheiden zu lernen und die Nachahmer stark zu dezimieren. Es erginge dann den Nachahmern wohl ähnlich wie den überwinterten *Danaus plexippus*-faltern in Mexiko (BROWER 1988b), die – in großer Zahl versammelt – bestimmten Vögeln zum Opfer fallen, vor allem die weniger giftigen bzw. die Körperteile, die weniger Gift enthalten. In diesem Zusammenhang sei erwähnt, daß nicht wenige auf der Oberseite aposematisch gefärbte Arten kryptische Unterseiten haben (z.B. *Dismorphia amphione*). Eine Warntracht (im Beispiel vermutlich eine "falsche") entwickelt sich eben eher, wenn das Entwicklungsstadium ohnehin schon auffällt (i.e. beispielsweise der umherfliegende Falter). So sind z.B. die Raupen wie auch die Imagines der Gattung *Zygaena* giftig, doch nur die Imagines zeigen eine Warntracht, während die Raupen kryptisch gefärbt sind (SBORDONI et al. 1979).

Wie reagieren Falter jedoch, wenn sie erschreckt werden?

Die Tabellen 4.1-3 zeigen, daß manche Falter die Zahl der Richtungswechsel höchst signifikant erhöhen, andere nur wenig, oder sie sogar reduzieren.

Es wird hier folgende These aufgestellt:

Viele ungenießbare Falter neigen dazu, nach Attacken im wesentlichen genauso weiterzufliegen wie vorher oder sie erhöhen den  $RW/s$ -Wert etwas. Für die Mehrzahl der genießbaren nichtmimetischen Falter gilt Vergleichbares, wenn man davon absieht, daß sie in der Regel Bereich II angehören.

Die These steht im Einklang mit den Befunden, sie kann folgendermaßen plausibel gemacht werden: Ungenießbare Falter, die langsam und flugrichtungswechselarm fliegen, stellen ihre Warntracht zur Schau, was sich gruppenselektiv bewährt hat. Es ist wohl ebenfalls von Vorteil, wenn sich ein attackierter ungenießbarer Falter dem Freßfeind, der ja "erzogen" werden soll, nicht durch Flucht entzieht. Außerdem wird so ein weiteres Kennzeichen für den Freßfeind geschaffen: Falter, die attackiert nicht fliehen, sind ungenießbar. Für Nachahmer ist es vermutlich wenig vorteilhaft, auch dieses Verhalten zu kopieren.

Der Befund von CHAI (1986), die von ihm auch im Freiland beobachtete Vogelart *Galbula ruficauda* neige dazu, schnell fliegende und kryptische Falter zu jagen, nicht aber langsam fliegende, auffällig gefärbte, scheint diese Überlegungen zu bestätigen.



Genießbare, nichtmimetische Falter können Ihren *RW/s*-Wert bzw. ihre Fluggeschwindigkeit nurmehr geringfügig steigern, da sie im Fluge wohl ständig schon an ihre Leistungsgrenze herangehen (vgl. z.B. in den Tabellen 4.1-3 die *RW/s*-Werte der thailändischen *Lycaenidae* und *Eurema*-arten, der afrikanischen Art *Colotis eucharis evaris* und der Art *Eurema albula* aus Sto. Domingo in Ecuador). Was *Eurema*-, *Colotis*- und *Leptosia*-arten anlangt, kann man wohl davon ausgehen, daß sie sich mit ihren dünnen Körpern nur bei Sonnenschein und höheren Temperaturen in der ihnen typischen Weise (Zickzackflug) fortbewegen können. Für die Vögel lohnt es sich dann wohl nicht zu versuchen, diese schmackhaften Falter im Flug zu fangen (BROWER 1984). Eine Ausnahme, was das Flugverhalten betrifft, stellt die genießbare Art *Colias blameyi* Nordargentiniens dar, die sich im Flugverhalten dem geradlinigen Flug einer wohl ebenfalls genießbaren, im selben Gebiet lebenden Heuschrecke annähert, erschreckt aber höchst signifikant ihren *RW/s*-Wert steigert (vgl. Kap. 4.6.2.5).

Zu vergleichbaren Ergebnissen kam CHAI (1990), der feststellte, daß eine höchst signifikante Korrelation zwischen Ungenießbarkeit und langsamer Flugweise einerseits und dünnem, langem Hinterleib andererseits bei den tagfliegenden Faltern Costa Ricas besteht. Entsprechend fand er auch, daß Schmetterlinge mit kürzerem, dickerem Körper eher genießbar sind und schneller fliegen. *Urania fulgens* scheint ein Beispiel dafür zu liefern, daß auch ungenießbare, aposematisch gefärbte Arten eine richtungswechselreichere, schnellere Flugweise zeigen können (MARDEN 1992), vor allem wahrscheinlich, wenn sie keinem Müllerschen Mimikryring angehören, nicht extrem giftig oder relativ selten sind.

Batessche Nachahmer erhöhen erschreckt mitunter den *RW/s*-Wert höchst signifikant (vgl. *Dismorphia theucharila aconia f. pallida*, Tab. 4.3). Oft bekommt man allerdings keine verwendbaren Meßdaten. Man kann nur feststellen, daß der Nachahmer so schnell wie möglich im dichten Gestrüpp untertaucht.

Interessant ist auch, daß ungenießbare, aposematische Arten in der Regel zwar erschreckt den *RW/s*-Wert nicht nennenswert erhöhen, unter bestimmten Umständen (wiederholtes starkes Erschrecken, z.B. bei *Hypothyris lycaste antonia*, vgl. Tab. 4.3, in der Regel aber bei der Balz) zeigen, daß sie sehr wohl in der Lage sind, einen Flug mit häufigeren Richtungswechseln durchzuführen.

Eine Spezialität ist der hüpfende Flug erschreckter Ithomiinen und deren Nachahmer. Die Tatsache, daß Ithomiinae nicht in hohem Maße ungenießbar sind (s. Kap. 1.6), mag der Grund dafür sein, daß gewisse Arten attackiert in dieser Weise fliehen. Zum rasanten Flug mit häufigen Richtungswechseln wohl nicht fähig, mögen sie so zum einen die Chancen eines Vogels, den Falter während des Fluges zu fangen, vermindern. Es kann aber auch ein zusätzliches Erkennungszeichen der zwar nicht besonders giftigen, aber doch weniger begehrten Falter sein.

## 4.2. Selektionsdruck auf die Tagfalter

### 4.2.1. Häufigkeit der Attacken gegen schmackhafte und ungenießbare Falter

Wie man Tabelle 4.4 entnehmen kann, waren die beobachteten Attacken im Khao Phra Thaw-Park in der Mehrzahl nicht erfolgreich. Nimmt man an, Vögel attackierten undifferenziert alle Falter, die ihnen zu Gesicht kommen, müßte aufgrund der Ergebnisse von Tabelle 4.5 erwartet werden, daß ca.  $\frac{1404}{4944} \approx 28\%$  der Attacken im Beobachtungszeitraum auf ungenießbare Falter, ca.  $\frac{3540}{4944} \approx 72\%$  auf genießbare hätten entfallen müssen. Da von insgesamt 49 beobachteten Attacken nur 3 gegen ungenießbare Falter erfolgten, errechnet sich als Wahrscheinlichkeit für dieses Ereignis

$$P(49, \leq 3) = \sum_{i=0}^3 \binom{49}{i} 0,28^i \cdot 0,72^{49-i} < 0,02 \%$$

Also kann mit großer Sicherheit festgestellt werden, daß im natürlichen Ökosystem des Khao Phra Thaw die Vögel im Beobachtungszeitraum ungenießbare Arten (*Euploca mulciber*, *Pachliopta aristolochiae*, *Atraphanera coon* usw.) zwar attackierten, aber höchst signifikant seltener als genießbare Arten.

Da Falter, von denen über die Genießbarkeit noch nichts Sicheres bekannt ist, den genießbaren Faltern zugeordnet wurden, dürfte der tatsächliche Wert für die oben angegebene Wahrscheinlichkeit eher noch kleiner ausfallen. Nachdem die ungenießbaren Arten fast ausschließlich – zumindest im Khao Phra Thaw – langsam und flugrichtungswechselarm fliegen, muß angenommen werden, daß Vögel sie leicht fangen können. Die Freßfeinde sollen ja lernen, daß sich ein Fang solcher Falter nicht lohnt, da sie schlecht schmecken, weshalb allerdings auch ein gewisser Ausfall bei den Vorbildern zu fordern ist.



Folgende ungenießbare Arten wurden im Freiland attackiert:

- Thailand: *Atrophaneura coon* (4),  
*Pachliopta aristolochiae* (1),  
*Euploea mulciber* (1)
- Kenia: *Acraea rabbaiae* (1),  
*Mylothris agathina* ♀ (1),
- Ecuador: *Danaus plexippus* (1),  
*Dione glycyra* (1),  
*Heliconius erato cyrba* (Sto.Domingo) (1),  
*Hypoleria chrysodonia* (1),  
*Ithomia deusa* (1),  
*Mechanitis polymnia chimborazona* (1),  
*Eucyane simulata* (tagaktive Art der Fam. der Arctiidae) (1)

#### 4.2.2. Wie Freßfeinde Falter jagen (Jagdmethoden der Freßfeinde)

Während z.B. Netzspinnen keinen selektiven Falterfang betreiben, können Reptilien und Vögel durchaus selektiv reagieren. Reptilien, wie Eidechsen, sind mehr darauf angewiesen, daß ein Falter zufällig in ihrer Nähe landet. Nur einmal konnte beobachtet werden, wie eine kleine blattbewohnende Echse sich auf einen Falter fallen ließ, der sich auf einem Blatt vertikal unter ihr niedergelassen hatte. Doch in diesem Fall ist die Flugbahn durch die Schwerkraft festgelegt und nicht sonderlich vom Freßfeind bestimmbar.

Tab. 4.4. Im Freiland registrierte Attacken auf Falter durch Freßfeinde (Th = Thailand (Khao Phra Thaew), Ke = Kenia, Ec = Ecuador).

„erschlossen/erfolgreich“ bedeutet: Der tote Falter, der z.B. eindeutig Spuren eines Vogelschnabels aufwies, oder nur Teile des Falters (z.B. die Flügel – vor allem bei schmackhaften Arten – oder Flügel und Brust ohne Kopf und Hinterleib) wurden gefunden (vgl. Abb. 8.11, 1.Reihe, rechts, und Abb. 8.12).

„erschlossen/ohne Erfolg“ bedeutet: Ein lebender Falter wurde gefangen oder beobachtet, der eine Attacke eines Freßfeindes überlebt hatte (vgl. Abb. 8.11 und 8.13).

	Zahl der Attacken auf											
	schmackhafte Arten						ungenießbare Arten					
	beobachtet			erschlossen			beobachtet			erschlossen		
	Th	Ke	Ec	Th	Ke	Ec	Th	Ke	Ec	Th	Ke	Ec
erfolgreich	4	2	2	1	–	8	1	–	1	3	1	2
ohne Erfolg	32	3	5	2	–	11	1	1	–	–	–	3
Resultat ungewiß	10	9	3	–	–	–	1	–	1	–	–	–
Summe	46	14	10	3	–	19	3	1	2	3	1	5

Tab. 4.5. Vergleich der im Freiland beobachteten Attacken auf ungenießbare bzw. schmackhafte Arten im Khao Phra Thaew-Park auf Phuket unter Bezug auf die relative Häufigkeit der beiden Artengruppen im gesamten Beobachtungszeitraum

Gesamtzahl der beobachteten Attacken:	49	100 %
davon auf schmackhafte Arten:	46	94 %
auf ungenießbare Arten:	3	6 %
Gesamtzahl der beobachteten Falter:	4952	100 %
davon schmackhafte Arten:	3540	71,5 %
ungenießbare Arten:	1404	28,4 %
nicht zugeordnet werden konnten:	8	0,2 %

Immer wieder konnte festgestellt werden, daß ein insektenfressender Vogel (z.B. ein Drongo) auf einer Warte saß, an der in mehr als zehn Meter Entfernung ein genießbarer, schnell fliegender Falter vorbeiflog, ohne daß er attackiert worden wäre.

Hingegen konnte öfters ein Vogel registriert werden, der auf seiner Flugroute dicht bei einem solchen Falter vorbeikam und seine Flugbahn abänderte, um nach dem Falter schnappen zu können. Ähnlich kann man auch Vögel beobachten, die, wenn sie Ansammlungen von in der Luft flatternden Faltern überqueren, kurz in sie eintauchen, um einen der Falter zu erhaschen.

Außerdem machen viele Vögel, die Schneisen durch den Dschungel entlangfliegen, Jagd auf Falter. Sie suchen, indem sie von Ast zu Ast hüpfen bzw. fliegen, nach Insekten, erhaschen wohl manchmal auch einen sitzenden Falter. Niemals aber konnte beobachtet werden, wie ein Vogel einem auffliegenden Falter nachflog. Öfters jedoch sah man einen Vogel warten, bis ihm ein Falter zufällig beim Landen nahekam, um dann nach ihm – für den Falter überraschend – zu schnappen. Dabei fiel mehrmals auf, daß die Vögel einen nicht direkt auf sie zufliegenden Falter genau dann attackierten, wenn der Falter den Punkt, da er dem Vogel am nächsten war, gerade durchflogen hatte und sich nun wieder entfernte.

Nicht selten konnte man im Khao Phra Thaew-Park Thailands, aber auch im Sokoke Arabuko-Wald Kenias, Gemeinschaften von Vögeln dermaßen Jagd auf Schmetterlinge machen sehen, daß sie Wege entlangflogen, häufig die Seiten wechselnd, wobei immer ein Teil der Vögel die Falter aufscheuchte, ein anderer ruhig saß und auf in der Nähe landende Falter wartete, um im günstigen Augenblick zuzuschnappen zu können. So fungierte jeder Vogel abwechselnd als Jäger und dann wieder als Treiber. Eine besonders große Gruppe so jagender Vögel trat in Erscheinung, als sehr viele Falter der Gattungen *Euthalia* und *Tanaecia* (Nymphalidae) sich an den Früchten von Melastomaceen-Sträuchern (vgl. Abb. 8.15) versammelten. Im Hochland Ecuadors tauchten immer wieder Schwalben auf, die vor allem auf die auf einigen Wiesen des Andenhochlandes recht häufigen Pieriden *Colias lesbia* und *Colias dimera* in der Weise Jagd machten, daß sie in Staffeln hintereinanderflogen, flächendeckend nach und nach alle Teile der Wiesen überstreiften, wobei die Vögel der vordersten Linien immer wieder ganz dicht über das Gras in die Wiese eintauchten und so Falter aufscheuchten, die dann die nachfolgenden Vögel des Geschwaders aufzuschnappen versuchten.

#### 4.2.3. Diskussion

Da nur Vögel den freien Luftraum bei ihrer Jagd in starkem Maße miteinbeziehen können, dürften sie wohl als Selektionsfaktor bei der Entwicklung konvergenter Farb- und Verhaltensmuster eine Rolle gespielt haben.

Die für den Khao Phra Thaew-Park nachgewiesene geringe Erfolgsquote bei Attacken mag ein Hinweis darauf sein, warum Vögel Falter, die richtungswechselreich nicht allzu nahe an ihnen vorbeifliegen, nicht angreifen, ja schon gar nicht ihnen nachfliegen, selbst wenn es sich um genießbare Arten handeln mag: Der nötige Energieaufwand stünde wohl oft in keinem sinnvollen Verhältnis zum Erfolg. Nach MARDEN (1992) können außerdem selbst Vögel mit großer Flugleistung auf die häufigen Richtungswechsel der meisten genießbaren Tagfalterarten nicht adäquat reagieren. Daher sind es vor allem landende (SWYNNERTON 1915, CHAI 1986) bzw. nah am momentanen Aufenthaltsort des Vogels vorbeifliegende Falter, die von einzelnen Vögeln attackiert werden. Daneben erhöht wohl die Gemeinschaftsjagd die Erfolgsquote merklich: Es scheint den Vögeln zwar in der Regel nicht möglich zu sein, Falter aufzuscheuchen und sie dann zu fangen (wahrscheinlich ist dabei die Erfolgsquote zu gering), sehr wohl aber können sie mit nicht wenig Erfolg von anderen Vögeln aufgeschuchte Falter erbeuten, und zwar sowohl sitzend lauernd als auch hinter anderen Artgenossen herfliegend (Schwalben). In diesen Situationen scheint das Verhältnis von Energieverbrauch und Erfolgchance günstiger zu sein.

Tagfliegende Falter, die im Flug selten so wenig auffällig sind wie Libellen und andere Insekten mit durchsichtigen Flügeln, stehen sicher unter einem starken Anpassungsdruck, ihre potentiellen Freßfeinde zu meiden. Ein Ergebnis der Selektion mag der richtungswechselreiche Flug vieler genießbarer Schmetterlinge sein, der dem gezielten Jagdmachen auf sie so wenig Erfolg beschert, daß es sich vom energetischen Standpunkt aus nicht mehr lohnt.

### 4.3. Fütterungsexperimente

#### 4.3.1. Verlauf

Die beiden Drosseln verschmähten (z.T. erst nach einer Lernphase) *Euploea*-arten und *Danaus melanippus* (Danainae), die als ungenießbar bekannten Papilioniden *Atrophaneura coon*, *Pachliopta aristolochiae* und deren Nachahmer, ebenfalls Papilioniden, nämlich die Weibchen von *Papilio polytes* und *Papilio memnon* (Abb. 8.16) und einen auffällig gefärbten tagfliegenden Geometriden der Gattung *Dysphania*. Hinweise darauf, daß die Vögel eine Falterart angeborenermaßen verschmähten, gab es nicht. Alle Falter, auch die ungenießbaren, wurden, wenn sie das erste Mal geboten wurden, zunächst einmal gefressen, wenn auch oft mit "weniger Begeisterung" als andere Falter. Eine Ausnahme jedoch stellte die sehr giftige Art

**Tab. 4.6.** Fütterungsversuche mit einem Pärchen von *Copsychus saularis* (engl. Magpie Robin, dt. Dajaldrossel) im Khao Phra Thaew-Park auf Phuket (Thailand) im August 1987

- ++ ohne Zögern sofort gefressen
- + zögerlich, langsam oder erst nach Testphase gefressen
- +/o nur teilweise gefressen
- o nur getötet
- \* nicht getötet, jedoch schwache Zuwendung
- \*\* nicht getötet, nicht beachtet
- \*\*\* nicht getötet, Ekelreaktion

	Insekten	zum ...ten Mal geboten	Reaktion
7.8.87	3 Libellen	1-3	++
	1 <i>Papilio nephelus</i> ♂	1	++
	1 <i>Euthalia lepidea flora</i> ♀	1	++
	2 <i>Mycalesis mineus</i> bzw. <i>perseus</i>	1-2	++
	3 <i>Eurema hecabe</i>	1-3	++
	1 <i>Neptis</i> (Grundfarbe: schwarzweiß)	1	++
	1 <i>Phalanta alcippe</i>	1	++
	1 Bläuling ( <i>Drupadia</i> spec.)	1	++
	1 <i>Lasippa heliodore</i>	1	++
8.8.87	1 <i>Papilio nephelus</i> ♂	2	++
	2 <i>Papilio polytes</i> ♂♂	1-2	++
	1 <i>Papilio helenus</i> ♂	1	++
	2 Libellen	4-5	++
	1 <i>Mycalesis mineus</i> bzw. <i>perseus</i>	3	++
	1 <i>Eurema</i> spec.	4	++
	1 <i>Melanitis leda</i>	1	++
	1 <i>Ypthima</i> spec.	1	++
	1 Heuschrecke	1	++
	1 <i>Leptosia nina</i>	1	++
	1 <i>Jamides pura</i> ♂	1	++
	1 <i>Euploea leucostictos</i> ♂	1	+
	1 <i>Euploea modesta</i> ♂	1	o
	1 Heuschrecke	2	+
1 <i>Papilio helenus</i> ♀	2	+	
9.8.87	2 <i>Papilio polytes</i> ♂♂	3-4	++
	2 <i>Precis lemonias</i>	1	++
	1 <i>Ypthima</i> spec.	2	++
	1 <i>Atrophaneura coon</i>	1	+
	1 <i>Pachliopta aristolochiae</i>	1	o
	2 <i>Mycalesis mineus</i> bzw. <i>perseus</i>	4-5	++
	1 <i>Papilio polytes</i> ♂	5	++
	1 <i>Papilio polytes</i> ♀	1	+/o
	2 <i>Mycalesis mineus</i> bzw. <i>perseus</i>	6-7	+

*Pachliopta aristolochiae* dar: Ein Falter dieser Art wurde bereits beim ersten Kontakt, allerdings nachdem das Vogelmännchen bereits einen ähnlichen, gültigen Falter der Art *Atrophaneura coon* gefressen hatte, nurmehr getötet, aber dann sofort verschmäht. Ein weiterer Falter dieser Art wurde nicht wie Exemplare anderer ungenießbarer Arten beim erneuten Anbieten einfach unbeachtet gelassen, sondern vom Vogelmännchen

Tab. 4.6. (Fortsetzung).

	Insekten	zum ...ten Mal geboten	Reaktion
10.8.87	2 <i>Mycalesis mineus</i> bzw. <i>perseus</i>	8-9	++
	1 <i>Catopsilia pyranthe</i>	1	++
	1 <i>Eurema hecabe</i>	5	+
	1 <i>Eurema hecabe</i>	6	++
	1 <i>Atrophaneura coon</i>	2	**
	1 <i>Papilio polytes</i> ♀	2	+/o
11.8.87	1 <i>Papilio polytes</i> ♂	6	+
	1 <i>Neptis hylas</i>	1	++
	1 <i>Parthenos sylvia</i>	1	++
	1 <i>Euthalia monima</i> ♂	1	++
	1 <i>Euploea tullochus</i> ♂	1	o
	1 <i>Euploea tullochus</i> ♂	2	*
	1 <i>Euploea leucostictus</i> ♀	2	*
	1 <i>Terminus clarissa</i>	1	++
	1 <i>Euploea klugii</i> ♂	1	***
	1 <i>Euthalia lepidea flora</i> ♂	1	++
	1 <i>Papilio polytes</i> ♂	7	++
1 <i>Cepora iudith</i>	1	++	
12.8.87	1 <i>Euthalia lepidea flora</i> ♂	2	++
	1 <i>Leptosia nina</i>	2	++
	1 <i>Cochites notlis</i>	1	++
	1 <i>Precis iphita</i>	1	++
	1 <i>Dysphania spec.</i>	1	+/o
	1 <i>Elymnias obtusiloba</i>	1	++
	1 <i>Pachliopta aristolochiae</i>	2	***
	(Das Vogelmännchen schmißt den Falter, ohne ihn zu toten, aus dem Käfig. Dann putzte es sich ausgiebig den Schnabel.)		
	1 <i>Papilio memnon</i> ♀	1	**
	2 <i>Mycalesis mineus</i> bzw. <i>perseus</i>	10-11	++
	1 <i>Papilio helemus</i> ♂	3	++
	1 <i>Parthenos sylvia</i>	2	++
	1 <i>Papilio polytes</i> ♀	3	**
	1 Heuschrecke	3	++
1 Fliege	1	++	
13.8.87	1 <i>Mycalesis mineus</i> bzw. <i>perseus</i>	12	++
	1 <i>Melanitis leda</i>	2	++
	1 <i>Euploea mulciber</i> ♀	1	+
	4 Noctuidae	1-4	++
	2 Spinnen	1-2	++
	1 Schabe	1	++
1 Fangschrecke	1	++	
14.8.87	1 Libelle	6	++
	1 Heuschrecke	4	++
	1 <i>Euploea mulciber</i> ♀	2	+/o
	1 Noctuidae	5	+
15.8.87	1 <i>Irumala septentrionis</i>	1	+
	1 <i>Danaus melanippus</i>	1	o



gepackt und lebend aus dem Käfig geworfen. Anschließend putzte es sich unter deutlichen Anzeichen von Ekel (vgl. auch OWEN 1971) ausgiebig den Schnabel.

Die nichtmimetischen Männchen von *Papilio polytes* wurden insgesamt siebenmal angeboten und auch genauso oft gefressen, die ersten beiden mimetischen Weibchen dieser Art wurden nach Erfahrungen mit den Vorbildern (*A. coon*, *P. aristolochiae*) jeweils getötet, dann aber nur teilweise aufgeessen, das zweite Weibchen sogar, nachdem die Vögel direkt zuvor ein Vorbild (*A. coon*) unbeachtet gelassen hatten. Sie konnten also offensichtlich dieses Vorbild vom Nachahmer unterscheiden, die 'Begeisterung' beim Verzehren des Nachahmers war aber möglicherweise weniger durch den Geschmack (die Männchen derselben Art wurden ja weiterhin ganz gefressen) als durch die unangenehmen Vorerfahrungen mit den ähnlichen Vorbildern negativ beeinflusst. Nachdem das giftigere Vorbild (*P. aristolochiae*) ein zweites Mal offeriert worden war, rührten die Vögel weder ein drittes Weibchen von *Papilio polytes* noch ein ihnen zum ersten Mal angebotenes Weibchen von *Papilio memnon* an, was insofern sehr erstaunlich ist, weil dieses Weibchen den Vorbildern im Flug zwar recht ähnlich ist, ruhig vor den Vögeln im Käfig sitzend aber leicht von den Vorbildern unterschieden werden kann. Es ist nämlich deutlich größer als die Vorbilder usw. (vgl. Kap. 4.4.1.1).

Die Weibchen der Art *Euploea mulciber* weichen deutlich von den Männchen derselben Art ab, die rein äußerlich das Aussehen so vieler in einem Müllerschen Mimikryring zusammengeschlossenen *Euploea*-arten hat. Nachdem die Vögel bereits diesem Mimikryring angehörige Falter abzulehnen gelernt hatten, fraßen sie das erste ihnen angebotene Weibchen der Art *Euploea mulciber* völlig auf und auch das zweite, am nächsten Tag offerierte, noch teilweise. Eine ebenfalls etwas vom häufigsten Typ abweichende *Euploea*-art, nämlich *Euploea klugii*, wurde nach unangenehmen Erfahrungen mit ähnlichen Arten erst gar nicht getestet. Diese Art ist in Südthailand relativ leicht von anderen Arten zu unterscheiden, da ihr der charakteristische Blauschiller fehlt. Sie schimmert nur ganz schwach violett.

### 4.3.2. Diskussion

Das Ergebnis der Fütterungsversuche hinsichtlich der genießbarkeit der getesteten Arten birgt keine Überraschung. Es deckt sich völlig mit den in der Literatur zu findenden Angaben (SEITZ 1927, CLARKE et al. 1968, WICKLER 1968, CLARKE & SHEPPARD 1971, 1972). Da der Test nur mit zwei Vögeln einer Art durchgeführt wurde, sind natürlich auch keine gesicherten Aussagen bezüglich dem Grad der genießbarkeit der getesteten Falter möglich, da ja verschiedene Vogelarten, aber auch verschiedene Individuen einer Art unterschiedlich auf dieselben Falter reagieren können (CHAI 1986).

Die Verschmähung der Nachahmer nach unangenehmen Erfahrungen mit den ungenießbaren Vorbildern stützt die Theorie der Bateschen Mimikry ebenso wie die Generalisierung, die die Vögel hinsichtlich des häufigen Typs von *Euploea*-faltern aufbauten, was die Richtigkeit der Theorie von MÜLLER (1878) bestätigt. Man hätte erwarten mögen, daß die Vögel den Falter der Art *Euploea klugii* attackieren würden. Es handelt sich um eine der wenigen *Euploea*-arten, die im Khao Phra Thaew-Park auf Anhieb ohne mühselige Bestimmungsarbeit eindeutig identifiziert werden können, weil sie von anderen *Euploea*-arten deutlich abweicht: Sie hat eine charakteristische Flügelform und -zeichnung, außerdem ist bei ihr im Gebiet des Khao Phra Thaew der violette Schimmer der Flügel nur schwach ausgebildet, wenn er nicht sogar ganz fehlt, während ansonsten in diesem Gebiet ähnliche *Euploea*-arten ohne solchen Schimmer nicht angetroffen wurden. Die Neigung von Vögeln, mehr auf Gemeinsamkeiten als auf Unterschiede zu achten (BROWER et al. 1971), mag dafür verantwortlich sein, daß sie eher weniger stark zwischen den einzelnen Arten eines Müllerschen Ringes differenzieren als ein Mensch, aber auch dafür, daß die Ähnlichkeit zwischen Vorbild und Nachahmer bei Bateschen Systemen nicht ganz so groß sein muß wie vielfach angenommen wird (COTT 1940).

Nachdem beim Experiment die meisten *Euploea*-arten von den Vögeln bereits verschmäh wurden, reichten schon weiße Streifen auf den Hinterflügeln aus (Weibchen der Art *Euploea mulciber*), um die Vögel zu einem erneuten Test zu veranlassen. Also Vorsicht vor Neuem, wie es BROWER, BROWER & COLLINS (1965) konstatierten, konnte bei den beiden unerfahrenen Jungvögeln nicht festgestellt werden, die alle Falter (also auch ungenießbare) sofort attackierten und die meisten auch einmal oder wiederholt fraßen, sofern sie nur nicht solchen ähnlich sahen, die sie nach schlechten Erfahrungen bereits zu meiden gelernt hatten.

Ein Versuch, das von der Norm des Müllerschen Mimikryrings abweichende Aussehen der Weibchen von *Euploea mulciber* zu erklären, ist in Kapitel 4.4.1.2 zu finden. Genaueres über den Mimikrykomplex um die Art *Pachliopta aristolochiae* folgt direkt im Anschluß in Kapitel 4.4.1.1.

#### 4.4. Typische Fälle Batesscher und Müllerscher Mimikry

##### 4.4.1. Thailändische Faltergemeinschaften

###### 4.4.1.1. *Pachliopta aristolochiae*, *Atrophaneura coon*, die ♀-form *polytes* von *Papilio polytes* und die ♀-form *distantianus* von *Papilio memnon* als Ähnlichkeitskomplex in Thailand (Abb. 8.16-17; mit Diskussion)

WICKLER (1968) beschreibt in seinem Buch "Mimikry" auf den Seiten 24 und 25 ein Mimikry-Beispiel aus "Animals", 8,12 (1966). Hier wird berichtet, die Weibchenform *distantianus* von *Papilio memnon* habe in Malaysia *Atrophaneura coon* zum Vorbild.

*Papilio memnon* ist im Norden Thailands nicht selten, auch konnten einige Weibchen der Form *distantianus* dort beobachtet werden. Außerdem trat auch nicht selten die Weibchenform *polytes* von *Papilio polytes* dort auf (Abb. 8.16). *Atrophaneura coon* gibt es im Norden Thailands nicht, in Zentral- und Ostthailand lokal, im Süden jedoch recht häufig (PINRATANA 1977). Also kann diese Art in der nördlichen Provinz Chiang Mai kein Vorbild im Sinne Batesscher Mimikry sein. Die Theorie von Zugvögeln, die ihre in anderen Gebieten gemachten negativen Erfahrungen mitbrächten – vgl. WICKLER 1968, S. 46 – überzeugt nicht sehr: Die Nachahmer fliegen ausgesprochen langsam, sind leicht zu fangen und der Schaden durch stationäre Vögel, die ohne negative Vorerfahrungen die "Nachahmer" in großer Zahl fangen könnten, wäre für diese "Nachahmer" wohl weit größer als der Nutzen einer solchen Ähnlichkeit. Die Art *Pachliopta aristolochiae* hingegen kommt sehr wohl für das zu suchende Vorbild in Frage. Diese Art ist weiter verbreitet als die Art *Atrophaneura coon* und kommt weniger lokal vor.

Im Süden Thailands nunmehr, auf der Insel Phuket, tritt neben *P. aristolochiae*, *P. memnon* und *P. polytes* auch die Art *A. coon* auf, und zwar während des Beobachtungszeitraumes häufiger als *P. aristolochiae* (vgl. Abb. 4.4). *P. aristolochiae* tritt im Süden Thailands in der Unterart *asteris* auf, die sich von der im Norden Thailands fliegenden Unterart *goniopeltis* unter anderem dadurch unterscheidet, daß die dunklen Zeichnungselemente ausgedehnter sind und mehr schwarz wirken als dunkelgrau wie bei der Unterart *goniopeltis*, während die weißen Färbungsanteile kleiner sind. Die Weibchen von *P. memnon* auf Phuket (andere Unterart/Form?) unterscheiden sich von den Weibchen der Provinz Chiang Mai (f. *distantianus*) – ähnlich wie bei der Art *P. aristolochiae* sich die Unterart *asteris* von der Unterart *goniopeltis* differiert – durch Reduktion der weißen zugunsten der dunklen Zeichnungselemente, was die Ähnlichkeit zwischen der Art *P. aristolochiae* und den Weibchen von *P. memnon* erhöht, die Unterscheidung dieser *P. memnon*-Weibchen von *A. coon* allerdings leichter macht (Abb. 8.16-17).

Was die morphologischen Merkmale anbelangt, so stimmt es zwar, daß ein Falter der Art *A. coon* und Weibchen der Art *Papilio memnon* f. *distantianus*, wie sie auf Phuket zu finden sind, untereinander mehr Ähnlichkeiten aufweisen als die letztgenannte Weibchenform und Falter der Art *P. aristolochiae*, falls die Falter in präpariertem Zustand auf hellem Hintergrund nebeneinander stecken. Ganz anders sieht jedoch die Situation in der Natur aus. Immer wieder verwechselt man ein solches *P. memnon*-Weibchen mit der Art *P. aristolochiae*, seltener mit *A. coon*. Das kommt daher, daß im Flug oft bestimmte ähnliche Farb- und Formwahrnehmungen auf unterschiedliche Weise erzeugt werden können: Das *Papilio memnon*-Weibchen besitzt keinen roten Hinterleib wie *P. aristolochiae*, es besitzt aber an der Wurzel des Vorderflügels einen mattroten Makel, der im Flug zusammen mit der rötlichen Färbung des Hinterflügelinnenrandes dem gelblichen Hinterkörper scheinbar eine rötliche Färbung verleiht. Zum Vergleich sei hier das Beispiel der Gattung *Lamproptera* gebracht (vgl. auch Kap. 4.5.3.2 und 4.5.3.4), eine Papilionidengattung, bei der die langen Hinterflügelchwänze im Flug den Eindruck eines langen Hinterleibes erzeugen. Die Vertreter dieser Gattung suchen häufig feuchte Stellen auf, was auch für die ihnen ähnlich sehenden Libellen und Hautflügler typisch ist. Ähnliches gilt für die rötlichen Zeichnungselemente der Hinterflügel von Vorbild (*P. aristolochiae*) und Nachahmer (*P. memnon* ♀). Weder ihre genaue Lage, Farbintensität und Form noch ihre Verteilung auf der Hinterflügelober- und -unterseite stimmen überein. Trotzdem entsteht im Flug ein ähnlicher Farbeindruck. Für die Weibchen von *P. polytes* f. *polytes* gilt Entsprechendes, nur daß im großen und ganzen diese Weibchen auch sitzend dem Vorbild bereits etwas ähnlicher sind.

Nicht nur vom Farbeindruck her ähneln die mimetischen Weibchen von *P. polytes* und *P. memnon* ihren Vorbildern, sie fliegen auch ähnlich wie ihre Vorbilder. Die obere Graphik von Abb. 4.5 zeigt, daß die Weibchen beider Arten deutlich seltener pro Sekunde ihre Flugrichtung wechseln als die Männchen, sich aber erstaunlich gut den entsprechenden Werten der Vorbilder annähern. Wertet man die Mittelwertsunterschiede mit Hilfe des *t*-Testes nach STUDENT für unabhängige Stichproben (vgl. Tab. 4.7) aus, so läßt sich



Abb. 4.4. Örtliche und zeitliche Häufigkeitsverteilung der Papilioniden *Atrophaneura coon*, *Pachliopta aristolochiae* und der mimetischen Weibchen von *Papilio polytes* und *Papilio memnon* im Khao Phra Thae-W-Park auf Phuket (Thailand). (Erklärung der Zonen A-E bzw. der Zeitperioden I87-V87, 88 vgl. Abb. 2.1 bzw. Tab. 3.1-3.)

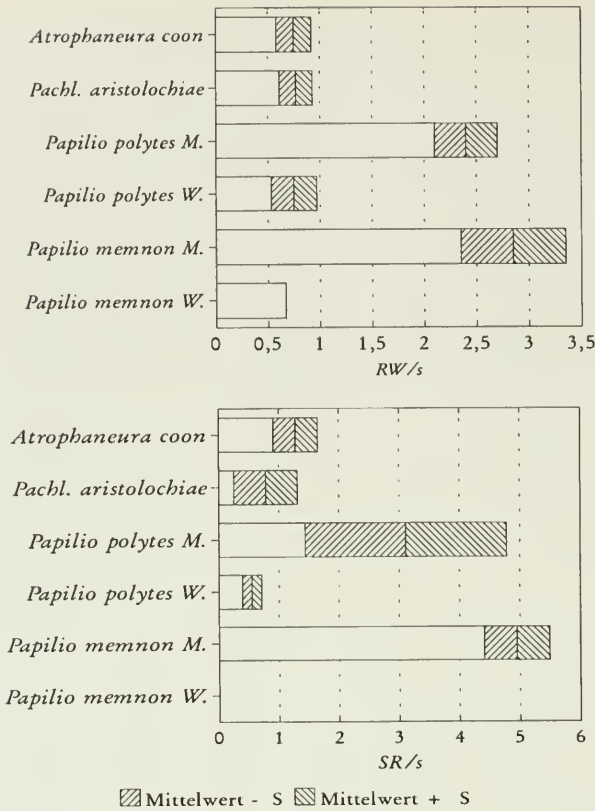
sagen: Die Weibchen von *Papilio polytes* unterscheiden sich in ihrem RW/s-Wert nicht signifikant von den beiden Vorbildern, sehr wohl aber höchst signifikant von ihren eigenen Männchen wie auch ihre Vorbilder (*A. coon*, *P. aristolochiae*). Diese weichen auch untereinander bzgl. ihres RW/s-Wertes nicht signifikant voneinander ab. Vergleichbares mag für die Weibchen von *P. memnon* gelten, von denen nur ein einziger Meßwert vorliegt (vgl. Abb. 4.5), der allerdings auch nicht signifikant von den RW/s-Werten der Vorbilder, aber sehr signifikant nach unten von den RW/s-Werten der eigenen Männchen abweicht. Der einzige ermittelte RW/s-Wert für das Weibchen war 0,67, für den Erwartungswert  $\mu$  und die Standardabweichung  $\sigma$  der Männchen gilt auf dem Konfidenzniveau  $P = 99\%$ :  $\mu \geq 2,37$ ,  $\sigma \geq 1,12$ .

Für die 99 %-Konfidenzintervalle der Vorbilder ermittelt man:

*A. coon*:  $0,57 \leq \mu \leq 0,92$ ,  $0,10 \leq \sigma \leq 0,39$

*P. aristolochiae*:  $0,65 \leq \mu \leq 0,89$ ,  $0,11 \leq \sigma \leq 0,30$

Auch scheinen die mimetischen Weibchen ähnlich langsam wie die Vorbilder zu fliegen, was zumindest für die Weibchen von *P. polytes* aus Tab. 4.7 hervorgeht. Interessanterweise zeigen die Werte dieser Tabelle, daß *A. coon* im Durchschnitt wahrscheinlich schneller fliegt als *P. aristolochiae* (Irrtumswahrscheinlichkeit: 3,2 %) und die Weibchen von *P. polytes* (Irrtumswahrscheinlichkeit: 0,5 %). Das mag mit ein Grund sein, warum es möglich ist, im Flug die Falter der Art *A. coon* relativ leicht von *P. aristolochiae* und von den *Papilio polytes*-weibchen zu unterscheiden. Ansonsten scheint für die Fluggeschwindigkeiten der in Frage



**Abb. 4.5.** Durchschnittliche Häufigkeit des Flugrichtungswechsels und Fluggeschwindigkeit der ungenießbaren Papilioniden *Pachliopta aristolochiae* und *Atrophaneura coon*, der mimetischen Weibchen von *Papilio polytes* und *Papilio memnon* sowie ihrer nichtmimetischen Männchen im Khao Phra Thae-W-Park auf Phuket (Thailand)

**Tab. 4.7.** Vergleich der RW/s- und SR/s-Mittelwerte der Bateschen Vorbilder *A. coon* und *P. aristolochiae*, ihrer Nachahmer, den mimetischen Weibchen von *P. memnon* und *P. polytes* und ihrer nichtmimetischen Männchen – ausgehend von den Daten der Tabelle 10.1 (S. 180) – gemäß dem *t*-Test nach STUDENT für unabhängige Stichproben.

RW/s Mittelwert der Richtungswechsel pro Sekunde  
 SR/s mittlere Fluggeschwindigkeit in Schritten (ca. 0,7 m) pro Sekunde  
*t* Testgröße  
*df* Freiheitsgrade  
 $1-F_{df}(t)$  Irrtumswahrscheinlichkeit für die Signifikanz des Mittelwertunterschiedes ( $F_{df}(t)$ : Signifikanzniveau des Mittelwertunterschiedes bzw. Verteilungsfunktion an der Stelle *t*)

Vergleich der Mittelwerte bzgl. folgender Paarungen:	RW/s			SR/s		
	<i>t</i>	<i>df</i>	$1-F_{df}(t)$	<i>t</i>	<i>df</i>	$1-F_{df}(t)$
<i>A. coon</i> / <i>P. polytes</i> ♀	0	9½	0,50	4,56	6½	0,005
<i>A. coon</i> / <i>P. polytes</i> ♂	13,1	7½	$2 \cdot 10^{-6}$	2,16	4	0,049
<i>A. coon</i> / <i>P. memnon</i> ♂	12,0	8½	$6 \cdot 10^{-6}$	14,5	5½	0,00002
<i>P. aristolochiae</i> / <i>P. polytes</i> ♀	0,26	12	0,40	1,37	9	0,103
<i>P. aristolochiae</i> / <i>P. polytes</i> ♂	13,5	10	$6 \cdot 10^{-8}$	2,74	6½	0,031
<i>P. aristolochiae</i> / <i>P. memnon</i> ♂	12,1	11	$9 \cdot 10^{-8}$	16,1	8	0
<i>P. polytes</i> ♂ / <i>P. polytes</i> ♀	12,6	8	$7 \cdot 10^{-7}$	3,06	5½	0,017
<i>A. coon</i> / <i>P. aristolochiae</i>	0,29	11½	0,39	2,27	7½	0,032



stehenden Arten bzw. Geschlechter ähnliches zu gelten wie für die RW/s-Werte, wenn auch die geringeren Stichprobenumfänge nur weniger gesicherte Aussagen zulassen.

Die Fütterungsexperimente mit den Dajaldrosseln (vgl. Kap. 4.3) ergaben folgendes:

Nachdem die beiden Vögel an zwei aufeinanderfolgenden Tagen bereits 27 ihnen offensichtlich wohl-schmeckende Insekten vertilgt hatten – eine willkommene Abwechslung der bis dahin rein pflanzlichen Kost –, dann allerdings aber auch unangenehmere Erfahrungen mit zwei *Euploea*-faltern gesammelt hatten, wurde ihnen am 3. Tag nach einigen genießbaren Faltern ein *A. coon*-falter gegeben, den sie fraßen und dann einen *P. aristolochiae*-falter, den sie lediglich töteten, dann aber liegen ließen. Im Anschluß fraßen sie drei weitere Falter (auch ein Männchen von *Papilio polytes*). Dann wurde ihnen ein Weibchen von *Papilio polytes* angeboten. Es wurde zunächst nicht beachtet, etwas später doch attackiert und getötet, aber nur teilweise gefressen. Man hatte den Eindruck, als würde der gute Geschmack dieses Falters beeinträchtigt durch die Erinnerung an das Vorbild *P. aristolochiae*, die die ähnliche Färbung dieses Nachahmers in den Vögeln hervorrief.

Danach wurden ihnen wieder zwei *Mycalasis*-falter gefüttert, von denen sie bereits viele gierig gefressen hatten. Sehr vorsichtig gingen sie nun an den Fang dieser Falter heran. Nach dem Verfüttern von weiteren 5 schmackhaften Faltern bekamen sie einen *A. coon*-falter, den sie nicht beachtetten, dann ein weiteres *P. polytes*-weibchen, das sie töteten, wiederum allerdings nur zögerlich und teilweise auffraßen. Das zeigt zweierlei: Sie konnten bereits *Papilio polytes*-weibchen von *A. coon*-faltern unterscheiden, möglicherweise auch von *P. aristolochiae*-faltern. Da nicht anzunehmen ist, daß die *Papilio polytes*-weibchen schlechter als die *Papilio polytes*-männchen schmecken, die sie auch weiterhin gerne fraßen, kann die Ursache für das teilweise gehemmte Freßverhalten gegenüber den Weibchen von *P. polytes* nur in den schlechten Vorerfahrungen mit ähnlich gefärbten Vorbildern liegen.

Nachdem den Vögeln nunmehr am nächsten Tag andere, in der Mehrzahl schmackhafte Falter angeboten wurden, sollte an sie am übernächsten Tag nach einigen meist genießbaren Faltern wiederum ein Falter der Art *P. aristolochiae* verfüttert werden. Das Vogelmännchen beförderte ihn, ohne ihn zu töten, aus dem Käfig und putzte sich dann mit deutlichen Anzeichen des "Ekelns" den Schnabel.

Als nunmehr ein Weibchen von *Papilio menumon* in den Käfig fliegen gelassen wurde, setzte sich dieses unbehelligt vor den Vögeln an die Gitterstäbe. Es wurde aus ca. 15 cm Entfernung gesehen, aber nicht beachtet. Nachdem die Vögel gleich anschließend wiederum einige Falter anderer Arten gefressen hatten (Freßlust war offensichtlich noch vorhanden!), wurde ihnen nochmals ein *P. polytes*-weibchen angeboten, welches jetzt nicht mehr beachtet wurde.

Zusammenfassend läßt sich sagen:

*A. coon* ist ein Falter, der dem Dajaldrosselpaar nicht besonders zusagte: Der erste Falter, der ihnen zu Gesicht kam, wurde gefressen, der zweite nicht mehr beachtet.

*P. aristolochiae* war die einzige Art, die nicht einmal bei der ersten Kontaktaufnahme gefressen wurde. Bereits der zweite Falter dieser Art, der den Vögeln vorgeführt wurde, löste "Ekelreaktionen" aus.

Nach Erfahrungen mit beiden Arten wurde ein Weibchen von *P. menumon*, das die Drosseln zum ersten Mal in ihrem Leben zu sehen bekamen, nicht beachtet, obwohl es in ihrem Käfig ganz dicht vor ihren Augen saß. Auch die Tatsache, daß dieses *Papilio*-weibchen deutlich größer war als die Vorbilder, kümmerte die Vögel nicht.

Weibchen von *Papilio polytes*, die die Vögel am selben Tag wie *A. coon* und *P. aristolochiae* zum ersten Mal sahen, die aber auch später noch geboten wurden, töteten die Vögel zunächst noch und fraßen sie teilweise, später jedoch beachtetten sie diese Falter ebenfalls nicht mehr.

Aus der Tatsache, daß einerseits ein Tag nach der ersten Bekanntschaft der Vögel mit *A. coon*, *P. aristolochiae* und dem Weibchen von *P. polytes* sich ihr Verhalten gegenüber dem *P. polytes*-weibchen nicht geändert hatte, obwohl ihnen zuvor noch einmal *A. coon* geboten worden war, den sie nicht beachtet hatten, daß aber andererseits nach Kontakt mit einem zweiten Exemplar von *P. aristolochiae* forthin nunmehr weder die Weibchen von *P. polytes* noch das ihnen noch unbekanntes Weibchen von *P. menumon* beachtet wurde, darf man schließen, daß vom Vorbild *P. aristolochiae* eine weitaus stärker abschreckende Wirkung ausgeht als von *A. coon*.

Diese These wird noch dadurch gestärkt, daß die Vögel keine Falterart so schnell und so überzeugend verschmähten wie die Art *P. aristolochiae*. Man kann davon ausgehen, daß keine Falterart in Thailand oder Afrika für die menschliche Nase widerlicher riecht als diese.

Abbildung 4.4 (S. 41) zeigt die Häufigkeitsverhältnisse von Vorbildern und Nachahmern in den verschiedenen Teilbiotopen des Khao Phra Thae-W-Parks, summiert über mehrere Tage in den Monaten Juli und August des Jahres 1987 und des Monats März des darauffolgenden Jahres. Man sieht, daß die

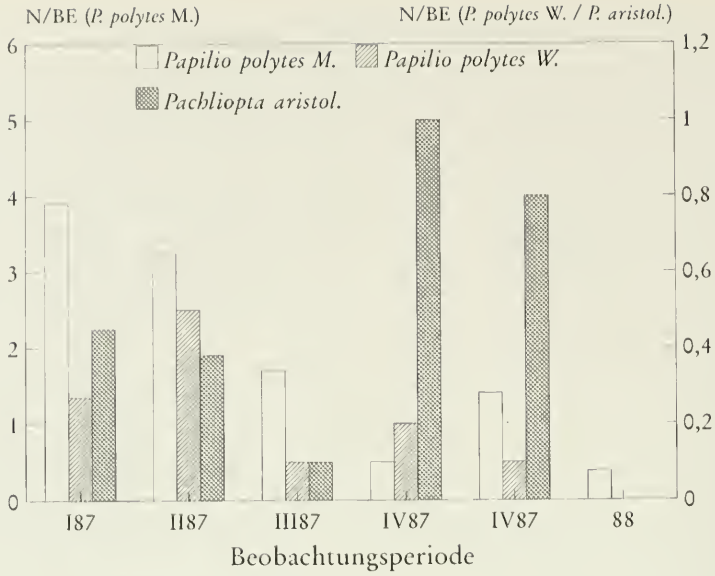


Abb. 4.6. Populationsschwankungen der Arten *Pachliopta aristolochiae* und *Papilio polytes* im Khao Phra Thae-w-Park im Juli und August 1987 und im März 1988. Die flugaktiveren ♂♂ von *Papilio polytes* ( $y_1$ -Achse) geben einen besseren Eindruck von der Entwicklung der Häufigkeit der Art im Laufe der Zeit als die ♀♀ ( $y_2$ -Achse). (Erklärung der Zonen A-F bzw. der Zeitperioden 187-V87, 88 vgl. Abb. 2.2 bzw. Tab. 3.1-3.)

Nachahmer durchaus zahlenmäßig in dem weitgehend noch intakten Naturgebiet nur so häufig auftraten, daß durch Erfahrungen der Freßfeinde mit den Vorbildern eine Schutzwirkung auf die Nachahmer ausgehen kann, wie sich das auch in dem Fütterungsexperiment gezeigt hat.

Aufgrund der Beobachtungen der Populationsdichten von Vorbildern und Nachahmern während der Regenzeit (im Juli und August 1987 und im März 1988, Abb. 4.6) läßt sich feststellen, daß die Häufigkeitskurven phasisch gegeneinander verschoben sind, wobei die Nachahmer ihr Häufigkeitsmaximum jeweils ca. eine Woche später als die Vorbilder erreichen. Da die mimetischen Weibchen von *P. polytes* zahlenmäßig nicht sehr in Erscheinung treten, wurde die Häufigkeitskurve der Männchen dieser Art miteinbezogen (Abb. 4.6), um zu gesicherteren Aussagen zu gelangen. Nach Aussagen von Mr. A. M. COTTON von der Thai Papilio Co., Chiang Mai, schlüpfen die Weibchen von *P. polytes* im Durchschnitt nur wenige Tage später als die Männchen.

Diskussion:

Die beobachtete Phasenverschiebung mag eine hervorragende Anpassung der Nachahmer sein. Denn einerseits treten immer wieder Jungvögel ohne negative Erfahrungen auf, andererseits verblaßt die Erinnerung an negative Erfahrungen auch im Laufe der Zeit wieder. So ist es sicher für die Nachahmer am günstigsten, wenn die potentiellen Freßfeinde vornehmlich negative Erfahrungen an den Vorbildern machen und so möglicherweise frühzeitig das Interesse an den Arten des Ähnlichkeitskomplexes verlieren.

JORDAN (1909) schreibt in SEITZ (1927, S. 72): "Das Männchen (von *Papilio memnon*) fliegt schnell und ruhelos, während das schwerfällige Weibchen mehr langsam segelt und daher leicht zu fangen ist." Es ist zwar richtig, daß Weibchen vielfach weniger Muskulatur als die Männchen, dafür aber ins Gewicht fallende Fortpflanzungsorgane besitzen (MARDEN 1992). Das drückt vermutlich den RW/s-Wert bei den Weibchen im Vergleich zu den Männchen nach unten (vgl. Kap. 4.1.1). Niemals jedoch ließ sich feststellen, daß ein nichtmimetisches Weibchen deswegen dem Bereich I zuzuordnen gewesen wäre, wenn das Männchen eindeutig dem Bereich II angehörte. Es spricht deshalb viel dafür, daß es sich bei der richtungswechselarmen, langsamen Flugweise der Weibchen von *P. polytes* und *P. memnon* um eine klare Anpassung an die Flugweise der Vorbilder handelt.

Der signifikant schnellere Flug von *A. coon* im Vergleich zu seinem Müllerschen Partner *P. aristolochiae* mag ein Schutz für diese Art sein. Sie ist – obwohl im Beobachtungszeitraum die häufigste Art des betrachteten Ringes – immer das scheuere der beiden Vorbilder gewesen, ausweichend und nicht so leicht zu fangen wie die giftigere Art *P. aristolochiae*. Vier der sechs im Khao Phra Thaew-Park registrierten Attacken gegen ungenießbare Falter fielen auf diese Art, was ein Hinweis darauf sein kann, daß der etwas schnellere Flug und das ‘vorsichtiger’ Verhalten dieser Art, die *P. aristolochiae* und den mimetischen Weibchen von *P. polytes* und *P. menon* im Flug nicht besonders ähnlich ist, eine Anpassung darstellt, eine allzu große Sterberate durch Freßfeinde zu vermeiden.

OWEN (1971) wundert sich, daß viele Batessche Nachahmer so selten sind, wie sich z.B. im folgenden Kapitel für die Nachahmer der häufigen *Euploea*-arten aufzeigen läßt. Doch ist zu beachten, daß eine häufigere genießbare Art nur dann als Batesscher Nachahmer auftreten kann, wenn eine oder mehrere, noch häufigere, ungenießbare Arten am selben Ort und mehr oder weniger zur selben Zeit wie der Nachahmer auftreten. Als besonders günstig erweist es sich dabei sicher, wenn das Vorbild sehr giftig ist (vgl. *Pachliopta aristolochiae*) und ein großes Verbreitungsgebiet aufweist. Andernfalls hätte die falsche Warntracht für den Nachahmer – wenigstens in gewissen Gebieten oder zu manchen Zeiten – negative Folgen. Man muß bedenken, daß die Batesschen Nachahmer örtlich und zu einem gewissen Grade auch zeitlich an das Vorbild (die Vorbilder) gekettet sind, das (die) auch die Häufigkeit des Nachahmers begrenzt (begrenzen). Bei solchen Forderungen ist es nicht verwunderlich, daß sich nicht bei vielen häufigen genießbaren Arten im Laufe der Stammesgeschichte eine falsche Warntracht ausgebildet hat.

#### 4.4.1.2. Danainae (vor allem der Gattung *Euploea*) und ihre Nachahmer im Khao Phra Thaew-Forest-Park (Abb. 8.18-23; mit Diskussion)

Abb. 8.18 zeigt die Danainenart *Parantica aspasia* und die Pieridenart *Pareronia valeria lutescens*, deren Weibchen *Parantica aspasia* nachahmen. Die Weibchen der Pieridenart sind auffällig gefärbt wie ihre Vorbilder, und es gab im Beobachtungsgebiet keine weitere Falterart, die mit den beiden Arten hätte verwechselt werden können. Während des ganzen Beobachtungszeitraumes im Juli und August 1987 auf Phuket trat nur ein einziges, abgeflogenes Exemplar des Vorbildes außerhalb der Beobachtungsperioden (187-V87, 88) in Erscheinung, während der Nachahmer durchaus während dieser Zeitspanne flog. Die mimetischen Weibchen sah man immer nur selten und kurz, sie hielten sich dicht am Boden zwischen krautigen Pflanzen und niederen Büschen auf und waren ausgesprochen scheu.

Tabelle 4.8 und Abbildung 4.7 zeigen die Häufigkeit von Vorbild und Nachahmer im Juli und August 1987. Zum Vergleich ist auch die Häufigkeit der nichtmimetischen Männchen angegeben, die flugaktiver als die Weibchen sind und daher einen besseren Eindruck von der Populationsentwicklung vermitteln. Im März 1988 konnte ebenfalls kein Exemplar des Vorbildes entdeckt werden, aber 2 Männchen von *Pareronia valeria* wurden registriert.

Die graphische Darstellung (Abb. 4.7) zeigt, daß die Art *Pareronia valeria* vermutlich eine volle Populationsschwankung im Juli und August 1987 erlebte, wohingegen das Vorbild während dieser ganzen Zeit kaum auffindbar blieb. Ähnliches konnte ein Jahr zuvor beobachtet werden: Bis zum 18. August 1986 trat

**Tab. 4.8.** Häufigkeit des Auftretens der Art *Pareronia valeria* (nur die Weibchen ahmen *Parantica aspasia* nach) und des Vorbilds *Parantica aspasia* im Khao Phra Thaew-Park (Phuket, Thailand). N: registrierte Individuenzahl, BE: Beobachtungseinheit.

Beobachtungsperiode	I87	II87	III87	IV87	V87	88	Summe
<i>Pareronia valeria</i> ♂ N:	4	3	11	14	6	2	40
N/BE:	0,36	0,38	1,10	1,40	0,60	0,25	4,09
<i>Pareronia valeria</i> ♀ N:	0	1	1	0	0	0	2
N/BE:	0,00	0,12	0,10	0,00	0,00	0,00	0,22
<i>Parantica aspasia</i> N:	0	0	0	0	0	0	0
N/BE:	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00



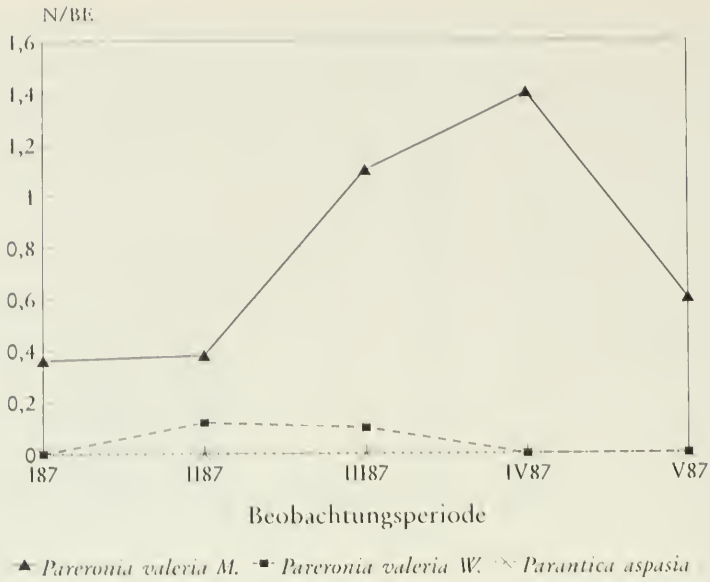


Abb. 4.7. Häufigkeit der Arten *Pareronia valeria* und *Parantica aspasia* im Khao Phra Thaew-Park (Phuket, Thailand) im Juli und August 1987. Die Häufigkeit der nichtmimetischen Flugaktiveren Männchen von *Pareronia valeria* ist angegeben, da so die Populationschwankung der Art besser abzuschätzen ist.

die Art *Pareronia valeria* durchaus bereits häufig auf (die Weibchen allerdings waren ebenfalls selten jeweils nur kurz zu sehen), das Vorbild war nirgends zu erblicken. Am 19. August 1986 erschienen die ersten Exemplare von *Parantica aspasia*, alle frisch geschlüpft. Die letztgenannte Art ist nach Aussagen von PINRAYANA (persönliche Unterredung) weit verbreitet und sehr häufig, aber das zu Zeiten, die nicht mit den Flugzeiten eventueller Nachahmer koinzidieren müssen.

Abbildung 8.19 zeigt in der 1. Reihe, daß *Parantica aspasia* sich von den übrigen Vertretern der Gattung *Parantica* durch den gelben Innenbereich der Hinterflügel unterscheidet. In der 2. Reihe ist eine zu *Pareronia valeria* verwandte Art (*Pareronia anais*) abgebildet, die auch im selben Gebiet auftritt, deren Weibchen aber vorwiegend andere Danainen nachahmen (3. Reihe). *Pareronia anais* bildet im Khao Phra Thaew-Park auch eine Weibchenform aus, die etwas Gelb auf den Hinterflügeln besitzt (Abb. 8.20, 2. Reihe, 2. Falter) und damit zwischen *Parantica aspasia* und anderen Danainen steht.

Abb. 8.20 zeigt beide *Pareronia*-arten mit den auftretenden Weibchenformen und entsprechenden Vorbildern (exemplarisch) in einer Darstellung. Die Bilder könnten den Eindruck vermitteln, daß auch die Männchen der *Pareronia*-arten bis zu einem gewissen Grade Danainenarten nachahmen. Es ist nicht auszuschließen, daß das für sitzende Falter zutrifft. Fliegend jedoch weisen diese Männchen keine Ähnlichkeit zu den Danainen auf: Sie fliegen deutlich schneller als ihre Weibchen, auch richtungswechselreicher, vor allem *Pareronia valeria* (vgl. Abb. 4.1, S. 26, bzw. Tab. 10.1, S. 180), und ihre Färbung ist leuchtender bläulichweiß.

Tabelle 4.9 und Abbildung 4.8 zeigen, wie zahlreich in ökologisch intakten Waldgebieten *Euploea*-arten auftreten können. Die Fütterungsversuche mit dem Dajaldrosselpaar brachten bezüglich der Gattung *Euploea* folgendes Ergebnis (vgl. Tab. 4.6, S. 32-38; die einzelnen Arten sind auf der Abb. 8.22 dargestellt):

Der erste gebotene Falter (*Euploea leucostictus* ♂) wurde gefressen, der zweite (*Euploea modesta* ♂), der ihnen gleich darauf angeboten wurde, nurmehr getötet. Eine Heuschrecke und ein *Papilio helenus* ♀, das sie im Anschluß daran zu fressen bekamen, wurden allerdings lange getestet, bevor sie schließlich gefressen wurden.

Drei Tage später kamen folgende Falter der Gattung *Euploea* in der angegebenen Reihenfolge zum Test:

2 *Euploea tullholus* ♂♂, 1 *Euploea leucostictus* ♀, 1 *Euploea klugii* ♂

Das erste Männchen von *Euploea tullholus* wurde getötet, aber nicht gefressen, das zweite und das



Weibchen von *Euploea leucostictos* nur noch schwach beachtet, beim Männchen von *Euploea khugii*, das sie zum ersten Mal sahen, wandten sie sich deutlich ab. Die letztgenannte Art ist relativ leicht von den *Euploea*-Arten zu unterscheiden, mit denen die Vögel zuvor Bekanntschaft gemacht hatten. Wiederum zwei Tage später wurde den Vögeln ein Weibchen von *Euploea mulciber* angeboten, das durch weiße Streifen der Hinterflügel von den bisher verfütterten *Euploea*-Faltern leicht zu unterscheiden ist. Es wurde gefressen, wenn auch zögerlich. Ein Tag später töteten die beiden Vögel ein weiteres Weibchen von *Euploea mulciber*, das sie allerdings nur teilweise fraßen. Die Experimente stützen die These, daß die in Tabelle 4.10 erwähnten *Euploea*-Arten des Khao Phra Thaew mit bräunlicher Grundfarbe und blauem bzw. violetter Schimmer einen Müllerschen Mimikryring bilden (Abb. 8.22).

Da *Euploea*-Arten zweifelsohne als Vorbilder im Sinne Batescher und Müllerscher Mimikry in Frage kommen, verwundert bei ihrer wenigstens temporären zahlenmäßigen Häufigkeit die geringe Zahl von Nachahmern im thailändischen Beobachtungsgebiet. Nicht nur artenmäßig waren wenig Nachahmer zu finden,

Tab. 4.9. Zeitliche und örtliche Häufigkeitsschwankungen der *Euploea*-Arten im Khao Phra Thaew mit Angabe der Häufigkeit des Nachahmers *Elymnias penanga*.

N: Individuenzahl, N/BE: Individuenzahl pro Beobachtungseinheit.

zeitlich:	Beobachtungsperiode		I87	II87	III87	IV87	V87	88	Summe
I <i>Euploea</i> -Arten	N:		208	651	95	265	37	10	1266
	N/BE:		18,90	81,38	9,50	26,50	3,70	1,24	
II Insgesamt beobachtete Falter	N:		955	1142	878	612	838	612	5564
	N/BE:		86,78	142,69	87,80	113,90	83,80	76,44	
Verhältnis	I/II:		21,8 %	57,0 %	10,8 %	23,3 %	4,4 %	1,6 %	
<i>Elymnias penanga</i>	N:		1	0	0	1	0	0	2
	N/BE:		0,09	0,00	0,00	0,10	0,00	0,00	
örtlich (nur 1987):	Beobachtungszone		A	B	C	D	E	Summe	
I <i>Euploea</i> -Arten	N:		19	24	1125	32	56	1256	
	N/BE:		1,72	2,17	112,50	3,55	6,98		
II Insgesamt beobachtete Falter	N:		748	884	1739	670	911	4952	
	N/BE:		67,94	80,30	173,90	74,42	113,82		
Verhältnis	I/II:		2,5 %	2,7 %	64,7 %	4,8 %	6,1 %		
<i>Elymnias penanga</i>	N:		1	0	1	0	0	2	
	N/BE:		0,09	0,00	0,10	0,00	0,00		

Tab. 4.10. Im Khao Phra Thaew festgestellte *Euploea*-Arten und ihre relative Häufigkeit im Juli und August 1987

Art	rel. Häufigkeit in Beobachtungszone(n):	
	A,B,D und E	C
<i>E. modesta</i>	3/47= 6 %	39/168= 23 %
<i>E. sylvester</i>	0/47= 0 %	0/168= 0 %
<i>E. mulciber</i> ♂	2/47= 4 %	10/168= 6 %
<i>E. mulciber</i> ♀	24/47= 51 %	13/168= 8 %
zusammen:	26/47= 55 %	23/168= 14 %
<i>E. phaenareta</i>	3/47= 6 %	1/168= 1 %
<i>E. leucostictos</i>	2/47= 4 %	59/168= 35 %
<i>E. khugii</i>	2/47= 4 %	4/168= 2 %
<i>E. radamanthus</i> (= <i>diocletianus</i> )	3/47= 6 %	2/168= 1 %
<i>E. tulliolus</i>	8/47= 17 %	40/168= 24 %



**Abb. 4.8.** Zeitliche und örtliche Häufigkeitsverteilungen der *Euploea*-arten im Vergleich zu den übrigen tagfliegenden Schmetterlingen im Khao Phra Thaew-Park auf Phuket (Thailand). (Zahlenwerte: vgl. Tab. 4.9, S. 47)

diese traten auch meist relativ selten auf (vgl. Abb. 8.23 und Tab. 4.9). Abbildung 8.21 zeigt zwar weitere Nachahmer der graugefleckten Danainen (untere Reihe). Doch nur die mittlere Art tritt im Khao Phra Thaew auf, die anderen beiden in Nordthailand, die Nymphalide wiederum recht selten. Wie man Tabelle 4.9 entnehmen kann, trat der Nachahmer *Elymnias penanga* zahlenmäßig gegenüber den häufigen Vorbildern kaum in Erscheinung. Die Art *Elymnias malelas* konnte im Jahre 1986 in einem abgeflogenen weiblichen Exemplar im Khao Phra Thaew nachgewiesen werden, jedoch während der Beobachtungsperioden 1987 und 1988 nicht angetroffen werden. In anderen Gegenden Thailands ist nach Aussagen von PINRATANA (persönliche Unterredung) die Situation nicht anders.

Eine Erklärung findet sich möglicherweise darin, daß die verschiedenen *Euploea*-arten sich örtlich ansammeln, oft in großen Gruppen (vgl. Abb. 4.8, untere Graphik), fernab von anderen Faltern. Besondere Attraktion üben dabei blühende Bäume aus (z.B. *Vitex pinnata*, Abb. 8.4), um die mitunter mehrere hundert Falter der Gattung *Euploea* segelten (Artenspektrum vgl. Tab. 4.10 und Abb. 4.9), meist relativ hoch über dem Erdboden. Nicht selten flogen auch Vertreter der Gattung *Parantica* und der Art *Atrophaneura coon* mit,

Artenspektrum

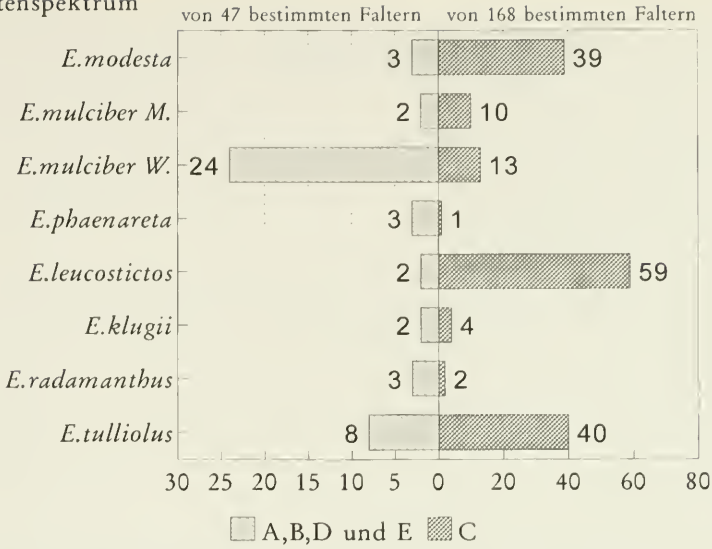


Abb. 4.9. Im Khao Phra Thaew-Park (Phuket, Thailand) festgestellte *Euploea*-arten und ihre relative Häufigkeit im Juli und August 1987

während die Art *Pachliopta aristolochiae* nur immer in Bodennähe anzutreffen war. Im Norden Thailands (Mae Sa-Wasserfall bei Mae Rim, Provinz Chiang Mai) traten zu den Danainen an einem solchen blühenden Baum noch Falter der Art *Delias descombesi* und eine einzige *Eurema*. Im wesentlichen handelt es sich also um Anhäufungen ungenießbarer Falter. Die *Euploeen* treten im Khao Phra Thaew-Park in erstaunlich großer Zahl vor allem während der Regenzeit auf, wobei sie auch dann noch fliegen, wenn leichter Regen bereits die meisten anderen Tagfalter zum Rasten veranlaßt hat. In der Nähe jener blühenden Bäume kann man dann viele auf Blättern und Zweigen ruhende *Euploeen* antreffen und beobachten, wie bei einsetzendem stärkerem Regen oft gewaltige Mengen solcher Falter aus größerer Höhe herabsegeln und sich im Laubwerk von Büschen niederlassen. Nachmittags, falls vormittags schönes Wetter herrschte, fliegen sie kaum noch und sitzen in großer Zahl ruhig im Laubwerk und Geäst.

Die Nachahmer der *Euploeen* im Khao Phra Thaew hingegen sind wesentlich scheuer, meiden in der Regel den freien Luftraum, sind weniger flugaktiv und treten zahlenmäßig wenig in Erscheinung.

Abb. 4.9 zeigt, daß manche *Euploea*-arten fast ausschließlich in dieser Massenansammlung in Zone C gefunden wurden (z.B. *Euploea leucostictos*), während andere auch in den übrigen Zonen in größerer Zahl zu entdecken waren (z.B. die Weibchen von *Euploea mulciber*).

In Afrika konnten ähnliche örtliche Häufungen bei den *Amauris*-arten (vgl. Kap. 4.6.5), bei *Danaus chrysippus* und bei vielen *Acraea*-arten festgestellt werden; in Südamerika bei *Heliconius erato* und *Heliconius melpomene* in der westlichen Präkordillere und am Río Topo, u.a. auch bei Ithomiinen usw.

Diskussion:

Sieht ein Batesscher Nachahmer nur einem einzigen Vorbild sehr ähnlich, so muß im Laufe der Zeit die Ähnlichkeit zwischen Vorbild und Nachahmer immer größer werden, so daß schließlich besonders überzeugende Fälle Batesscher Mimikry entstehen (COTT 1940, SHEPPARD 1959, BROWER & BROWER 1972, HUBBEY 1984, TURNER et al. 1984). Wenn eine Falterart eine andere gut nachahmt, hat sie den Vorteil, daß sie leicht mit dieser verwechselt wird, aber sie wird dann kaum mit anderen verwechselt, die dieser nicht ähnlich sehen. Damit wird das Vorkommen des Nachahmers dort begünstigt, wo zeitlich und örtlich ein Zusammentreffen mit dem Vorbild möglich ist. Ist dies nicht – oder zumindest nicht immer und überall – der Fall, verwandelt sich nicht selten der Vorteil in einen Nachteil (vgl. *Pareronia valeria* ♀♀). Das extrem scheue Verhalten der Weibchen von *Pareronia valeria* z.B. mag eine Anpassung der Nachahmer an das – zumindest zeitweilige – Fehlen der Vorbilder sein.

Während nun die Selektion bewirkt, daß die Nachahmer den Vorbildern ähnlicher werden (vgl. Kap. 1.2), muß trotzdem erwartet werden, daß jede Mutation bei den Vorbildern einen positiven Selektionswert besitzt, wenn sie zur Folge hat, daß die Vorbilder sich von den Nachahmern zeitlich, örtlich oder in anderen Gestalt- bzw. Leistungsmerkmalen abheben. Da die Warnfärbung nicht so ohne weiteres – auf jeden Fall nicht so leicht wie bei den Nachahmern – geändert werden kann (vgl. Kap. 1.2), sind es wohl eher andere Merkmale, in denen sich die Vorbilder von den Nachahmern unterscheiden.

Bereits unterschiedliche Flugzeiten mögen in diesem Sinne sehr wirkungsvoll sein, da ja dann immer wieder unerfahrene Freßfeinde ihre ersten Kontakte mit potentieller Nahrung machen. Auch ist zu vermuten, daß sich die Erinnerung an nicht allzu unangenehme Erfahrungen mit wenig schmackhaften Arten im Laufe der Zeit bei den Freßfeinden wieder verliert.

Den Vorbildern gereicht es aber nicht nur zum Vorteil, wenn sie zu anderen Zeiten als die Nachahmer auftreten, sondern auch, wenn sie sich örtlich absetzen können. Warngefärbte Arten sammeln sich an bestimmten Orten an (BROWN 1981, TURNER 1981), vielleicht in diesem Zusammenhang besser ausgedrückt: Sie setzen sich von den Nachahmern ab, indem sie sich an bestimmten Orten ansammeln, wo die Nachahmer nicht anzutreffen sind.

Es kommt auch vor, daß genießbare Arten sich zum Blütenbesuch oder zur Aufnahme von Salzen an Flußufern ansammeln. Der Vorteil liegt darin, daß die Wahrscheinlichkeit, daß ein einzelnes Mitglied der Gruppe gefressen wird, geringer ist als bei solitären Exemplaren (HAMILTON 1971). Doch diese Falter zerstreuen sich dann wieder, während die warngefärbten Arten auch nach der Nektaraufnahme oder auch ohne äußerlich erkennbaren Anlaß beisammen bleiben.

Eine Folge des Absetzens der *Euploea*-Vorbilder mag die festgestellte Seltenheit der Batesschen Nachahmer im Khao Phra Thaw-Park sein, die sich außerdem relativ scheu verhalten. Sie besitzen im Sinne der Batesschen Mimikry so wohl einen recht guten Schutz. Es sei darauf hingewiesen, daß sich die *Euploea*en nicht ausschließlich in den Ansammlungen aufhalten (vgl. Abb. 4.8).

Zwar können die Weibchen der *Euploea*arten in den Ansammlungen mit Männchen der eigenen Art kopulieren, es ist aber nicht anzunehmen, daß alle Weibchen dort auch ihre Eier ablegen. Auf ihren Wanderungen durch den Wald – auf der Suche nach geeigneten Pflanzen für die Eiablage – sind sie in der Regel allein (z.B. *Euploea mulciber* ♀♀), was erklären könnte, daß gerade die Weibchen von *Euploea mulciber*, aber auch beide Geschlechter von *Euploea radamanthus* (vgl. Abb. 8.22) von der Einheitswartracht der übrigen *Euploea*arten deutlich abweichen: Sie fallen in den Ansammlungen auf. Abseits von den Ansammlungen mag eine eigene Wartracht oder die Ähnlichkeit mit den bläulichgrauen Danainen von größerem Vorteil sein.

Wenn MARDEN (1992) für Costa Rica feststellt, daß Falter mit langem, dünnerem Hinterleib aus energetischen Gründen fast ausschließlich bei Sonnenschein fliegen können, so stellt in Südthailand die Gattung *Euploea* eine klare Ausnahme von dieser Regel dar. Ihre Arten umkreisen bei schwächerem Regen auch dann noch blühende Baumkronen, wenn die anderen Tagfalterarten, selbst solche mit dickem, kompakten Körper und mächtiger Flugmuskulatur, das Fliegen gänzlich eingestellt haben.

#### 4.4.2. Südamerikanische Faltergemeinschaften

##### 4.4.2.1. Mimikryringe mit den Pieridenarten *Dismorphia amphione* bzw. *Dismorphia astynome* und *Dismorphia astyoche*

###### 4.4.2.1.1. *Hypothyris lycaste antonia* und ähnliche Arten in der Westkordillere Ecuadors (Abb. 8.24; mit Diskussion)

In den Sekundärwaldgebieten am Südufer des Río Toachi, ca. 15 km bis 17 km östlich von Santo Domingo de los Colorados, etwa 700 m über NN, trifft man auf einen Müllerschen Mimikryring mit den Ithomiinen *Hypothyris lycaste antonia*, *Callithomia alexirrhoe beronilla*, *Mechanitis polymnia chimborazona*, *Mechanitis lysimnia macrinus*, *Melinaea ludovica vespertina*, *Tithorea harmonia manabiana*, dem Danainen *Lycorea cleobaea* und dem Heliconier *Eueides isabella*. An den Ring haben sich Batessche Nachahmer angehängt, nämlich *Dismorphia amphione* (Pieridae) und die Nymphaliden *Eresia quintilla* und *Consul fabius*.

*Hypothyris lycaste* war während der Beobachtungszeiträume das häufigste Vorbild (vgl. Tab. 4.11 und Abb. 4.10), trat aber an Stelle 1 (17 km östlich von Sto. Domingo) wesentlich zahlreicher auf als an Stelle 2 (15 km östlich von Sto. Domingo). Die Art *Mechanitis polymnia chimborazona* konnte ausschließlich an



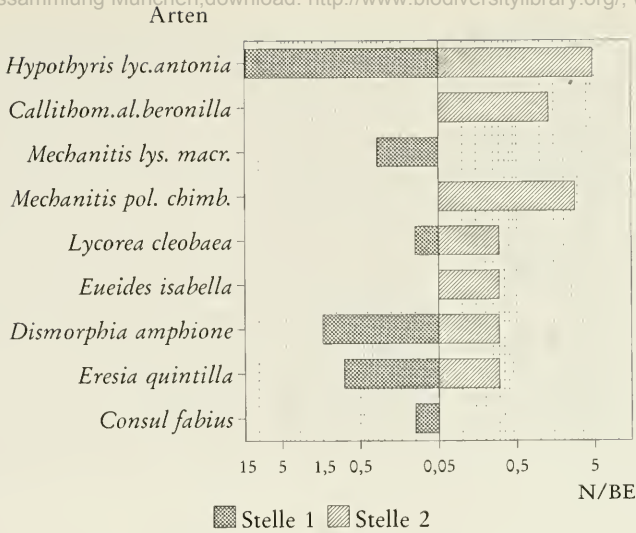


Abb. 4.10. Relative Häufigkeit von *Hypothesis lycaste* und ähnlichen Arten in der Westkordillere Ecuadors (15 und 17 km östlich von Sto. Domingo de los Colorados, 700 m über NN, Daten nach Tab. 4.11)

Beobachtungsperiode

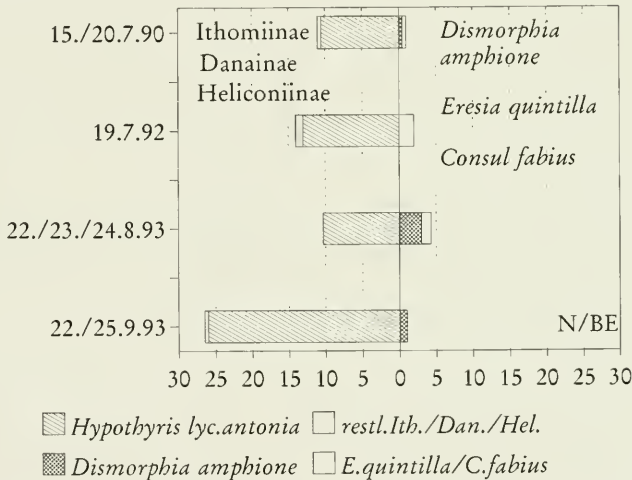


Abb. 4.11. Absolute Häufigkeit von *Hypothesis lycaste antonia* und ähnlichen Arten in der Westkordillere Ecuadors (17 km östlich von Sto. Domingo de los Colorados, 700 m über NN, Daten nach Tab. 4.11)

Stelle 2 angetroffen werden, niemals an Stelle 1 (vgl. Tab. 4.11 und Abb. 4.10). Von den übrigen Müllerschen Vorbildern des Ringes trat nur noch die Art *Mechanitis polymnia chimbora* mit nennenswerter Häufigkeit während der Beobachtungszeiten in Erscheinung, und zwar an Stelle 2.

Vergleichbares läßt sich für die Nachahmer sagen: Lediglich die Arten *Dismorphia amphione* und *Eresia quintilla* treten etwas häufiger auf, bleiben aber zahlenmäßig trotzdem deutlich hinter den Vorbildern zurück (vgl. Abb. 4.11). An Stelle 1, wo vermutlich *Dismorphia amphione* häufiger auftrat als an Stelle 2, dominierte als Vorbild *Hypothesis lycaste antonia*. Die übrigen Nachahmer waren zu den Beobachtungszeiten recht selten.

*Dismorphia amphione* paßt sich, was die Häufigkeit des Flugrichtungswechsels pro Sekunde anbelangt,

©Zoologische Staatssammlung München; download: <http://www.biodiversitylibrary.org/>; [www.biologiezentrum.at](http://www.biologiezentrum.at)  
 gut den Vorbildern an (vgl. Abb. 4.12). Es ergeben sich, wenn man den *t*-Test nach STUDENT anwendet, keine signifikanten Unterschiede zwischen dem Mittelwert für die Männchen von *Dismorphia amphione* und *Hypothyris lycaste antonia*:  $1 - F_{df}(0,277) \approx 39\%$ ,  
 bzw. *Callithomia alex. beronilla* bzw. *Mechanitis lysimnia macrinus*:  $1 - F_{df}(0,324) \approx 38\%$ ,  
 bzw. *Mechanitis polymnia chimborazona*:  $1 - F_{df}(0,802) \approx 28\%$ .

Die zur Berechnung nötigen Daten sind in Tab. 10.3 (S. 182) zu finden. Für die Arten *Callithomia alex. beronilla* bzw. *Mechanitis lysimnia macrinus* existiert nur eine Mischwert, der seine Ursache darin hat, daß die beiden letztgenannten Arten ganz selten weniger als zwei Meter über dem Erdboden flogen, so daß sie bei ihrer großer Ähnlichkeit nicht mit Sicherheit unterschieden werden konnten. Vor allem die Weibchen von *M. lysimnia macrinus* sehen der Art *C. alexirrhoe beronilla* sehr ähnlich.

Die auffälligen weißen Duftschuppenflecke auf den Hinterflügeln der Männchen von *Dismorphia amphione* sind im Flug nicht zu sehen, da sie vollständig von den Vorderflügeln verdeckt werden. Die Art variiert etwas und bildet Formen mit einer breiteren gelben Mittelbinde auf den Vorderflügeln aus und solche, bei denen diese gelbe Mittelbinde in kleinere gelbe Flecke aufgelöst ist (s. Abb. 8.24). Bei den Vorbildern weist die gelbe Mittelbinde der Vorderflügel ebenfalls keine einheitliche Breite auf, sondern ihre Ausdehnung variiert von Art zu Art, aber auch etwas innerhalb der Art *Hypothyris lycaste antonia*. Die Art *Melinaca ludovica vespertina* konnte in einem einzigen Exemplar zwischen den Stellen 1 und 2 nachgewiesen werden, nicht aber zu den Beobachtungszeiten.

Diskussion:

Die Konvergenz bzw. der Parallelismus der am Müllerschen Mimikryring beteiligten Ithomiinen (*Hypothyris lycaste antonia*, *Callithomia alexirrhoe beronilla*, *Mechanitis lysimnia macrinus*, *Mechanitis polymnia chimborazona*, *Melinaca ludovica vespertina* und *Tithorea harmonia manabiana*), dem Danainen *Lycorea cleobaea* und dem Heliconiinen *Eucides isabella* ist erstaunlich, vor allem, wenn man bedenkt, daß auch noch fast alle beteiligten Ithomiinenarten jeweils verschiedenen Gattungen angehören. Von der Gattung *Mechanitis* treten im Beobachtungsgebiet zwar zwei Arten auf, doch sind diese beiden Arten leichter voneinander zu unterscheiden als *Mechanitis lysimnia macrinus* von *Callithomia alexirrhoe beronilla*. *Consul fabius* ist sehr wahrscheinlich ein genießbarer Batesscher Nachahmer (CHAI 1986). Über die Genießbarkeit der "Nachahmer" *Dismorphia amphione* (Dismorphiinae, Pieridae) und *Eresia quintilla* (Melitaeinae, Nymphalidae) ist

Tab. 4.11. Häufigkeit des Auftretens der Arten *Hypothyris lycaste* und anderer Ithomiinae, *Lycorea cleobaea* (Danainae) und *Eucides isabella* (Heliconiinae), die einem Müllerschen Mimikryring angehören, und der Batesschen Nachahmer *Dismorphia amphione* (Dismorphiinae, Pieridae), *Consul fabius* (Charaxinae, Nymphalidae) und *Eresia quintilla* (Melitaeinae, Nymphalidae) in ecuadorianischen Waldgebieten am Südufer des Río Toachi (Stelle 1 ca. 17 km, Stelle 2 ca. 15 km östlich von Santo Domingo de los Colorados)

ns: nicht schmackhaft, s: genießbar, N: Individuenzahl, N/BE: Individuenzahl pro Beobachtungseinheit

Stelle 1: Ecuador, Provinz Pichincha, Südufer des Río Toachi, 700 m über NN, ca. 17 km östlich von Sto. Domingo de los Colorados	15. u. 20.		19.		22., 23. und 24.		22. und 25.	
	Juli 1990		Juli 1992		Aug. 1993		Sept. 1993	
Art	N	N/BE	N	N/BE	N	N/BE	N	N/BE
ns <i>Hypothyris lycaste antonia</i>	21	10,5	13	13,0	31	10,3	52	26,0
ns <i>Callithomia alexirrhoe beronilla</i>	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0
ns <i>Mechanitis lysimnia macrinus</i>	0	0,0	1	1,0	0	0,0	1	0,5
ns <i>Mechanitis polymnia chimborazona</i>	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0
ns <i>Lycorea cleobaea</i>	1	0,5	0	0,0	0	0,0	0	0,0
ns <i>Eucides isabella</i>	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0
ns <i>Melinaca ludovica vespertina</i>	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0
ns <i>Tithorea harmonia manabiana</i>	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0
s <i>Dismorphia amphione</i>	1	0,5	0	0,0	9	3,0	2	1,0
s <i>Eresia quintilla</i>	0	0,0	2	2,0	4	1,3	0	0,0
s <i>Consul fabius</i>	1	0,5	0	0,0	0	0,0	0	0,0

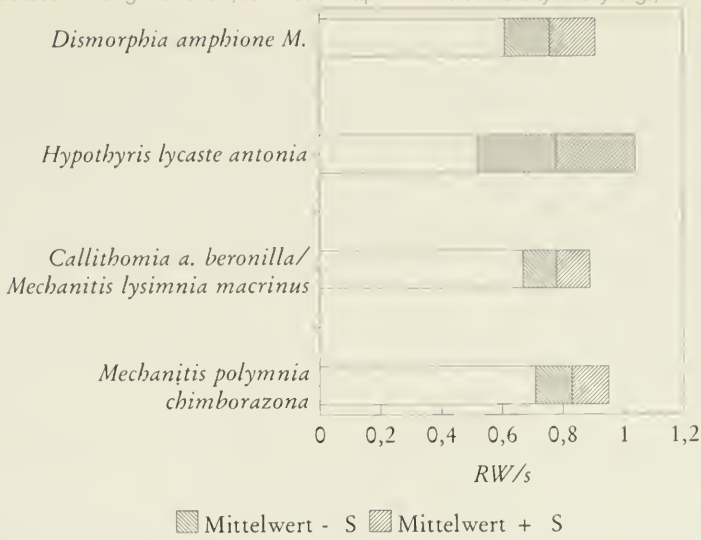


Abb. 4.12. Mittlere Häufigkeiten der Flugrichtungsänderung pro Sekunde (RW/s) von *Dismorphia amphione* und einigen ihrer Vorbilder (15 km bzw. 17 km östlich von Sto. Domingo de los Colorados, 700 m über NN). S = empirische Standardabweichung

nichts Sicheres bekannt, obwohl die Pieridenart *D. amphione* als erstes Beispiel von BATES (1862) für die nach ihm benannte Mimikryform vorgestellt wurde. So kann man also nicht ausschließen, daß es sich bei den beiden letztgenannten Arten nicht um Batesche, sondern um Müllersche Nachahmer handelt (DEVRIES 1987). Da jedoch ein Müllerscher Mimikryring selten aus gleichermaßen ungenießbaren Arten besteht, zumal wenn die beteiligten Arten verschiedenen Schmetterlingsfamilien entstammen, ist die Frage der Genießbarkeit der Arten für die weiteren Überlegungen nicht von allzu großer Bedeutung. Selbst innerhalb der Ithomiinae sind die Arten unterschiedlich stark giftig und in der Regel nicht in hohem Maße ungenießbar (vgl. Kap. 1.6). Ein Müllersches System, das aus in geringerem und stärkerem Grade ungenießbaren Arten besteht, wird einem Bateschen durchaus ähnlich (REMINGTON & REMINGTON 1957, BROWER 1958a-c, ROTHSCILD 1963, HUHEEY 1988).

*D. amphione* ist vermutlich nicht so ungenießbar wie *Hypothyris lycaste antonia*. Zu dieser Annahme gibt

Tab. 4.11. (Fortsetzung)

Stelle 2: Ecuador, Provinz Pichincha, Südufer des Río Toachi, 700 m über NN, ca. 15 km östlich von Sto. Domingo de los Colorados	17.		23., 24. und 25.		insgesamt		insgesamt	
	Juli 1990		Sept. 1993		Stelle 2		Stelle 1	
	N	N/BE	N	N/BE	N	N/BE	N	N/BE
ns <i>Hypothyris lycaste antonia</i>	9	9,0	10	3,3	19	4,8	117	14,6
ns <i>Callithomia alexirrhoe beronilla</i>	1	1,0	4	1,3	5	1,3	2	0,3
ns <i>Mechanitis lysimnia macrinus</i>	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0
ns <i>Mechanitis polymnia chimborazona</i>	2	2,0	9	3,3	11	2,8	0	0,0
ns <i>Lycorea cleobaea</i>	1	1,0	0	0,0	1	0,3	1	0,1
ns <i>Eucides isabella</i>	1	1,0	0	0,0	1	0,3	0	0,0
ns <i>Melinaea ludovica vespertina</i>	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0
ns <i>Tithorea harmonia manabiana</i>	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0
s <i>Dismorphia amphione</i>	0	0,0	1	0,3	1	0,3	12	1,5
s <i>Eresia quintilla</i>	0	0,0	1	0,3	1	0,3	6	0,8
s <i>Consul fabius</i>	0	0,0	0	0,0	0	0,0	1	0,1

folgende Tatsache Anlaß: Sitzt ein Falter der zweiten Art auf einem Blatt und schreckt man ihn auf, so fliegt er fast immer ein kleines Stück und setzt sich auf ein anderes Blatt. Diesen Vorgang kann man in der Regel viele Male wiederholen. Falter der Art *D. amphione* entweichen fast immer unverzüglich in den Schatten des schützenden Dickichts, wenn man sie etwas stärker erschreckt. Außerdem besitzen sie im Gegensatz zu den Vorbildern eine kryptische Flügelunterseite, so daß sie sitzend mit zusammengeklappten Flügeln welken Blättern gleichen. Sehr vorsichtiges Verhalten wertet bereits SWYNNERTON (1915b) als Kennzeichen genießbarer Falter.

Unter der Annahme, *D. amphione* ist Batesscher oder zumindest ein schwacher Müllerscher Nachahmer, ließen sich die beiden Morphen der Art folgendermaßen erklären: Die Müllerschen Vorbilder müssen sich nicht völlig gleichen (vgl. Kap. 1.3). Für den Batesschen Nachahmer jedoch ist es von Vorteil, die geringen Unterschiede zwischen den Vorbildern durch die Ausbildung verschiedener Morphen zu beantworten (vgl. Kap. 1.2).

Es ist verwunderlich, daß es bis heute nur wenig gesicherte Daten über die Genießbarkeit der beteiligten Arten gibt, obwohl z.B. *D. amphione* keine besonders seltene Art ist.

**4.4.2.1.2. Ein vergleichbarer Mimikryring in den Wäldern um die Wasserfälle des Iguazú (Abb. 8.25; mit Diskussion)**

Etwas unterhalb der Wasserfälle des Iguazú, auf der argentinischen Seite, konnte in der zweiten Dezemberhälfte des Jahres 1993 an einer schattigen Stelle des Waldes eine Faltergemeinschaft registriert werden, die in vielerlei Hinsicht sehr an die unter 4.4.2.1.1 besprochene Gruppe erinnerte. Es handelt sich hierbei sehr wahrscheinlich um eine konvergente Entwicklung unter vergleichbaren Bedingungen. Denn zum einen ist die westliche Präkordillere Ecuadors durch die Hochlagen der Anden, wo die beteiligten Arten nicht vorkommen, vom Amazonasbecken, wo sich andere Mimikryringe etabliert haben, abgetrennt und damit auch vom Tiefland um die Fälle des Iguazú, das zudem noch Tausende von Kilometern entfernt liegt. Zum anderen beteiligen sich zwar teils nur andere Arten derselben Gattung, teils aber auch andere Gattungen am Ring, und es ist auf den ersten Blick ziemlich schwierig, die beteiligten Arten an einem der beiden Orte zu unterscheiden, nicht aber Falter aus den Ringen von verschiedenen Orten. Unter anderem tritt bei den Faltern von den Iguazúfällen – zumindest bei Formen der im folgenden aufgezählten Arten – auf den Hinterflügeln eine gelbe Querbinde auf.

In Tabelle 4.12 sind die beteiligten Gattungen und Arten einander gegenübergestellt. Aus der Gattung *Hypothyris* tritt an den Fällen des Iguazú statt der Art *lycaste* die Art *euclea*, wahrscheinlich auch die Art *ninonia daeta* zu anderer Zeit und/oder an anderem Ort auf. Die Gattungen *Callithomia* (Ithomiinae),

**Tab. 4.12.** Gegenüberstellung der an den Mimikryringen der Abbildungen 8.24 und 8.25 beteiligten Gattungen und Arten bei den Wasserfällen des Iguazú (argentinisches Ufer) und in ecuadorianischen Waldgebieten am Südufer des Río Toachi (ca. 15 km bis 17 km östlich von Santo Domingo de los Colorados).

ns: nicht schmackhaft; s: genießbar

Gattung		Río Toachi (Ecuador)	Iguazú-Fälle (Argentinien)
		Art	Art
ns	<i>Hypothyris</i>	<i>lycaste</i>	<i>euclea</i>
ns	<i>Callithomia</i>	<i>alexirrhoe beronilla</i>	–
ns	<i>Mechanitis</i>	<i>polymnia</i> ssp. <i>chimbrazona</i>	–
ns	<i>Mechanitis</i>	ssp. <i>macrinus</i>	<i>lysimmia</i> ssp. <i>lysimmia</i>
ns	<i>Lycorea</i>	<i>cleobaea</i>	–
ns	<i>Eueides</i>	ssp. <i>ecuadorensis</i>	<i>isabella</i> ssp. <i>dianassa</i>
ns	<i>Melinaea</i>	<i>ludovica vespertina</i>	–
ns	<i>Placidula</i>	–	<i>curyanassa</i>
ns	<i>Tithorea</i>	ssp. <i>manabiana</i>	<i>harmonia</i> ssp. <i>pseudethra</i>
s	<i>Dismorphia</i>	<i>amphione</i>	<i>astynome</i> + <i>astyocha</i>
s	<i>Eresia</i>	<i>quintilla</i>	( <i>lansdorfi</i> )
s	<i>Consul</i>		<i>fabius</i>



©Zoologische Staatssammlung München; download: <http://www.biodiversitylibrary.org/>; [www.biologiezentrum.at](http://www.biologiezentrum.at)  
*Melinaca* (Ithomiinae) und *Lycorea* (Danainae) und die Art *Mechanitis polyommia* (Ithomiinae) sind hier nicht vertreten. Die Art *Mechanitis lysimnia* ist bei Iguazú durch die Nominatform (ssp. *lysimnia*) vertreten. Bei Sto. Domingo tritt sie in der Unterart *macrinus* auf, die der Art *Callithomia alexirrhoe beronilla* – vor allem im weiblichen Geschlecht – sehr ähnlich sieht, weniger aber der näher verwandten Art *Mechanitis polyommia chimborazona*, die auch bei Sto. Domingo vorkommt.

Eine für das Gebiet um die Iguazú-Fälle endemische Gattung mit nur einer Art (*Placidula euryanassa*) reiht sich dort in den Mimikryring ein. Die Arten *Tithorea harmonia* (ssp. *manabiana* bzw. ssp. *pseudethra*, Ithomiinae), *Eueides isabella* (ssp. *ecuadorensis* bzw. *dianassa*, Heliconiinae) und *Consul fabius* (Charaxinae, Nymphalidae) treten in beiden Gebieten auf, wobei es sich bei der letztgenannten Art bereits um einen Batesschen Nachahmer handelt. Die Gattung *Eresia*, im ecuadorianischen Mimikryring durch die Art *quintilla* vertreten, stellt ebenfalls einen Batesschen Nachahmer (spec. *lansdorfi*), der allerdings bei den Iguazú-Fällen aus dieser Gruppe ausschert und ein anderes Vorbild besitzt (vgl. Kap. 4.4.2.3 bzw. Abb. 8.26). Bleiben nur noch *Dismorphia astynome* und *Dismorphia astyocha* zu erwähnen. *D. astynome* ist sicher zu *D. amphione* recht nahe verwandt. Die beiden Arten *D. astynome* und *D. astyocha* fliegen bei den Iguazú-Fällen und sind im Feld nicht unterscheidbar.

Viel spricht für die (relative) Genießbarkeit dieser Arten (*D. astynome* und *D. astyocha*). Sie sind besonders scheu, fliegen bei Störung ein Stück, setzen sich wieder auf ein Blatt mit zusammengeklappten Flügeln, wo sie dann dank ihrer kryptisch gefärbten Unterseite (Gegensatz zu allen Ithomiinen der Gruppe!) kaum zu entdecken sind. Attackiert fliehen sie ganz schnell in den Schatten des Unterholzes. Niemals wurde einer der Falter außerhalb des schattigen Unterholzes fliegen gesehen.

Wiederum muß man feststellen, daß die Nachahmer (vor allem *D. astynome* und *D. astyocha*) keinem Vorbild perfekt ähneln, aber zu allen Ithomiinen wie auch zu der Heliconiine *Eueides isabella* mehr oder weniger gut passen. *D. astynome* variiert stark und fängt so das Spektrum der Variabilität im Müllerschen Ring recht gut ein (mehr oder weniger Gelb auf den Hinterflügeln, das Weiß auf den Vorderflügeln mehr oder weniger ausgedehnt usw.). Sieht man eine *Dismorphia astynome* fliegen, ist man immer ganz sicher, eines der Vorbilder vor sich zu haben, kann aber nie genau sagen, um welches Vorbild es sich handelt. Formen mit mehr Gelb rücken im Aussehen in die Nähe der Art *Heliconius ethilla*, die größer und – mehr oder weniger ausgedehnt – leuchtend gelb gefärbt ist, wodurch sie im Flug von den anderen Arten absticht, vor allem, wenn sie im prallen Sonnenschein durch die Lüfte schwebt. Diese Art fliegt im selben Gebiet, wo sich die Mitglieder des Mimikryrings aufhalten, mischt sich allerdings nicht zwischen die Falter der Ansammlungen, zu welchen sich Vorbilder wie Nachahmer an gewissen Stellen im Schatten des Waldes vereinigen. Die Falter der Art *Heliconius ethilla* bevorzugen sonnige Plätze, kommen aber beim Blütenbesuch durchaus auch an den Orten vorbei, wo die anderen Arten gehäuft zu finden sind.

## Diskussion:

Das Beispiel aus Iguazú zeigt, daß sich in einem tropischen Wald der Präkordillere (Sto. Domingo, Ecuador, 700 m über NN) und einem subtropischen Wald (250 m über NN), in zwei geographisch wohlseparierten Räumen Südamerikas, unter dem Selektionsdruck der Freßfeinde durchaus vergleichbare Systeme ausbilden können. Beide Male gilt: Die Ähnlichkeit der Müllerschen Vorbilder ist nicht sehr genau, die sich anhängenden Batesschen Nachahmer können mit allen Mitgliedern des Ringes verwechselt werden, mit manchen mehr, mit anderen weniger, was ihren Schutz erhöht.

Das abweichende Aussehen von *Heliconius ethilla* deutet darauf hin, daß in jüngerer Zeit wohl kein starker Selektionsdruck existierte, Einheitlichkeit mit den anderen Arten des Ringes herbeizuführen. Neben innerartlichen Gründen für die abweichende Warntracht mag große Giftigkeit der Art eine Rolle dabei spielen, da ja stark giftige Arten dazu tendieren, sich von den schwächeren Müllerschen Vorbildern abzusetzen, indem sie eine eigene Warntracht ausbilden (HUHEEY 1988).

Für die Nachahmer ist große Ähnlichkeit zu allen Vorbildern wohl nützlicher als eine perfekte Ähnlichkeit zu einem bestimmten der Müllerschen Vorbilder, das dann zu manchen Zeiten oder an gewissen Orten fehlt, wo der Nachahmer auftritt. Außerdem ist zu vermuten, daß die Nachahmer vielfach einem Durchschnittstyp entsprechen, zu dem die Freßfeinde nach unangenehmen Erfahrungen mit etwas differierenden Vorbildern generalisieren.

Die Beteiligung verschiedener Gattungen an den Systemen der beiden Regionen, auch das Ausscheren der *Eresia*-art (*lansdorfi*) aus dem Ring bei den Iguazú-Fällen und die Separation der beiden Räume durch die Barriere der Anden und die weite räumliche Entfernung sprechen eher dafür, daß sich unter gleichem Selektionsdruck Vergleichbares durch Konvergenz entwickelt hat.

4.4.2.2. *Heliconius erato* und *Heliconius melpomene* (Abb. 8.27), *Heliconius clysonymus* und *Heliconius hecalesia eximius* (Abb. 8.28) in Ecuador, *Heliconius erato phyllis* (Abb. 8.26, rechts unten) bei den Wasserfällen des Iguazú (mit Diskussion)

Bei Piñas und Santo Domingo de los Colorados (westliche Präkordillere) treten *Heliconius erato* und *Heliconius melpomene* in der bläulich schwarzen Form mit roter Querbinde auf den Vorderflügeln auf. Am Río Topo zeigen die dunklen Falter einen rot-weißen Fleck auf den Vorderflügeln, bei Puerto Napo weisen sie das für das obere Amazonasgebiet charakteristische Strahlenmuster auf den Hinterflügeln auf, bei den Iguazúwasserfällen schließlich tritt nur *Heliconius erato* auf in einer Form mit roter Querbinde auf den Vorderflügeln und gelbem Streif auf den Hinterflügeln (Erklärung der einzelnen Fundorte s. Kap. 2.4). Die Unterart *phyllis* von *H. erato* aus Iguazú variiert stärker in der Größe als die anderen Unterarten, es treten auch ziemlich kleine Falter bei Iguazú auf. Die Flügel scheinen etwas zarter und dünner zu sein als in Äquatornähe.

Abb. 4.13 zeigt die Häufigkeitsverhältnisse dieser Formen bzw. Unterarten an den erwähnten Orten. In der westlichen Präkordillere Ecuadors weit im Süden (Piñas) trat *H. erato* höchst signifikant häufiger auf als *H. melpomene*. Nimmt man – ausgehend von den Zahlen der Abb. 4.13 – an, *H. erato* sei mindestens viermal so häufig gewesen wie *H. melpomene*, so irrt man nur mit einer Wahrscheinlichkeit von

$$P(57, \leq 2) = \sum_{i=0}^2 \binom{57}{i} 0,2^i 0,8^{57-i} \approx 0,03 \%$$

Westlich von Quito hingegen, bei Santo Domingo de los Colorados, lassen sich beide Arten in einem ausgeglicheneren Verhältnis finden, was auch für den Río Topo (östliche Präkordillere Ecuadors) zutrifft. Im Regenwald der Amazonasquellflüsse (Mündung des Río Jatunyacu in den Río Napo bei Puerto Napo) allerdings war *H. melpomene* häufiger als *H. erato*. Nimmt man – ebenfalls ausgehend von den Zahlen der Abb. 4.13 – an, *H. melpomene* sei häufiger als *H. erato* gewesen, so irrt man nur mit einer Wahrscheinlichkeit von

$$P(21, \leq 4) = \sum_{i=0}^4 \binom{21}{i} 0,5^i 0,5^{21-i} \approx 0,36 \%$$

Bei Iguazú schließlich fehlt die Art *H. melpomene* ganz.

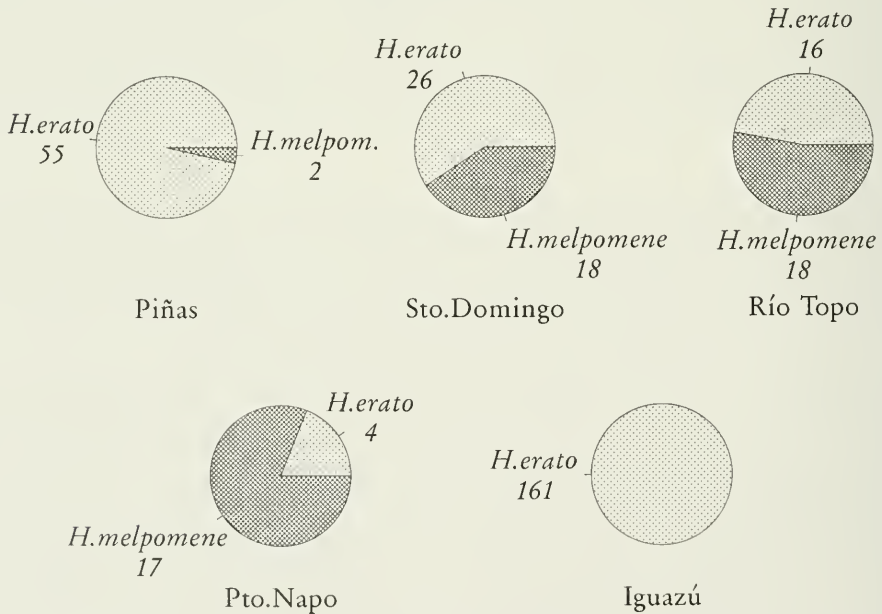


Abb. 4.13. Häufigkeitszahlen von *Heliconius erato* und *Heliconius melpomene* an verschiedenen ecuadorianischen Orten (Piñas: westl. Präkordillere, südl. Ecuador, Sto. Domingo: westl. Präkordillere, Westecuador, Río Topo: östl. Präkordillere, Ostecuador, Pto. Napo: Regenwaldgebiet, Ostecuador, Iguazú: Wasserfälle des Iguazú, südl. Brasilien und nördl. Argentinien)

An allen genannten Beobachtungsorten, mit Ausnahme von Puerto Napo, sind die Falter beider Arten wenig scheu, relativ gut zu beobachten und – falls für die Feststellung ihrer Artzugehörigkeit unbedingt nötig – verhältnismäßig leicht zu fangen. Besonders günstig erwies sich in diesem Zusammenhang der Waldweg bei Buenaventura (Piñas), weil sich dort gegen Abend und bei schlechtem Wetter die Falter beider Arten an einigen wenigen Stellen in der Nähe des Weges ansammelten und ziemlich unbeweglich auf den Blättern und Zweigen von Büschen saßen. Extrem langsam, mit wenigen Richtungswechseln fliegend, ganz ohne Scheu und ohne nennenswerte Reaktionen auf Attacken zeigten sich die *H. erato*-Falter der Wälder bei den Iguazú-Fällen (vgl. Kap. 4.4.2.3), während in Westecuador und am Río Topo die Falter beider Arten durchaus nach Attacken flohen.

Ganz anders jedoch war die Situation am Río Jatunyacu bei Puerto Napo: Die Falter beider Arten flogen zwar langsam, ihre auffällige aposematische Färbung zur Schau stellend. Doch war es recht schwierig, sie zu fangen, um ihre Identität eindeutig festzustellen. Attackiert wichen sie geschickt aus und flohen dann flink mit häufigeren Richtungswechseln. Aus diesem Grunde ist das gefundene Zahlenverhältnis mit Vorsicht zu betrachten. Den 21 einwandfrei identifizierten Faltern stehen wesentlich mehr Falter gegenüber, die nur dieser Ähnlichkeitsgruppe (die auch noch andere Arten dort umfaßt, z.B. *Neruda aede*), nicht aber einer bestimmten Art zugeordnet werden konnten.

Insgesamt läßt sich sagen, daß das Verhalten des Artenpaares durchaus von Ort zu Ort variierte, an den einzelnen Orten jedoch ließen sich die Arten nicht an ihrem Verhalten unterscheiden.

Ein für aposematisch gefärbte Arten durchaus bemerkenswertes Flugverhalten konnte auch bei anderen Vertretern der Gattung *Heliconius* registriert werden. Die Art *Heliconius clysonymus* konnte in Westecuador in der Unterart *hygiana* (s. Abb. 8.28) an zwei Orten angetroffen werden. Bei Mindo (nordwestlich von Quito) flogen Exemplare dieser Art wie typische Heliconier langsam und wenig scheu, bei Buenaventura (Piñas) jedoch wurden pro Beobachtungstag höchstens ein bis zwei Exemplare registriert, die lange Zeit artlich überhaupt nicht zugeordnet werden konnten, da sie derart ungewöhnlich schnell und irregulär flogen, daß man lediglich das Vorbeihuschen irgendeines mit den Augen schlecht zu verfolgenden Falters bemerkte.

Ähnliches läßt sich für die Art *Heliconius hecalesia eximius* aus Santo Domingo sagen (Abb. 8.28, letzte Reihe, rechts). Sie ist aposematisch gefärbt wie andere Heliconier, sieht aber keiner anderen dort fliegenden Art sehr ähnlich, so daß man sie – auch im Flug – relativ mühelos identifizieren kann. Sie ist selten, fliegt schneller als andere Heliconier, ist viel scheuer und nicht leicht zu fangen, entfernt sich bei Beunruhigung unverzüglich und weicht Attacken geschickt aus, um dann rasch zu entfliehen.

Am Río Topo trat die Art *Heliconius clysonymus* in der Unterart *clysonymus* (Nominatform) als Mitglied eines Müllerschen Mimikryringes zusammen mit den beiden Arten *Heliconius telesiphe* und *Podotricha telesiphe* auf, die vielerorts streng sympatrisch auftreten mit entsprechenden Formen im Süden (vgl. Abb. 8.28, 1. Reihe) und im Norden Ecuadors (vgl. Abb. 8.28, 2. Reihe). *Heliconius clysonymus clysonymus* trägt zwar das Rot auf den Hinter- und das Gelb auf den Vorderflügeln im Gegensatz zu den beiden anderen Arten des Müllerschen Ringes, was aber im Flug merkwürdigerweise nicht besonders auffällt. Die Situation erinnert durchaus an die am selben Ort fliegenden Unterarten von *Heliconius erato* und *Heliconius melpomene* (vgl. Abb. 8.27, 2. Reihe), bei denen auch im rotweißen Fleck der Vorderflügel das Rot bei *Heliconius erato notabilis* zum Innenrand, bei *Heliconius melpomene plesseni* hingegen zum Vorderrand weist.

## Diskussion:

TURNER (1988) stellt in seiner Abhandlung überzeugend dar, daß in einem Müllerschen Ring die stärkere Art die schwächere 'vereinnahmt', d.h. die schwächere Müllersche Art wird der stärkeren ähnlich. Dem ist ohne weiteres zuzustimmen. Die Bemerkung allerdings, *H. melpomene* sei wohl bei dem infrage stehenden Artenpaar die stärkere Art, könnte jedoch dem falschen Schluß Vorschub leisten, *H. erato* hätte sich immer und überall *H. melpomene* angenähert.

Zwei Bemerkungen sind hier zu machen:

1. Das Häufigkeitsverhältnis der beiden Arten schwankt an den verschiedenen Beobachtungsorten und tat das möglicherweise auch in der Vergangenheit, als sich während der Eiszeiten in den Restwaldgebieten Südamerikas diese Rassen und Formen ausbildeten (TURNER 1988). In Gebieten, wo die "schwächere" Art dominiert und die stärkere Art selten ist (z.B. bei Piñas, aber auch in Costa Rica nach DEVRIES 1987 und MALLEY & GILBERT 1995) profitiert die seltene – wenn auch ungenießbarere Art – von



ihrer Ähnlichkeit mit der häufigeren – wenn auch weniger giftigen –, der Nutzen, den die häufigere Art aus der Ähnlichkeit zu der selteneren zieht, ist aber umso geringer, je rarer die seltene Art auftritt. In diesem Fall ist wohl eher ein "Aufsaugen" der seltenen Art durch die häufige zu erwarten als umgekehrt. Die These, beide Arten seien jeweils in den Restwaldrefugien während der Eiszeiten immer zum jeweils häufigsten Vorbildring konvergiert (TURNER 1984a), kann dahingehend modifiziert werden, daß mitunter wohl auch die beiden Arten allein den Ring bildeten mit unterschiedlichen Häufigkeiten der beiden Arten je nach Gebiet. Sehr zahlreich im Vergleich zu anderen Arten der Gattung *Heliconius* nämlich treten diese beiden Arten, vor allem *H. erato*, in vielen Gebieten auf.

2. Es ist nicht wahrscheinlich, daß zwei Arten, die von Mittelamerika bis zum nördlichen Argentinien verbreitet sind, überall gleich genießbar sind, was allerdings genauer untersucht werden müßte. Die Tatsache, daß bei den Arten schon auf Trinidad mehrere artverschiedene Futterpflanzen festgestellt wurden (OWEN 1971), stützt jedenfalls diese These. Ein Einfluß der Futterpflanzen auf die Giftigkeit der Falter konnte bei vielen Arten festgestellt werden (vgl. Kap. 1.6).

So ist nicht auszuschließen, daß in Abhängigkeit vom Ort, vielleicht auch in Abhängigkeit von der Zeit, zum Teil *H. erato* gegen *H. melpomene* konvergierte, zum Teil aber auch die letztgenannte Art gegen die erstgenannte. Besseren Schutz genießt diejenige Art eines Müllerschen Ringes, die häufiger ist bzw. "scheußlicher" schmeckt (DIXEY 1909). Diese Art konvergiert dann langsamer oder gar nicht gegen die selteneren bzw. weniger ungenießbare (FISHER 1930). Das wurde z.B. für die weniger giftige *Amata phlegon* nachgewiesen, zu der hin die giftigere, aber seltener Art *Zygacna ephialtes* konvergierte (SBORDINI et al. 1979). Insofern ist die Aussage von TURNER (1988), nur die besser geschützte Art kann die weniger gut geschützte Art vereinnahmen, in der Richtung zu verstehen, daß ein besserer Schutz nicht nur durch größere Giftigkeit, sondern auch durch große Individuenzahlen erreicht werden kann. Normalerweise jedoch profitiert die schwächer giftige Art eines Müllerschen Ringes mehr von der Ähnlichkeit zur giftigeren als umgekehrt (TURNER et al. 1984).

Das bei aposematischen Arten wohl nicht sehr verbreitete Verhalten, wie es Unterarten von *H. erato* und *H. melpomene* bei Puerto Napo zeigen (also eine Kombination aus langsamem, richtungswechselarmem Flug und geschicktem Ausweichen bei Attacken mit anschließender rascher Flucht), ist möglicherweise eine Anpassung an Freißende, die diesen Arten dort nachstellen und sie – trotz ihrer Giftigkeit – wenigstens in gewissem Umfang dezimieren können. Vielleicht sind auch beide Arten dort nicht sonderlich giftig, oder es enthält nur ein Teil der Individuen für den Schutz ausreichend viel Gift, wie es z.B. für *Danaus plexippus* zutrifft (BROWER 1988b).

Jedenfalls ist anzunehmen, daß schwierig zu erbeutende, wenig attraktive Nahrung vor Nachstellern wesentlich sicherer ist, als wenn sie jederzeit zur Vertügung stünde und die Freißende immer auf sie in Ermangelung begehrter Beute zurückgreifen könnten.

Wie sehr auch aposematisch gefärbte, als relativ ungenießbar geltende Arten in gewissen Gegenden unter Druck geraten können, zeigen die Arten *Heliconius clysonymus* (ssp. *hygiana*) und *Heliconius hecalesia* (ssp. *eximius*) im westlichen Ecuador. Eine seltene warnegefärbte Art genießt weniger Schutz als eine häufige (TURNER 1984b). Die Art *Heliconius clysonymus hygiana* ist bei Piñas trotz Warntracht im Flug getarnt, was an ihrer ungewöhnlich rasanten Flugweise liegt. Vergleichbares berichten auch PAPAGEORGIS (1975) und ENDLER (1978). Der Schutz, der seltenen geschützten aposematischen Arten dadurch zukommt, daß Vögel vorsichtig sind im Ausprobieren solcher Arten (BROWER 1984), kann wohl nicht allzu groß sein.

Man kann annehmen, daß für seltene ungenießbare, aposematisch gefärbte Arten, die nicht zusammen mit häufigeren ungenießbaren Arten gleicher Färbung auftreten, in Abhängigkeit von ihrer Giftigkeit bzw. ihres schlechten Geschmacks ein Häufigkeitsschwellenwert existieren muß, unterhalb dessen die auffällige Warntracht verbunden mit langsamer, richtungswechselarmer Flugweise von der Selektion nicht mehr begünstigt wird.

Mögliche Reaktionen einer aposematischen Art auf eine solche für sie ungünstige Situation sind: Scheueres Verhalten, schneller Flug mit häufigen Richtungswechseln und geschicktes Ausweichen bei Attacken.

Es ist schwer zu erklären, wie sich z.B. bei kryptisch gefärbten Arten, die im Laufe der Stammesgeschichte giftig geworden sind, eine Warntracht ausbilden kann. Entsteht durch Mutation bei einigen Individuen einer Population eine auffällige Färbung, so sind sie unter kryptischen Artgenossen stark gefährdet. Der Altruismus der Träger der Warntracht wird durch Gruppenselektion erklärt (HALDANE 1955, CHARLESWORTH 1978, GRAFEN 1985, BROWER 1988) und dadurch, daß sich die aposematischen



Individuen untereinander bevorzugt paaren (QUELLER 1984, TURNER et al. 1984, NUNNEY 1985).

Eine weitere Erklärungsmöglichkeit, wie sich eine auffällige Warnfärbung entwickelt, könnte sein: Die Falter einer genießbaren Art sind bereits relativ auffällig, fliegen aber richtungswechselreich und schnell. Später wird die Art ungenießbar und behält die auffällige Färbung bei bzw. verändert sie nach und nach etwas, so daß die Falter im langsamen Flug noch auffälliger werden.

Es ist vorstellbar, daß eine aposematische Art mitunter auch Gegenden besiedelt, wo andere ungenießbare Arten gleicher Färbung fehlen. Wenn die Lebensbedingungen für die aposematische Art dann auch noch so sind, daß sie nur in geringer Zahl dort auftreten kann, gereicht ihr die Warntracht eher zum Nachteil, und die scheueren Falter, die schnell und richtungswechselreich – also untypisch für aposematische Arten – fliegen, können ihr Erbgut eher weitergeben, was im Laufe der Zeit zu jenen merkwürdigen Populationen aposematischer Arten führen mag.

Natürlich könnte auch mangelnde Giftigkeit der aposematischen Art in einer bestimmten Gegend – eventuell aufgrund des Fehlens entsprechender Futterpflanzen – Ursache für solche Entwicklungen sein.

#### 4.4.2.3. *Heliconius erato* und *Eresia lansdorfi* in den argentinischen und brasilianischen Wäldern um die Wasserfälle des Iguazú (Abb. 8.26, rechte Spalte; mit Diskussion)

In der Zeit vom 23.12.1993 bis zum 29.12.1993 wurden in den Wäldern um die Wasserfälle des Iguazú auf der argentinischen und brasilianischen Seite jeden Tag fünf Stunden lang Falter der Art *Heliconius erato* und der ihr ähnlichen Art *Eresia lansdorfi* gezählt. Es ergab sich das Zahlenverhältnis der Tabelle 4.13.

Ein Exemplar von *E. lansdorfi* ist in präpariertem Zustand leicht von einem Falter der Art *H. erato* zu unterscheiden (vgl. Abb. 8.26, rechte Spalte). Weder Größe noch Flügelform von Sammlungsexemplaren von *E. lansdorfi* und *H. erato* stimmen überein, die Färbung und Zeichnung der Flügelober- wie -unterseiten scheint nur oberflächlich ähnlich. *E. lansdorfi* hat allerdings innerhalb der Gattung *Eresia* auffällig schmale und lange, also heliconierartige Flügel. In der Natur stellt sich die Situation ganz anders dar. Fliegt ein Falter der Art *E. lansdorfi* langsam wie *H. erato* dicht über dem Erdreich bzw. der Vegetation, so ist es ausgesprochen schwierig, ihn von der häufiger auftretenden Art *H. erato* zu unterscheiden. Erst längeres Hinsehen läßt in einem möglicherweise den Verdacht aufkommen, es könnte sich um die seltenere Art handeln. Sicherheit allerdings kann man, solange der Falter fliegt, kaum erlangen, erst wenn er sich z.B. an eine Blüte setzt, um Nektar zu saugen, kann eine genauere Inspektion Klarheit schaffen. Weder die geringe Größe noch die kantigere Flügelform sind beim fliegenden Falter als Unterscheidungsmerkmale tauglich: Auch von der Art *H. erato* treten kleinere Exemplare auf. Da die kleineren Exemplare meist abgefaltert, die größeren überwiegend frisch waren, ist es wahrscheinlich, daß die Frühjahrgenerationen kleiner ausfallen als die Sommergenerationen. Die gelben und roten Färbungselemente sind bei beiden Arten etwa gleich groß und absolut gemessen gleich weit vom Körper entfernt. Es verbleiben zwar bei der kleineren Art *E. lansdorfi* weniger dunkle Flächen im Außenbereich der Flügel – dazu noch eckig begrenzt –, was im Flug allerdings nicht zu bemerken ist. Ebenso bieten die unscheinbar gefärbten Unterseiten beider Arten keine Unterscheidungsmerkmale, die noch erkennbar wären, wenn die Flügel in Bewegung sind. Fliegt *H. erato*, so erzeugen die Vorderflügelenden ein charakteristisches "Flimmern", das vom Nachahmer offensichtlich gut imitiert wird.

Somit liefern diese beiden Arten ein Musterbeispiel dafür, daß derselbe Farbeindruck im Flug, nämlich große leuchtend rote Flecken und ebenso auffällige, aber schmalere gelbe Streifen zwischen dunklen

**Tab. 4.13.** Häufigkeit des Auftretens der Arten *Heliconius erato* und *Eresia lansdorfi* in den argentinischen und brasilianischen Wäldern um die Wasserfälle des Iguazú vom 23. bis 29.12.1993

Art	Anzahl
<i>Heliconius erato phyllis</i> *	161
<i>Eresia lansdorfi</i>	6

\* Es ist nicht auszuschließen – wenn auch sehr unwahrscheinlich –, daß einige wenige Falter der Art *Heliconius besckei* mitgezählt wurden. Jedoch konnten 105 der 161 registrierten Falter genau klassifiziert werden: Es handelte sich ausschließlich um Vertreter der Art *Heliconius erato phyllis*. *Heliconius besckei* fliegt normalerweise in höheren Lagen (HOLZINGER 1994).

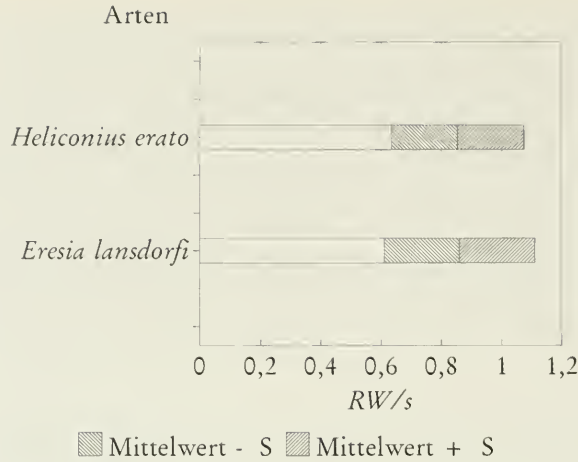


Abb. 4.14. Durchschnittliche Häufigkeit des Flugrichtungswechsels pro Sekunde einiger, soweit feststellbar, nicht erschreckter bzw. balzender Falter der beiden genannten Arten in den Wäldern um die Wasserfälle des Iguazú (argentinische und brasilianische Seite). RW/s: Mittelwert der Richtungswechsel pro Sekunde, S: zugehörige Standardabweichung

Flügelanteilen, die nicht weiter die Aufmerksamkeit des Betrachters auf sich ziehen und auch nicht besonders auffällig sind, auf ziemlich unterschiedliche Weise erzeugt werden kann. Ganz frische Exemplare von *H. erato* mögen ein etwas leuchtenderes Rot und Gelb als der Nachahmer besitzen. Anders als bei Arten mit einem kräftigen Schwarz, z.B. bei vielen *Parides*arten, erzeugen die dunklen Flächen der beiden Arten eher nur einen bräunlichen Ton während des Fluges, der nicht gut mit dem Hintergrund kontrastiert.

*Heliconius erato* ändert relativ selten die Flugrichtung pro Sekunde ( $\mu \leq 0,99$ ,  $\sigma \leq 0,36$  auf dem Konfidenzniveau  $P = 99,9\%$ ). Die von der selteneren Art *E. lansdorfi* ermittelten Werte ergeben nach dem *t*-Test von STUDENT bezüglich des Mittelwerts keine signifikante Abweichung:  $df = 17$ ,  $t \approx 0,194$ ,  $1 - F_{df}(t) \approx 42,4\%$ .

Diskussion:

*Heliconius erato phyllis* ist mehr oder weniger ungenießbar.

*Eresia lansdorfi* erfüllt fast alle Voraussetzungen für einen Bateschen Nachahmer: Die Art trat – zumindest im Beobachtungszeitraum an den Beobachtungsorten – wesentlich seltener auf als das Vorbild, von dem es sich fliegend weder im Aussehen noch im Verhalten unterscheiden ließ. Auf unterschiedliche Größe achten Vögel wahrscheinlich weniger als der Mensch (vgl. die Reaktion der Dajaldrosseln auf das *Papilio memnon* ♀ (Kap. 4.4.1.1) und BROWER et al. 1971).

*Eresia lansdorfi* scheint in Santos und Rio (SEITZ 1924) ihr Häufigkeitsmaximum dann zu erreichen, wenn die Art *Heliconius erato phyllis* im Januar und Februar verhältnismäßig selten wird. Dazu paßt auch, daß sie eher einem abgeflogenen, verblaßten Exemplar des Vorbildes ähnelt.

Die Gattung *Eresia* hat eine große Vielfalt im äußeren Erscheinungsbild sehr unterschiedlicher Arten hervorgebracht, zu denen man wohl in den meisten Fällen sympatrische ungenießbare Vorbilder finden

Tab. 4.14. Durchschnittliche Häufigkeit des Flugrichtungswechsels pro Sekunde einiger, soweit feststellbar, nicht erschreckter bzw. balzender Falter der beiden genannten Arten in den Wäldern um die Wasserfälle des Iguazú (argentinische und brasilianische Seite). RW/s: Mittelwert der Richtungswechsel pro Sekunde.  $n_{RW}$ : Stichprobenumfang, S: zugehörige Standardabweichung

Art	RW/s	S	$n_{RW}$
<i>Heliconius erato phyllis</i>	85	22	29
<i>Eresia lansdorfi</i>	87	25	7

kann. Viele Arten der Gattung sind außerdem so verwirrend polymorph, daß oft nomenklatorische Unsicherheit bezüglich der Artzugehörigkeiten herrscht.

Was fehlt, sind umfassende Untersuchungen, ob Arten der Gattung *Eresia* für Vögel genießbar sind oder nicht, doch sprechen einige Fakten dafür. Die Tatsache, daß CHAI (1986) einem seiner beiden Vögeln der Art *Galbula ruficauda* ein einziges Exemplar der Art *Eresia eutropia* anbot, das dieser verschmähte, soll nicht für allzu aussagekräftig erachtet werden, da diese Art ungenießbaren Vorbildern (z.B. Ithomiinae) ähnlich sieht (DEVRIES 1987) und CHAI's Vögel Vorerfahrungen besaßen.

Es nimmt nicht allzu sehr Wunder, daß Falter in schnellem Fluge sich ähnlich sehen können, die im präparierten Zustand leicht zu unterscheiden sind (vgl. Kap. 1.1). *Eresia lansdorfi* zeigt aber, daß sogar langsam fliegende Falter, die während des Fluges nicht oft die Richtung wechseln, einer anderen Art (*Heliconius erato phyllis*) im Flug extrem ähnlich sehen, im präparierten Zustand aber eine ganze Reihe von Unterscheidungsmerkmalen aufweisen können. Die Tatsache, daß das Vorbild wesentlich häufiger als der Nachahmer in diesem Fall zu sein scheint, fördert sicher die Verwechslung des Nachahmers mit dem Vorbild, da ein Vogel wohl irgendwann einmal dem häufigen Vorbild keine Beachtung mehr schenkt und damit umso leichter den selteneren Nachahmer übersieht, da er ja zur Unterscheidung auf geringfügige Unterschiede (im Flug!) achten müßte. Dieser Mimikryfall zeigt ganz deutlich, daß die Arbeit mit Museumsexemplaren zur Auffindung von mimetischen Systemen immer nur ein erster Schritt sein kann, die entsprechenden Freilandbeobachtungen jedoch unerläßlich sind. So zeigt auch WALDBAUER (1988), daß Dipteren, die Hymenopteren nachahmen, ebenfalls dasselbe Aussehen auf verschiedene Weise erreichen.

D'ABRERA (1987a) berichtet von den Schwierigkeiten, den Arten bzw. Formen der Gattung *Eresia* Vorbilder zuzuordnen. Zwei Punkte sind hierbei jedoch zu beachten:

- Zum einen ist die Ähnlichkeit im Flug weit bedeutsamer als im präparierten Zustand, über die nur Beobachtungen fliegender Falter Aufschluß geben können.
- Zum anderen erscheint die Feststellung, daß nur die Müllersche Mimikry ungenau sein kann, die Batessche niemals (COTT 1940), nicht zwingend. Hängt sich nämlich ein Batesscher Nachahmer an einen Müllerschen Mimikryring an, ist für ihn die Ähnlichkeit zu vielen Vertretern des Ringes nützlicher als nur zu einem (vgl. auch z.B. Kap. 4.4.2.1). Speziell zur Art *Eresia lansdorfi* läßt sich sagen: Auch ein seltener Batesscher Nachahmer braucht einem einzigen häufigen ungenießbaren Vorbild nicht perfekt ähnlich zu sehen, da ja Vögel alsbald ihr Interesse an diesen Faltern verlieren und der Ähnlichkeitsgruppe kaum noch Beachtung schenken.

Sollte *Eresia lansdorfi* tatsächlich ungenießbar sein, so ist anzunehmen, daß sie seltener als *Heliconius erato* ist, deshalb viel stärker von der Ähnlichkeit profitiert als die häufige Art, so daß das Müllersche System einem Batesschen recht ähnlich wird, weshalb sich dann eine gänzlich neue Interpretation der Beziehung erübrigt.

#### 4.4.2.4. *Heliconius erato* und *Adelpha isis* in den argentinischen und brasilianischen Wäldern um die Wasserfälle des Iguazú, *Adelpha lara* und ähnliche Arten im südlichen Ecuador (Abb. 8.29; mit Diskussion)

*Adelpha isis* (Nymphalinae) konnte in der Zeit vom 23.12.1993 bis zum 29.12.1993 in den Wäldern um die Wasserfälle des Iguazú wesentlich seltener als die Art *Heliconius erato* beobachtet werden. 161 beobachteten Faltern der Art *Heliconius erato* (Heliconiinae) stehen nur drei registrierte Falter jener Art gegenüber.

Was hat die Nymphalinenart mit dem Heliconier gemeinsam? Nun, das rote Querband auf den Vorderflügeln ähnelt in Lage und Farbton (leuchtend) sehr dem roten Band von *Heliconius erato*. Der Rest der Flügel ist beim Nymphalinen dunkelbraun gefärbt, bei *Heliconius erato* sind ebenfalls die Flügel überwiegend von vergleichbar dunklem Ton. *Adelpha isis* fliegt ähnlich langsam wie *Heliconius erato* und zeigt dabei sein leuchtendes Rot. Er tritt an denselben Stellen auf, wo man auch das Vorbild findet.

Weitere Gemeinsamkeiten konnten nicht festgestellt werden, sehr wohl aber eine ganze Reihe von Unterschieden:

*Adelpha isis* hat keine so langen Flügel wie der Heliconier, es fehlen ihm die gelben Streifen, er besucht keine Blüten wie sein Vorbild, sitzt aber nicht selten am Boden und saugt an tierischen Exkrementen, was vom Heliconier nicht berichtet wird (DEVRIES 1987).



Vom Verhalten her paßt die *Adelpha*-Art sehr gut zu seinen nahen Verwandten. Die männlichen Falter sitzen gerne auf Blättern und brechen von dort von Zeit zu Zeit auf, um eine Runde zu fliegen. Mehrmals kehren sie zum Ausgangspunkt zurück, um dann zu einer etwas entfernten Warte zu fliegen, von wo aus sie ebenfalls zu Rundflügen starten. Ihr Flug ist nicht besonders schnell, mit verhältnismäßig wenigen Richtungswechseln. Attackiert jedoch weichen die Falter geschickt aus, was an andere Nymphalinenverwandte aus dem Tribus Limenitini erinnert (vgl. auch Kap. 4.1.3).

Während das Rot von *Adelpha isis* genau so leuchtet wie das von *Heliconius erato*, paßt das Rot der Art *Adelpha lara*, die im südlichen Ecuador auftrat, hingegen recht gut zu dem Rosafarbtönen von *Actinote diceus* (Acraeinae, vgl. Abb. 8.29), aber auch zu den beiden Heliconierarten *Podotricha telesiphe* und *Heliconius telesiphe* (vgl. Abb. 8.28). *Adelpha lara* scheint ebenfalls nicht häufig zwischen den zeitweise recht zahlreich auftretenden Vorbildern angetroffen werden können. So konnte am 26.7.1992 bei Valladolid (Ecuador, Provinz Loja, südlich von Loja, nahe der peruanischen Grenze, auf 1700 m über NN) ein einziges Exemplar der Art *Adelpha lara* registriert werden, aber 52 Falter der Art *Heliconius telesiphe*, 9 der Art *Podotricha telesiphe* und 45 der Art *Actinote diceus* neben anderen ähnlichen Faltern.

Es scheint jedoch, daß *Adelpha lara* sich sitzend wenig von den Männchen der Art *Actinote diceus* (Acraeinae) abhebt, im Flug allerdings deutlicher von dieser Acraeinenart wie auch von *Heliconius telesiphe* und *Podotricha telesiphe* unterscheidet als *Adelpha isis* von *Heliconius erato*.

#### Diskussion:

Es handelt sich bei *Adelpha isis* sehr wahrscheinlich um eine genießbare Art, da alle 6 *Adelpha*-Arten, die CHAI (1986) testete, von seinen beiden Testvögeln (*Galbula ruficauda*) bereitwillig gefressen wurden. Es ist anzunehmen, daß ihr die partielle Ähnlichkeit mit dem ungenießbaren Heliconier einen Teilschutz verleiht.

Zur Begründung läßt sich anführen:

- Der häufige Heliconier (*Heliconius erato phyllis*) beeinflußt vermutlich insektenfressende Vögel schnell dahingehend, daß sie ihr Interesse an ihm gänzlich verlieren und die auffälligen, langsam fliegenden Falter dieser Art nicht mehr beachten. Damit ist zu erwarten, daß ein schwarzroter *Adelpha*-Falter beim Freßfeind nicht immer die Zuwendung erfährt, die nötig wäre, um die Unterschiede zu bemerken.
- Die Art *Adelpha isis* weicht zusammen mit der Art *Adelpha lara* von den anderen, zum großen Teil einander sehr ähnlichen *Adelpha*-Arten stark ab und besitzt ein rotes, kein orangebraunes Querband auf den Vorderflügeln wie viele andere *Adelpha*-Arten (vgl. Abb. 8.29).
- Es läßt sich kaum mit Zufall erklären, daß Arten einer Gattung von den anderen, ziemlich uniform gefärbten Arten der Gattung deutlich abweichen und sich jeweils im selben Biotop fliegenden Vorbildern (ungenießbaren Faltern) teilweise angleichen.
- Der Nachahmer geht kein besonders Risiko ein, wenn er ähnlich langsam fliegt wie das Vorbild, da er wie alle *Adelpha*-Arten Attacken recht geschickt ausweichen kann.

Der Teilschutz, den der Nachahmer genießt, ist umso größer, je seltener er und je häufiger das Vorbild ist. Beide *Adelpha*-Arten (*A. isis* und *A. lara*) scheinen in der Regel weder an bestimmten Orten noch zu bestimmten Zeiten besonders häufig aufzutreten. Gerade selteneren Arten bedürfen eines Schutzes mehr als häufigere, da sie eher Gefahr laufen können, ausgerottet zu werden. So berichtet auch OWEN (1971), daß gerade extrem seltene Lycaeniden fast ausschließlich mimetisch sind.

Wenn COTT (1940) fordert, daß bei Batescher Mimikry die Ähnlichkeit immer besonders genau sein muß, so zeigt dieses Beispiel ganz klar, daß es Ausnahmen von der Regel gibt: Die unvollkommene Ähnlichkeit bietet nur einen Teilschutz, der dadurch gewonnene Vorteil scheint die denkbaren Nachteile zu überwiegen. Die Vorfahren dieser beiden Arten waren sicher ähnlich wie die meisten anderen *Adelpha*-Arten auf der Oberseite ohnehin nicht kryptisch gefärbt. Zu einer Vervollkommnung der Ähnlichkeit zu den Vorbildern kam es noch nicht, möglicherweise aufgrund der sozialen Bedeutung der Färbung.

Daß bei unvollkommener Ähnlichkeit Vögel teilweise mit den ungenießbaren Vorbildern auch die unvollkommenen Nachahmer verschmähen, haben BROWER, ALCOCK und BROWER (1971) nachgewiesen, und zwar für *Heliconius erato* und *Anartia amathea* aus Trinidad. *Anartia amathea* scheint genießbar, *Heliconius erato* ist wohl ziemlich ungenießbar. Die von BROWER et al. (1971) durchgeführten Experimente zeigen



©Zoologische Staatssammlung München;download: <http://www.biodiversitylibrary.org/>; [www.biologiezentrum.at](http://www.biologiezentrum.at)  
sehr gut, daß Vögel durchaus genießbare Falter als Nahrung ablehnen, die sie bei genauerem Hinsehen von den ungenießbaren Vorbildern unterscheiden können müßten.

Jedoch sollte man die Situation in der Natur genauer untersuchen: Die Art *Anartia amathea* tritt in Ecuador recht häufig auf; allerdings ist es möglich, diese Art auf den ersten Blick vom Vorbild zu unterscheiden. Vögel dürften Vorbild und Nachahmer ebenfalls unterscheiden lernen. Die Tatsache, daß die Art *Anartia amathea* in vom Menschen zerstörten Gebieten oft massenhaft vorkommt, in naturbelassenen Biotopen seltener auftritt, mag auch noch dazu beigetragen haben, daß ein zu einer früheren Zeit funktionierender Teilschutz mittlerweile verlorengegangen ist.

Die Existenz unvollkommener Mimikry, die nur einen Teilschutz gewährt, läßt die Denkmöglichkeit zu, daß sich Batessche Mimikry auch in kleineren Schritten entwickeln kann. Vielleicht muß man nicht unbedingt immer eine Makromutation fordern, die den Nachahmer dem Vorbild bereits recht ähnlich macht, während dann durch Mikromutationen diese Ähnlichkeit noch verfeinert wird (TURNER 1984a).

Die Art *Vanessa myrina* hingegen (vgl. Abb. 8.29) war bei Valladolid (Ecuador) weder im Flug noch im Aussehen von der viel häufigeren Art *Anartia amathea* leicht zu unterscheiden. Da beide Arten sehr wahrscheinlich genießbar sind (CHAI 1986), fragt man sich nach dem Grund dieser Ähnlichkeit.

So wundert sich auch DEVRIES (1987), daß gewisse Riodininae (*Thisbe*) und *Doxocopa*-Arten (Apaturinae, Nymphalidae, vgl. Abb. 8.29) sich so gut in das häufigste Färbungsmuster der meisten *Adelpha*-Arten einpassen. Eine plausible Erklärung für diese Ähnlichkeiten von vermutlich genießbaren Arten ist in Kapitel 4.5.1.3 zu finden.

Generell ist zu vermuten, daß der Selektionsdruck auf die genießbaren *Adelpha*-Arten nicht so groß ist wie auf manch andere Arten. Die Fähigkeit der *Adelpha*-Arten wie auch anderer Nymphaliden, aber z.B. auch der großen Arten der Gattung *Morpho*, Attacken geschickt auszuweichen, mag eine Ursache dafür sein. Normalerweise gilt sicher (s. oben, COTT 1940), daß ein unvollkommener Batesscher Nachahmer nicht gut die langsame Flugweise eines Vorbildes kopieren kann, ohne Gefahr zu laufen, daß Vögel, die Vorbild und Nachahmer zu unterscheiden gelernt haben, die Nachahmer sehr dezimieren, ein Selektionsnachteil, der den Vorteil der Ähnlichkeit zum ungenießbaren Vorbild überwiegen könnte.

#### 4.4.3. Afrikanische Faltergemeinschaften

##### 4.4.3.1. *Amauris niavius dominicanus* und ähnliche Arten an der kenianischen Küste (*Papilio dardanus tibullus* ♀-f. *hippocoonides*, *Hypolimnas dubius wahlbergi*, *Hypolimnas usambara*, *Euxanthe wakefieldi* ♀; Abb. 8.30; mit Diskussion)

Die in Ostafrikas feuchterem Küstenstreifen bei weitem am häufigste Weibchenform (CARCASSON 1960) *hippocoonides* der Art *Papilio dardanus* sieht im Flug der Danainenart *Amauris niavius* zum Verwechseln ähnlich (Abb. 8.30). Steckt man präparierte Exemplare des Vorbildes und des Nachahmers nebeneinander, so ist die Ähnlichkeit auch ziemlich groß. Vorhandene Differenzen müssen nicht unbedingt im Freiland die Unterscheidung von Vorbild und Nachahmer begünstigen. So fällt z.B. auf, daß der schwarzbraune Hinterrand der Hinterflügel bei *Amauris niavius* zuungunsten des weißen Wurzelfeldes deutlich breiter ist als die schwarze Saumbinde der Hinterflügel der *Papilio dardanus*-Weibchen der Form *hippocoonides*. Da jedoch die Hinterränder der Hinterflügel von *Amauris niavius* beim Fluge im durchscheinenden Licht hellbraun erscheinen (ähnlich wie bei *Amauris ochlea*, vgl. Abb. 8.31), die schmälere Saumbinde der Papilionidenweibchen aber schwarz, so ergibt sich im Flug in etwa der gleiche Helligkeitswert im Bereich der Hinterränder der Hinterflügel bei Vorbild und Nachahmer.

In diesem Zusammenhang seien weitere Nachahmer von *Amauris niavius* erwähnt (Abb. 8.30):

*Hypolimnas dubius wahlbergi* scheint das Vorbild perfekter zu kopieren (WICKLER 1968) als *Hypolimnas usambara*. Doch fällt es wesentlich schwerer, fliegende Falter von *Hypolimnas usambara* von *Amauris niavius* zu unterscheiden als solche der Art *Hypolimnas dubius*. Die Art *Hypolimnas usambara* zeigt nämlich in den Zellen 1b und 2 der Hinterflügeloberseite braunrote Flecke und unten vor dem schmalen schwarzen Saum eine ähnlich gefärbte Bogenbinde. Auch die Vorderflügel sind unten vor der Spitze braunrot. Das Rotbraun von *H. usambara* ist zwar heller als bei *A. niavius*, ergibt aber beim Flug zusammen mit dem Schwarz der Flügelränder einen ähnlichen Brauntönen wie beim Vorbild. Bei beiden *Hypolimnas*-Arten ist der schwarze Außenrand schmaler als beim Vorbild, was die Ähnlichkeit im Flug erhöht.

In vergleichbarer Weise ist das Problem bei den Weibchen der Art *Euxanthe wakefieldi* gelöst. Auch diese Weibchen gleichen *Amauris niavius* bzw. ähnlichen *Amauris*-Arten (z.B. *Amauris ochlea*, s. Abb. 8.30). Die

schwarze Saumbinde der Hinterflügel enthält bei *Euxanthe wakefieldi* weibchen Reihen weißer Punkte, die im Fluge zusammen mit der schwarzen Saumbinde auch in etwa denselben Helligkeitswert im Außenbereich der Hinterflügel erzeugen wie bei den Vorbildern.

Die beiden *Hypolimnas*arten und die Weibchen von *Euxanthe wakefieldi* zeigten sich zu den Beobachtungszeiten, aber auch sonst, an der kenianischen Küste nicht in nennenswerter Häufigkeit. Die Art *Papilio dardanus* hingegen trat zu gewissen Zeiten recht zahlreich in Erscheinung. Wie man Abb. 4.2 (S. 27) entnehmen kann, kommen die mimetischen Weibchen dieser Art in ihrem Flugverhalten dem Vorbild relativ nahe. Es ergibt sich jedenfalls nach dem *t*-Test nach STUDENT kein signifikanter Unterschied zwischen den beiden Mittelwerten von Tab. 10.2 ( $df = 11, t \approx 1,05, 1 - F_{df}(t) \approx 15,8\%$ ). Der Flug der Vorbilder (*Amauris niavius*) unterscheidet sich allerdings dadurch, daß er immer wieder längere Segelpartien enthält, während derer die Falter nur ganz langsam absinken.

Die Weibchen von *Papilio dardanus* weichen aber von den Männchen ihrer Art bezüglich des RW/s-Wertes signifikant ab, wenn auch nicht sehr:

$$df = 5,5, t \approx 2,12, 1 - F_{df}(t) \approx 4,97\%.$$

Andererseits wechseln die Männchen höchst signifikant seltener die Flugrichtung als andere vergleichbare nichtmimetische, genießbare Vertreter der Gattung *Papilio*:

$$\text{z.B. } Papilio polytes \text{ } \delta\delta / Papilio dardanus \text{ } \delta\delta: df = 6, t \approx 8,71, 1 - F_{df}(t) \approx 0,006\%.$$

Die geschwänzten Männchen der Art *Papilio dardanus* haben einen eigentümlich wackelnden, wellenförmigen Flug und können auch relativ schnell seitlich abschnellen, wenn sie attackiert werden, was ihre Überlebenschancen sicher steigert.

Tabelle 4.15 und Abbildung 4.15 zeigen, daß die Weibchen der Form *hippocoontides* im Süden der

**Tab. 4.15.** Häufigkeit des Auftretens verschiedener Tagfalterarten an der kenianischen Küste, die schwarz-weiß gefärbt sind oder zumindest schwarz-weiße Formen (meist nur im weiblichen Geschlecht) ausbilden, und mit ihnen durch Geschlechtsdimorphismus verbundene schwarz-rot(braune) Formen. Die Häufigkeitszahlen der abweichend gefärbten, in der Regel zahlreicher auftretenden Männchen (\*) sind lediglich zum Vergleich angegeben. ns: nicht schmackhaft, s: genießbar \*: abweichende Färbung

	Arabuko-Sokoke Forest			Diani Beach			Shimba Hills bei Kwale		
	ns	s	*	ns	s	*	ns	s	*
Grundfarbe: schwarz-weiß									
* <i>Papilio dardanus</i> ♂♂			34			14			27
<i>Papilio dardanus</i> ♀♀		12			1			1	
<i>Amauris niavius</i>	1			24			14		
* <i>Euxanthe wakefieldi</i> ♂♂			1			0			0
<i>Amauris ocilela</i>	0			3			278		
<i>Hypolimnas deceptor</i>		1			0			11	
<i>Pseudacraea eurylus</i> ♀♀		0			0			4	
<i>Pseudacraea lucretia</i> schwarz-weiß		3			2			20	
<i>Acraea satis</i> ♀♀	0			1			3		
<i>Acraea natalica</i> ♀♀	3			1			0		
* <i>Appias epaphia</i> ♂♂			28			0			0
<i>Appias epaphia</i> ♀♀		7			1			1	
<i>Colotis ione</i> ♀-f. <i>natalensis</i>		0			1			0	
<i>Acraea encedon</i> ♀♀	0			0			0		
<i>Acraea esebria</i> ♀♀	0			0			1		
<i>Neptis spec.</i> schwarz-weiß		30			11			33	
Grundfarbe: schwarz-rot(braun)									
<i>Acraea esebria</i> ♂♂	0			0				1	
<i>Bematistes aganice montana</i>	0			0				3	
<i>Acraea satis</i> ♂♂	4			1				25	
<i>Acraea natalica</i> ♂♂	13			8				2	
<i>Pseudacraea boisduvali</i>		0			0			3	

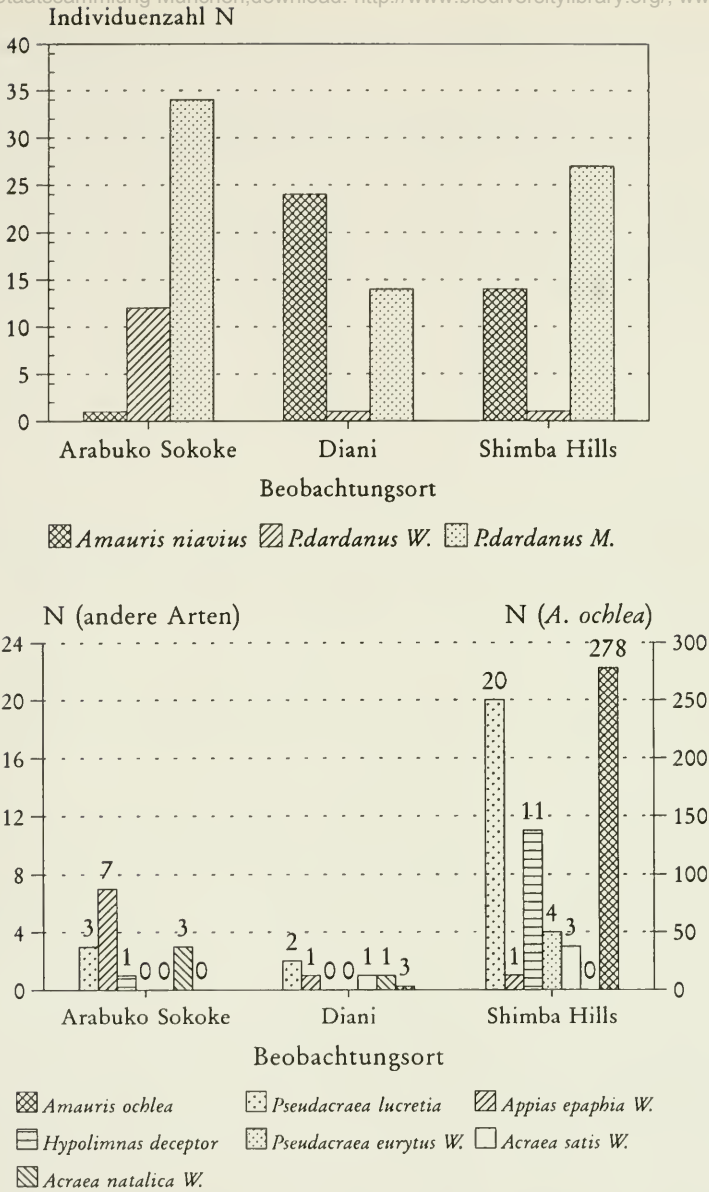


Abb. 4.15. Häufigkeit des Auftretens verschiedener Tagfalterarten an der kenianischen Küste, die schwarz-weiß gefärbt sind oder zumindest schwarz-weiße Formen (meist nur im weiblichen Geschlecht) ausbilden

kenianischen Küste (sowohl bei Diani als auch in den Shimba Hills bei Kwale) zusammen mit ihren Vorbildern, aber jeweils viel seltener auftreten. In dem ausgedehnten Waldgebiet zwischen Malindi und Kilifi jedoch, dem Arabuko-Sokoke-Forest, sind die Nachahmer deutlich häufiger als die Vorbilder. Das deckt sich auch mit Beobachtungen früherer Aufenthalte in diesen Waldgebieten. Nie konnten im Gebiet des Arabuko-Sokoke-Waldes Vorbilder in nennenswerter Anzahl beobachtet werden, wohl aber die Nachahmer in erheblich größeren Mengen als während der vorliegenden Registrierung.

Es fällt auf, daß an Orten und zu Zeiten, da die Weibchen von *Papilio dardanus* häufig auftreten, diese Weibchen sich an Kräutern und Büschen zu Gruppen zusammenfinden (so im Shimba Hills-Park und im

Arabuko-Sokoke-Wald), ein Verhalten, das auch für die Vorbilder charakteristisch ist. Stört man die Ansammlungen von Nachahmern (*Papilio dardanus* ♀♀), so lösen sie sich rasch auf, was für die Vorbilder so nicht gilt.

*Amauris niavins* und die ihr ähnlichen Arten bzw. Weibchen von Arten (*Hypolimnas dubius*, *Hypolimnas usambara*, *Papilio dardanus* ♀♀, *Euxanthè wakefieldi* ♀♀) stellen eine Gruppe für sich dar, doch ist über die zu *Amauris niavins* nicht unähnliche Art *Amauris ochlea* eine Verbindung zu einem weiteren, ähnlichen Komplex schwarz-weißer Falter erkennbar (vgl. Tab. 4.15, Abb. 4.15, untere Graphik, und Abb. 8.32). Da die Situation hinsichtlich dieser Ähnlichkeitsgruppe ziemlich verwickelt ist (*Amauris ochlea* sondert sich in den Shimba Hills von den anderen Faltern ab, wenn sie zahlreich auftritt, zu gewissen Zeiten und an manchen Orten übertreffen die "Nachahmer" die Vorbilder deutlich an Zahl), soll dieser Komplex – nach Besprechung von Ähnlichkeitsgruppen genießbarer Falter – am Schluß in Kapitel 4.6.5 (S. 101) genauer analysiert werden.

## Diskussion:

*Amauris niavins* und seine Nachahmer zeigen einmal mehr (vgl. auch Kap. 4.4.1.1 und 4.4.2.3), daß große Ähnlichkeit im Flug gegeben sein kann, selbst wenn die Falter in präpariertem Zustand relativ problemlos unterschieden werden können.

Die Tatsache, daß die Weibchen von *Papilio dardanus* ihre Flugrichtung im Durchschnitt pro Zeiteinheit öfter ändern als die Vorbilder, läßt sich möglicherweise dadurch erklären, daß die ausgedehnten Segelpartien ohne Richtungswechsel, bei denen die Vorbilder extrem langsam fliegen und kaum an Flughöhe verlieren, von den schwereren Nachahmern nicht kopiert werden können. Vielleicht spielt auch eine gewisse Angleichung an die nicht ganz so ähnliche Art *Amauris ochlea* eine Rolle.

Der im Vergleich zu anderen Männchen nichtmimetischer *Papilio*arten höchst signifikant kleinere *RW/s*-Wert der *Papilio dardanus*männchen kann ein Zeichen dafür sein, daß diese *Papilio*art von Freißfeinden leichter zu erbeuten ist und daß deshalb auch ein starker Selektionsdruck auf die Weibchen diese Vielfalt von mimetischen Weibchenformen hervorgebracht hat. Er kann aber auch seine Ursache darin haben, daß *Papilio dardanus* zumindest von gewissen Vögeln verschmäht wird, er also wenigstens einen Teilschutz besitzt (LARSEN 1991).

Dieser partielle Schutz könnte eine Erklärung dafür bieten, daß sich die auffällige Färbung der Weibchen von *Papilio dardanus* auch in Gebieten erhält, wo die Vorbilder viel seltener zu sein scheinen als die Nachahmer, nämlich im Sokoke-Arabuko-Wald. Natürlich kann man annehmen, daß durch den Einfluß des Menschen die Vorbilder im Sokoke-Arabuko-Wald in den letzten Jahrhunderten seltener und die Nachahmer häufiger wurden. Doch kann es sich durchaus auch um eine ursprüngliche Situation handeln.

Für diesen Fall stellt sich die Frage: Müßte man nicht erwarten, daß im Laufe der Zeit die Weibchenform *hippocoonides* (mit Abstand die häufigste Weibchenform an Kenias Küste) zugunsten anderer Weibchenformen hätte seltener werden oder zumindest wie im Raum um Nairobi die Mimikry hätte zusammenbrechen müssen (FORD 1964), wo eine große Zahl von ungenauen Kopien der Vorbilder (engl. imperfect mimics) unter den Weibchen auftreten. Selbst wenn eine Anpassung an geeignete Vorbilder in diesem Gebiet nicht möglich war, so wäre doch denkbar, daß sich – so wie in der äthiopischen Unterart *antinorii* – eine den Männchen ähnliche Weibchenform durchsetzt anstelle der auffälligen schwarz-weißen ♀-Form.

Zieht man den Selektionsvorteil durch Ähnlichkeit zu genießbaren, nicht näher verwandten Arten mit in Betracht (Erklärung s. Kap. 4.5.1.3), so bietet sich ein weiterer Deutungsansatz. Viele Falter der Ähnlichkeitsgruppe s.l. (*Hypolimnas dubius*, *Hypolimnas deceptor*, *Appias caphia* ♀♀, *Pseudacraea lucretia* etc., s. Abb. 8.32) treten auch im Arabuko-Sokoke-Wald zu verschiedenen Zeiten in unterschiedlicher Häufigkeit auf, weshalb auch die Weibchenform *hippocoonides* dort Selektionsvorteile besitzen mag (s. Tab. 4.15 und Abb. 4.15). Es mag auch die Nähe von Gebieten mit Vorbildern in ausreichender Zahl eine Rolle spielen.

Der Nutzen für ungenießbare Vorbilder, sich anzusammeln, wurde bereits in Kapitel 4.4.1.2 (Diskussion) erörtert. Für genießbare Nachahmer treffen diese Gründe nur in beschränktem Umfang zu:

Freißfeinde, die bereits unangenehme Erfahrungen mit Ansammlungen wenig schmackhafter Vorbilder gemacht haben, meiden so möglicherweise gleich die ganze Gruppe von Nachahmern. Wird die Gruppe doch attackiert, so ist es unwahrscheinlicher, daß ein einzelnes Mitglied gefressen wird als wenn es sich um ein solitäres Individuum handelt (HAMILTON 1971). Doch bleibt die Tatsache bestehen, daß Freißfeinde großen Schaden in solchen Ansammlungen anrichten können, sobald sie von der Existenz solcher Gruppen



#### 4.4.3.2. *Cymothoe beckeri* und *Othroeda planax* (Abb. 8.10; mit Diskussion)

Die Weibchen von *Cymothoe beckeri*, welche im tropischen Regenwald Afrikas vorkommen, sehen einer ebenfalls dort auftretenden Lymantriide (*Othroeda planax*) sehr ähnlich (s. Abb. 8.10). Während eines 14-tägigen Aufenthaltes in Kribi (Kamerun) zum Jahreswechsel 1974/75 wurden zwar mehr Weibchen von *Cymothoe beckeri* (insgesamt 5 Stück) gezählt als Individuen der Art *Othroeda planax* (nur zwei Exemplare), doch sah man die *Cymothoe beckeri*-Weibchen jeweils nur kurz, wenn sie von einem belaubten Busch aufflogen, in welchem sie zuvor mit zusammengeklappten Flügeln gleich einem welken Blatt gut getarnt saßen. Die Falter von *Othroeda planax* jedoch flogen langsam, teils segelnd, mal höher, mal tiefer in 2 bis 5 m Höhe und konnten lange Zeit an einer lichterem Stelle im Wald beobachtet werden.

Diskussion:

Die Forderung, das Vorbild müsse häufiger auftreten als der Nachahmer, ist dahingehend zu interpretieren, daß ein Freßfeind mit höherer Wahrscheinlichkeit das Vorbild als den Nachahmer attackiert, falls er überhaupt einen Falter dieser Ähnlichkeitsgruppe angreift. Das ist auch gewährleistet, wenn das Vorbild seltener ist als der Nachahmer, dieser aber viel weniger flugaktiv und scheuer ist. Viele Batesche Nachahmer verhalten sich mehr wie kryptische Arten (HUHEEY 1984).

### 4.5. Typische Fälle konvergenter Farbmusterentwicklungen bei Tagfalterarten, die nicht durch schlechten Geschmack geschützt sind

#### 4.5.1. Ecuadorianische Faltergemeinschaften

##### 4.5.1.1. *Lymanopoda nivea* (Satyrinae) und ähnliche Arten im Andenhochland westlich von Otavalo (Ecuador, Provinz Imbabura; Abb. 8.33; mit Diskussion)

Die Art *Lymanopoda nivea* (Satyrinae) weicht von der Mehrzahl ihrer Verwandten – sowohl innerhalb der Gattung *Lymanopoda* als auch innerhalb der Nymphalidenunterfamilie der Satyrinae – dadurch ab, daß die Falter dieser Art nicht wie die meisten Satyrinen von brauner Grundfarbe sind, sondern schwarz-weiß bzw. dunkelbraun-weiß gefärbt sind und damit äußerlich einem Weißling viel mehr ähneln als einem Satyrinen (vgl. Abb. 8.33). Die Art tritt auf knapp 3000 m Höhe westlich von Otavalo auf (bei Tablachupa, ca. 40 km westlich von Otavalo, in der Nähe der Straße nach Apuela), und zwar an den Ufern der Quebrada San Luis (Stelle 1), deren zugehöriger Bach ganzjährig Wasser führt. Die Ufer des Baches sind bewaldet, die Büsche und Bäume stehen talwärts mit einem großen anschließenden Waldgebiet in Verbindung, das wegen den steil abfallenden Berghängen weitgehend unzugänglich ist. Bachaufwärts, nach Norden zu, ist der Wald bereits an vielen Stellen gelichtet und macht Viehweiden Platz wie auch auf beiden Seiten der Quebrada zwischen Straße und zusammenhängendem Waldgebiet (Stelle 2).

Die Zahlen der Tabelle 4.16 zeigen, daß im Beobachtungszeitraum an Stelle 1 die Satyrinen der Art *Lymanopoda nivea* etwa genau so häufig registriert werden konnten wie die Vertreter der Gattung *Leptophobia* (*L. gonzaga* und *L. penthica*). *Lymanopoda nivea* ist zwar langsam fliegend *Leptophobia gonzaga* ähnlicher (wegen der ausgedehnteren schwarzen Zeichnungselemente), des leuchtenderen Weißes wegen und der mehr bräunlichen als schwarzen Zeichnungselemente der Flügelunterseiten ist die Art jedoch im schnelleren Flug auch von der Art *Leptophobia penthica* kaum zu unterscheiden.

Die genannten Arten flogen einerseits den Bach entlang und entfernten sich nicht sonderlich weit vom Buschwerk der Ufer. An Stelle 2 konnte kein einziges Exemplar festgestellt werden, obwohl sie zur entsprechenden Beobachtungszeit recht häufig am Bach auftraten. Andererseits waren die beiden an Stelle 2 fliegenden *Colias*-arten (*C. lesbia* und *C. dimera*) direkt am Bach nur seltene Gäste. Die weißen Falter der Gattungen *Tatochila* bzw. *Leodonta* hingegen waren in recht geringer Zahl an beiden Stellen anzutreffen.

Die beiden *Leptophobie*-arten wanderten den Bach entlang und besuchten dann und wann die Blüten

blühender Büsche. Verdüsterte sich der Himmel, so konnte immer wieder beobachtet werden, daß sie sich auf ein Blatt eines Busches setzten, während sich die Falter der Art *Lymanopoda nivea* in Ruhe des öfteren wie viele ihrer Satyrinenverwandten auf die Erde setzten. Sie flogen allerdings meist nicht so dicht über der Erde oder im Gras wie viele ihrer näheren Verwandten. In Ruhe, wenn der Falter mit zusammengeklappten Flügeln auf der Erde sitzt, ist er so gut getarnt wie seine kryptisch gefärbten Verwandten: Das Weiß der sichtbaren Teile der Flügelunterseiten leuchtet nicht, sondern ist mit braunen Schuppen übersät, die dunklen Zeichnungselemente braun und unscharf konturiert ('totes Blatt'-Färbung).

Das Flugverhalten der letztgenannten Art ist bemerkenswert. Wie die ihr im Aussehen ähnlichen Pieridenarten *L. gonzaga* und *L. penthica* bewegten sich die Falter dieser Satyrinenart im Zickzackflug vorwärts, der dem der Weißlinge sehr ähnlich ist (vgl. Abb. 4.16). Ein Vergleich der RW/s-Mittelwerte nach dem *t*-Test nach STUDENT ergibt keine signifikanten Unterschiede:

$$\begin{aligned} \text{Leptophobia gonzaga} / \text{Leptophobia penthica:} & \quad df = 8, t \approx 0,818, 1 - F_{df}(t) \approx 22 \% \\ \text{Leptophobia gonzaga} / \text{Lymanopoda nivea:} & \quad df = 13, t \approx 1,762, 1 - F_{df}(t) \approx 5,1 \% \\ \text{Leptophobia penthica} / \text{Lymanopoda nivea:} & \quad df = 12, t \approx 1,154, 1 - F_{df}(t) \approx 13,6 \% \end{aligned}$$

(Mittelwerte und Standardabweichungen bzgl. der RW/s-Werte siehe Tab. 10.3, S. 182.)

Nichts besonderes für die beiden beteiligten Weißlingsarten, wohl aber für den Satyrinen war es, daß die Falter Hindernisse, z.B. Bambussträucher oder kleinere Bäume, vielfach nicht umflogen, schon gar nicht in das Blattwerk eintauchten, sondern vor ihnen hochstiegen, um dann über ihren Kronen weiterzufliegen. Es ist äußerst schwer, wenn nicht gar ganz unmöglich, die drei Arten zu unterscheiden, wenn sie nicht nahe an einem vorbeifliegen.

**Tab. 4.16.** Häufigkeit der in verschiedenen Biotopen der Provinz Imbabura (Ecuador) auftretenden Tagfalterarten, wo die Arten *Lymanopoda nivea* (Satyrinae) bzw. *Colias lesbia* und *Colias dimera* (Pieridae) vorkommen. N: Individuenzahl, –: Es erfolgte keine Registrierung, da ohne Relevanz, 0: Es konnte kein Falter dieser Art festgestellt werden.

Stelle 1: Quebrada San Luis (Bach, ca. 40 km westlich von Otavalo, südlich des Weges nach Apuela bei Tablachupa, 2900 m über NN). Der Bach führt immer Wasser. Die Ufer der Quebrada San Luis werden von Bäumen gesäumt, die mit einem großen anschließenden Waldgebiet in Verbindung stehen.

Stelle 2: Auf beiden Seiten der Quebrada zwischen Straße und Wald befinden sich jedoch Viehweiden (=Stelle 2), wo die Arten *Colias lesbia* und *Colias dimera* recht zahlreich auftreten.

Stelle 3: Viehweiden, ca. 6 km südlich von Otavalo, auf 3200 m bis 3400 m über NN

Art, Geschlecht	Beobachtungstage	Stelle 1			Stelle 2		Stelle 3	Σ
		18.9.93	19.9.93	20.9.93	20.8.90	22.8.90	23.8.90	
Grundfarbe: weiß (+ wenig Schwarz)		N	N	N	N	N	N	N
<i>Lymanopoda nivea</i> (Satyrinae)		11	21	11	0	0	0	43
<i>Leptophobia gonzaga</i>		5	8	7	0	0	–	20
<i>Leptophobia penthica</i>		3	6	1	0	0	–	10
<i>Leptophobia gonzaga</i> oder <i>penthica</i>		3	8	3	0	0	–	14
<i>Leptophobia gonzaga/penthica</i> oder <i>Lymanopoda nivea</i>		3	11	11	0	0	–	25
<i>Tatochila sagittata</i>		0	1	0	–	–	–	1
<i>Colias lesbia</i> , helle ♀♀		0	0	1	3	9	8	21
<i>Colias dimera</i> , helle ♀♀		0	0	0	0	3	3	6
andere weiße Falter*		0	2	0	–	–	–	2
Grundfarbe: braun oder gelb		N	N	N	N	N	N	N
braune Satyrinen		17	22	13	–	–	–	52
<i>Dione glycera</i>		1	0	3	–	–	–	4
<i>Colias lesbia</i> ♂♂		0	1	3	35	167	60	266
<i>Colias lesbia</i> ♀♀, Normalform (helle ♀♀ s. oben!)		0	1	1	1	10	2	15
<i>Colias dimera</i> ♂♂		0	1	0	11	132	68	212
<i>Colias dimera</i> ♀♀, Normalform (helle ♀♀ s. oben!)		0	0	0	0	6	4	10
<i>Zerene cesonia</i> ♂♂		0	0	1	0	1	0	2

\* Es war nur möglich, sie der Familie der Pieridae zuzuordnen. Es könnte sich z.B. um Vertreter der Art *Leodonta tagaste* oder der Gattung *Tatochila* gehandelt haben.

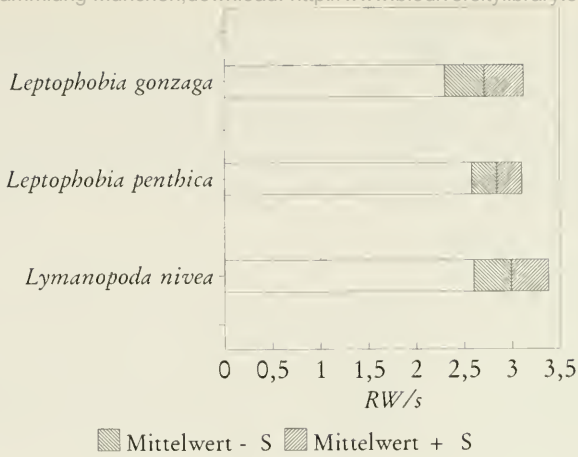


Abb. 4.16. Durchschnittliche Häufigkeit des Flugrichtungswechsels pro Sekunde von *Lymanopoda nivea* und ähnlicher, mit diesem Satyrinen zusammen fliegender Pieriden an der Quebrada San Luis (Bach, ca. 40 km westlich von Otavalo, südlich des Weges nach Apuela bei Tablachupa, 2900 m über NN)

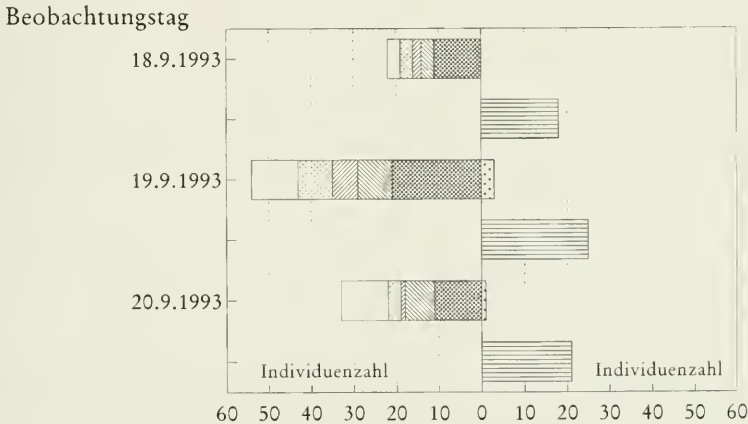
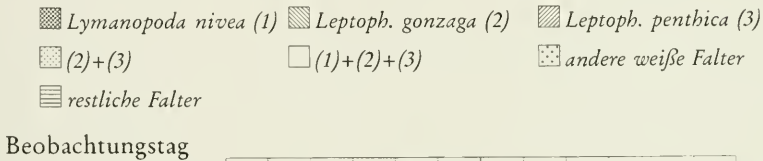


Abb. 4.17. Vergleich der Häufigkeiten von *Lymanopoda nivea*, *Leptophobia penthica*, *Leptophobia gonzaga* und anderer Falter an drei aufeinanderfolgenden Tagen an der Quebrada San Luis (Bach, ca. 40 km westlich von Otavalo, südlich des Weges nach Apuela bei Tablachupa, 2900 m über NN) Die drei genannten Arten konnten auf Grund ihrer großen Ähnlichkeit nur z.T. bestimmt werden.

Die Mehrzahl der *Lymanopoda*-arten zeigt das charakteristische Braun vieler Satyrinen. Einige Arten dieser Gattung jedoch scheren aus diesem Erscheinungsbild aus und nehmen das Aussehen von Pieriden mit weißer Grundfarbe und schwarzen Zeichnungselementen an. In der Art *Lymanopoda umbratilis* (südl. Peru) kommen sogar braune und weiße Formen nebeneinander vor, was an die Situation bei vielen *Colias*-weibchen erinnert. Was die Art *Lymanopoda nivea* anlangt, so sieht sie nicht nur den im selben Gebiet vorkommenden Pieriden der Gattung *Leptophobia* (*L. penthica* und *L. gonzaga*) sehr ähnlich, sondern tritt auch an exakt derselben Stelle auf, wo diese Weißlinge fliegen und nähert sich ihnen auch weitgehend im Verhalten.

Abbildung 4.17 zeigt die Häufigkeiten der einzelnen Arten an der Quebrada San Luis an drei aufeinanderfolgenden Tagen. Nach einer längeren Trockenperiode ohne reges Falterleben waren nach etwas Regen viele frische Falter geschlüpft. Die Zahl der beobachtbaren Falter war am zweiten Tag am größten. Ab dem 4. Tag hielt bedeckter Himmel die Falter weitgehend vom Fliegen ab.

Der Satyrine scheint etwas häufiger zu sein als die beiden Pieriden, was sich auch mit Beobachtungen früherer Jahre deckt. Es muß bemerkt werden, daß sich in der Nähe des Gebietes keine vom Menschen angelegte Kohlpflanzungen befanden, die auf die Häufigkeitszahlen der Pieriden (Futterpflanze der Raupen!) hätten Einfluß haben können.

#### Diskussion:

Die Falter der Gattung *Lymanopoda nivea* sind als Satyrinae mit hoher Wahrscheinlichkeit genießbar (BROWER & BROWER 1964, POUGH & BROWER 1977). Über die Genießbarkeit der beiden *Leptophobia*-arten ist nichts bekannt. Die Tatsache, daß die Raupen verwandter *Leptophobia*-arten sich von Brassicaceae, Tropaeolaceae bzw. Capparidaceae ernähren (DEVRIES 1987), läßt jedoch die Möglichkeit offen, daß die erwähnten *Leptophobia*-arten zu einem gewissen Grad ungenießbar sein könnten. Einer daraus konstruierbaren Hypothese, es handle sich möglicherweise um Batesche Mimikry, widersprechen allerdings gewisse Fakten:

- Der Nachahmer (*Lymanopoda nivea*) wäre häufiger als die Vorbilder (*Leptophobia gonzaga*, *Leptophobia penthica*), zumindest gemäß der angestellten Beobachtungen in zwei verschiedenen Jahren an der Quebrada San Luis (Otavalo).
- Die Flugweise von Vorbildern und Nachahmern ist typisch für genießbare Falter, nicht aber für ungenießbare Falter und deren Nachahmer.
- Im Beobachtungsgebiet existiert sicher ein nicht unerheblicher Selektionsdruck von seiten der Vögel, vgl. Kap. 4.2.2.
- Es konnten nicht die geringsten Anzeichen dafür entdeckt werden, daß sich die *Leptophobia*-arten in irgendeiner Weise von dem Satyrinen absetzen.

Deshalb stellt sich die Frage, ob nicht auch Ähnlichkeit zwischen genießbaren, nicht näher verwandten Schmetterlingsarten für diese Falter von Vorteil sein kann und ob dieses Prinzip im vorliegenden Fall – eventuell nur zum Teil – eine wichtige Rolle spielt. Es soll im Anschluß an das nächste Kapitel (4.5.1.2) ausführlich diskutiert werden (Kap. 4.5.1.3).

#### 4.5.1.2. *Arawacus togarna* (Theclinae, Lycaenidae), *Leucochimona lagora* (Riodininae, Lycaenidae) und ähnliche Arten in der westlichen Präkordillere Ecuadors (Abb. 8.34)

Am Rande der Sekundärwaldgebiete am Südufer des Río Toachi (ca. 15 bis 17 km östlich von Santo Domingo de los Colorados, etwa 700 m über NN) trifft man Gruppen kleinerer weißer Falter an, die in präpariertem Zustand alle leicht zu unterscheiden sind, deren Differenzierung im Flug allerdings mehr oder weniger schwierig, ja mitunter sogar unmöglich ist.

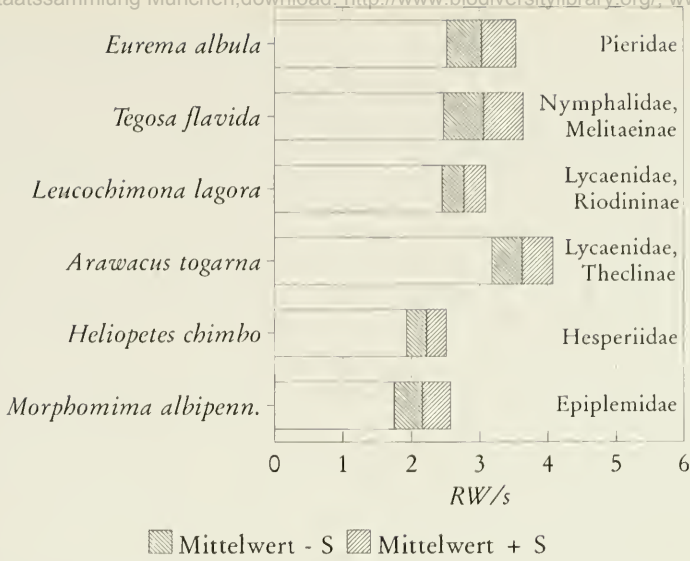
Es handelt sich dabei um sechs Arten, die fünf Familien (sechs verschiedenen Unterfamilien) angehören:

*Eurema albulu* (Pieridae), *Tegosa flavida* (Nymphalidae), *Leucochimona lagora* (Riodininae, Lycaenidae), *Arawacus togarna* (Theclinae, Lycaenidae), *Heliopetes chimbo* (Hesperiidae) und *Morphomima albipennaria* (Epilemidae; s. Abb. 8.34).

Abb. 4.18 zeigt die Häufigkeiten des Flugrichtungswechsels pro Sekunde der Arten im Vergleich. Der relativ hohe empirische Mittelwert der Art *Arawacus togarna* ist für eine Thecline nicht ungewöhnlich. Die ihm im Flug ganz besonders ähnliche Art *Leucochimona lagora* wechselte signifikant seltener pro Sekunde die Flugrichtung (*t*-Test nach STUDENT:  $df = 10$ ,  $t \approx 5,17$ ,  $1 - F_{df}(t) \approx 0,02\%$ ).

Im präparierten Zustand kann man eine ganze Reihe von Unterscheidungsmerkmalen feststellen: Die Thecline hat nur auf der Unterseite Streifen, die Riodinine oben wie unten, die Thecline hat kleine Schwänzchen, die der Riodinine fehlen, usw. Trotzdem sind beide Arten fliegend kaum zu unterscheiden. Die Schwänzchen von *A. togarna* sind im Flug nicht zu bemerken, der Wechsel der Farbeindrücke, den





**Abb. 4.18.** Vergleich der Häufigkeit des Flugrichtungswechsels bei *Arawacus togarna* und ähnlichen Arten in der westlichen Präkordillere Ecuadors (bei Sto. Domingo de los Colorados). Die Mittelwerte wurden aus RW/s-Werten von, soweit feststellbar, nicht erschreckten bzw. balzenden Faltern berechnet.

beide Arten im Flug erzeugen, ist in etwa gleich. Es ist überhaupt recht schwierig, ihren Flug genau zu verfolgen. Die Unterscheidung fällt aber ganz leicht, wenn sie sich auf ein Blatt setzen. (Das tun beide Arten sehr häufig; die Männchen besitzen anscheinend vielfach ein Blatt als Warte, von wo aus sie starten, um Runden zu fliegen, vor allem, wenn ein anderer Falter – evtl. ein Weibchen der eigenen Art – vorbeizieht, um dann wieder zum Ausgangspunkt oder einem anderen Blatt in der Nähe zurückzukehren.) Dann setzt sich die Thecline mit zusammengeklappten Flügeln auf das Blatt, die Riodinine mit ausgebreiteten Flügeln auf die Unterseite des Blattes, was mehr an Spanner (Geometridae) und Epiplemiden erinnert.

Somit schließt sich an diese beiden im Flug ähnlichen Falter die Art *Morphomima albipennaria* an. Sie scheint nicht gerade tagaktiv zu sein: Die Art konnte nur an einer Stelle eines Waldweges (ca. 15 km westlich von Sto. Domingo de los Colorados) entdeckt werden. Die Falter flogen – soweit feststellbar durch Vögel, abbrechende Ästchen oder andere bewegte Objekte aufgeschreckt – ein Stück, um sich alsbald wieder auf einem Blatt niederzulassen. Sie sind im Flug durchaus von den beiden bereits besprochenen Arten zu unterscheiden, wenn man sie länger beobachtet: Sie wechseln seltener die Flugrichtung abrupt, fliegen aber immer wieder auch Kreisbögen in der Horizontalen (für die Ermittlung der RW/s-Werte jeweils als ein Richtungswechsel gezählt). Die Art *Morphomima albipennaria* wechselte sehr signifikant seltener die Flugrichtung als die Art *Leucochimona lagora* ( $t$ -Test nach STUDENT:  $df = 8,5$ ,  $t = 3,50$ ,  $1 - F_{df}(t) \approx 0,78\%$ ), die bereits bzgl. des RW/s-Wertes hinter der Thecline *Arawacus togarna* zurückbleibt. Es ist aber zu bemerken, daß die Epiplemiden bei Tage wahrscheinlich keine weiten Strecken fliegt (Von acht beobachteten flog keine länger als 13 Sekunden!). Auf einem Blatt sitzend sieht sie der Riodinine recht ähnlich.

Die restlichen drei Arten sind von der besprechenden Gruppe (ebenfalls aus drei Arten bestehend) oftmals problemlos im Fluge zu unterscheiden, und zwar immer dann, wenn man den fliegenden Falter länger beobachten kann. Tritt einem jedoch eine seltener Art ins Blickfeld, so hält man sie anfänglich vielfach für eine ähnliche häufigere, vor allem, wenn einem zuvor die häufigere oft zu Gesicht kam (Häufigkeitszahlen s. Tab. 4.17).

Ein abgeflogenes Exemplar von *Eurema albula* ist leichter mit einem Falter der Art *Tegosa flavida* zu verwechseln als ein frisches mit noch leuchtendem Weiß. Selbstverständlich spielen auch immer die Beleuchtungsverhältnisse eine wichtige Rolle. Hinsichtlich der RW/s-Werte unterscheiden sich die beiden Arten nicht signifikant ( $t$ -Test nach STUDENT:  $df = 14,5$ ,  $t = 0,152$ ,  $1 - F_{df}(t) \approx 44,4\%$ ). Die Hesperieide (*Heliopetes chimbo*) vermittelt zwischen den beiden zuletzt erwähnten Arten. Bezüglich des RW/s-Wertes

unterscheidet sie sich zwar von *Eurema albula* höchst signifikant ( $t$ -Test nach STUDENT:  $df = 10,5$ ,  $t \approx 4,85$ ,  $1 - F_{df}(t) \approx 0,075\%$ ), doch fliegt sie für Hesperiidien ganz untypisch und kann leicht mit einem kleinen Weißling verwechselt werden wie auch die Nymphalide, die fliegend überhaupt nichts mit der Mehrzahl der Nymphaliden gemeinsam hat (sie segelt nicht und fliegt auch nicht besonders schnell).

Man könnte vielleicht auch die drei zuletzt erwähnten Arten von der zuerst besprochenen Ähnlichkeitsgruppe abtrennen. Arten aus verschiedenen Gruppen sind einander nicht allzu ähnlich, die drei Arten der zweiten Gruppe (*Eurema albula*, *Tegosa flavida* und *Heliopetes chimbo*) sind auch untereinander leichter zu unterscheiden. Doch treten Verwechslungen immer wieder ein, wenn vielleicht auch nur kurzzeitig. Und außerdem sind auch Verbindungen zwischen allen Arten vorhanden: Die Epiplemeide hat ein leuchtenderes Weiß als Riordinine und Thecline und ähnelt damit mehr *Eurema albula*, die Thecline ist auf ihrer Flügelunterseite etwas gelblich gefärbt, was sie mehr in die Nähe der Nymphalide bringt, usw. Die im selben Gebiet ebenfalls fliegenden Weibchen von *Eurema दौरa*, die *Eurema albula* ähnlich sind, sollen nicht besonders erwähnt werden, da sie anders als die sechs besprochenen Arten im Beobachtungsgebiet ganz dicht am Erdboden fliegen und sich kaum in diese Ähnlichkeitsgruppe einordnen lassen. Es geht um Ähnlichkeit im Fluge, und die anderen Arten fliegen nicht ganz so dicht am Boden.

Fast allen besprochenen Arten ist gemeinsam, daß sie nicht im Schatten des Waldes fliegen. Die Epiplemeide konnte nur an einer Stelle eines Weges in den Wald angetroffen werden, die übrigen fünf Arten traten auf breiteren Waldwegen, Lichtungen und Flächen auf, wo der Wald durch Menschenhand weitgehend zerstört ist und Gräsern bzw. Büschen Platz gemacht hat. Gerade dort, wo so viele verschiedene Ithomiinenarten in großer Zahl versammelt anzutreffen waren, konnte nie eine dieser Arten festgestellt werden, obwohl sie am Rande dieses Waldes im prallen Sonnenschein zu finden waren. Registrierung der Artenhäufigkeit an sieben Tagen (19.7.92, 22. und 24.8.93, 22.-25.9.93) am linken Ufer des Río Toachi (ca. 70 m über NN), 15 km bis 17 km westlich von Santo Domingo de los Colorados, ergab die in Tabelle 4.17 angegebenen Individuenzahlen.

#### 4.5.1.3. Diskussion: Ähnlichkeit genießbarer Arten: Die neue Hypothese

Über die Genießbarkeit der beteiligten Arten ist nicht viel bekannt, doch kann man davon ausgehen, daß sie alle mehr oder weniger genießbar sind. Die Gattung *Eurema* enthält nachweislich genießbare Arten (BROWER 1984), die Gattung *Arawacus* ebenfalls (CHAI 1989). Von den übrigen Arten lassen *Tegosa flavida* und *Morphomima albipennaria* etwas Zweifel an der Genießbarkeit aufkommen: *Tegosa flavida* ist ziemlich häufig, nicht sonderlich scheu und fliegt relativ schwach, was allerdings mit ihrem kleinen Körper zusammenhängen mag. Gegen ihre Ungenießbarkeit spricht, daß die Art von den übrigen Arten der Gattung durch die bleiche Färbung abweicht, die sie im Erscheinungsbild in die besprochene Ähnlichkeitsgruppe einreicht. Die Mehrzahl der Arten dieser Gattung ist rotbraun, eine rotbraune Art dieser Gattung (*T. guatemalena*) fliegt sogar zusammen mit *T. flavida* und trat am Beobachtungsort ausgesprochen häufig auf. Welchen Selektionsvorteil sollte es für eine ungenießbare häufige Art haben, eine von der Mehrzahl der Arten der Gattung, die dann wohl ebenfalls ungenießbar wären, abweichende Färbung zu entwickeln, um damit genießbaren Arten ähnlich zu werden. Über die Genießbarkeit der Epiplemeide war nichts in Erfahrung zu bringen; ihr Verhalten deutete aber eher auf Genießbarkeit hin.

**Tab. 4.17.** Häufigkeit des Auftretens der Arten *Eurema albula* (Pieridae), *Tegosa flavida* (Nymphalidae), *Leucochimona lagora* (Riordininae, Lycaenidae), *Arawacus togarna* (Theclinae, Lycaenidae), *Heliopetes chimbo* (Hesperiidae) und *Morphomima albipennaria* (Epiplemeidae) am linken Ufer des Río Toachi, ca. 700 m über NN, 15 km bis 17 km westl. von Sto. Domingo de los Colorados (Ecuador), registriert an folgenden 7 Tagen: 19.7.92, 22. und 24.8.93, 22.-25.9.93

Art	Anzahl
<i>Eurema albula</i> (Pieridae)	6
<i>Tegosa flavida</i> (Nymphalidae)	49
<i>Leucochimona lagora</i> (Riordininae, Lycaenidae)	12
<i>Arawacus togarna</i> (Theclinae, Lycaenidae)	8
<i>Heliopetes chimbo</i> (Hesperiidae)	7
<i>Morphomima albipennaria</i> (Epiplemeidae)	14

## Welchen Selektionsvorteil bringt es nun mit sich, wenn genießbare Arten konvergente Farbmuster entwickeln und sich im Flug ähnlich sehen?

Es ist nicht ganz einfach für Vögel, genießbare Falter im Fluge zu fangen (vgl. Kap. 4.2). Da Vögel lernfähige Lebewesen sind, können sie sicher durch Lernvorgänge (Erfahrungen) ihre Erfolgsquote im Laufe ihres jungen Lebens nach und nach steigern. Auf unterschiedliches Flug- und Fluchtverhalten (während einer Attacke bzw. nach einem erfolglosen Angriff) sollte ein Vogel differenziert reagieren können, wobei eine für den Vogel sinnvolle Klassifizierung der fliegenden Falter für den Freßfeind von Nutzen, für die Falter aber von Nachteil wäre. Geht man davon aus, daß nah verwandte Falter mit ähnlicher Flügelform und ähnlich konstruiertem Flugapparat sich in der Regel in Flug- und Fluchtverhalten nicht grundlegend unterscheiden können, Arten aus verschiedenen Gattungen oder gar Familien aber sehr wohl, so wird verständlich, daß Gruppen von im Fluge schwer zu unterscheidenden, nicht näher verwandten Arten allesamt davon profitieren, daß Vögel sie nicht auseinanderkennen.

Das soll an einem Beispiel erläutert werden: Die Thecline *Aravacus togarna* und die Riodinine *Leucochirona lagora* sehen sich im Flug erstaunlich ähnlich, obwohl sie unterschiedlich fliegen: Beide Arten erzeugen lediglich fliegend denselben Farbeindruck, was ihre Unterscheidung schwierig macht. *A. togarna* ändert signifikant öfter die Flugrichtung während des Fluges als *L. lagora*, was vielleicht damit zusammenhängt, daß die erstgenannte Art kürzere Flügel in Relation zu einem kräftigeren Körper als die letztgenannte Art hat. Genauere Untersuchungen des Fluges der beiden Arten würden wahrscheinlich weitere Unterschiede erkennen lassen, die mit bloßem Auge schwer wahrzunehmen sind. Für die falterverzehrenden Vögel wäre es sicher günstiger, wenn der Bläuling *Aravacus togarna* ebenfalls metallisch blau gefärbt wie andere Arten der Gattung *Aravacus* wäre. Die Art würde dann im Flug ihren näheren Verwandten ähnlich sehen, die wahrscheinlich ein vergleichbares Flug- und Fluchtverhalten zeigen.

Das Prinzip sei allgemein so formuliert: Die Situation "Je näher verwandt, umso ähnlicher im Flug" begünstigt die Vögel, die dann sinnvoll differenziert bei Attacken auf verschiedene Faltergruppen reagieren können. Wenn sich hingegen Arten konvergent – in Bezug auf ihr Erscheinungsbild im Flug – Arten anderer Gattungen oder Familien, manchmal sogar Ordnungen nähern (vgl. Kap. 4.5.3.2 und 4.5.3.4: Libelle und Schmetterling (*Lamproptera*), Kap. 4.6.2.5 und 4.6.2.6: Heuschrecke und Schmetterling), so wird es für Vögel viel schwieriger, fliegende Falter dieser Ähnlichkeitsgruppen optimal zu attackieren.

Es ist wohl unstrittig, daß i.a. näher verwandte Insektenarten aufgrund ihres ähnlicher konstruierten Flugapparates ein weniger unterschiedliches Flugverhalten zeigen als entfernte Verwandte. Man vergleiche nur den Flug einer Libelle oder einer Heuschrecke mit dem eines Falters. Aber auch innerhalb der Lepidopteren existieren große Unterschiede, etwa zwischen dem rasanten Flug einer *Appias drusilla* (DEVRIES 1987) und dem schwachen Flug einer *Leucidia brephos*, beides südamerikanische Arten der Familie der Pieridae.

Scheren Arten mit ihrer Färbung aus dem Kreise ihrer nächsten Verwandten aus und nähern sich so stark dem Erscheinungsbild anderer, nicht näher verwandter Arten – das kann mitunter nur für den schnellen, zickzackreichen Flug gelten –, so muß das zwangsläufig mit einem Selektionsvorteil für sie, aber mit einem Selektionsnachteil für die Freßfeinde verbunden sein, die nunmehr Ähnlichkeitsgruppen äußerlich nicht unterscheidbarer Arten gegenüberstehen, welche aber inhomogen in Bezug auf ihr Flugverhalten sind und attackiert möglicherweise unterschiedlich reagieren, was einer genaueren Überprüfung bedarf.

Es mag vielleicht oft nur ein geringer Vorteil sein, so daß es schwer nachvollziehbar ist, daß eine Art etwa ihre kryptische Färbung im Laufe der Evolution gegen eine auffällige eintauscht. Doch ist zu bedenken, daß auch eine kryptisch braun gefärbte Satyrine im Flug auffällt und sich vielfach nur die Flügeloberseiten verändern, die dann beim ruhenden Falter nicht zu sehen sind. Dieses Prinzip ist nicht unbedingt als Gegensatz zur Batesschen oder Müllerschen Mimikry zu sehen. Es mag die einzige phylogenetische Triebfeder bei der Konvergenz genießbarer Arten gewesen sein. Es mag aber auch bei der Entwicklung von Batesschen und Müllerschen Systemen mit eine Rolle gespielt haben, sei es weil ein Batesscher Nachahmer auf Attacken oft anders reagiert als das Vorbild (man denke dabei auch daran, daß die meisten Müllerschen Mimikryringe eine mehr oder weniger gewichtige Batessche Komponente aufweisen), sei es daß aufgrund dieses neuen Prinzips die Konvergenz von genießbaren Arten erklärlich wird, von denen eine oder mehrere später dann ungenießbar werden, so daß dadurch ein Batessches oder Müllersches System entsteht bzw. auch ein Müllerscher Mimikryring, an den sich Batessche Nachahmer "angehängt" haben. In diesem Fall wäre das Wort "angehängt" (WICKLER 1968) – da irreführend – zu vermeiden.

Es bietet sich hiermit also eine Theorie an, die die Entwicklung der großen Übereinstimmung der



©Zoologische Staatssammlung München; download: <http://www.biodiversitylibrary.org/>; [www.biologiezentrum.at](http://www.biologiezentrum.at)  
Batesschen Nachahmer mit ihren Vorbilder in zwei Schritten erklären kann: Zuerst entwickelt sich eine Ähnlichkeit im schnellen Flug – die beteiligten Arten sind noch genießbar –, dann werden eine oder mehrere Arten ungenießbar, die genießbar bleibenden verfeinern nach und nach die Übereinstimmung. Werden zwei oder mehr Arten einer Gruppe genießbarer Falter im Laufe der Zeit ungenießbar, so entsteht ein Müllerscher Mimikryring.

Entsteht Batessche oder Müllersche Mimikry auf diesem Wege, muß keine anfängliche Makromutation, die bereits eine ziemlich genaue Ähnlichkeit erzeugt, gefordert werden (TURNER 1984a, SHEPPARD et al. 1985).

#### 4.5.1.4. Ausblick (Abb. 8.35,36; mit Diskussion)

*Enantia melite* bildet in Ecuador zwei Weibchenformen aus, eine gelbe (ähnlich den Männchen) und eine weiße, ähnlich der Art *Enantia licinia* und anderen weißen Faltern (vgl. Abb. 8.35). Die Männchen von *Enantia melite* konnten östlich von Sto. Domingo de los Colorados sowohl ruhig zwischen den Kräutern des Waldes als auch von einer Warte aus von Zeit zu Zeit zu Rundflügen aufbrechend entdeckt werden (typisch auch für viele Männchen von *Dismorphia*arten). Ein Männchen jedoch konnte gefangen werden, das rasant wie eine größere gelbe *Eurema*art (z.B. *Eurema xanthochlora* bzw. *reticulata*, s. Abb. 8.35) mit häufigen Richtungswechseln flog und dabei nicht als *Dismorphia*art erkennbar war.

Weiter südlich, ebenfalls in der westlichen Präkordillere bei Piñas fliegt die Nominatform von *Dismorphia zaela* (ssp. *zaela*), in der Ostkordillere am Rio Topo jedoch die ssp. *abilene* (s. Abb. 8.36). Die Weibchen der beiden Unterarten unterscheiden sich wenig, die Männchen aber deutlich. Während die Männchen der östlichen Unterart schwarz-weiß gefärbt sind mit wenig Gelb, zeigen die der westlichen Unterart schwarz-orangerbraune Färbung mit etwas Gelb. Zu den Männchen der westlichen Unterart ist in derselben Gegend keine ähnliche ungenießbare Falterart zu entdecken, doch zeigen sie ein charakteristisches Verhalten, das auch zusammen mit ihnen fliegende *Adelpha*arten (s. Abb. 8.36) zeigen: Sie sitzen auf Warten, meistens auf Blättern von Bäumen und Sträuchern, oft ziemlich hoch, und starten von Zeit zu Zeit zu einem Rundflug und beginnen auch zu balzen, wenn ein Weibchen der eigenen Art, aber auch ein Falter einer anderen Art, z.B. *Leodonta zenobina*, bei ihnen vorbeikommt.

#### Diskussion:

Die Deutung dieser Beobachtungen ist ohne weitere, umfangreichere Untersuchungen nicht zufriedenstellend möglich. Einiges läßt sich jedoch sagen:

DEVRIES (1987) schreibt, alle Arten der Gattung *Dismorphia* seien mimetisch, und BATES (1862) hält sie für genießbar. Wenn das stimmt, kann die Ähnlichkeit in Aussehen und Verhalten der westecuadorianischen Unterart von *Dismorphia zaela* zu den genießbaren (CHAI 1986) *Adelpha*arten nach der neuen Hypothese (Kap. 4.5.1.3) erklärt werden.

Ungewöhnlich an dieser Ähnlichkeitsgruppe ist, daß der Flug ihrer Mitglieder nicht besonders richtungswechselreich ist. "Wachsamkeit" und Reaktionsschnelligkeit scheinen da einen gewissen Ausgleich zu schaffen.

Wahrscheinlich bilden die Art *Enantia melite* und die genießbaren *Eurema*arten ebenfalls eine Ähnlichkeitsgruppe im Sinne der neuen Hypothese.

Wie bereits bekannt, scheren oft Arten einer Gattung aus der "Einheitstracht" der Gattung aus und tauchen in den Ähnlichkeitsbereich anderer ungenießbarer Arten ein. Ist der Nachahmer selbst ungenießbar, spricht man von Müllerscher, sonst von Batesscher Mimikry. Manche Gattungen enthalten dann oft so viele äußerlich sehr verschiedene Arten, daß man von keiner Einheitstracht mehr sprechen kann, was z.B. für die afrikanische Gattung *Pseudacraea* (Nymphalidae), die südamerikanischen Gattungen *Dismorphia* (Pieridae) und *Eresia* (Nymphalidae) und viele Gattungen der Riodiniinae (Lycaenidae) gilt.

Da man wohl annehmen darf, daß eine starke Aufsplitterung einer Gattung in im Habitus sehr unterschiedliche Arten ein Zeichen von Genießbarkeit ist – für ungenießbare Arten in einer Gattung besäße ja das Beibehalten einer Einheitstracht einen Selektionsvorteil – muß wohl auch die Ähnlichkeit zu genießbaren Arten von irgendeinem Vorteil sein, was der Erklärung bedarf.

Auffällig ist jedenfalls, daß oft Gattungen, die sehr unterschiedliche Arten enthalten, von denen viele als Batessche Nachahmer gelten, auch Arten hervorbringen, die genießbaren Arten ähnlich sehen. Weitere Beispiele werden in der Arbeit folgen bzw. bei weiterer Forschung noch zu entdecken sein.



**4.5.2.1. *Eronia leda* und *Colotis auxo incretus* (Abb. 8.37)**

Auffällig ist, daß sich die Art *Eronia leda* von der einzigen weiteren Art derselben Gattung (*E. cleodora*) stark unterscheidet, im Aussehen aber der Art *Colotis auxo incretus* (vor allem den Männchen dieser Art) sehr ähnelt, ja im Flug kaum von dieser Art zu unterscheiden ist (vgl. Abb. 8.37). Während die Art *Colotis auxo incretus* an vielen Stellen des kenianischen Küstenstreifens recht häufig anzutreffen war, konnte man Vertreter der Art *Eronia leda* immer nur vereinzelt und selten zu Gesicht bekommen (vgl. Tab. 4.18).

Es soll noch erwähnt werden, daß die ebenfalls an der kenianischen Küste fliegende Art *Colotis encharis evarne* durchaus auch zu dieser Ähnlichkeitsgruppe gerechnet werden kann, doch ist diese *Colotis auxo incretus* verwandtschaftlich sehr nahe stehende Art leichter von den beiden anderen zu unterscheiden als *Colotis auxo incretus* von *Eronia leda*, obwohl die beiden letztgenannten Arten verschiedenen Gattungen angehören.

Die Falter der Art *Eronia leda* (vor allem die Männchen) fliegen in geringer Zahl, meist einzeln zwischen blühenden Büschen hin und her, setzen sich zum Nektar saugen kurz an Blüten und reagieren auf Geräusche bzw. Bewegungen von Tieren oder deren Schatten (z.B. Vögel, Baumschlangen, -echsen etc.) sofort mit schneller Flucht. Sie treten nicht selten dort auf, wo in viel größerer Zahl auch die Männchen der Art *Colotis auxo incretus* zu finden sind, welche allerdings weniger scheu sind und nicht ganz so schnell fliegen.

**4.5.2.2. *Pseudacraea semire* und *Graphium*arten (Abb. 8.39)**

Die Arten der Gattung *Pseudacraea* (Nymphalinea) haben mitunter grundverschiedenes Aussehen (s. Abb. 8.32: *Pseudacraea eurylus* und *Incretia*, Abb. 8.38: *Pseudacraea boisduvali*, Abb. 8.39: *Pseudacraea semire*) und ahmen hauptsächlich Mitglieder der Nymphalidenunterfamilien der Acraeinae und Danainae nach, welche durch Giftigkeit vor Freßfeinden geschützt sind.

Die Art *Pseudacraea semire* sieht den im wesentlich grün-schwarz gezeichneten *Graphium*arten wie *Graphium polices* und *antheus* ähnlich (s. Abb. 8.39). Die genannten *Graphium*arten sind gewandte Flieger, die meist dicht zwischen den Blättern der Bäume und Sträucher fliegen und beim Durchfliegen freien Luftraumes mehrmals pro Sekunde die Flugrichtung wechseln. Außerdem zeichnet sie die Fähigkeit aus, im Flug Feinden auch im letzten Moment noch geschickt ausweichen zu können, was sogar den Fang eines solchen Falters mit einem Netz großen Durchmessers schwierig macht. Während eines vierzehntägigen Aufenthalts im tropischen Regenwald Kameruns (Umgebung Kribi, Lobéfluß) zum Jahreswechsel 1974/75 konnten lediglich zwei Exemplare von *Pseudacraea semire* beobachtet werden, während in derselben Zeitspanne Hunderte von Faltern der Gattung *Graphium* (wohl hauptsächlich *Graphium polices*) registriert wurden, welche an feuchten Stellen am Ufer von Bächen und Flüssen saßen bzw. Pfade, Wege oder Bachläufe entlangflogen. Die Falter der Art *P. semire* dagegen befanden sich meist in Ruhe im Laubwerk und flogen jeweils nur kurze Zeit.

In demselben Beobachtungsgebiet trat zur erwähnten Zeit auch die Art *Graphium leonidas* auf, mit ungeschwänzten Hinterflügeln und mehr bläulichen als grünlichen Flecken. Über diese Art wird

**Tab. 4.18.** Häufigkeit des Auftretens der ähnlichen Arten *Colotis auxo incretus*, *Colotis encharis evarne* und *Eronia leda* an der kenianischen Küste vom 17. bis zum 31.8.1985. Es wurden alle Biotope aufgesucht, in denen diese Arten während früherer vielwöchiger Keniaaufenthalte angetroffen wurden: Meeresstrand nördlich von Mombasa und Kilifi, Sokoke-Arabuko-Wald südlich von Malindi.

Art	Anzahl
<i>Eronia leda</i>	1
<i>Colotis auxo incretus</i> ♂♂	30
♀♀	4
<i>Colotis encharis evarne</i> ♂♂	33
♀♀	4

möglicherweise eine Verbindung von *Pseudacraea semire* zu ungenießbaren Vorbildern geschaffen. Denn *Graphium leonidas* sieht einerseits *Pseudacraea semire*, andererseits aber auch der Art *Tirumala petiverana* (Danainae) recht ähnlich, vor allem im weiblichen Geschlecht (s. Abb. 8.39). Die grünlichblauen Flecken von *G. leonidas* sind ähnlich durchscheinend wie bei dieser Danainenart. Vor allem die Weibchen von *G. leonidas*, die ohnehin durch ihre Flügelfärbung *Tirumala petiverana* mehr gleichen als die Männchen, erhöhen die Ähnlichkeit zum Vorbild noch dadurch, daß sie langsam, teilweise segelnd wie die Danainen-Vorbilder fliegen.

*P. semire* sieht keinem Schwertschwanz (*Graphium spec.*) so ähnlich, daß ein Sammlungsentomologe ihn – selbst bei oberflächlicher Betrachtung – mit einer solchen Art verwechseln könnte. Trotzdem reiht er sich so in die Gruppe dieser ähnlichen Schwertschwänze ein, daß er fliegend nicht leicht von ihnen getrennt werden kann.

#### 4.5.2.3. Diskussion: Schutz durch Frustration der Freßfeinde?

An der kenianischen Küste ist die Art *Eronia leda* offensichtlich seltener als die Art *Colotis auxo incretus*, wenn sie auch generell nicht als besonders selten zu bezeichnen ist (LARSEN 1991). Zweifelsohne fliegen die Falter der Art *Eronia leda* schnell, richtungswechselreich, sind sehr scheu und nicht leicht zu fangen (WILLIAMS 1969, LARSEN 1991).

Eine ausführliche Erklärung für diese Konvergenz bei zwei genießbaren Falterarten verschiedener Gattungen findet sich in Kap. 4.5.1.3.

Ist bei diesem Beispiel der "geschicktere" Flieger an der kenianischen Küste in der Regel wohl seltener, so scheint es bei *Pseudacraea semire* und den *Graphium*arten gerade umgekehrt zu sein. Die *Graphium*arten besitzen wohl eine extrem kurze Reaktionszeit, ähnlich wie Elstern (LORENZ 1965). Viele vergebliche Versuche, einen jener nur scheinbar auffällig gefärbten, zwischen den Blättern fliegend allerdings schwer mit dem Auge zu verfolgenden Schwertschwänze zu fangen, müssen einem Vogel die "Lust" an der Jagd nach solchen Faltern verleiden.

Ist der Falter bei einer Attacke erst zur Seite gewichen, so kann der Vogel nicht so schnell abbremsen und wieder erneut beschleunigen wie manche Falterarten (MARDEN 1992).

*Pseudacraea semire* profitiert wahrscheinlich davon, weil ein Vogel nach vielen erfolglosen Versuchen, eine ähnlich gefärbte *Graphium*art zu fangen, erst gar nicht versucht, ihn, den leichter zu fangenden Nachahmer, zu erhaschen. Eine unabdingbare Voraussetzung für das Funktionieren dieses Schutzes durch Frustration aber scheint zu sein, daß der Nachahmer, der (zumindest mit dem Netz) viel leichter zu fangen ist, nicht zu häufig neben dem Vorbild auftritt. Sonst würden die Vögel ja bezüglich einer solchen Ähnlichkeitsgruppe nur etwas weniger Beute machen, indem sie immer wieder auch erfolglos die schwieriger zu fangende Art attackierten.

Die Ähnlichkeit zwischen der genießbaren *Pseudacraea semire* und den ebenfalls genießbaren *Graphium*-arten brachte mich bereits 1975 auf den gleichen Gedanken wie MARDEN (1992) und war auch mit Auslöser für die vorliegenden Untersuchungen. Doch bei der Entdeckung weiterer Beispiele für Konvergenzen genießbarer Arten waren eigentlich immer die Falter der selteneren Art scheuer und die geschickteren Flieger, was schließlich zur Entwicklung einer allgemeineren Erklärung (vgl. Hypothese in Kap. 4.5.1.3) führte. Dieser Erklärungsansatz erfordert nicht, daß das geschickter ausweichende Vorbild seltener ist. Bei dem einzigen mir bekannten Beispiel für Schutz durch Frustration der Freßfeinde, nämlich *Pseudacraea semire* und die *Graphium*arten, liegt wahrscheinlich in gewissem Ausmaß auch noch ein Fall von Batescher Mimikry vor (Verbindung über *Graphium leonidas* zu *Tirumala petiverana*).

Wenn MARDEN (1992) die Ähnlichkeit der südamerikanischen Arten der Gattungen *Morpho* und *Prepona* als Beispiel anführt, so sind nach meinen Erfahrungen (ca. ein halbes Jahr in Ecuador und Argentinien) die Falter der blauen *Prepona*arten deutlich seltener als die der blauen *Morpho*arten. Die *Prepona*arten allerdings sind es, die von der Flugmuskulatur her den Vögeln überlegen sind, so daß der Schutz durch Frustration der Vögel bei zahlenmäßig geringem Auftreten der *Prepona*arten wohl recht gering und mehr als fraglich ist. Zieht man aber in Betracht, daß fliegende *Morphos* für Vögel schlecht zu fangen sind, da auch sie Attacken geschickt ausweichen können, und außerdem die leuchtend blauen Flügel wohl derart die Aufmerksamkeit eines Freßfeindes auf sich lenken, daß der relativ kleine Körper im Flug schwer zu ergreifen ist, aus den Flügeln aber leicht Stücke herausgebrochen werden können, was den Falter in der Regel in seinem Flugvermögen kaum einschränkt, muß man nach einer anderen Erklärungsmöglichkeit suchen.

Die Evolutionsprinzipien, die zur Ähnlichkeit einer selteneren genießbaren Art zu einer häufigeren, aber für Vögel so gut wie nicht zu erbeutenden Art führen, sind wohl dieselben, die auch bei der Entwicklung Batesscher und Müllerscher Mimikry wirksam sind. Die Vögel verlieren ihr Interesse an den Schwertschwänzen allerdings nicht wegen deren schlechten Geschmacks, sondern auf Grund der frustrierenden Erfahrung, daß besagte *Graphium*-arten praktisch nicht zu erbeuten sind.

Noch ein paar Gedanken zu der möglicherweise wenig überzeugenden Ähnlichkeit zwischen *Pseudacraea semire* und z.B. *Graphium policeus* (vgl. Abb. 8.39):

Es geht nur um Ähnlichkeiten im Flug oder auf den ersten Blick. Entdeckt ein Freßfeind erst nach geraumer Zeit, daß es sich um einen Nachahmer handelt, so ist es meist für einen Fangversuch zu spät, wenn der Nachahmer scheu ist und sich an exponierten Stellen selten länger aufhält.

Natürlich wirken Mimikrybeispiele besonders überzeugend, wenn eine Art möglichst **perfekt** kopiert wird (s. Abb. 8.40), doch mag eine ungefähre Ähnlichkeit zu einer größeren Gruppe von in sich etwas unterschiedlichen Arten wegen der in Kapitel 4.4.1.2 beschriebenen Probleme durch die enge Kopplung eines Vorbildes an einen Nachahmer öfters insgesamt von größerem Vorteil sein.

Wenn man zu einem Nachahmer ein passendes Vorbild sucht und dann nur die zu fordernde Ähnlichkeit im Auge hat, übersieht man leicht, daß an gewissen Orten oder zu gewissen Zeiten der Nachahmer ganz ohne Schutz bleibt. So gibt LARSEN (1991) für *Pseudacraea boisduvali* für ganz Kenia schlicht *Acraea egina* als Vorbild an. Diese Art konnte an den beiden Orten, wo *Pseudacraea boisduvali* anzutreffen war, nicht entdeckt werden: Im Arabuko-Sokoke-Wald südlich von Malindi flog allerdings die ebenfalls recht ähnliche Art *Acraea natalica natalica*, in den Shimba Hills nur eine weniger als Vorbild geeignete Art, nämlich *Acraea satis* (♂♂), von der mehrere Männchen allerdings nicht selten mit einem einzigen Nachahmer zusammen flogen (vgl. Abb. 8.38).

### 4.5.3. Thailändische Faltergemeinschaften

#### 4.5.3.1. *Cupha erymanthis* und *Cirrochroa orissa* (Abb. 8.41)

Diese beiden Arten flogen in wechselnder Anzahl im Sommer 1987 im Khao Phra Thaew-Park beiderseits des Beobachtungsweges. Auch ein geübtes Auge hätte Schwierigkeiten gehabt, die Arten im Flug sicher zu unterscheiden, obwohl sie kaum mehr als drei Meter über der Erde flogen und damit gut zu beobachten waren. *Erymanthis* ist die einzige Art der Gattung *Cupha*, die in Thailand vorkommt. Von der Gattung *Cirrochroa* traten im selben Gebiet noch weitere Arten auf (*tyche*, *emalea*, ...), die alle leicht von der Art *orissa* durch das Fehlen des dunklen Apikalfleckes zu unterscheiden waren (s. Abb. 8.41). *Cirrochroa emalea* z.B. flog im Gegensatz zu *Cirrochroa orissa* nur ganz selten in der Nähe des Erdbodens, meistens viel höher und ausgesprochen schnell.

Wie aus Abb. 4.19 hervorgeht, zeigten beide Arten weder bezüglich ihrer örtlichen noch hinsichtlich ihrer zeitlichen Häufigkeitsmaxima im Sommer 1987 irgendwelche bemerkenswerten Abhängigkeiten. Auffällig war aber sehr wohl, daß sie im Juli und August 1987 immer zusammen auftraten und außerhalb des Beobachtungsweges niemals angetroffen werden konnten. Im Frühjahr 1988 flogen beide Arten in geringerer Zahl (s. oberste Linie der unteren Graphik von Abb. 4.19).

Obwohl die Art *Cirrochroa orissa* im Durchschnitt deutlich häufiger auftrat, gab es durchaus auch Höhenstufen und Zeiten, zu denen beide Arten fast gleich häufig waren.

#### 4.5.3.2. Der besondere Fall der Gattung *Lamproptera* (Abb. 8.42,43)

PINRATANA (1977) schreibt in seinem Werk "Butterflies in Thailand": "... very common all over the country wherever there are jungles and marshy places." Vertreter dieser Gattung kann man – vergleichbar einer Libelle oder einem Hautflügler mit langem Hinterleibsstiel – in Thailand nicht selten an feuchten Stellen beobachten, wo die Falter vielfach von Zeit zu Zeit auffliegen, um sich dann an derselben Stelle oder in der Nähe wieder niederzusetzen. Die durchsichtigen Teile der Vorderflügel, die Flügelfärbung und die extrem langen Schwänze der Hinterflügel erzeugen nur im Flug – natürlich nicht beim präparierten Falter – den Eindruck, es handle sich um eine Libelle (s. Abb. 8.42,43): Der echte Hinterleib des Falters ist sehr kurz, die langen Hinterflügelschwänze jedoch sehen zusammen wie ein langer Hinterleib aus. Sie sind



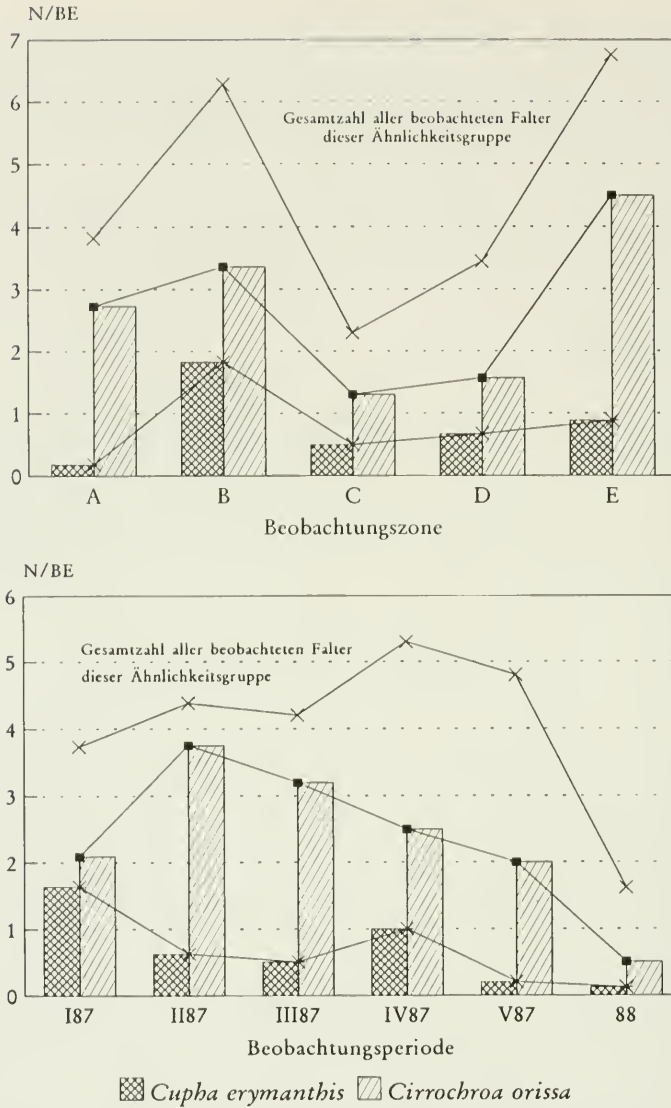


Abb. 4.19. Häufigkeit der Arten *Cupha erymanthis* und *Cirrochroa orissa* in Abhängigkeit von den Beobachtungszonen (obere Graphik) und Beobachtungsperioden (untere Graphik) im Khao Phra Thaew-Park (Phuket, Thailand). N/BE = Anzahl der registrierten Falter pro Beobachtungseinheit (= 30 min)

gewölbt, so daß sie im Flug kaum flattern bzw. abknicken; dicht aneinander bilden sie optisch eine dunkle, lange Linie, die sich geradlinig fortbewegt wie der Hinterleib einer fliegenden Libelle.

#### 4.5.3.3. Ähnlichkeitskomplexe genießbarer Arten (Abb. 8.44,45)

Auf Abbildung 8.44 sind in Reihe 1 und 2 ähnliche Vertreter verschiedener Nymphalidengattungen und die Art *Dodona egeon* (Riodiniinae) dargestellt. Zum Vergleich sind jeweils mehr oder weniger nah verwandte Arten mit anderer Grundfarbe abgebildet. Die äußerlich ähnlichen Falter des Khao Phra Thaew-Parks gehören zu den Nymphalidengattungen *Phalanta*, *Chersonesia*, *Neptis*, *Lasippa*, *Pantoporia*,



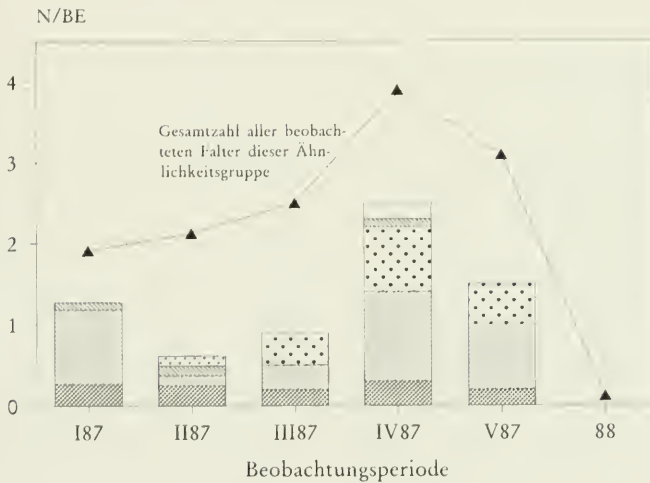
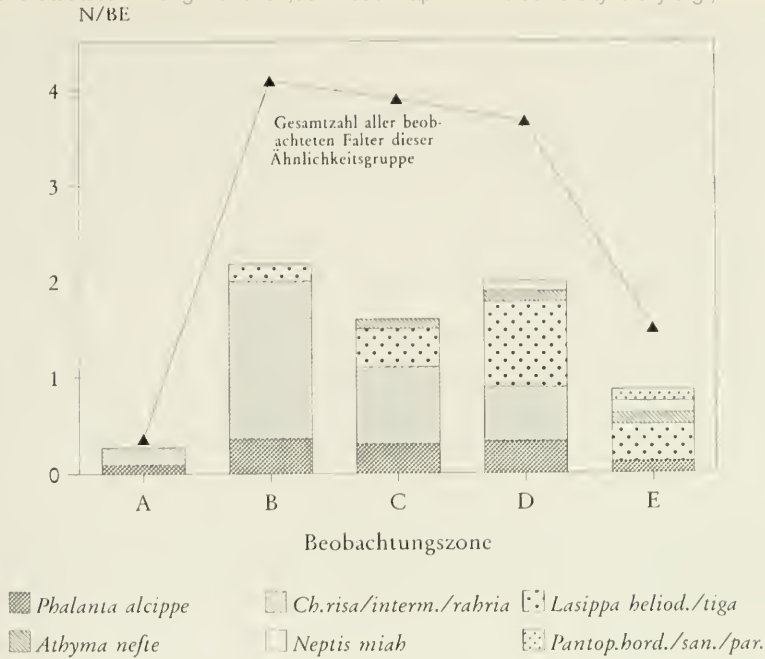


Abb. 4.20. Häufigkeit der braun-schwarz gestreiften Nymphaliden in Abhängigkeit von den Beobachtungs-zonen (obere Graphik) und Beobachtungsperioden (untere Graphik) im Khao Phra Thaew-Park (Phuket, Thailand). Die oberste Linie gibt die Gesamtzahl aller beobachteten Falter der Ähnlichkeitsgruppe an. N/BE = Anzahl der registrierten Falter pro Beobachtungseinheit (= 30 min)

*Athyma* und *Symbrenthia*. In Nordthailand (Provinz Chiang Mai) traten zu dieser Ähnlichkeitsgruppe noch die Gattungen *Herona* (Nymphalidae) und *Dodona* (Riodininae). Je nach Ort wird man wahrscheinlich andere Vertreter dieser Gattungen bzw. weitere Gattungen mit ähnlichem Aussehen antreffen und manche der genannten Gattungen bzw. der in Abb. 8.44 dargestellten Arten vermissen.

Die Abbildungen 4.20 und 4.21 zeigen, daß die Arten bzw. Geschlechter mit ähnlicher brauner Färbung am selben Ort und zur selben Zeit auftraten. Waren alle oben für den Khao Phra Thaew-Park genannten

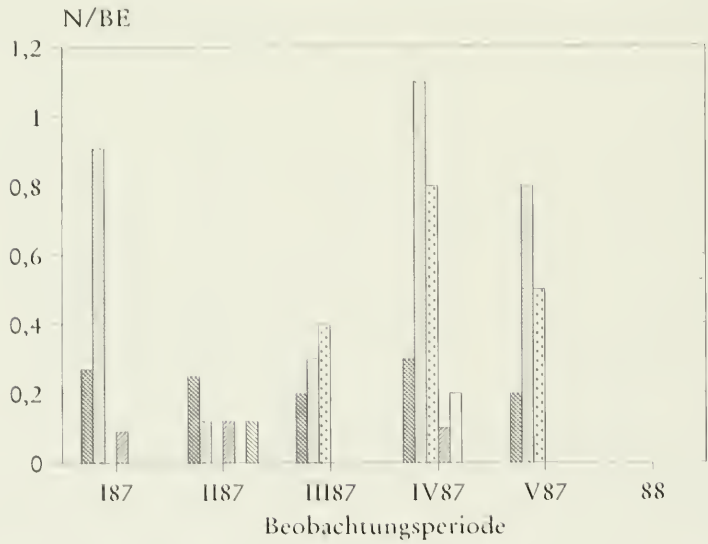


Abb. 4.21. Häufigkeit der braun-schwarz gestreiften Nymphaliden der Gattungen *Phalanta*, *Chersonesia*, *Lasippa*, *Athyma*, *Neptis* und *Pantoporia* in Abhängigkeit von den Beobachtungszonen (obere Graphik) und Beobachtungsperioden (untere Graphik) im Khao Phra Thae-w-Park (Phuket, Thailand). N/BE = Anzahl der registrierten Falter pro Beobachtungseinheit (= 30 min)

Gattungen im Sommer 1987 in unterschiedlicher Zahl zu verschiedenen Zeiten und in den einzelnen Zonen präsent, so war im Frühjahr 1988 nur ein einziger Vertreter all dieser Gattungen aufzufinden.

Im Flugverhalten unterscheiden sich die Gattungen grundlegend: *Neptis*-, *Pantoporia*- und *Lasippa*-arten fliegen charakteristisch, fast ohne abrupte Richtungswechsel, manchmal geradlinig, meist aber auf Kreisbahnen segelnd und führen nur von Zeit zu Zeit einen kurzen Flügelschlag aus. Attackiert weichen sie in einem letzten Sekundenbruchteil geschickt zur Seite aus. Die anderen Arten wiederum zeigen anscheinend

©Zoologische Staatssammlung München; download: <http://www.biodiversitylibrary.org/>; [www.biologiezentrum.at](http://www.biologiezentrum.at)  
andere Besonderheiten des Fluges, des Startens und des Landens und der Reaktion auf Feindattäcken, was eingehend zu untersuchen wäre. So starten sich z.B. die braunen Arten der Gattung *Chersonesia* rastend gerne auf die Unterseite der Blätter usw.

Diese Unterschiede mögen zwar einen Fang der Falter durch Vögel erschweren, nicht aber unbedingt die Unterscheidung der Arten durch die Freißeinde sehr fördern. Denn die kurzen Strecken, die Falter dieser Arten in der Regel nur durchfliegen, fordern vom Freißeind einen raschen Angriff, wenn der Falter ihm nahekomm, und erlauben keine "Langzeitbeobachtung", die zur Feststellung der durchaus vorhandenen Unterschiede nötig wäre.

Es hängt von der Gegend ab, welche Arten sich jeweils zu solchen Ähnlichkeitskomplexen zusammenfinden. Im Khao Phra Thaew z.B. bilden die Arten der Gattungen *Eurema* und *Catopsilia* zusammen mit der Gattung *Candaca* eine Ähnlichkeitsgruppe mit gelber Grundfarbe (vgl. Abb. 8.45), die Falter fliegen auch zusammen.

Erst gegen Ende der Beobachtungen im Sommer 1987 wurde bemerkt, daß im Beobachtungsgebiet des Khao Phra Thaew auch die Art *Pathysa antiplates* auftrat. Im nachhinein wurde klar, daß diese Art wahrscheinlich des öfteren der Ähnlichkeitsgruppe zugeordnet wurde, in der auch *Catopsilia pomona* und andere Weißlinge untergebracht wurden (s. Abb. 8.45). Zufälligerweise landete bei einsetzendem Regen einmal so ein Falter auf einem Blatt, so daß er zuerst im rasanten Flug und dann ruhend betrachtet werden konnte.

Ein langsam fliegender Falter der Art *Pathysa antiplates* könnte nicht mit einem langsam fliegenden Falter der Art *Catopsilia pomona* verwechselt werden. Beide genießbare Arten fliegen jedoch schnell mit häufigen Richtungswechseln und oft viele Meter über dem Erdboden. Im Norden Thailands (Chiang Mai, Anfang April 1988) konnte noch die Art *Dercas verhuelli* (s. Abb. 8.45) dieser Ähnlichkeitsgruppe zugeordnet werden.

#### 4.5.3.4. Diskussion

Sollte die Hypothese richtig sein, daß es Sinn der Ähnlichkeit der beiden genießbaren Arten *Cirrochrou orissa* und *Cupha erymanthis* ist, es den Freißeinden unmöglich zu machen, durch spezielles Training in der Jagd auf eine Art die Erfolgsquote zu verbessern (vgl. Kap. 4.5.1.3), so lassen sich in diesem Sinne die beiden Häufigkeitskurven bestätigend deuten:

Zu keiner Zeit und in keiner Beobachtungszone trat eine Art allein auf, weil ansonsten Unterscheidungsmerkmale (zeitlicher bzw. örtlicher Art) entstehen würden. Andererseits aber verteilten sich die beiden Arten über den ganzen Beobachtungsweg und die Zeitspanne Juli/August 1987 recht ungleichmäßig. Völlige Parallelisierung brächte ja nach der neuen Hypothese keinen Vorteil: Die Freißeinde würden sich vermutlich weitgehend auf die jeweils häufigere Art einstellen.

Bei der Ähnlichkeitsgruppe der braun-schwarz gestreiften Nymphaliden des Khao Phra Thaew-Parks gilt Vergleichbares, die Gruppe der gelben Pieriden zusammen mit dem Papilioniden *Pathysa antiplates* bedarf genauerer Betrachtung. Die zum Teil erheblichen Unterschiede der beteiligten Falterarten sind zum einen im schnellen Flug kaum zu bemerken. Zum anderen hat wohl ein Freißeind selten die Gelegenheit, einen Falter lange zu betrachten, bevor er eine Attacke startet. Die Situation erinnert sehr an den Komplex um *Aravaucus togarii* (vgl. Kap. 4.5.1.2).

Gegen diese Beispiele könnte man vielleicht einwenden, daß es sich meist um Vertreter derselben Familie handelt. Also ist auf Grund der nicht allzu weitläufigen Verwandtschaft auch eine Ähnlichkeit nicht weiter verwunderlich.

Die Gattung *Lamproptera* mit der im Khao Phra Thaew-Park vorkommenden Art *meges* liefert da ein außergewöhnliches Beispiel, bei dem eine genießbare Falterart zu genießbaren Vertretern einer anderen Ordnung (Odonata) ähnlich ist. Allerdings suchen mitunter auch Hymenopteren mit langem Hinterleibsstiel sumpfige Stellen im Khao Phra Thaew-Park auf, wo sich ebenfalls von Zeit zu Zeit *Lamproptera*-falter niederlassen.

Es ist daher im Fall *Lamproptera* schwierig, den Anteil Batescher Mimikry abzuschätzen. Verwechselt ein Freißeind den Falter mit einer Libelle und stellt sich eventuell auf das Flug- und Fluchtverhalten einer Libelle ein, so fängt er den Falter wahrscheinlich nicht, der ja ganz anders fliegt und Feinden wohl nicht genauso ausweicht wie eine Libelle, oder er erwischt nur einen bzw. beide Schwänze. Bei Verwechslung mit einer wehrhaften Hymenoptere genießt der Falter Schutz aufgrund von Batescher Mimikry.

Ein Beispiel für die Ähnlichkeit einer genießbaren Falterart (*Colias blaucyi*) und einer – wahrscheinlich genießbaren – Heuschrecke aus Nordargentinien (Cieneguillas bei La Quiaca, ca. 360 m über NN) findet sich in Kap. 4.6.2.5.

Ein generelles Problem der Darstellung ergibt sich, wenn man die Ähnlichkeit zwischen genießbaren Arten auf Fotos anschaulich machen möchte: Die beteiligten Arten müssen sich nur im schnellen Flug ähnlich sehen. Ganz anders sieht die Situation in den Fällen der Batesschen und Müllerschen Mimikry aus. Da die Vorbilder in der Regel langsam fliegen, sind potentielle Freßfeinde in der Lage, deren Warntrachten ausgiebig zu betrachten. Damit wirkt ein viel stärkerer Selektionsdruck auf die Nachahmer, den Vorbildern auch in Ruhe oder langsamer Bewegung ähnlich zu sehen. Und mit toten Sammlungsexemplaren läßt sich diese Form der Ähnlichkeit besser demonstrieren.

#### 4.6. Analyse komplexer Ähnlichkeitsgruppen und Ausbildung von Formen innerhalb einer Art, insbesondere im weiblichen Geschlecht

##### 4.6.1. Ansammlungen kleinerer Ithomiinae und ähnlicher Arten in der westlichen Präkordillere Ecuadors (Abb. 8.46a,b; mit Diskussion)

Untersucht man die Ithommenansammlungen in den Sekundärwaldgebieten am Südufer des Río Toachi (ca. 15 bzw. 17 km östlich von Santo Domingo de los Colorados, etwa 700 m über NN), so lassen sich überzeugend nur zwei Mimikryringe und ein Ähnlichkeitskomplex feststellen.

Der Müllersche Mimikryring mit *Hypothyris lycaste antonia* und ähnlichen Arten, einschließlich seiner Batesschen Nachahmer, ist bereits unter Kap. 4.4.2.1.1 abgehandelt.

Leicht von den übrigen kleineren Ithomiinarten zu unterscheiden ist die Art *Oleria zelica*, die nicht nur durch ihre schwarz-weiße Färbung, sondern auch durch ihr Verhalten von den anderen Ithomiinen abweicht: Sie fliegt nicht zwischen den Ansammlungen anderer Ithomiinen, sondern tritt in der Regel einzeln oder in geringer Zahl an schattigen Stellen im Wald fernab von den Ithomiinengruppen auf. Im Flug sieht dieser Art die Form *avonia* des Weißflüglers *Dismorphia theucharila avonia* ähnlich und zu einem gewissen Grad im weiblichen Geschlecht auch die Art *haballia marana* (ebenfalls Pieridae, s. Abb. 8.46b).

Am Ende der Tabelle 4.19 sind diese drei Arten einem Typ B zugeordnet. Die Häufigkeit der Arten im August und September 1993 läßt keinen besonderen Hinweis auf Batessche oder Müllersche Mimikry zu.

Abbildung 4.22 (Daten s. Tab. 10.3, S. 182) zeigt, daß *Dismorphia theucharila avonia* f. *avonia* während des Fluges offensichtlich ähnlich oft wie *Oleria zelica* die Richtung wechselt ( $t$ -Test nach STUDENT:  $df = 6,5$ ,  $t = 0,444$ ,  $1 - F_{df}(t) = 35,6\%$ ). Die Form *pallida* von *Dismorphia theucharila avonia* allerdings hat einen signifikant größeren RW/s-Mittelwert als die Form *avonia* ( $t$ -Test nach STUDENT:  $df = 9,5$ ,  $t = 2,419$ ,  $1 - F_{df}(t) = 2,15\%$ ), was damit zusammenhängen mag, daß diese Form den Arten vom Typ A<sub>1</sub> (z.B. *Oleria modesta* und *Ithomia hyala*) des im Anschluß an diesen kleinen Mimikryring zu besprechenden Komplexes recht ähnlich sieht, die wohl im Durchschnitt etwas häufiger die Flugrichtung pro Sekunde wechseln als *Oleria zelica* (s. Abb. 4.22). So ergibt der  $t$ -Test nach STUDENT z.B., daß die Form *avonia* von *Dismorphia theucharila avonia* signifikant seltener die Flugrichtung wechselt als *Ithomia hyala* ( $df = 7$ ,  $t = 2,988$ ,  $1 - F_{df}(t) = 1,01\%$ ), für die Form *pallida* ergibt sich jedoch kein signifikanter Unterschied zur Art *Ithomia hyala* ( $df = 7,5$ ,  $t = 1,282$ ,  $1 - F_{df}(t) = 12,8\%$ ).

Von den beiden bereits besprochenen Mimikryringen einmal abgesehen bleibt nur noch ein individueller und artenreicher Ähnlichkeitskomplex zu behandeln. Abbildung 8.46 stellt die meisten der beteiligten Arten vor, die allesamt mehr oder weniger transparent sind. Es ist nicht damit zu rechnen, daß alle am Komplex beteiligten Arten erfaßt sind, da manche recht selten und nicht leicht unter der großen Zahl ähnlicher häutiger Arten zu entdecken sind. Der Grund dafür, daß diese Arten zu einem Ähnlichkeitskomplex zusammengeschlossen wurden, ist nicht in der großen Ähnlichkeit aller dieser Arten zu suchen, sondern darin, daß man die allergrößten Schwierigkeiten hat, einen fliegenden Falter dieses Komplexes einer Art zuzuordnen, da so gut wie immer zwei oder mehrere Arten in Frage kommen. Der Komplex zerfällt nicht in leicht zu trennende Gruppen.

In Tabelle 4.19 sind diese Falter dem Typ A zugeordnet, wobei von A<sub>1</sub> bis A<sub>9</sub> differenziert wird. Die Einteilung in die Typen A<sub>1</sub> bis A<sub>1</sub> ist in der Legende der Tabelle erklärt, die Typen A<sub>5</sub> bis A<sub>9</sub> weichen teilweise deutlich vom Rest des Komplexes ab. Das gilt vor allem für die Weibchen von *Godyris zavuleta*



©Zoologische Staatssammlung München; download: <http://www.biodiversitylibrary.org/>; [www.biologiezentrum.at](http://www.biologiezentrum.at) (Typ A<sub>1</sub>), die größer und auffälliger gefärbt sind als die übrigen Arten vom Typ A<sub>1</sub> bis A<sub>10</sub> und die Form mit ausgedehntem Gelb von *Ithomia phanessa* (Typ A<sub>9</sub>). Ältere Exemplare dieser Form und der Weibchen von *Godyris zavuleta* jedoch sehen den blässeren Männchen von *G. zavuleta* und auch Faltern der Art *Olyras insignis* ziemlich ähnlich (Typ A<sub>8</sub>). Die Typen A<sub>7</sub> bzw. A<sub>8</sub> leiten also zu Typ A<sub>9</sub> (gelbe Form von *Ithomia phanessa* und ähnliche Arten) über, der wiederum über Zwischenformen mit Typ A<sub>6</sub> verbunden ist, vor allem wenn das Gelb der Hinterflügel bereits recht verblaßt ist. Die Art *Ithomia phanessa* stellt mit manchen Formen mit ausgedehnterem Braun (vgl. Abb. 8.46b, 2. Reihe, letzter Falter) sogar eine Verbindung zum Mimikryring des *Hypothyris lycasteu antonia* her (vgl. Kap. 4.4.2.1.1).

Zu den Typen A<sub>1</sub> bis A<sub>6</sub> ist generell zu sagen:

Manche Arten zeigen einen kräftigen Blauschimmer, vor allem wenn die transparenten Flügel über dunklem Hintergrund beleuchtet werden (Typ A<sub>1</sub>, Abb. 8.46a, 1. und 2. Reihe: *Oleria modesta*, *Ithomia hyala*, *Pteronymia alissa*, *Brachyglemis dinora*, Dioptilide?, *Dismorphia theucarila avonia* f. *pallida*, *Ithomia terra terrana*,

**Tab. 4.19.** Häufigkeit des Auftretens der beiden Formen *avonia* und *pallida* der Art *Dismorphia theucarila avonia* (Pieridae) und aller Arten (vor allem Ithomiinae), die – zumindest in einem Geschlecht – diesen Formen ähnlich oder durch Zwischenformen mit den beiden Ähnlichkeitsgruppen verbunden sind, in ecuadorianischen Waldgebieten am Südrfer des Río Toachi (ca. 15 km bzw. 17 km östlich von Sto. Domingo de los Colorados, Beobachtungen: 21.-24.8.93 und 22.-25.9.93). ns: nicht schmackhaft, s: genießbar, N: Individuenzahl

Erläuterung zu den Typen A<sub>1</sub>-A<sub>9</sub>:

A<sub>1</sub>: transparent, schwarze Zeichnungselemente, Flügel vor bzw. über dunklem Hintergrund beleuchtet mit kräftigem Blauschimmer, evtl. mit kleinerem weißen Fleck oder kleineren weißlichen Punkten in der Durchsicht

A<sub>2</sub>: ähnlich A<sub>1</sub>, aber mit einem größerem weißen Fleck und nur schwachem Blauschimmer

A<sub>3</sub>: bräunlich transparent mit braunen und/oder schwarzen Zeichnungselementen und einem größeren weißen Fleck

A<sub>4</sub>: ähnlich A<sub>3</sub>, evtl. mit kleinem gelben Punkt, aber ohne weißen Fleck

Typ	Art, Geschlecht	N	
		ns	s
A <sub>1</sub>	<i>Dismorphia theucarila avonia</i> f. <i>pallida</i>		6
A <sub>1</sub>	<i>Oleria modesta</i>	28	
A <sub>1</sub>	<i>Ithomia hyala</i>	71	
A <sub>1</sub>	<i>Brachyglemis dinora</i>		0
A <sub>1</sub>	Dioptilidae? vom Typ A <sub>1</sub>		2
A <sub>1</sub>	Ithomiinae vom Typ A <sub>1</sub>	55	
A <sub>2</sub>	Dioptilidae vom Typ A <sub>2</sub> ( <i>Sostyla zetila</i> )		2
A <sub>2</sub>	Ithomiinae vom Typ A <sub>2</sub> (mit größerem weißen Fleck)	5	
A <sub>2</sub> -A <sub>3</sub>	<i>Creta andromica</i> <sup>a</sup>	14	
A <sub>3</sub>	<i>Dircenna jentina visma</i>	1	
A <sub>3</sub>	Ithomiinae vom Typ A <sub>3</sub>	5	
A <sub>3</sub>	Ithomiinae vom Typ A <sub>4</sub>	49	
A <sub>3</sub>	<i>Pteronymia laura</i> und <i>Pteronymia barilla</i>	4	
A <sub>3</sub>	<i>Napeogenes stella aster</i> und ähnliche Arten	49	
A <sub>6</sub>	<i>Ithomia cleora</i> (Form mit wenig Gelb, s. Abb. 8.46b, 3. Reihe, 4. Falter) und ähnliche Arten bzw. Formen	34	
A <sub>7</sub>	<i>Godyris zavuleta</i> ♀♀	20	
A <sub>7</sub> -A <sub>8</sub>	<i>Godyris zavuleta</i> ♂♂ oder ♀♀	7	
A <sub>8</sub>	<i>Godyris zavuleta</i> ♂♂	10	
A <sub>8</sub>	<i>Olyras insignis</i> (Ithomiinae)	2	
A <sub>9</sub>	<i>Ithomia phanessa</i> (Form mit viel Gelb, s. Abb. 8.46b, 2. Reihe, 3. Falter) und ähnliche Arten bzw. Formen	78	
B	<i>Dismorphia theucarila avonia</i> f. <i>avonia</i>		3
B	<i>Oleria zetica</i>	3	
B	<i>Itaballia marana</i> ♂		1

<sup>a</sup> Manche Vertreter dieser Art – vor allem ältere – haben mehr bräunliche als schwarze Zeichnungselemente und eine schwach bräunliche Grundfärbung und leiten damit zur Gruppe A<sub>3</sub> über.

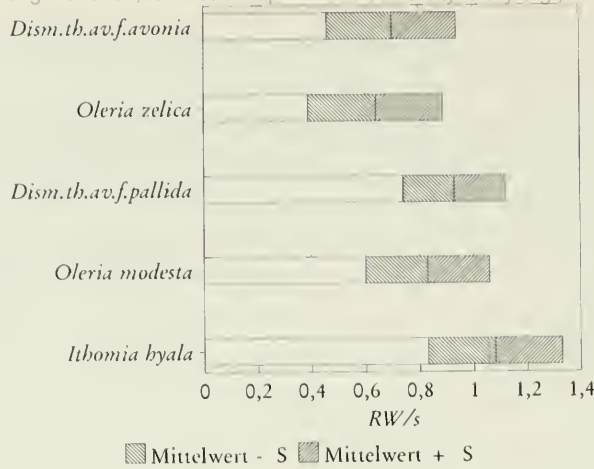


Abb. 4.22. Mittlere Häufigkeiten der Flugrichtungsänderung pro Sekunde (RW/s) einiger Ithomiinae und der beiden Formen *avonia* und *pallida* der Art *Dismorphia theucharida avonia* (Pieridae), 17 km östl. v. Sto. Domingo de los Colorados, 700 m über NN. S = empirische Standardabweichung

*Hypoleria mirza*, *Heterosais ginlia gegera*). Bei Faltern in Sammlungskästen, die mit weißem Papier ausgelegt sind, ist dieser kräftige Blauschimmer nicht zu sehen.

Andere Arten zeigen nur einen schwachen Blauschimmer und einen größeren weißen Fleck auf den Vorderflügeln (Typen  $A_2$  und  $A_3$ , Abb. 8.46a, 3. Reihe: *Pteronymia asopo aselliata*, *Miraleria cymothoe*, *Greta andromica*, *Isostyla zetila*).

Die Flügel können schwärzlich (Typen  $A_1$  und  $A_2$ ) oder bräunlich (Typen  $A_3$  und  $A_4$ ) sein (Typ  $A_3$  mit größerem weißen Fleck, Typ  $A_4$  ohne größeren weißen Fleck, s. Abb. 8.46a, 4. Reihe: *Ithomia pseudoagalla*, *Miraleria sylvestra* und *Greta enigma*).

Auf den Vorderflügeln können – wie bereits erwähnt – ein größerer weißer Fleck oder kleine weiße Punkte auftreten, die besonders in der Durchsicht zu bemerken sind (z.B. *Oleria modesta* und *Hypoleria mirza*).

*Ithomia terra terrana* hat einen wenig auffälligen, blaß weißlichen Fleck auf den Vorderflügeln und steht damit zwischen den Typen  $A_1$  und  $A_2$ , *Miraleria cymothoe* besitzt dunkelbräunlich transparente Flügel und vermittelt zwischen den Typen  $A_2$  und  $A_3$ , bei *Greta andromica* können die dunklen Zeichnungselemente mehr schwarz (Typ  $A_2$ ) oder mehr braun (Typ  $A_3$ ) sein und *Dirceuma jemina visina* verbindet Typ  $A_4$  und Typ  $A_5$  (*Napeogenes stella aster* und ähnliche Arten, z.B. *Pteronymia barilla*, *Pteronymia laura* und *Napeogenes peridia decora*). *Napeogenes peridia decora* wiederum bildet zwei Formen aus, die den Typen  $A_5$  und  $A_6$  zugeordnet werden können (vgl. Abb. 8.46b, 1. Reihe).

Typ  $A_1$  und  $A_4$  sind leicht zu unterscheiden, wenn der Blauschimmer von Typ  $A_1$  zu sehen ist, ansonsten sind vorhandene Unterschiede nicht leicht zu bemerken. Manche dem Typ  $A_5$  zugerechneten Formen bzw. Arten schließlich sind Faltern des Typs  $A_6$  (Form von *Ithomia cleora* mit wenig Gelb) recht ähnlich.

Die beiden Arten *Ithomia phanessa* und *Ithomia cleora* sind sehr variabel (vgl. Abb. 8.46b), die leuchtend gelben Formen (Typ  $A_6$ ), die für *Ithomia phanessa* charakteristischer zu sein scheinen als für *Ithomia cleora*, sind den anderen im Gebiet auftretenden *Ithomia*-arten recht unähnlich.

Der Komplex (Typen  $A_1$  bis  $A_6$ ) läßt sich also trotz dem Vorhandensein von leicht zu unterscheidenden Typen der vielen Übergangsformen wegen nicht sinnvoll aufteilen. In diesen Komplex reiht sich die Form *pallida* von *Dismorphia theucharida avonia* (Pieridae) ein als vermutlich Batesscher Nachahmer, der in jeder Hinsicht größte Ähnlichkeit zu den Ithomiinen vom Typ  $A_1$  aufweist, darunter vor allem zu *Oleria modesta* und auch zu *Ithomia hyala*. Die hellen Duftschuppenflecke der Männchen sind im Flug von den Vorderflügeln verdeckt, die bei präparierten Faltern ausgedehnten dunklen Zeichnungselemente – vor allem im männlichen Geschlecht – fallen, wenn der Falter fliegt, nicht so sehr ins Auge, daß man ihn von seinen Ithomiinenvorbildern unterscheiden könnte. Die schwarzen Zeichnungselemente der Vorbilder sind von etwas anderer Natur als die von *Dismorphia theucharida avonia* f. *pallida*, erzeugen aber im Schatten der Bäume

in etwa denselben Helligkeitswert, der bei den Vorbildern im Flug entsteht. Interessanterweise ist es dieser *Dismorphia*-form außerdem gelungen, den charakteristischen Blauschimmer der Vorbilder zu imitieren.

Das Verhalten dieses Weißlings paßt perfekt zu den Vorbildern: Die Abb. 4.22 zeigt, daß die Falter dieser Form ähnlich selten die Flugrichtung pro Sekunde ändern wie ihre Vorbilder. Ihr *RW/s*-Mittelwert scheint in etwa zwischen den entsprechenden Mittelwerten der beiden häufigen Vorbilder *Oleria modesta* und *Ithomia hyala* zu liegen. Die Form *pallida* wechselt allerdings signifikant häufiger die Flugrichtung als die Form *avonia* (s. S. 82.).

Ganz besonders bemerkenswert reagierten die Nachahmer auf Störungen (s. Tab. 4.3, S. 31). Einmal flog einer genauso gemächlich dicht über dem Boden weiter wie vorher, ohne die Flugrichtung häufiger zu ändern als zuvor (0,86 *RW/s*), ein Verhalten, das viele ungenießbare Arten zeigen (z.B. *Hypothyris lycaste antonia*, vgl. ebenfalls Tab. 4.3), dann jedoch – ein zweites Mal erschreckt – suchte er mit häufigen Richtungswechseln die Flucht. Da auf dem hohen Konfidenzniveau von 99,99 % für den Mittelwert ( $\mu$ ) und die Streuung ( $\sigma$ )  $\mu \leq 1,26$  und  $\sigma \leq 0,69$  gilt, weicht der Wert 3,55 *RW/s* höchst signifikant nach oben ab ( $P = 99,96$  % noch im unwahrscheinlichsten Fall). Damit ist nachgewiesen, daß die Falter durchaus zu einem Flugverhalten mit häufigen Richtungswechseln wie z.B. die ihnen verwandten Pieriden der Art *Eurema albula* (vgl. Tab. 10.3, S. 182) fähig sind, es aber nur in bestimmten Gefahrensituationen zeigen.

Ein anderer Falter derselben Morphe – ebenfalls erschreckt – flog schräg nach oben fort, wobei er eine Flugweise kopierte, die bis jetzt nur bei den amerikanischen Ithomiinen aufgefallen war: Zusätzlich zu den Flugrichtungswechseln, die mehr oder weniger in der Horizontalen erfolgen, sinkt der Falter auch immer wieder etwas in der Vertikalen ab, um gleich danach wieder an Höhe zu gewinnen, was den Flug wellenförmig macht (vgl. Tab. 4.3, die mit "h" bezeichneten Meßwerte).

Bei der vermutlich seltenen Art *Brachyglenis dinora* handelt es sich wahrscheinlich um einen Batesschen Nachahmer, über die Genießbarkeit der am Komplex beteiligten Diopitidae ist mir nichts bekannt.

#### Diskussion:

Zunächst einmal soll auf die vielen Ithomiinenarten eingegangen werden, die wohl allesamt mehr oder weniger ungenießbar sein dürften (vgl. Kap. 1.6). Langzeitbeobachtungen könnten eine genauere Erfassung des Artenspektrums zeitigen als sie die vorliegende Arbeit bietet. Es handelt sich um ganz spezielle Artengesellschaften je nach Beobachtungsgebiet, deren Zusammensetzung sich von Flußtal zu Flußtal stark ändern kann (HAENSCH 1909 in SEITZ 1924).

Leicht läßt sich erklären, warum so viele Arten verschiedener Gattungen jeweils so ähnlich aussehen. Die Theorie von MÜLLER (1878) fordert eine gemeinsame Warntracht, die dann mitunter noch von Morphnen der Batesschen Nachahmer kopiert werden kann. Auch daß mehrere Typen – es soll hier nicht von Ringen gesprochen werden, da ja diese Typen durch Zwischenformen alle miteinander verbunden sind – nebeneinander koexistieren können, erklärt TURNER (1988) schlüssig (basierend auf der Arbeit von SHEPPARD et al. 1985):

Haben zwei ungenießbare Arten nicht ganz unähnliche Warntrachten, müssen sie konvergieren, da ja Individuen im Überlappungsbereich der beiden Arten durch die Selektion besonders begünstigt werden, wenn Freßfeinde nach unangenehmen Erfahrungen mit der einen Art auch ähnliche Vertreter der anderen Art in Ruhe lassen, während extreme Vertreter der beiden Arten diesen Selektionsvorteil nicht oder nicht in so hohem Maße besitzen. Daher werden die Arten einander immer ähnlicher.

Sind hingegen die Phänotypen zweier aposematisch gefärbter, ungenießbarer Arten so unähnlich, daß eine Verwechslung durch Freßfeinde höchst unwahrscheinlich ist, so können die beiden Warntrachten nebeneinander existieren ohne sich anzunähern.

Zwei Fragen stellen sich jedoch: Warum koexistieren in den untersuchten Gebieten des Toachitales so viele unterscheidbare, aber nicht grundlegend verschiedene Typen nebeneinander und warum sind diese noch durch Arten, ja teilweise nur durch Morphnen einer Art so miteinander verbunden, daß eine klare Zuordnung fliegender Falter zu entsprechenden Gruppen nur ganz grob möglich ist?

Nach der Theorie von SHEPPARD et al. (1985) müßten wenige, klar voneinander getrennte Mimikryringe entstehen, es dürfte nicht aber ein solcher Komplex mit den entsprechenden Übergangsformen erhalten bleiben.

Zweifelsohne tritt bei den Ithomiinenarten im Westen Ecuadors zu einem beträchtlichen Teil Konvergenz bzw. Parallelismus auf. So besitzen z.B. *Napeogenes peridia*, eine von Costa Rica bis Ecuador verbreitete Art, und die Art *Napeogenes stella*, die von Kolumbien bis Bolivien im Süden und Brasilien im Westen



verbreitet ist, der Art *Pteronychia barilla* recht ähnliche Unterarten im Beobachtungsgebiet, die auffällig von den mehr nördlichen bzw. südlichen Unterarten abweichen.

Geringe Unterschiede zwischen verschiedenen Ithomiinenarten lassen sich ohne weiteres erklären, da ja Müllersche Mimikry (FISHER 1930) immer weniger genau ist als Batessche Mimikry (MARSHALL 1908). Ein Batessesches Paar konvergiert (genauer: advergiert) nämlich etwa doppelt so schnell wie ein Müllersches (TURNER 1984a).

Die Beibehaltung der erheblichen Unterschiede zwischen sehr unähnlichen Vertretern des Komplexes, z.B. Individuen der Arten *Ithomia phanessa* und *Oleria modesta*, läßt sich nach SHEPPARD et al. (1985) erklären, weniger gut die Koexistenz von gut unterscheidbaren Formen, wie sie z.B. bei den Arten *Ithomia phanessa*, *Ithomia cleora* und *Napeogenes peridia decora* auftreten, da ja die beiden erstgenannten Arten auch sehr ähnliche Formen ausbilden. Bezieht man noch die anderen Arten bzw. Formen mit ein, die die Verbindungen zwischen den Typen  $A_1$  bis  $A_n$  herstellen, entsteht statt der zu erwartenden Mimikryringe, die wie Blöcke unvermittelt nebeneinander stehen und in sich aus wenig unterscheidbaren Arten zusammengesetzt sein sollten, ein Komplex mit fließenden Übergängen.

Mein Erklärungsansatz, der überprüft werden kann, sieht folgendermaßen aus: Ziemlich ungenießbare Arten setzen sich von den genießbareren Arten ab (HUHNEY 1988), eventuell auch nur im weiblichen Geschlecht (z.B. die Weibchen von *Godyris zavaleta*). Weniger gut geschützte Arten, ganz vergleichbar nicht besonders schmackhaften genießbaren Arten, neigen zum Polymorphismus, so daß die – wenn auch geringe – Last der Schädigung durch die weniger gut geschützte Art auf mehrere, besser geschützte Arten verteilt wird (vgl. Kap. 1.2). Dabei spielt es keine Rolle, ob eine Art mehrere Formen ausbildet, die verschiedenen anderen Arten ähnlich sehen, oder ob sie Individuen aus zwei nicht allzu unterschiedlichen Arten oder Artengruppen gleicht und einmal der einen, dann wieder der anderen Art bzw. Artengruppe zugeordnet wird (z.B. *Pteronychia barilla*). So konnte auch HUHNEY (1976, 1980b, 1988) für *Heliconius doris* nachweisen, daß die nur schwach giftige Art ebenfalls verschiedene Formen ausbildet, allerdings nichtmischliche neben mimetischen.

Folgt man allerdings TURNER'S These (TURNER 1984a), eine sehr giftige Art könne sich nicht von weniger giftigen Arten absetzen, sie konvergiere nur langsamer, was der Aussage HUHNEY'S (1988) widerspricht, wird der umfangreiche Komplex mit den vielen Ithomiinen wohl schwer erklärbar. Schon seine Existenz widerspricht etwas der vereinfachenden Behauptung, es gebe im südamerikanischen Regenwald im wesentlichen fünf Mimikryringe, von denen einer aus transparenten Ithomiinen besteht (SHEPPARD et al. 1985).

Die Situation erinnert sehr an Müllersche Mimikryringe, deren beteiligte Arten sich nicht ganz besonders ähnlich sind, mit Batesschen Nachahmern, die allen beteiligten ungenießbaren Arten, aber nicht einer bestimmten, ziemlich ähnlich sehen oder durch unterschiedliche Morphen die verschiedenen Arten gut kopieren (z.B. *Dismorphia amphione* bzw. *Dismorphia astynome* und *Dismorphia astyoche* in Kap. 4.4.2.1).

Die Form *pallida* von *Dismorphia theucharila avonia* kann wahrscheinlich als Batesscher Nachahmer der Ithomiinen angesehen werden, welcher nicht nur das Aussehen der transparenten Ithomiinen, sondern auch ihr Flugverhalten perfekt kopiert. Er hält sich zwischen den Vorbildern auf und neigt wohl manchmal auch dazu, lokal gehäuft aufzutreten, eine weitverbreitete Tendenz bei kleineren Ithomiinen (DEVRIES 1987). Der Grad der Genießbarkeit dieser Art müßte im Experiment ermittelt werden, doch ist der Polymorphismus, den die Art *Dismorphia theucharila avonia* mit ihren beiden stark unterschiedlichen Morphen *avonia* und *pallida* im Westen Ecuadors zeigt, nach SHEPPARD (1959) eher ein Hinweis auf relative Genießbarkeit.

## 4.6.2. Die Bedeutung von Weibchenformen bei Pieriden

### 4.6.2.1. *Eurema senegalensis* und *Dixeia spilleri* (Abb. 8.47,48), *Colotis eucharis evarie* und *Colotis auvo incertus*, die Weibchenformen von *Colotis ione* (Abb. 8.49,50; Kenia)

Bezüglich der Art *Eurema senegalensis* herrscht ziemliche Verwirrung, was ihr Verbreitungsgebiet anlangt. Nach D'ARRERA (1980) kommt die Art in Kenia überhaupt nicht vor, nach LARSEN (1991) nur in West- und Zentralkenia. Trotzdem konnte diese Art in großer Zahl im Shimba Hills-Park an der kenianischen Küste beobachtet werden. Die Verwirrung rührt wohl daher, daß die über ganz Afrika verbreitete und recht häufige *Eurema hecabe* ziemlich ähnlich ist.

Die Art *Eurema senegalensis* (s. Abb. 8.47) tritt mitunter in den Shimba Hills in großer Zahl an Waldrän-



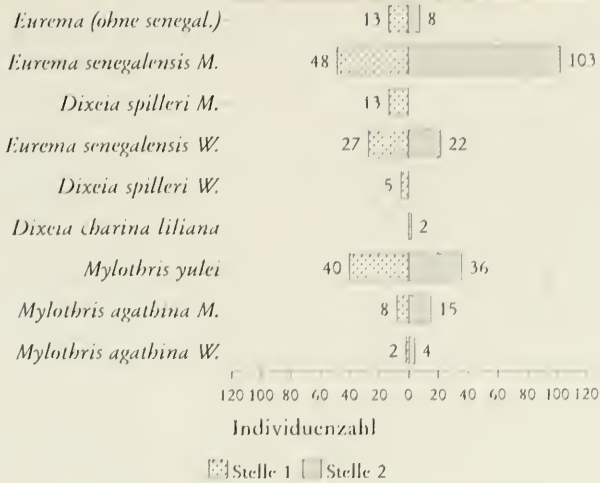


Abb. 4.23. Häufigkeit des Auftretens von *Eurema senegalensis*, *Dixeia spilleri* und ähnlichen Arten (vgl. Abb. 8.48) in den Jahren 1985 und 1988 (jeweils im August, vgl. Kap. 3.2.1) an zwei verschiedenen Stellen (Stelle 1: Osten, Stelle 2: Westen) am Rande des Longomwagandi-Waldes (Shimba Hills-Park, Kenia)

dem auf. Die Weibchen sind frisch geschlüpft von gelber Grundfarbe, allerdings nicht ganz so kräftig gefärbt wie die Männchen. Während die Männchen zeitlebens ihre kräftig gelbe Färbung behalten, verbledt das blassere Gelb der Weibchen nach und nach, so daß ältere Weibchen fast rein weiß wirken. Somit sind die jüngeren Weibchen nicht leicht von den Männchen zu unterscheiden, die ständig im Zickzackflug durch die Luft fliegen und zu gewissen Zeiten stationär in sehr großer Zahl als gelbe Wolken den Rand des Longomwagandi-Waldes (Shimba Hills-Park, Kenia) bevölkern. Die älteren Weibchen jedoch sehen den Männchen nicht mehr so sehr, dafür aber anderen Faltern ähnlich, vor allem auch dem ungenießbaren Vorbild *Mylothris yulei*, das ebenfalls an diesem Waldrand auftritt.

Abb. 4.23 zeigt, daß man auch in Zeiten großer Häufigkeit der Art *Eurema senegalensis* die weißen Weibchen seltener zu Gesicht bekommt als z.B. die übrigen weißen Falter am Waldrand. Das muß seine Ursache durchaus nicht in einem unausgeglichene Geschlechtsverhältnis haben. Zum einen scheinen nämlich die Weibchen nicht so flugaktiv wie die Männchen zu sein. Zum anderen halten sich die Weibchen von *Eurema senegalensis* mehr zwischen den Kräutern und niederen Büschen dicht über dem Erdboden auf, während die *Mylothris yulei*-falter (s. Abb. 8.48) vielfach langsam im freien Luftraum ca. 1 bis 3 m über der Erde schweben.

Wesentlich seltener und viel lokaler tritt im selben Gebiet auch die Art *Dixeia spilleri* auf (vgl. Abb. 4.23). Männchen und Weibchen dieser Art mischen sich an manchen Stellen zwischen die Falter der Art *Eurema senegalensis* und sind von diesen nicht zu unterscheiden (vgl. Abb. 8.47). Interessant in diesem Zusammenhang ist die Beobachtung von LARSEN (1991), der auf der Shimoni-Halbinsel (ebenfalls an der kenianischen Küste, nahe der tansanischen Grenze) eine große Anzahl von Faltern der Art *Dixeia spilleri* am Waldrand um einen Baum schwärmen sah. Sie erinnerten ihn im Flug sehr an *Eurema senegalensis*.

Völlig parallel zur Situation bei der Art *Eurema senegalensis* sind auch die Weibchen von *Dixeia spilleri* entweder gelb oder mehr weißlich (vgl. Abb. 8.47). Derselbe Effekt bei diesen Weibchen wird allerdings auf andere Weise als bei der Art *Eurema senegalensis* erreicht: Es treten unterschiedliche Weibchenformen auf, die ihre Färbung während ihres Lebens nur in normalen Rahmen einer geringen Ausbleichung ändern.

Die Männchen der Art *Dixeia spilleri* weichen mit ihrer Färbung deutlich vom Aussehen der meisten übrigen *Dixeia*-arten ab und sehen den Männchen von *Eurema senegalensis* ähnlich.

Bezüglich der RW/s-Werte sind beide Arten eindeutig dem Bereich II zuzuordnen (vgl. Kap. 4.1.1 und Abb. 4.2). Die Daten von Tabelle 10.2 ergeben keinen signifikanten Unterschied zwischen den Mittelwerten der *Dixeia spilleri* ♂♂ und den *Eurema senegalensis* ♀♀ (*t*-Test nach STUDENT:  $df = 3,5$ ,  $1 - 0,7133$ ,  $1 - F_{df}(t) = 27,8\%$ ).

In ähnlicher Weise wie die Weibchen der Art *Eurema senegalensis* besitzen auch die Weibchen der Art *Colotis eucharis varne* Farbschuppen, die im Laufe ihres Lebens relativ schnell abgehen, so daß alte

Weibchen weißlich durchsichtig aussehen und ihren orangen Prachtfleck fast verloren haben. Vergleichbares gilt auch in etwas weniger ausgeprägter Form für die Weibchen von *Colotis auxo incertus* (vgl. Abb. 8.49). Diese Art ist im Vergleich zur erstgenannten an der kenianischen Küste im Durchschnitt etwas größer und kräftiger gelb.

Die Männchen der beiden *Colotis*-Arten fliegen im schnellen Zickzackflug (vgl. Abb. 4.2, S. 27) um Büsche und zwischen krautigen Pflanzen, wobei sie durchaus etwas in den freien Luftraum eindringen. Ähnlich wie bei der Art *Eurema senegalensis* bilden sie mitunter durcheinanderwirbelnde "Wolken" von Fallern. Die Weibchen fliegen viel weniger, halten sich meist im Gras und zwischen den Zweigen auf.

Die Weibchen von *Colotis ione* unterscheiden sich stark von den Männchen ihrer Art (s. Abb. 8.49, letzte Reihe). Überwiegend sehen sie in der Form *ione* häufigen anderen *Colotis*-Arten wie *Colotis dunne*, *Colotis anterippe*, *Colotis enippe* etc. ähnlich (s. Abb. 8.50). Diese *Colotis*-Arten mit rotem Prachtfleck fliegen sehr dicht über dem Erdboden und um das Laubwerk der Büsche, in jede Unebenheit der Erd- bzw. Vegetationsoberfläche eintauchend, wobei sie pro Sekunde sehr häufig die Flugrichtung ändern (vgl. *Colotis enippe*, Abb. 4.2, S. 27). Damit haben Vögel kaum eine Chance, diese Falter im Flug zu erbeuten, obwohl sie sehr auffällig sind.

Generell läßt sich auf Grund der Abbildungen 4.1-3 sagen, daß in allen Fällen, in denen es möglich war, für Männchen und Weibchen getrennt *RW/s*-Werte zu ermitteln, die Mittelwerte der Weibchen hinter denen der Männchen derselben Art zurückblieben, was eine wohl höhere Gefährdung der Weibchen bedeutet, im Flug von einem Freiflender gefangen zu werden. Die Weibchen von *Colotis ione* machen davon sehr wahrscheinlich keine Ausnahme. Wie die jüngeren Weibchen von *Colotis auxo incertus* halten sich die Weibchen von *C. ione* dicht im Gras, Kraut und Laubwerk auf und fliegen weniger.

Wesentlich seltener kamen mir an der kenianischen Küste zwei weitere Weibchenformen von *Colotis ione* zu Gesicht, nämlich f. *xanthoza* und f. *natalensis*. Die Form *xanthoza* reiht sich in die Ähnlichkeitsgruppe um die Art *Colotis auxo incertus* ein (s. Abb. 8.50). Die Weibchenformen sind in der Abbildung mit \*\* gekennzeichnet, die Form *natalensis* in die Ähnlichkeitsgruppe um *Amauris ochlea* (s. Abb. 8.32 bzw. 8.50, vgl. auch Kap. 4.6.5). In Übereinstimmung damit konnte die Form *xanthoza* zusammen mit *Colotis auxo incertus* im Tsavo-Gebiet entdeckt werden, die Form *natalensis* aber nur im feuchteren Küstenstreifen Kenias.

#### 4.6.2.2. *Colias lesbia* und *Colias dimera* in den Anden Ecuadors (Provinzen Imbabura und Tungurahua; Abb. 8.51)

In der Provinz Imbabura bei Otavalo waren beide Arten immer zusammen anzutreffen, und zwar an den Stellen 1 bis 3 (s. Kap. 2.4, S. 16). In der Provinz Tungurahua bei Baños (s. Kap. 2.4, S. 16) flog allerdings im Beobachtungszeitraum lediglich die Art *Colias dimera*.

Beide Arten bevorzugen Grasflächen, wo sie an manchen Stellen in großer Zahl auftreten (vgl. Stellen 2 und 3 von Tab. 4.16, S. 68). Wie aus dieser Tabelle ersichtlich, ist in unmittelbarer Nachbarschaft eines solchen Ortes (Stelle 1 grenzt direkt an Stelle 2) kaum noch ein Falter der beiden Arten zu entdecken, was die obere Graphik der Abb. 4.25 eindrucksvoll zeigt. Die Falter bevorzugen also die Wiesen (Stelle 2) zu beiden Seiten der mit Büschen und Bäumen bewachsenen Bachufer (Stelle 1, vgl. Legende zu Tab. 4.16, S. 68). Auf diesen Wiesen sind sie zwar weniger durch Vögel gefährdet, die auf der Nahrungssuche bewakelte Bäche und Flüsse entlangstreifen, fallen aber nicht selten über den Wiesenflächen jagenden Schwalben zum Opfer (vgl. Schluß von Kap. 4.2.2, S. 36).

Streift man durch die Wiesen der Stellen 2 und 3, so scheucht man neben Männchen durchaus auch Weibchen in größerer Zahl auf. Zählt man allerdings jeweils die Männchen und Weibchen, die im Blickfeld in der Luft sind, so registriert man immer viel weniger Weibchen als Männchen. Das liegt zum einen daran, daß die Weibchen bei weitem nicht so häufig wie die Männchen über der Vegetation (hauptsächlich Gräser) fliegen, sondern sich dichter an der Erde und mehr zwischen den Gräsern oder den wenigen etwas größeren Kräutern hielten. Zum anderen schienen die Weibchen weniger flugaktiv zu sein, was wohl für viele Schmetterlingsarten gilt. Diese Tatsachen spiegeln sich in der unteren Graphik von Abb. 4.25 wieder, die zeigt, daß bei beiden Arten wesentlich mehr Männchen als Weibchen beobachtet werden konnten. Die beiden Weibchenformen treten bei beiden Arten nebeneinander am selben Ort und zur selben Zeit auf, wobei bei *Colias dimera* die Normalform etwas häufiger zu sein scheint. Bei *Colias lesbia* sind diesbezüglich aufgrund des gewonnenen Zahlenmaterials keine sicheren Aussagen möglich, weil die Normalform der Weibchen den Männchen recht ähnlich sieht und daher das eine oder andere Weibchen der Aufmerksam-

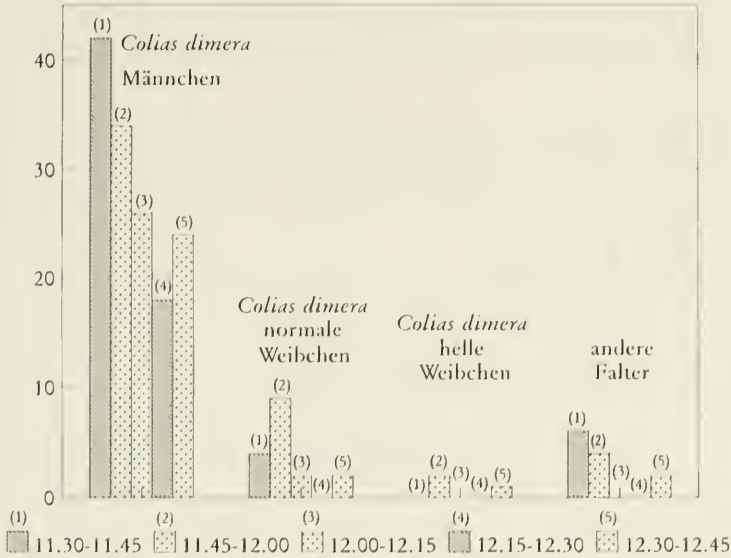


Abb. 4.24. Häufigkeit der Männchen und Weibchenformen von *Colias dimera* auf einer Wiese südlich von Baños, am Fuße des Vulkans Tungurahua, ca. 2100 m über NN, und zwar am 3.8.1990 zu verschiedenen Tageszeiten. (1),(4): an Ort und Stelle geblieben, (2),(3),(5): durch die Wiese gegangen, Falter z.T. aufgeschreckt

keit des Beobachters entgangen sein mag.

In Abb. 4.24 ist die Häufigkeit der Geschlechter der Art *Colias dimera* auf einer Wiese südlich von Baños, auf ca. 2100 m über NN in der Nähe des Aussichtspunktes Bella Vista, an einem sonnigen Tag nach einer Regenperiode dargestellt. Vor den regnerischen Tagen flogen nur wenige, überwiegend ältere Exemplare der Art *Colias dimera*.

Aus der Graphik läßt sich folgendes ablesen:

1. Die Flugaktivität beider Geschlechter nimmt im Laufe des Vormittages ab (vgl. die Zählungen 1 und 4 bzw. 2, 3 und 5).
2. Die Weibchen hatten ihr Häufigkeitsmaximum später als die Männchen.
3. Andere Falterarten traten auf der Wiese zahlenmäßig sehr hinter der Art *Colias dimera* zurück.

Die normalen Weibchen von *Colias dimera* sind von den Männchen im Flug nur schwer zu unterscheiden, die hellen Weibchen sehen anderen weißen Faltern der Region (z.B. *Tatochila spec.*, *Leptophobia spec.*) ähnlich.

#### 4.6.2.3. *Colias lesbia* in Nord- und Westargentinien (Abb. 8.51)

Betrachtet man die Situation der Art *Colias lesbia* in den Anden des südlichen Südamerikas, nämlich bei Uspallata in der Provinz Mendoza (Argentinien, an der Straße von Mendoza nach Santiago de Chile, auf 1900 m über NN) und bei San Javier (ca. 20 km westlich von San Miguel de Tucumán, Provinz Tucumán, Argentinien), so ist bezüglich der Art *Colias lesbia* an sich die Situation nicht grundlegend anders: An beiden Orten findet man die Art auf Wiesen, die Weibchen treten vermutlich auch hier in den beiden Formen auf, wenn auch bei Uspallata nur die Normalform der Weibchen registriert werden konnte. Anders gestalten sich jedoch die Bedingungen hinsichtlich der im selben Gebiet fliegenden weißen Falter (vgl. Tab. 4.20).

Bei Uspallata flogen überwiegend *Tatochila*-arten neben Faltern der Art *Asia monuste automate*, bei San Javier de Tucumán jedoch trat die Art *Asia monuste automate* in solchen Mengen auf, daß man bei vielen Wiesen den Eindruck hatte, es schneie große Flecken. Tausende von Falter flogen langsam über den Grasflächen, dazwischen fielen die orangen *Colias*-falter auf. Die im Vergleich zu den orangefarbenen

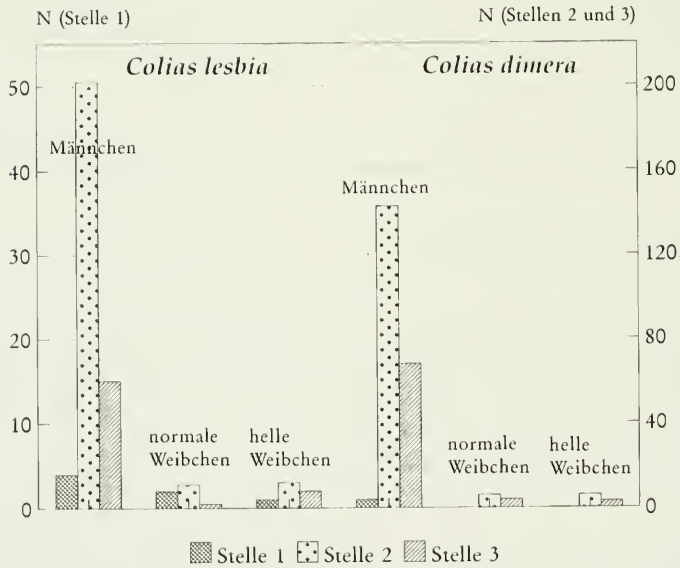
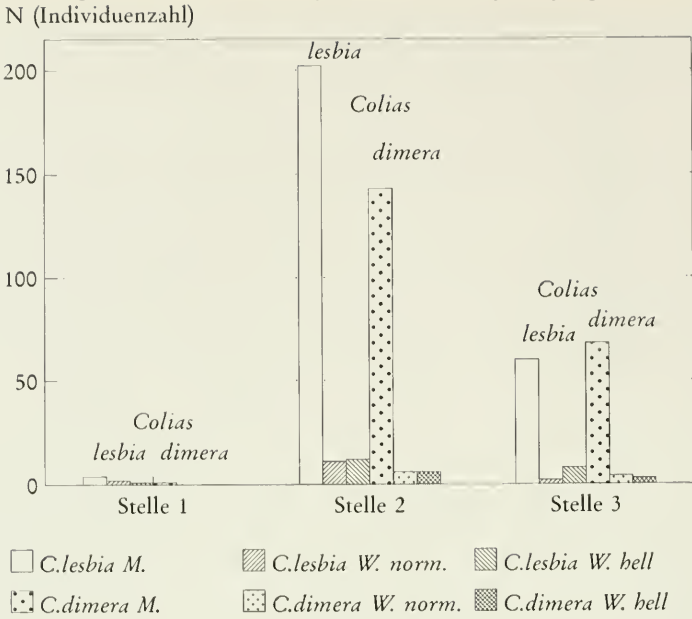


Abb. 4.25. Häufigkeit der Geschlechter der Arten *Colias lesbia* und *Colias dimera* (Pieridae) in verschiedenen Biotopen der Provinz Imbabura (Ecuador). Daten und Erklärung der Stellen 1 bis 3: siehe Tab. 4.16, S. 68.

Falter der Art *Colias lesbia* (Männchen und ähnlich gefärbte Weibchen) wohl viel selteneren hellen Falter derselben Art (helle Weibchen) waren – soweit vorhanden – nicht auszumachen. Das Auge ermüdet vom Betrachten dieser durcheinanderwirbelnden weißen Massen und muß zwangsläufig einen ähnlich weißen Falter, der nicht der Art *Ascia monuste automate* zuzurechnen ist, übersehen. Das einzige in Tabelle 4.20 registrierte Weibchen dieser hellen Form wurde von einem Männchen entdeckt: Es tauchte in das Gras ab, um kurz darauf in Koptula mit diesem Weibchen weiterzufliegen.



Der "Distelfalter" (*Vanessa carye*, s. Abb. 8.52) paßt im Flug durchaus zu den Männchen und Normalformweibchen der Art *Colias lesbia*, ist seltener als die Pieride, wesentlich scheuer und fliegend mit dem Auge nicht gut zu verfolgen. Sein Orangebraun leuchtet mitunter in der Sonne genauso kräftig wie das von *Colias lesbia*.

**Tab. 4.20.** Häufigkeit von *Colias lesbia* bei Uspallata, auf einer Wiese am Ufer des Río Uspallata, 1900 m über NN, Argentinien, Provinz Mendoza, an der Straße v. Mendoza nach Santiago de Chile, und bei San Javier, ca. 20 km westl. v. San Miguel de Tucumán, ca. 1200 m über NN, Provinz Tucumán, Argentinien

Art	Uspallata		San Javier	
	Anzahl am 15.1.1994		Anzahl am 23.1.1994	
<i>Colias lesbia</i> ♂♂	49		39	
<i>Colias lesbia</i> ♀♀, Normalform	2		3	
<i>Colias lesbia</i> ♀♀, helle Form	0		1	
<i>Vanessa carye</i>	2		3	
Falter mit weißer Grundfarbe: in Uspallata hauptsächlich <i>Tatochila</i> spec., bei San Javier fast ausschließlich <i>Ascia monuste automate</i>	198		Tausende	
andere Falter, auch dunkle ♀♀ v. <i>Tatochila</i>	14		30	

**Tab. 4.21.** Häufigkeit von *Colias vautieri* und ähnlichen Arten bei El Calafate (Lago Argentino, Provinz Santa Cruz, Patagonien, Argentinien) direkt am Seeufer und an den Ufern des Río (Arroyo) Calafate, jeweils 200 m bzw. 250 m über NN, vom 3. bis zum 5.1.1994

Art	Seeufer				Arroyoufer			
	Anzahl am		Anzahl am		Anzahl am		Anzahl am	
	3.1.	5.1.	4.1.	5.1.	4.1.	5.1.	4.1.	5.1.
<i>Colias vautieri</i> ♂♂	21	45	21	10	21	10	21	10
<i>Colias vautieri</i> ♀♀	a	26	14	5	2	5	2	5
<i>Tatochila</i> spec. ♂♂	b	6	40	35	71	35	71	35
<i>Tatochila</i> spec. ♀♀		0	4	1	3	1	3	1
Falter mit weißer Grundfarbe [a oder b, evtl. auch c]		5	11	6	9	6	9	6
<i>Argyrophorus argenteus</i>	c	17	368	8	22	8	22	8
Falter mit brauner Grundfarbe		27	108	1	2	1	2	1

**Tab. 4.22.** Häufigkeit von *Colias blameyi* und ähnlichen Arten bei Cieneguillas, auf 3600 m über NN, ca. 30 km westlich von La Quiaca in der Provinz Jujuy (Nordargentinien), dicht an der bolivianischen Grenze, vom 18.-20.1.1994

Art	Anzahl am		
	18.1.	19.1.	20.1.
<i>Colias blameyi</i> ♂♂	4	16	34
<i>Colias blameyi</i> ♀♀, gelbe Form	4	2	3
<i>Colias blameyi</i> ♀♀, weißliche Form	4	2	9
<i>Colias blameyi</i> hellere ♂♂ oder <i>Colias blameyi</i> ♀♀, gelbe Form	*	*	81
<i>Lactista</i> -Heuschrecke	*	*	73
<i>Tatochila</i> bzw. <i>Ascia</i>	*	*	21
Falter mit brauner Grundfarbe	*	*	10

\* Keine Registrierung

4.6.2.4. *Colias vautieri* am Ostrand der südargentinischen Anden (Abb. 8.52)

Weiter im Süden Argentiniens trifft man am Ostrand der Anden die Art *Colias vautieri*. Alle 47 registrierten Weibchen (s. Tab. 4.21) waren weißlich. Diese Weibchen sehen ihren Männchen im Flug keineswegs ähnlich, können aber mit den im Gebiet fliegenden *Tatochila*arten verwechselt werden, wobei die Ähnlichkeit allerdings nicht so groß ist, daß man etwa ein nahe vorbeifliegendes Weibchen von *Colias vautieri* nicht bei genauerer Betrachtung von den *Tatochila*arten unterscheiden könnte, aber man kann das eben nicht auf den ersten Blick.

Die Art *Argyrophorus argenteus* muß auch in die Ähnlichkeitsgruppe miteinbezogen werden, da diese Art zwar durch die Silberbronzefärbung leicht von den weißlichen Pieriden zu unterscheiden ist, doch ähnelt diese Art bei bestimmten Beleuchtungsverhältnissen eben auch den weißlichen Pieriden und tritt an manchen Stellen zu manchen Zeiten recht häufig auf (vgl. Tab. 4.21). Diese Art, die auch im trockenen Buschland ohne Grasflächen um den See herum nicht selten fliegt, wo *Colias vautieri* kaum zu finden ist, setzt sich gerne mit zusammengeklappten Flügeln auf die nackte Erde. Nähert man sich einem sitzenden Falter, fliegt er auf und setzt sich bald wieder auf die Erde, zeigt also ein für viele Satyrinen typisches Verhalten. Die Silberbronzefärbung kann dabei durchaus als Tarnfärbung verstanden werden, da am argentinischen Ostrand der Anden sehr viele ähnlich gefärbte Stauden zu finden sind.

Bei Bariloche wiederum fliegt zusammen mit der Art *Colias vautieri* der "Distelfalter" *Vaessa carye* (Nymphalinae, s. Abb. 8.52), der weiter nördlich mit *Colias lesbia* vergesellschaftet angetroffen wurde. Die Nymphalide sieht den Männchen der *Colias*art im Flug recht ähnlich.

4.6.2.5. *Colias blameyi* im Andenhochland Nordargentinens (Abb. 8.53)

In Nordargentinien bei Cieneguillas (3600 m über NN, ca. 30 km westlich von La Quiaca in der Provinz Jujuy, dicht an der bolivianischen Grenze) flog auf Grasflächen in der Ebene rund um die Ansiedlung die Art *Colias blameyi* vom 18. bis zum 20.1.1994 in stattlicher Zahl (vgl. Tab. 4.22).

Die Männchen sind im Flug schwer zu verfolgen, da das meist recht dunkel bestäubte blasse Gelb wenig mit dem grasigen Untergrund kontrastiert, wo der Falter fliegt.

Die Weibchen treten in zwei Formen auf: Ein gelbe Form sieht den Männchen recht ähnlich, eine weiße Form unterscheidet sich wenig von den anderen im Gebiet fliegenden weißen Arten.

Männchen sowie gelbe Weibchen ähneln im Flug sehr einer dort vorkommenden Heuschreckenart (*Lactista spec.*, vgl. Abb. 8.53). Eine solche Heuschrecke sieht fliegenden *Colias*faltern mitunter täuschend ähnlich, ist aber von den Faltern zu unterscheiden, wenn man sie länger beobachtet: Der Sprungflug ist geradlinig, die parabolische Flugbahn führt alsbald zur Erde zurück, das Tier läßt vielfach ein – allerdings nicht leicht zu lokalisierendes – Schnarren ertönen.

Die Art *Colias blameyi* wechselt im Vergleich zu anderen südamerikanischen *Colias*arten recht selten die Flugrichtung (vgl. Tab. 4.23). So ergibt der *t*-Test nach STUDENT für die gemittelten *RW/s*-Werte von *Colias dimera* (Daten s. Tab. 10.3, S. 182) und *Colias blameyi*:  $df = 11,5, t \approx 5,79, 1 - F_{df}(t) \approx 0,007\%$ , also einen höchst signifikanten Unterschied. Erschreckt allerdings kann der Falter sehr signifikant häufiger die Richtung wechseln als während seines normalen Fluges (*t*-Test nach STUDENT:  $df = 8,5, t \approx 4,69, 1 - F_{df}(t) \approx 0,19\%$ ).

Tab. 4.23. Durchschnittliche Häufigkeit des Flugrichtungswechsels pro Sekunde einiger, soweit feststellbar, nicht erschreckter bzw. balzender Falter der Art *Colias blameyi* (Cieneguillas, ca. 30 km westlich von La Quiaca, Provinz Jujuy, Nordargentinien, ca. 3600 m über NN). *RW/s*: Mittelwert der Richtungswechsel pro Sekunde, *S*: zugehörige Standardabweichung,  $n_{RW}$ : Stichprobenumfang

Art	<i>RW/s</i>	<i>S</i>	$n_{RW}$
<i>Colias blameyi</i> ♂♂	1,21	0,23	14
<i>Colias blameyi</i> ♂♂ (erschreckt)	3,10	0,89	5

Bei nicht ausgesprochen seltenen Arten mag eine Dezimierung der Männchen durch Freßfeinde durchaus im Sinne einer positiven Genauslese sein. So sind ja vielfach nur die Weibchen einer Art mimetisch, nicht aber die Männchen.

Ein möglicherweise sehr urtümlicher Schutzmechanismus für die Weibchen besteht bei vielen Arten darin, daß z.B. die Männchen ständig emsig in großer Zahl dort fliegen, wo sich auch die viel flugträgteren Weibchen aufhalten, und so für die Weibchen eine Umgebung schaffen, in der sie relativ geschützt sind.

Damit stehen dann die jüngeren Weibchen überwiegend unter dem Schutze der Männchen, die ständig im Zickzackflug durch die Luft fliegen und im Falle der Art *Eurema senegalensis* am Waldrand Stunden hindurch eine gelbe Wolke bilden, in der sich die flugträgteren Weibchen, die weniger und auch nicht so hoch wie die Männchen fliegen, verstecken können.

Zwischen die in den Shimba Hills zu den Beobachtungszeiten häufigeren *Eurema senegalensis*-falter ihrerseits mischen sich die Falter der Art *Dixeia spilleri*. Bei der letztgenannten Art fallen ebenfalls die gelben Weibchenformen zwischen den Männchen der eigenen Art und der Art *Eurema senegalensis* nicht weiter auf.

Beide Arten sind sehr wahrscheinlich nicht durch schlechten Geschmack geschützt (SWYNNERTON 1915b, CARPENTER 1942, LARSEN 1991). Ihr Flugverhalten gibt auch keinen Hinweis auf irgendeinen Schutz. Deshalb scheint das Aussehen und Verhalten der Weibchen beider Arten nur darin einen Sinn zu haben, daß Freßfeinde ohnehin schon große Schwierigkeiten haben dürften, aus den "wild" durcheinanderwirbelnden Männchen, die vielfach gelbe "Wolken" über Stauden am Waldrand bilden, einzelne Tiere herauszufangen. Umso geringer noch ist die Wahrscheinlichkeit, daß ein Vogel, der über oder durch diese "Wolke" streicht, eines der frischen (gelben) Weibchen erwischt, die ja niedriger, weniger aktiv und mehr zwischen Kräutern und Gräsern fliegen. Man könnte sagen, die Männchen bauen eine Art Schutzschild für die Weibchen auf.

Ist es zwecks Kopulation nützlich, daß die Weibchen sich bei den Männchenansammlungen aufhalten, so müssen sie sich später zur Eiablage in der Regel wohl von den Sammelplätzen entfernen, um geeignete Futterpflanzen für die Raupen zu finden. Die Situation bei der Art *Eurema senegalensis* erscheint dabei recht ideal, da die frischen Weibchen mehr gelb, die älteren mehr weiß sind. Doch haben die weißen Weibchenformen durchaus auch zwischen den Männchen ihre Vorteile, da ja – zumindest in den Shimba Hills – geeignete Vorbilder im Sinne Batescher Mimikry (z.B. *Mylothris yulei*) an denselben Plätzen fliegen. Die abweichende Färbung der älteren Weibchen erinnert an die Weibchen von *Euploea mulciber* (vgl. Kap. 4.4.1.2, Diskussion), allerdings mit dem Unterschied, daß die letztgenannten Weibchen zeitlebens stets deutlich von den Männchen differieren.

Es ist auch zu erwarten, daß die Schutzwirkung des "Schutzschildes" abnimmt, wenn die leichter zu fangenden Weibchen in ansehnlicher Zahl zwischen den Männchen fliegen.

Die Ausbildung von zwei Weibchenformen bei *Dixeia spilleri* und die Tatsache, daß frische Weibchen von *Eurema senegalensis* kräftiger gelb als ältere sind, vermindert außerdem die Zahl der weißen Bateschen Nachahmer, was ihren Schutz erhöht.

Generell läßt sich die Ähnlichkeit der beiden genießbaren Arten (in beiden Geschlechtern), aber auch die der Formen beider Arten zu anderen genießbaren Arten nach der neuen Hypothese (vgl. Kap. 4.5.1.3) deuten. Dieser Komplex stellt meiner Meinung nach ein weiteres eindruckvolles Beispiel für konvergente Entwicklung ähnlicher Färbungsmuster bei schmackhaften Arten dar.

Daß die jüngeren Weibchen der Arten *Colotis eucharis evarne* und *Colotis auxo incretus* wie die Männchen kräftig gefärbt sind, mit zunehmendem Alter aber durch Verlust ihrer farbigen Schuppen immer mehr weiß werden, läßt sich vielleicht ganz ähnlich wie bei der Art *Eurema senegalensis* deuten. Das den Männchen von *E. senegalensis* vergleichbare Verhalten der Männchen der beiden *Colotis*-arten jedenfalls legt diesen Schluß nahe.

Die Weibchen der häufigsten Form *ione* (TALBOT 1939) von *Colotis ione* profitieren wahrscheinlich – besonders in ihren ersten Lebenstagen – von der Ähnlichkeit zu den Weibchen anderer *Colotis*-arten, da frisch geschlüpfte Falter noch nicht so gut fliegen können und ihr Hinterleib mit den Fortpflanzungsorganen noch recht schwer ist (OWEN 1971). Da sie außerdem größer als ähnliche andere *Colotis*-arten sind, können sie nicht so dicht über dem Erdboden und zwischen Kräutern und Bodenunebenheiten fliegen wie jene, wodurch sie ebenfalls stärker gefährdet sind als jene. Der Vorteil der Ähnlichkeit zu den anderen, kleineren *Colotis*-weibchen mag wohl hauptsächlich darin liegen, daß Freßfeinde diese extrem dicht und richtungswechselreich über dem Erdboden fliegenden Falter erst gar nicht zu attackieren versuchen und



©Zoologische Staatssammlung München; download: <http://www.biodiversitylibrary.org/>; [www.biologiezentrum.at](http://www.biologiezentrum.at)  
so öfter auch die größeren *Colotis ionae* weibchen, die nicht ganz so dicht über dem Erdboden fliegen können, erst gar nicht anzugreifen versuchen (Schutz durch Frustration, vgl. Kap. 4.5.2.3).

Wenn allerdings OWEN (1971) glaubt, daß Schmetterlinge eigentlich nur zu Beginn ihres Lebens des Schutzes vor Freßfeinden bedürfen, wenn sie noch nicht schnell fliegen können, so muß dem nach den dieser Arbeit zugrunde liegenden Beobachtungen widersprochen werden. Da der Hinterleib der Weibchen mit Eiern gefüllt ist, sind sie schwerer und damit nicht so flugtauglich wie die Männchen, deren Hinterleib im wesentlichen nur Fett als Energiespeicher enthält. Zieht man in Betracht, daß ein gewisser Selektionsdruck auf die fliegenden Falter wirkt (vgl. Kap. 4.2), so resultiert aus der geringeren Flugtüchtigkeit der Weibchen zwangsläufig eine größere Gefährdung derselben.

Daß die Weibchenform *xanthoza* seltener als die Form *ionae* auftritt, erklärt sich wohl zum Teil aus der geringeren Zahl ähnlicher Arten (*Colotis auxo incretus*, *Eromia leda*, bei beiden Arten vor allem die Weibchen).

Zur Form *natalensis* gibt es zwar viele ähnliche Arten, trotzdem ist auch sie nicht besonders häufig. Das kann daran liegen, daß die ähnlichen Arten vorwiegend Waldbewohner sind, während *Colotis ionae* hauptsächlich im trockenen Busch auftritt und kein typischer Waldbewohner ist.

Bei der Form *natalensis* handelt es sich zum Teil wohl um Batessche Mimikry – wenn auch keine genaue –, nicht jedoch bei den beiden anderen Formen.

Ganz allgemein läßt sich sagen, daß Polymorphismus bei genießbaren nichtmimetischen Arten bzw. Formen den Arten einen gewissen Schutz im Sinne der neuen Hypothese bringt (vgl. Kap. 4.5.1.3), da so die Zahl der an den Ähnlichkeitsgruppen beteiligten Arten noch erhöht werden kann.

Nicht gänzlich anders scheint das Auftreten der Weibchenformen und der Männchen der Arten *Colias lesbia* und *Colias dimera* in Ecuador zu erklären zu sein. Die ultraviolette Färbung der Männchen ist möglicherweise ein Signal, das Rivalen abstößt, und damit innerartliche Funktion besitzt (SILBERGLIED 1984). Da die Normalfärbung relativ auffällig ist, hat sie wahrscheinlich soziale und thermoregulatorische (WATT 1968), aber weniger kryptische Funktion.

Auch im Fall dieser beiden *Colias*-Arten kann man annehmen, daß die höher fliegenden Männchen eine schützende Wolke bilden, in der sich die weniger und tiefer fliegenden Weibchen verstecken können. Den hellen Weibchen kommt der Schutz durch weiße Falter anderer Arten zugute, sei es daß sie als Batessche Nachahmer fungieren, sei es daß sie mit anderen genießbaren Arten einen Ähnlichkeitskomplex im Sinne der neuen Hypothese (vgl. Kap. 4.5.1.3) bilden.

Da die Schutzwirkung, die eine Färbung (normal oder hell) den Weibchen bietet, mit zunehmender Häufigkeit einer Form abnimmt, scheint so der Erhalt beider Formen nebeneinander gesichert.

Diese Erklärung paßt weniger gut zur Situation in Uspallata, wo Falter mit weißer Grundfarbe (*Tatochila*, *Ascia*) bereits sehr zahlreich waren, noch weniger zu der bei San Javier, wo die ziemlich ungenießbare Art *Ascia monuste automata* (POUGH & BROWER 1977, CHAI 1986) in ungeheueren Mengen auftritt. Man muß sich fragen, warum die Selektion nicht bewirken konnte, daß mittlerweile alle Weibchen der weißen Form angehören und damit einen fast hundertprozentigen Schutz als Batessche Nachahmer genießen, vorausgesetzt, die Vorbilder treten an den entsprechenden Orten immer in ausreichender Zahl auf. Das gewonnene Zahlenmaterial reicht nicht für gezielte Vermutungen aus.

Die Weibchen von *Colias vautieri* scheinen überwiegend oder gar ausschließlich weiß zu sein. Das mag auch damit zusammenhängen, daß der häufig wehende starke Wind ein anderes Fliegen der Männchen dieser Art im Vergleich zu den Männchen von *Colias lesbia* und *dimera* Ecuadors nötig macht. Oft genug trägt der Wind die Falter ein großes Stück fort.

Die Art *Argyrophorus argenteus* hat die Silberbronzefärbung wahrscheinlich eher in Anpassung an die im Beobachtungsgebiet (Lago Argentino) häufigen, ähnlich gefärbten Stauden entwickelt als an im selben Gebiet fliegende Weißlinge. Auf Grund der großen Zahl dieser Falter im Beobachtungszeitraum wird ein Freßfeind wohl selten einen dieser Falter für einen Weißling halten. Vielmehr wird wohl ein Weißling von Freßfeinden – im ersten Moment zumindest – für einen solchen silbrigen Satyrinen gehalten. Es gilt ja generell für diese Ähnlichkeit genießbarer Arten, daß sie der selteneren Art mehr Nutzen bringt als der häufigeren.

Größer ist die Ähnlichkeit der Weibchen von *Colias vautieri* mit den Arten der Gattung *Tatochila*, zu manchen mehr als zu anderen. Die Gattung *Tatochila* ist für den Süden Argentiniens charakteristisch, ihre Arten sind fast überall, oft in großer Zahl, präsent. Die Weibchen von *Colias vautieri* fliegen sehr dicht am Boden bzw. zwischen Gräsern und Stauden, nicht so hoch wie die größeren *Tatochila*-Falter und fallen somit fliegend zwischen ihnen wenig auf. Auch ist ihr Weiß nicht so leuchtend wie das der *Tatochila*-Arten.

Die Männchen der Art *Colias vautieri* bildeten in der Umgebung von El Calafate eine Gruppe für sich. Sie hoben sich vom Flugverhalten und Aussehen her deutlich von den anderen dort vorkommenden



©Zoologische Staatssammlung München; download: <http://www.biodiversitylibrary.org/>; [www.biologiezentrum.at](http://www.biologiezentrum.at)  
rotbraunen Arten ab. Das mag aber an anderen Orten anders sein. So konnten vom 6.1. bis zum 8.1.1994 weiter nördlich bei El Chaltén in der Nähe des Fitz-Roy-Bergmassives auf 500 m bis 700 m über NN relativ wenige Falter der Art *Colias cautiery*, aber große Mengen von Faltern der Gattung *Yramea* gezählt werden. Immer wenn eine Art in großen Mengen auftritt, kann man nie ausschließen, daß eine seltenere, nicht ganz unähnliche Art etwas von dieser Ähnlichkeit profitiert. Die Unempfindlichkeit der Falter der Gattung *Yramea* gegenüber Blausäuredämpfen, die an Acraeinen erinnert, ihr gemächlicher Flug und ihre geringe Scheu in dieser Gegend ist ein starker Hinweis darauf, daß es sich bei ihnen um ungenießbare Falter handelt.

Die gelbe Weibchenform von *Colias blameyi* weist Ähnlichkeit zu den Männchen der eigenen Art und gleichzeitig zu der Heuschrecke der Gattung *Lactista* auf. Die Heuschrecke und die gelben Formen der *Colias*-Art profitieren von dieser Ähnlichkeit zweifelsohne nach dem in Kap. 4.5.1.3 erläuterten Prinzip. Der für *Colias*-arten vergleichsweise seltene Wechsel der Flugrichtung rührt daher, daß die Falter immer wieder längere geradlinige Phasen in ihrem Flug zeigen, was die Ähnlichkeit zu der Heuschrecke erhöht.

Die große Höhe (3600 m über NN), die Kargheit der Vegetation, die wohl nicht sehr vielen insektenfressenden Vögeln ausreichend Nahrung bietet, und die wenig auffällige Färbung der Falter, besonders die der dunkleren Männchen, mögen eine solche Flugart erlauben. Doch möchte man dann eher erwarten, daß die gelben Weibchen eine kräftige schwarze Zeichnung wie viele Männchen aufweisen, die ein Verfolgen des Falters mit dem Auge sehr erschwert. Wahrscheinlich richtet sich das charakteristische Gelb eher an die ähnlich gefärbten Heuschrecken.

Die Heuschrecke war sehr zahlreich. Sie trat auch außerhalb der Grasflächen im Buschland auf, wohin sich die *Colias blameyi*-falter kaum verirren, so daß ein Vogel, der ein gelbliches, fliegendes Objekt sieht, zunächst eher an eine Heuschrecke als an einen Falter denken mag, selbst wenn er zur Unterscheidung von Falter und Heuschrecke fähig ist. Die schnell über die Wiesen huschenden Falter ebenso wie die springfliegenden Heuschrecken sind dem Vogel in der Regel wohl nur ganz kurze Zeit so nahe, daß er sie mit höherer Wahrscheinlichkeit erfolgreich attackieren kann. Und ein kürzerer Moment reicht eben nicht zur sicheren Unterscheidung aus.

#### 4.6.3. Die Formen von *Appias nero* und ähnliche Arten (Thailand; Abb. 8.54,55; mit Diskussion)

*Appias nero* weicht im Aussehen auffällig von den übrigen in Thailand auftretenden *Appias*-arten ab (s. Abb. 8.55). In beiden Geschlechtern tritt eine orangebraune und eine kräftig rote Form auf (s. Abb. 8.54). Im Khao Phra Thaew-Park fügt sich die orangebraune Form in die Ähnlichkeitsgruppe der braunen Nymphaliden wie *Cirrochroa emalea* etc. ein, die kräftig rote Form sieht den Männchen von *Cethosia penthesilea* (Nymphalidae) und der Art *Episteme vetula* (Agaristidae) etwas ähnlich (s. Abb. 8.55). Die Arten *Appias nero*, *Cirrochroa emalea* und *Cirrochroa tyche* waren im Flug nicht immer sicher zu unterscheiden.

Die Arten *Danaus genutia* und *Danaus chrysippus* sind den Weibchen der Art *Cethosia penthesilea* recht ähnlich, *Danaus chrysippus* wohl noch mehr als *Danaus genutia*. Die in vom Menschen zerstörten Gebieten oft recht häufige Art *Danaus chrysippus* war allerdings im Khao Phra Thaew-Park nicht aufzufinden. In die Ähnlichkeitsgruppe um *Cirrochroa emalea* kann man die beiden *Danaus*-arten nur in geringem Maße einbinden, da letztere in der Regel langsamer, richtungswechselärmer und dichter am Boden fliegen und damit für Freßfeinde vermutlich meist von *Cirrochroa emalea* unterscheidbar sind.

Abbildung 4.26 zeigt, daß *Appias nero* im Beobachtungszeitraum wahrscheinlich häufiger auftrat als die Gesamtheit der anderen Arten in jeder einzelnen Ähnlichkeitsgruppe, daß alle anderen Arten zusammen allerdings die Art *Appias nero* an Zahl übertrafen.

Diskussion:

Während z.B. in Ostafrika die Ausbildung verschiedener Formen innerhalb einer Art im selben Gebiet ausgesprochen häufig auftritt, vor allem im weiblichen Geschlecht, bietet die Art *Appias nero* eines der selteneren Beispiele für den südostasiatischen Raum.

Es ist schwer abzuschätzen, wie groß der Schutz ist, der beiden Formen durch ähnliche ungenießbare Arten zuteil wird (der orangebraunen Form z.B. durch die *Danaus*-arten, der roten Form z.B. durch *Episteme vetula*). Auch ist nichts über die Genießbarkeit der Art *Cethosia penthesilea* bekannt. Ihre nahe Verwandtschaft zu den südamerikanischen Heliconiinen und der RW/s-Wert der Männchen, der genau zwischen

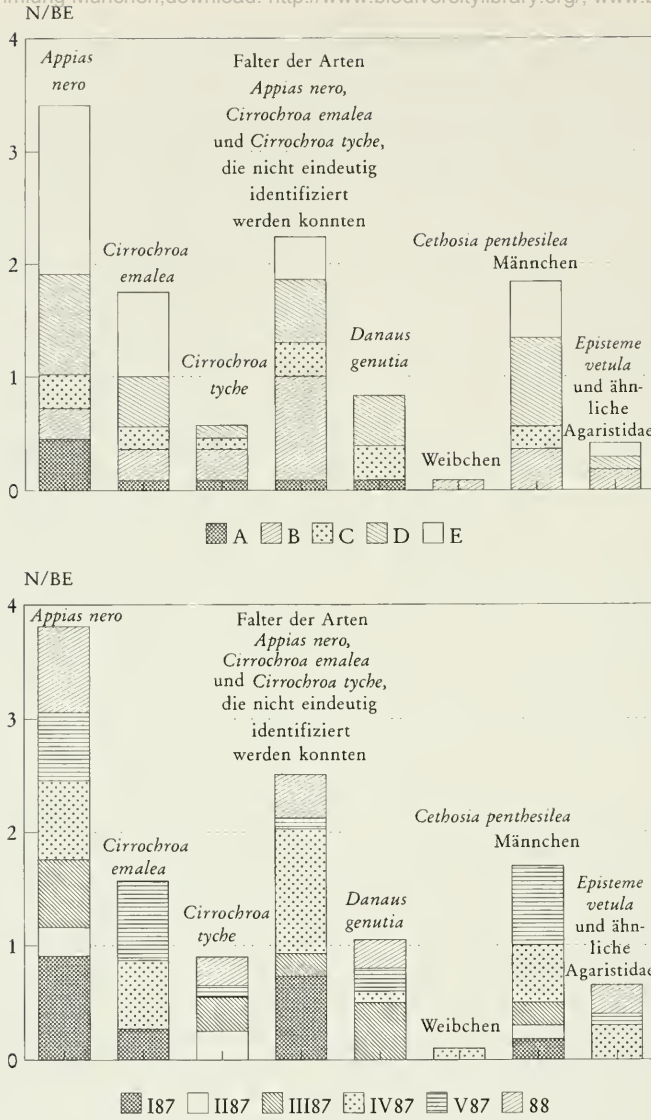


Abb. 4.26. Häufigkeit des Auftretens von *Appias nero* und ähnlichen Arten im Khao Phra Thaew-Park (Phuket, Thailand) in den Zonen A bis E des Beobachtungsweges (obere Graphik) bzw. in den Beobachtungsperioden I87-V87 und 88 (untere Graphik). N/BE: Anzahl pro Beobachtungseinheit ( $\approx 30$  min). Definition der Zonen A-E bzw. Perioden I87-88 s. Kap. 2.2 bzw. 3.2.1.

Bereich I und II liegt (vgl. Kap.4.1.1, S. 25-26), deutet eher auf eine gewisse Giftigkeit dieser Art hin. Allzu groß kann der Schutz nicht sein, da die beiden Formen von *Appias nero* zusammen mit anderen genießbaren Arten die "Vorbilder" zahlenmäßig übertreffen und auch das Flugverhalten nicht zu dem der "Vorbilder" paßt.

Man muß wohl die neue Hypothese (vgl. Kap. 4.5.1.3), die den Nutzen von ähnlichen Arten unterschiedlicher stammesgeschichtlicher Herkunft erklärt, mit ins Spiel bringen. Der Dimorphismus der Art wirkt dabei sicher dem sinnvollen Klassifizierungsbestreben der fliegenden Freßfeinde entgegen und nutzt der Art.

Die Art *Belenois thysa* sieht zwar der Art *Mylothris agathina* ähnlich, speziell im weiblichen Geschlecht (s. Abb. 8.56), fliegend allerdings sind Falter der Art *Belenois thysa* – vor allem die Männchen – von der Art *Mylothris agathina* leicht zu unterscheiden.

Wie Abbildung 4.2 zeigt (S. 27), fliegen Männchen und Weibchen von *Mylothris agathina* richtungswechselärmer als beide Geschlechter von *Belenois thysa*. Der *t*-Test nach STUDENT (Daten s. Tab. 10.2, S. 181) ergibt für die Männchen der beiden Arten einen höchst signifikanten Unterschied bzgl. der *RW/s*-Werte ( $df = 10$ ,  $t \approx 7,14$ ,  $1 - F_{df}(t) \approx 0,0016\%$ ), die Weibchen von *Belenois thysa*, die in zwei Formen auftreten (s. Abb. 8.56), welche in der Färbung gut mit beiden Geschlechtern von *Mylothris agathina* korrespondieren, unterscheiden sich ebenfalls hinsichtlich des *RW/s*-Mittelwertes von den Weibchen von *Mylothris agathina*, und zwar sehr signifikant ( $df = 6$ ,  $t \approx 3,77$ ,  $1 - F_{df}(t) \approx 0,47\%$ ), aber sogar auch noch signifikant von den *Mylothris agathina*  $\delta\delta$  ( $df = 8,5$ ,  $t \approx 2,76$ ,  $1 - F_{df}(t) \approx 2,0\%$ ). Die Weibchen von *Belenois thysa* wechseln allerdings signifikant seltener die Flugrichtung als die Männchen der eigenen Art ( $df = 7,5$ ,  $t \approx 2,87$ ,  $1 - F_{df}(t) \approx 1,4\%$ ).

Nicht überall – früheren Erfahrungen zufolge auch nicht zu jeder Zeit – ist das "Vorbild" häufiger als der "Nachahmer". So trat zwar *Mylothris agathina* im Süden Kenias (Diani Beach, Shimba Hills) zu den Beobachtungszeiten zahlreicher auf als *Belenois thysa*, im Sokoke-Arabuko-Wald jedoch war die Art *Mylothris agathina* kaum auffindbar, während die Art *Belenois thysa* dort sehr häufig anzutreffen war (s. Abb. 4.27 bzw. Tab. 4.24). Es sind jeweils die Häufigkeitszahlen der *Mylothris agathina*  $\delta\delta$  mit den  $\delta\delta$  und den A-Typ- $\varphi\varphi$  von *Belenois thysa* zu vergleichen wie auch die Anzahl der *Mylothris agathina*  $\varphi\varphi$  mit den D-Typ- $\varphi\varphi$  von *Belenois thysa*.

Die Typen wurden wie folgt festgelegt:

Typ A: *Mylothris agathina*  $\delta\delta$  und ähnliche Falter (s. Abb. 8.56)

Typ B: ähnlich wie Typ A, d.h. mit gelben oder ockergelben Hinterflügeln (die Hinterflügel beidseitig oder nur unten gelb), aber ohne orangen Wurzelfleck auf der Unterseite der Vorderflügel

Typ C: Grundfarbe weiß

Typ D: *Mylothris agathina*  $\varphi\varphi$  und ähnliche Falter (s. Abb. 8.56)

Alle Typen weisen zusätzlich mehr oder weniger ausgedehnte schwarze Zeichnungselemente auf.

In Tabelle 4.24 sind die aufgeführten Arten bzw. Formen Gruppen zugeordnet (d. h. den Typen A, B, C und D, s. o.). Tatsächlich ließen sich noch weit mehr Untergruppen bilden, wenn man z.B. die Ausdehnung der schwarzen Zeichnung oder die Gelbfärbung (mehr ockergelb oder mehr schwefelgelb, kräftig gelb oder blaßgelb, Hinterflügel oben und unten oder nur unten gelb gefärbt usw.) genauer analysiert. Die Abbildungen 8.56-58 mögen einen unvollständigen Eindruck von der Vielfalt geben, vor allem im weiblichen Geschlecht.

Verbindet eine Art (Form) zwei solche Gruppen, so ist das entsprechend vermerkt (z.B. A-B: *Belenois thysa*  $\delta\delta$ ). Dabei kann die Art (Form) zwischen den Typen eine Mittelstellung einnehmen oder durch ihre Variabilität – sei sie kontinuierlich oder diskontinuierlich (Polymorphismus) – beiden Typen zuzurechnen sein. Aufgrund der Variabilität innerhalb der Arten, vor allem im weiblichen Geschlecht (s. z.B. die Weibchenformen von *Appias sabina* der Abbildungen 8.56-58), und den verschiedenen verwirklichten Kombinationen der wenigen Farbkomponenten ist eine solche Klassifizierung schwierig und dient nur einer groben Einordnung. So können z.B. Männchen von *Belenois thysa* mit dottergelber Hinterflügelunterseite und weißer Hinterflügeloberseite im schnellen Flug auch den *Appias lastifalern* mit beidseitig gelben Hinterflügeln recht ähnlich sehen etc.

Nicht nur die Weibchen des Typs A von *Belenois thysa*, sondern auch die Männchen dieser Art sehen im Flug den Männchen von *Mylothris agathina* mehr oder weniger ähnlich: Der Basalfleck auf der Unterseite der Vorderflügel kann unterschiedlich groß und mehr gelblich bzw. mehr orange wie bei den *Mylothris agathina*  $\delta\delta$  gefärbt sein. Jedenfalls zeigen die Männchen von *Belenois thysa* alle Übergänge von Formen mit weißer Grundfarbe und gelber Hinterflügelunterseite (Typ B) bis hin zu solchen, die zusammen mit den A-Typ-Weibchen von *Belenois thysa* den Männchen von *Mylothris agathina* recht ähnlich sehen (s. Abb. 8.57, 2. Spalte, 3.-5. Falter).

Die *Belenois thysa*-weibchen vom Typ A lernt man im Laufe der Zeit relativ gut von den Männchen von *Mylothris agathina* zu unterscheiden, wobei ihre Häufigkeit an manchen Orten (s. Abb. 4.27) sicher dazu beiträgt. Sie von den Männchen der eigenen Art zu unterscheiden kostet viel Mühe und ist manchmal sogar unmöglich.

Die Falter von *Mylothris agathina* neigen dazu, sich von den anderen, ihnen ähnlichen Faltern abzusetzen, allerdings nicht völlig, weil die Weibchen von *Mylothris agathina* – begleitet von den Männchen – auch häufig die Futterpflanze ihrer Raupe (*Loranthus*, WILLIAMS 1969) dort finden, wo die "Nachahmer" fliegen.

Da die Übergänge der Falter vom Typ A über Typ B bis hin zum Typ C fließend sind, Typ D aber auch mit Typ B durch Übergänge verbunden ist (vgl. Abb. 8.56-58 und Tab. 4.24), existiert ein Ähnlichkeitskomplex, der nicht zu jeder Zeit und an jedem Ort überwiegend aus ungenießbaren Individuen besteht:

Recht schwierig ist es, die nicht häufigen Weibchen von *Nepheronia argia* (vgl. Tab. 4.24 und Abb. 8.57) von den Männchen von *Mylothris agathina* zu unterscheiden.

Die Art *Mylothris yulei* verbindet die Typen A und C, da die Falter – vom blaß gelborangen Basalfleck der Vorderflügelunter- wie-oberseite abgesehen – rein weiß sind. Diese Art konnte nur in den Shimba Hills angetroffen werden.

Die Weibchen von *Appias sabina* vom Typ A (s. Abb. 8.56-58) kann man mit Männchen der beiden Arten *Mylothris agathina* oder *Belenois thysa*, leichter fast noch mit Faltern der Art *Appias lasti* verwechseln, vor allem, wenn die Hinterflügel mehr schwefel- und nicht ockergelb gefärbt sind und der Wurzelfleck der Vorderflügelunterseite mehr gelb als rötlich orange ausgebildet ist (s. Abb. 8.56, 3. Reihe, 2. Falter). Es treten bei den Weibchen von *Appias sabina* aber auch Formen auf, die den Männchen der eigenen Art gleichen

Tab. 4.24. Häufigkeit verschiedener Tagfalterarten an der kenianischen Küste, die zumindest in einem Geschlecht den Arten *Mylothris agathina* (♂♂ oder ♀♀) oder *Mylothris yulei* ähnlich sehen. ns: nicht schmackhaft, s: genießbar, C\*: Die Flügel der Männchen von *Nepheronia thalassina* sind nur gleich nach dem Schlüpfen weiß, bekommen aber bald einen bläulichen Schimmer, der im Laufe ihres Lebens an Kräftigkeit gewinnt.

Erklärung der Typen s. Text S. 97		Shimba Hills, Diani		Arabuko-Sokoke Forest		Mombasa, Kilifi (Küste)	
Typ	Art, Geschlecht	ns	s	ns	s	ns	s
A	<i>Mylothris agathina</i> ♂♂	39		1		7	
A	<i>Belenois thysa</i> ♀♀ <sup>1</sup>		4		8		0
A	<i>Appias sabina</i> ♀♀ <sup>2</sup>		0		5		0
A	<i>Nepheronia argia</i> ♀♀		3		2		0
A-B	<i>Belenois thysa</i> ♂♂	24			110		0
B	<i>Appias lasti</i> ♂♂		8		0		0
B	<i>Eronia cleodora</i> ♂♂		0		17		1
B-C	<i>Appias lasti</i> ♀♀		2		9		0
B-C	<i>Nepheronia thalassina</i> ♀♀		0		4		0
B-C	<i>Belenois creona</i> ♂♂		8		24		25
C	<i>Catopsilia florella</i> ♂♂		3		5		4
C	<i>Belenois gidica</i> ♂♂		0		1		4
C	<i>Nepheronia buqueti</i>		0		0		4
C	<i>Nepheronia argia</i> ♂♂		2		7		0
C*	<i>Nepheronia thalassina</i> ♂♂		3		16		0
C	<i>Appias sabina</i> ♂♂		0		27		0
C	<i>Dixeia charina liluma</i>		3		5		2
C	<i>Appias epaphia</i> ♂♂		0		29		0
C-A	<i>Appias sabina</i> ♀♀ <sup>2</sup>		0		3		0
C-A	<i>Mylothris yulei</i>	59		0		0	
D	<i>Mylothris agathina</i> ♀♀	13		2		6	
D	<i>Belenois thysa</i> ♀♀ <sup>1</sup>		5		6		0
D-B	<i>Belenois creona</i> ♀♀		3		3		8
D-B	<i>Eronia cleodora</i> ♀♀		1		3		0
D-B	<i>Catopsilia florella</i> ♀♀		3		6		2

<sup>1</sup> Die Weibchen von *Belenois thysa* treten an der kenianischen Küste in zwei Hauptformen auf:

Typ A: ähnlich den Männchen von *Mylothris agathina*

Typ D: ähnlich den Weibchen von *Mylothris agathina*

Die Weibchen von *Appias sabina* treten an der kenianischen Küste in zwei Hauptformen auf:

Typ A: ähnlich den Männchen von *Mylothris agathina*

Typ C-A: ähnlich, aber nicht mit gelben, sondern weißen Hinterflügeln



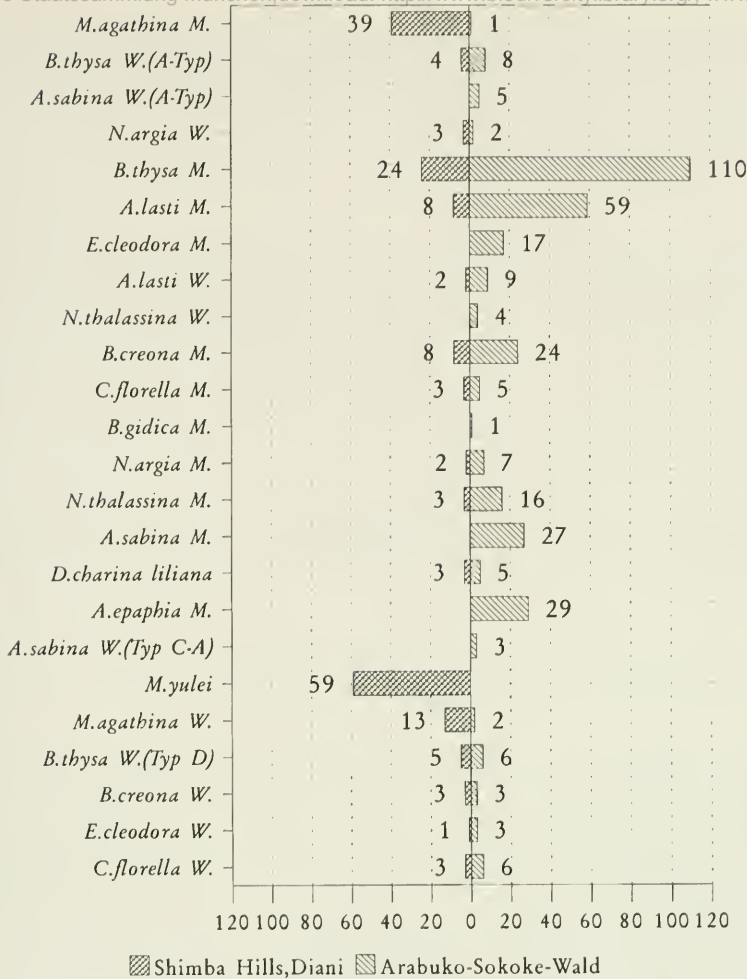


Abb. 4.27. Häufigkeit des Auftretens verschiedener Tagfalterarten an der kenianischen Küste, die zumindest in einem Geschlecht den Männchen oder Weibchen der Art *Mylothris agathina* oder der Art *Mylothris yulei* ähnlich sehen. Genaue Daten s. Tab. 4.24, Erklärung der Typen s. Text S. 97.

(Typ C-A), d.h. ohne gelbe Hinterflügel, aber im Gegensatz zu den Männchen mit orangem Basalfleck auf der Unterseite der Vorderflügel (s. Abb. 8.58). Die *Appias sabina* ♀♀ mit kräftig gelben Hinterflügeln (s. Abb. 8.57) stellen eine Verbindung zwischen den Männchen von *Mylothris agathina* und beiden Geschlechtern der Art *Appias lasti* her, welche ihrerseits wiederum einer Weibchenform von *Nepheronia thalassina* gleicht (s. Abb. 8.57).

Bezieht man einerseits noch die überwiegend weiß wirkenden Männchen von *Eronia cleodora* und von *Belenois creona* mit gelber Hinterflügelunterseite mit ein (s. Abb. 8.57) und bedenkt, daß gewisse Weibchenformen von *Appias sabina* (Typ C-A) und die soeben erwähnten Arten im schnellen Flug durchaus auch bereits mehr weiß als gelb wirken (s. Abb. 8.57, 4. Reihe, 1. Falter), so lassen sich an diese Ähnlichkeitsgruppe auch die Falter mit weißer Grundfarbe anschließen (s. Abb. 8.58).

Da die Weibchen von *Catopsilia florella* weiß wie die Männchen oder gelb sein können (s. Abb. 8.50 und 8.58), wird durch diese Art und die Arten *Belenois creona* und *Eronia cleodora*, deren Weibchen ebenfalls gelb sein können, möglicherweise noch eine Brücke zu anderen gelben Faltern (z.B. *Colotis protomedea*, s. Abb. 8.50, *Eurena spec.*, s. Abb. 8.48, etc.) geschlagen.

In Wäldern der kenianischen Küste sammelt sich längs gewisser Waldwege oder an manchen Waldrändern ein solches Gewirr von ähnlichen Arten bzw. Formen an, daß es unmöglich ist, all diese Falter im Flug eindeutig zu identifizieren. Immer wieder erkennt man häufiger auftretende Arten und Formen und mißidentifiziert unter diesen fliegende seltenere Arten und Formen. Die Abbildungen 8.56, 8.57 und 8.58 sollen einen Eindruck von der Vielfalt vermitteln.

Diskussion:

Die Ähnlichkeit der Arten *Mylothris agathina* (Männchen), *Belenois thysa* und *Appias sabina* (Weibchen) ist lange bekannt, die Arten sind z.B. in WICKLER (1968) zusammen mit der Art *Dixeia orbona vidua* (Weibchen), die an der kenianischen Küste nirgends angetroffen werden konnte, als Beispiel für Batesche Mimikry abgebildet, wenn auch z.T. unter ungültigen wissenschaftlichen Namen. Die Abbildung könnte noch um die Weibchen der Art *Nepheronia argia* ergänzt werden.

Die lapidare Feststellung, alle genannten Arten (teilweise nur die Weibchen) seien Batesche Nachahmer der ungenießbaren *Mylothris agathina* ♂♂, stößt auf Widersprüche:

- Die "Nachahmer" vom Typ A übertreffen mancherorts (z.B. Arabuko-Sokoke-Wald) und zu manchen Zeiten die Vorbilder zahlenmäßig erheblich.
- Die "Nachahmer" sind durch ihr Flugverhalten oft von den Vorbildern unterscheidbar. Die Tatsache, daß die *Belenois thysa* ♀♀ signifikant seltener die Flugrichtung wechselten als die ♂♂, kann auch daran liegen, daß Weibchen vieler Arten mit ihrem schwereren Hinterleib nicht so rasant fliegen können wie die Männchen (OWEN 1971, MARDEN 1992).
- Die "Nachahmer" sehen aufgrund ihrer Flugweise in der Luft auch anderen Arten bzw. Formen ähnlich, die sich vom Vorbild deutlicher abheben. Es treten bei ihnen nichtmimetische neben mimetischen Formen auf ähnlich wie bei *Heliconius doris* (Heliconiinae), eine Art, die als schwaches Müllersches Vorbild gilt (HUHEEY 1976, 1980b, 1988).

Besser lassen sich all diese Fakten erklären, wenn man auch die Schutzwirkung der Ähnlichkeit nicht näher verwandter, genießbarer Arten (Formen) mit ins Spiel bringt (vgl. Kap. 4.5.1.3). Es ergibt sich folgendes Bild:

Da die Art *Mylothris agathina* nicht selten in vom Menschen beeinflussten Gebieten recht häufig auftritt, ja mitunter sogar in großen Mengen nach Regenfällen in Gärten umherfliegt, ist es eher unwahrscheinlich, daß sie früher deutlich häufiger war als die Art *Belenois thysa*, die wohl nur in geringerem Maße als Kulturfolger anzusehen ist (LARSEN 1991).

Die schnell fliegenden Männchen von *Belenois thysa* sind durch ihre Flugweise von den *Mylothris agathina* ♂♂ unterscheidbar und genießen deshalb vermutlich wenig Schutz.

Die den Männchen der eigenen Art ähnlichen Weibchen von *Belenois thysa* (Typ A) sind wohl, da sie – ähnlich wie viele Weißlingsweibchen (vgl. Kap. 4.6.2) – langsamer und weniger, mehr zwischen den Pflanzen fliegen, durch die Männchen der eigenen Art und die Männchen von *Mylothris agathina* geschützt, wenn auch nach ganz unterschiedlichen Prinzipien.

Die andere Weibchenform von *Belenois thysa* (Typ D) profitiert hauptsächlich durch ihre Ähnlichkeit zu den ungenießbaren Weibchen von *Mylothris agathina*.

Die Tatsache, daß die Weibchen von *Belenois thysa* sich im Flugverhalten der Art *Mylothris agathina* nähern, aber doch häufiger die Flugrichtung wechseln als das Vorbild und sich sehr dicht zwischen den Blättern und im Gestrüpp aufhalten, mag auf die nicht allzu große Qualität des Schutzes hindeuten. Etwas besser geschützt erscheinen z.B. die nicht häufigen Weibchen von *Nepheronia argia*, die im Flug von den Vorbildern kaum zu unterscheiden sind, wobei die Seltenheit wohl einem Erlernen der geringen Unterschiede zum Vorbild entgegenwirkt.

Alles in allem kann man feststellen, daß die Nachahmung der Art *Mylothris agathina* im Sinne Batescher Mimikry nur ein Grund für die Ähnlichkeit dieser Arten sein kann. Mindestens ebenso wichtig – wenn nicht sogar noch bedeutsamer – ist wohl die Tatsache, daß Freßfeinden Vertreter verschiedener Gattungen fliegend vielfach ähnlicher erscheinen als Arten derselben Gattung.

Die Art *Mylothris yulei* mag an eng begrenzten Stellen als ungenießbares Mitvorbild dienen (z.B. Shimba Hills). Doch scheint sie direkt an der kenianischen Küste extrem lokal oder gar nicht aufzutreten (TALBOT 1944, LARSEN 1991).

Welchen Grund kann man nunmehr dafür angeben, daß an der kenianischen Küste ein derartiges

Gewirr von ähnlichen Arten bzw. Formen zu finden ist, das es immer schwierig, ja oft sogar unmöglich macht, einzelne Falter im Flug artlich zu differenzieren, obwohl der Komplex insgesamt sehr vielgestaltig ist und sehr wohl mehrere Ähnlichkeitsgruppen unterschieden werden können?

Von der oben bereits diskutierten Bateschen Mimikry mit dem Problem, daß wenigen Vorbildern ein Heer genießbarer Nachahmer gegenübersteht, einmal abgesehen, läßt sich zusätzlich der Nutzen der Ähnlichkeit genießbarer Arten nach der neuen Hypothese (Kap. 4.5.1.3) ins Spiel bringen. Nach dieser Hypothese genießen die am Komplex beteiligten Arten und Formen einen gewissen Schutz, die selteneren mehr als die häufigeren.

Das kann möglicherweise ein Grund dafür sein, daß sehr seltene nichtmimetische Arten bzw. Formen in manchen Gebieten nicht aussterben. In diesem Zusammenhang seien zwei an der kenianischen Küste recht seltene Weibchenformen von *Papilio dardanus* erwähnt, die nicht besonders gut zu Acraeinen- und Danainenvorbildern passen (s. Abb. 8.59). Eine der beiden Weibchenformen sieht einer Weibchenform von *Pseudacraea lucretia* (ebenfalls nicht häufig) ähnlicher als den Vorbildern (s. Abb. 8.59), was sich vielleicht bei entsprechender Seltenheit nicht so nachteilig auswirkt.

Inwieweit "apostatic selection" (OWEN 1971) beim Erhalt dieser seltenen Arten bzw. Formen eine Rolle spielt, ist schwer abzuschätzen. Direkte Hinweise aus den Faltergemeinschaften der kenianischen Küste für die Richtigkeit der Hypothese ließen sich nicht finden. Nach dieser Theorie sollen seltene, von allen anderen Faltern deutlich abweichende Formen einen Selektionsvorteil dadurch besitzen, daß die Vögel normalerweise keine Suchbilder für diese Formen entwickeln und unbekannte Nahrung nicht so ohne weiteres probieren. Jedenfalls ließen sich bei auffälligen, abweichenden, aber seltenen Formen gewisser Arten immer auch ähnliche Arten bzw. Formen entdecken, wenn auch nicht immer in großer Zahl und auch nicht an allen Orten und zu jeder Zeit.

#### 4.6.5. *Amauris ochlea* und ähnliche Arten an der kenianischen Küstenregion (Abb. 8.32; mit Diskussion)

Wie Tabelle 4.15 und Abbildung 4.15 (S. 64 und 65) zeigen, flogen Anfang August 1988 im Shimba Hills-Park (Makadara-Wald) viele schwarzweiße Falter verschiedener Gattungen und Familien. Die abgrenzbare Ähnlichkeitsgruppe um *Amauris niavius* ist bereits in Kapitel 4.4.3.1 abgehandelt.

Bei den nunmehr noch zu besprechenden schwarzweißen Faltern handelt es sich um *Amauris ochlea* (Danainae), *Hypolimnas deceptor* (Nymphalidae), *Pseudacraea eurytus* ♀ (Nymphalidae), *Pseudacraea lucretia* ♂, ♀ z.T. (Nymphalidae), *Acraea satis* ♀ (Acraeinae), *Acraea natalica* ♀ z.T. (Acraeinae), *Acraea esebria* ♀ (Acraeinae), *Appias epaphia* ♀ (Pieridae), *Colotis ione* ♀-f. *natalensis* (Pieridae), in geringerem Maße auch *Acraea encedon* ♀ (Acraeinae) und *Neptis* spec. (Nymphalidae).

Bezieht man zu den Daten des Shimba Hills-Parks die Situation im Wald bei Diani und im Arabuko-Sokoke-Wald mit ein, so ergeben sich folgende bemerkenswerte Tatsachen:

Im Arabuko-Sokoke-Wald fehlen weitgehend die ungenießbaren Vorbilder der Familie Danainae (*Amauris ochlea*, auch *Amauris niavius*), die Vorbilder aus der Familie Acraeinae (Weibchen von *Acraea satis*, Weibchen von *Acraea natalica* und einige andere seltener schwarze-weiße Weibchenformen anderer Acraeaarten) treten zahlenmäßig stark zurück.

Im Gebiet der Shimba Hills trat zwar zur Beobachtungszeit das Vorbild *Amauris ochlea* in großen Mengen auf (s. Abb. 4.15, untere Graphik), jedoch – wie auch die *Euploca*-falter im Khao Phra Thaeu-Park – sondern sie sich großenteils ab, so daß im Wald selbst wiederum die "Nachahmer" in der Überzahl waren, während die Art *Amauris ochlea* zu Hunderten in einigen Kilometer Entfernung an krautigen Pflanzen anzutreffen war.

Die Art *Danaus chrysippus* (s. Abb. 8.59) – nebenbei bemerkt – sondert sich extrem ab. Sie war im Grasland fernab von den beobachteten Falteransammlungen recht häufig anzutreffen. Nie jedoch konnte zu den Beobachtungszeiten ein Exemplar zwischen den Ansammlungen der anderen Arten entdeckt werden.

Die ungenießbaren Acraeinen- und Danainenvorbilder wechseln selten die Flugrichtung pro Sekunde, die "Nachahmer" ebenfalls (s. Abb. 4.2, S. 27). Erschreckt ändern manche "Nachahmer" ihr Flugverhalten höchst signifikant, indem sie auf einen richtungswechselreichen Zickzackflug umstellen (s. *Hypolimnas deceptor*, Tab. 4.2, S. 30).

In Abbildung 4.15 (untere Graphik) sind die häufigeren schwarz-weißen Arten der Tab. 4.15 ohne die Gattung *Neptis*, deren Arten im Flug wohl doch recht selten mit Faltern der zu besprechenden Ähnlich-



keitsgruppe verwechselt werden dürften, zahlenmäßig dargestellt. Generell läßt sich sagen, daß die ungenießbaren *Acrae*inenvorbilder zwar dort fliegen, wo sich auch die "Nachahmer" zu Grüppchen ansammeln, aber je nach Ort (oder Zeit) nicht in ausreichender Zahl, um den "Nachahmern" im Sinne Batescher Mimikry genügend Schutz zu bieten. Die giftige Danainenart *Amauris ochlea* trat im August 1988 im Shimba Hills-Park zwar in großen Mengen auf, die Falter sonderten sich aber ab, wie schon gesagt. Sie waren direkt bei den Ansammlungen der anderen Falter kaum zu finden. Beobachtungen von LARSEN (1991) – ebenfalls in den Shimba Hills – scheinen das zu bestätigen.

#### Diskussion:

Da gewisse "Nachahmer" durchaus in der Lage wären, durch schnelle Richtungswechsel während des Fluges das Risiko, gefangen zu werden, zu vermindern (vgl. *Hypolimnas deceptor*, Abb. 4.2 und Tab. 4.2), es normalerweise aber nicht tun, muß angenommen werden, daß der Schutz durch ihre äußerliche Ähnlichkeit – auch im Flugverhalten – mit dem Vorbild (in erster Linie wohl mit dem häufigen Vorbild *Amauris ochlea*) mehr Selektionsvor- als -nachteile bringt, auch wenn die Vorbilder sich wenigstens teil- bzw. zeitweise absetzen.

Man kann annehmen, daß die genießbaren schwarz-weißen Arten (Formen), die sogar z.T. verschiedenen Familien angehören, von ihrer Ähnlichkeit im Sinne der neuen Hypothese (vgl. Kap. 4.5.1.3) profitieren. Ihre Tracht liefert ihnen aber – je nach Ort oder Zeit – auch einen gewissen Schutz als Batesche Nachahmer.

Die schwarz-weißen Weibchen der *Acraea*arten, die nur in geringer Zahl auftraten, sonderten sich nicht ab, sondern flogen grundsätzlich zwischen den Nachahmern. Die Begründung dafür könnte sein:

Es bringt wahrscheinlich auch einer seltenen, geschützten Art mehr Vorteile, sich zwischen häufigeren, ungeschützten Arten aufzuhalten als sich abzusondern, da ja seltene warngefärbte, ungenießbare Arten unter Druck geraten können, wenn keine anderen Mitglieder eines Müllerschen Ringes mit derselben Warnfärbung vorhanden sind (TURNER 1984a, vgl. Kap. 4.4.2.2.).

Natürlich wäre es für diese *Acraea*weibchen vorteilhaft, sich zu den sich absondernden *Amauris ochlea*faltern zu gesellen, so wie es die *Delias*arten gerne tun (vgl. Kap. 4.4.1.2., S. 49). Es mag vielleicht Zufall sein, daß solch eine Anpassung noch nicht erfolgt ist. Es ist aber auch zu bedenken, daß Weibchen geeignete Futterpflanzen für die Raupen aufsuchen müssen. Zu diesem Zweck zerstreuen sie sich wohl auf der Suche nach geeigneten Eiablagestellen ohnehin mehr.

Auch im Khao Phra Thaeu-Park wurden während der Regenzeit die Falteranhäufungen der *Euploea*arten kleiner und parallel dazu tauchten immer mehr dieser Arten an anderen Stellen in geringer Zahl oder gar einzeln auf (vor allem die Weibchen von *Euploea mulciber*, vgl. Kap. 4.4.1.2.).

Müßten also von seltenen, ungenießbaren Arten größere Wege zu Ansammlungen häufigerer, geschützter Arten zurückgelegt werden, so könnte die Gefährdung unterwegs größer sein als der Nutzen solchen Tuns, zumal wenn die Futterpflanze der Raupe nicht in der Nähe wächst.

Daß diese selteneren ungenießbaren Falter in den Ansammlungen genießbarer Falter "willkommen" sind, steht außer Zweifel, da sie ja eine geringe Schutzwirkung für die "Nachahmer" entfalten. Über die Gründe, warum es für die ungenießbaren Falter selbst auch besser ist, sich solchen Gruppierungen anzuschließen, kann man vorerst nur spekulieren. Möglicherweise spielt es auch eine Rolle, daß in einer Gruppe von Faltern der einzelne besser geschützt ist als ein solitäres Individuum (HAMILTON 1971).

#### 4.7. Abschließende Diskussion

Die Aussage, alle Ähnlichkeiten in tropischen Schmetterlingsgemeinschaften lassen sich durch konvergente und parallele Evolution und Advergenz erklären (BROWER & BROWER 1972), scheinen die vorliegenden Untersuchungsergebnisse weitgehend zu bestätigen. Durch Anwendung der Theorien von BATES (1862) und MULLER (1878) jedoch lassen sich viele erstaunliche Ähnlichkeiten gar nicht oder nur zum Teil verstehen.

Konvergente und parallele Evolution kann eben auch zu "Verwirrgenossenschaften" genießbarer Falter (Theorie s. auch Kap. 4.5.1.3, S. 72) führen bzw. sie erhalten, nicht nur zu Warngenossenschaften wie bei der Müllerschen Mimikry. Gleichen sich nicht näher verwandte Arten im Flug, so muß wohl die Erfolgsquote bei der Jagd auf fliegende Falter durch insektenfressende Vögel bzgl. solch einer Ähnlichkeitsgruppe absinken, falls die beteiligten Arten auf Attacken unterschiedlich reagieren, was bei nur



In Tabelle 4.25 sind der besseren Übersichtlichkeit wegen Gemeinsamkeiten und Unterschiede von Müllerscher (A) und Batesscher (B) Mimikry und des neuen Konzepts der Verwirrenossenschaften genießbarer Arten (C) einander gegenübergestellt. Als Grundlage diente eine informative Tabelle aus HUIFFEY (1988).

Wo die Bedingungen nicht klar definiert sind wie in einem Batesschen Vorbild-Nachahmer-System, wo der Freßfeind wohlschmeckende und ungenießbare Beute nicht unterscheiden kann, kann er keine beste Strategie entwickeln (TURNER et al. 1984). Dasselbe muß auch gelten, wenn verwandtschaftlich sich nicht nahestehende Arten zusammen auftreten, sich im Flug recht ähnlich sehen, auf Angriffe der Freßfeinde aber verschieden reagieren.

Während im Fall der Müllerschen Mimikry Vorbild, Nachahmer und Freßfeind von der Ähnlichkeit profitieren, bei der Batesschen Mimikry jedoch nur der Nachahmer, nicht aber das Vorbild und auch nicht der Freßfeind (BENSON 1977, HUIFFEY 1984), ziehen bei der konvergenten Farbmusterentwicklung bei nicht näher verwandten, genießbaren Arten (C) Vorbild und Nachahmer Nutzen aus der Ähnlichkeit, nicht aber der Freßfeind, der durch die Verminderung seines Fangerfolges geschädigt wird. Wird eine Schmetterlingsart viel häufiger als die andere, so nimmt der Schutz der häufigeren stark ab zugunsten der selteneren, da sich der Freßfeind wahrscheinlich auf die häufigere einstellt, d.h. in Bezug auf sie seine Jagdmethode optimiert. Bezeichnen wir einen Selektionsvorteil mit "+", einen Selektionsnachteil mit "-", so ergibt sich folgendes Schema:

	A	B	C
Vorbild	+	-	+
Nachahmer	+	+	+
Freßfeind	+	-	-

Aus den ersten beiden Zeilen des Schemas (Vorbild und Nachahmer) ergibt sich, daß in den Fällen A und C die am Mimikryring beteiligten Arten einander immer ähnlicher werden können, ja daß oft eine seltene Art (Form) von der häufigeren aufgesaugt wird (für den Fall der Müllerschen Mimikry vgl. SHEPPARD et al. 1985, TURNER 1988).

Aus der 2. Spalte (B) resultiert, daß im Falle Batesscher Mimikry sich das Vorbild absetzt (HUIFFEY 1984), während der Nachahmer zum Vorbild hin advergiert (BROWER & BROWER 1972).

Aus der 3. Zeile (Freßfeind) ergibt sich, daß es sich im Falle Müllerscher Mimikry als vorteilhaft erweisen kann, wenn die Falter langsam, richtungswechselarm fliegen und eine Wartracht besitzen. Im Gegensatz dazu fliegen die Falter im Fall C schnell mit häufigen Richtungswechseln, s. folgendes Schema:

Flugverhalten	A	B	C
Vorbild	langsam, richtungswechselarm	langsam, richtungswechselarm	schnell, richtungswechselreich
Nachahmer	langsam, richtungswechselarm	langsam, richtungswechselarm	schnell, richtungswechselreich

Im Falle Müllerscher Mimikry (A) können die Falter langsam fliegen, sich also dem Freßfeind als ungenießbar zu erkennen geben.

Im Gegensatz dazu fliegen die Falter im Fall C schnell mit häufigen Richtungswechseln. Eine langsame, richtungswechselarme Flugweise verbietet sich für die meisten genießbaren Falter von vornherein, da sie so ganz leicht von Freßfeinden im Flug erbeutet werden könnten.

Handelt es sich um Batessche Mimikry (B), würde eine schnelle Flugweise den Nachahmer vom Vorbild unterscheidbar machen und die Schutzwirkung der morphologischen Ähnlichkeit des genießbaren Nachahmers zum ungenießbaren Vorbild wohl weitgehend zerstören.

Die Forderung, bei Batesscher Mimikry müsse das Vorbild häufiger als der Nachahmer sein, sollte besser umformuliert werden. Batessche Mimikry bietet dann dem genießbaren Nachahmer ausreichend Schutz, wenn die Freßfeinde bei Attacken auf die für sie nicht unterscheidbaren Falter mit größerer Wahrscheinlichkeit auf das Vorbild als auf den Nachahmer treffen.

Das kann der Fall sein, wenn die Vorbilder vor den Nachahmern auftreten und der Freßfeind sein Interesse an Faltern der entsprechenden Wartracht bereits verloren hat, wenn die Nachahmer erscheinen,

Tab. 4.25. Vergleich zwischen Müllerscher (A) und Batescher Mimikry (B) und der konvergenten Farbmusterentwicklung bei genießbaren Arten (C). Als Basis diente eine Tabelle (Table 1) aus HUFEEY (1988), die abgewandelt und entsprechend ergänzt wurde.

	A	B	C
(1) Freßfeind	COTT 1940 Der Freßfeind erlernt die Warntracht und vermeidet so ungenießbare Beute.	COTT 1940 Der Freßfeind wird getäuscht, da genießbare Arten die Warntracht ungenießbarer Arten imitieren.	Der Freßfeind kann die genießbaren Arten nicht sinnvoll nach dem Flug- bzw. Fluchtverhalten klassifizieren, weil nah verwandte Arten, ja sogar Formen derselben Art, sehr verschieden aussehen und sich mitunter auch unterschiedlich verhalten, während stammesgeschichtlich sich fernstehende Arten im Flug kaum zu unterscheiden sind.
(2) Häufigkeit von Vorbild und Nachahmer	COTT 1940 Keine Einschränkung: Je höher die Individuenzahl, desto besser der Schutz für das einzelne Lebewesen	COTT 1940, TURNER 1984a Die Nachahmer müssen seltener als die Vorbilder sein. Wird der Nachahmer zu häufig, so steigt die Bereitschaft zu (probeweisen) Attacken beim Freßfeind stark an. <sup>1</sup>	Keine Einschränkung: Ähnlich wie im Fall A genießt jedoch die seltenere Art bei abweichendem Flug- und Fluchtverhalten einen stärkeren Schutz als die häufigere, auf die sich der Freßfeind in der Regel besser einstellen können wird. Wird eine Art in ihrer Ähnlichkeitsgruppe sehr häufig gegenüber allen anderen, so läßt die Schutzwirkung für sie nach. Nimmt der Nachahmer an Zahl zu, so wächst der Vorteil für das Vorbild, für den Nachahmer nimmt er ab.
	SHEPPARD 1958 Alle Arten können in beliebiger Häufigkeit auftreten.	SHEPPARD 1958 Das Vorbild muß in der Regel häufiger als der Nachahmer sein. Andernfalls könnte der Freßfeind nicht lernen, Tiere mit der entsprechenden Warntracht zu meiden.	
	TURNER et al. 1984 Nimmt der Nachahmer an Zahl zu, wächst der Vorteil für beide Arten.	TURNER et al. 1984 Nimmt der Nachahmer an Zahl zu, so vermindert sich der Vorteil für ihn selbst, das Vorbild wird stärker attackiert.	
(3) Häufigkeitsabhängigkeit	HUFEEY 1984 nein	HUFEEY 1984 ja, Häufigkeit des Nachahmers hängt von der Häufigkeit des Vorbilds ab.	Der Vorteil für eine Art hängt von ihrer relativen Häufigkeit und ihrem Flug- bzw. Fluchtverhalten ab: Je seltener die Art, je abweichender ihr Flug- bzw. Fluchtverhalten, umso besser die Schutzwirkung.
(4) Genauigkeit der mimetischen Ähnlichkeit	COTT 1940, HUFEEY 1988 nicht notwendigerweise groß	COTT 1940 groß: Nachahmer muß mit Vorbild verwechselt werden. <sup>2</sup>	Die Ähnlichkeit muß nur im schnellen Flug groß sein, da die genießbaren Arten nicht langsam mit wenigen Richtungswechseln fliegen können, ohne ihr Leben stark zu gefährden: Je größer die Ähnlichkeit im schnellen Flug umso besser
(5) Art der Ähnlichkeit		SHEPPARD 1958 Die Ähnlichkeit beschränkt sich auf äußerlich sichtbare Strukturen, Färbung, Zeichnung oder Verhalten.	Siehe B !

	A	B	C
(6) Genießbarkeit und Färbung	SHEPPARD 1958 Alle Arten besitzen eine Warntracht und sind geschützt.	SHEPPARD 1958 Das Vorbild muß relativ unge- nießbar oder anderweitig geschützt sein, es muß auffällig gefärbt sein.	Alle Arten genießbar; im schnellen Flug sind formauflösen- de Färbungen und Zeichnungen wohl besonders geeignet.
(7) Polymorphis- mus	SHEPPARD 1958 selten	SHEPPARD 1958 häufig	häufig; Der Grad an Verwirrung der Freißeinde nimmt durch Polymorphismus zu, so daß sie die Falter nicht mehr sinnvoll (nach ähnlichem Flug- bzw. Flucht- verhalten) klassifizieren können.
(8) Täuschung	HUHEEY 1984 nein	HUHEEY 1984 ja	nein, aber Verhinderung sinnvoller Klassifizierung
(9) Wer profitiert von der Ähn- lichkeit?	FISHER 1958, HUHEEY 1984 Vorbild: ja <sup>1</sup> Nachahmer: ja <sup>1</sup> Freißeind: ja	HUHEEY 1984 Vorbild: nein Nachahmer: ja Freißeind: nein	Vorbild: ja <sup>1</sup> Nachahmer: ja <sup>3</sup> Freißeind: nein
(10) Verteilung im Raum	HUHEEY 1984 Sammeln sich die Falter an einer Stelle an, so wird der Lernerfolg beim Freißeind gesteigert.	HUHEEY 1984 Gleichmäßige Verteilung der Nachahmer, so daß der Freißeind nicht wiederholt mit ihnen zusammentrifft und so lernen kann.	Fliegen mehrere verschiedene Arten am selben Ort, so führt das zur Verwirrung des Freißeindes.
(11) Vorkommen am selben Ort	HUHEEY 1984 ja, aber nicht strikt	SHEPPARD 1958, HUHEEY 1984 ja, ganz allgemein strikt	ja: strikt
(12) Vorkommen zur selben Zeit	HUHEEY 1984 ja, aber nicht strikt	COTT 1940, HUHEEY 1984 ja, aber nicht so strikt, wie man früher glaubte (SHEPPARD 1958) <sup>1</sup>	ja, aber nicht ganz strikt
(13) Verhalten	HUHEEY 1984 auffällig, langsamer Flug	SWYNNERTON 1915a, HUHEEY 1984 Der Nachahmer verhält sich eher unauffällig wie kryptisch gefärbte Arten.	schneller Flug mit häufigen Richtungswechseln, scheu bzw. vorsichtig
(14) Zähigkeit und Langlebigkeit	HUHEEY 1984 ja	HUHEEY 1984 Vorbilder: ja Nachahmer: nein	nein
(15) Evolutions- tendenz	HUHEEY 1984, TURNER et al. 1984 Konvergenz	BROWER & BROWER 1972, HUHEEY 1984, TURNER et al. 1984 Advergenz: Nachahmer adver- gieren zu den Vorbildern hin, Vorbilder versuchen zu "entkommen".	Konvergenz

<sup>1</sup> Trotz alledem möchte man meinen, daß ein Teilschutz immer noch besser ist als gar kein Schutz. Aus zwei Gründen jedoch kann ein System mit Nachahmern, die häufiger sind als die Vorbilder, in der Regel nicht über lange Zeit hinweg erhalten bleiben: Zum einen müssen die Nachahmer so langsam fliegen wie die Vorbilder, um nicht von ihnen unterscheidbar zu werden. Damit erhöht sich für die Nachahmer das Risiko, getötet zu werden, durch das langsame Fliegen mehr als sich die Überlebenschancen vergrößern durch den Vorteil, von Zeit zu Zeit fälschlicherweise in Ruhe gelassen zu werden. Zum anderen führt der starke Selektionsdruck auf die Vorbilder dazu, daß sie sich zeitlich bzw. örtlich von den Nachahmern absetzen.

<sup>2</sup> Da die Vorbilder in der Regel langsam fliegen, müssen auch die Nachahmer langsam fliegen, damit sie nicht durch ihr Flugverhalten von den Vorbildern unterschieden werden können. Die Ähnlichkeit muß größer sein als im Fall C.

<sup>3</sup> Die seltenere Art zieht bei gleicher Genieß- bzw. Ungenießbarkeit größeren Nutzen aus der Ähnlichkeit.

<sup>4</sup> Vorbild und Nachahmer müssen nicht immer zur selben Zeit auftreten (ROTHSCHILD 1963, HUHEEY 1980a, 1984, BRODIE 1981, GILBERT 1983, WALDBAUER 1988).

Möglichst genaue Überstimmung im äußeren Erscheinungsbild zwischen Vorbild und Nachahmer bei der Bateschen Mimikry, wie sie von vielen Forschern immer wieder gefordert wurde (COTT 1940, PASTEUR 1982, POUGH 1988, HUBBEY 1988, WALDBAUER 1988), erhöht sicher den Schutz der Nachahmer deutlich. Damit der Nachahmer nicht vom Vorbild unscheidbar wird, muß er nicht nur die auffällige Warntracht des Vorbilds, sondern auch dessen langsame, richtungswechselarme Flugweise kopieren, die es natürlich einem Freißeind leichter macht, auf geringe Unterschiede zu achten.

Doch kann auch ungenaue Ähnlichkeit zwischen Vorbildern und Bateschen Nachahmern recht wirkungsvoll sein (s. auch MUEHLMANN 1934, WINDECKER 1939, DUNCAN & SHEPPARD 1965, BROWER 1958a, BROWER, ALCOCK & BROWER 1971), und zwar

- wenn ein Nachahmer zwar keinem Mitglied eines Müllerschen Mimikryringes, die ja einander nicht so perfekt kopieren müssen (COTT 1940), besonders gleicht, aber vielen doch so ähnlich sieht, daß er dem generalisierten Bild entspricht, das die Freißeinde von den für sie ungenießbaren Faltern des Ringes entwickeln.
- wenn der Nachahmer sehr selten zwischen viel häufigeren Vorbildern auftritt.
- wenn er die Fähigkeit besitzt, attackiert im letzten Augenblick dem Freißeind blitzschnell auszuweichen.

Je unangenehmer außerdem die Erfahrungen mit einem Vorbild (z.B. *Pachliopta aristolochiae*) für einen Freißeind sind, desto weniger präzise darf die Mimikry durch den Nachahmer sein (BROWER & BROWER 1965, DUNCAN & SHEPPARD 1965, CZAPLICKI et al. 1976, GOODALE & SNEDDON 1977, POUGH 1988). Auch attraktive alternative Beute läßt eine ungenauere Mimikry zu (SCHULER 1974).

Bei Fall C (Konvergenzgruppen genießbarer Arten) ist keine besonders große Ähnlichkeit zu erwarten, da die beteiligten Arten sich nur im schnellen Flug gleichen müssen und oft wohl auch nur auf den ersten Blick.

Da Batesche Mimikry nur wirken kann, wenn Vorbild und Nachahmer am selben Ort und zur selben Zeit auftreten, sind Fälle von Vorbild-Nachahmer-Paaren seltener als Müllersche Mimikryringe, an welche sich Batesche Nachahmer angehängt haben. Die Fixierung eines Nachahmers auf nur ein Vorbild schränkt ihn auf das Verbreitungsgebiet und die Flugzeit des Vorbildes ein, weil die falsche Warntracht dem Nachahmer außerhalb dieser beiden limitierenden Faktoren schwere Nachteile bringt. Oft gelingt es allerdings solchen Nachahmern mit nur einem passenden Vorbild, durch Ausbildung von Unterarten bzw. Formen in verschiedenen Gebieten sich unterschiedlichen Vorbildern anzugleichen.

Stabilere Verhältnisse bekommt man in allen drei Fällen (A, B und C), wenn mehr als zwei Arten an einem Ähnlichkeitskomplex beteiligt sind. Man hat dann mitunter Müllersche Mimikryringe vor sich, an die sich Batesche Nachahmer angehängt haben, wobei die artliche Zusammensetzung von Gebiet zu Gebiet, aber auch zeitlich variiert. Vergleichbares gilt auch für die Ähnlichkeitsgruppen genießbarer Falter, die sich ebenfalls je nach Ort und Zeit unterschiedlich zusammensetzen können.

Die Forderung der Gleichzeitigkeit ist nicht so strikt zu verstehen. Es ist im Fall B mitunter ausreichend oder sogar besser, wenn die Vorbilder vor den Nachahmern erscheinen, so daß Freißeinde nach ausschließlich unangenehmen Erfahrungen mit den ungenießbaren Faltern die Nachahmer wenig beachten (ROTHSCHILD 1963, HUBBEY 1980a, 1984, BRODIE 1981, GILBERT 1983). Hierbei spielt auch eine Rolle, wann z.B. unerfahrende Jungvögel flügge werden (WALDBAUER 1988). Ungenießbare Falter tendieren dazu, sich im Verhalten und Aussehen von genießbaren Nachahmern wegzuentwickeln, da sie so die Wahrscheinlichkeit erhöhen, daß Freißeinde sie bereits im Flug unterscheiden können und ungeschoren lassen (FISHER 1958, TURNER 1975, MATTHEWS 1977, GITTELMAN et al. 1980, HARVEY et al. 1982). Daher begünstigt die Selektion Absetzbewegungen der Vorbilder, die den Schutz der Nachahmer reduzieren.

Ungenießbare Falter neigen auch vielfach dazu, sich von den übrigen Faltern abzusondern und sich an bestimmten Stellen anzusammeln (FISHER 1958, ARNOLD 1978, AXELROD & HAMILTON 1981, HARVEY 1983, BROWER 1988a). Zwischen den Vorbildern dieser Ansammlungen finden sich dann mitunter Batesche Nachahmer (s. z.B. Kap. 4.1.2.1), nicht selten jedoch sind die Falteranhäufungen praktisch frei von Nachahmern (z.B. *Euploea*-ansammlungen). Ein Grund könnte sein, daß z.B. die *Euploea*-falter sehr dicht zusammenrücken, -fliegen und auch -sitzen, so daß ein Freißeind leicht diese Gruppen auf genießbare Falter überprüfen und diese herauspicken könnte, vergleichbar der Situation im mexikanischen Hochland, wo Vögel aus den Ansammlungen von *Danaus plexippus* weniger giftige Falter fressen (BROWER 1988b).



Entsprechendes gilt auch für sehr giftige Arten: Sie besitzen mitunter eine eigene Wartracht, die sie von weniger giftigen Arten unterscheidbar macht (HUBBEEY 1988), und sondern sich von den anderen Faltern, und den schwächer giftigen ab (z.B. *Atrophaneura varuna varuna*, Phuket, Thailand).

Die Advergenz des Batesschen Nachahmer hin zum Vorbild (vgl. Kap. 1.2) bezieht sich wohl mehr auf Zeichnung und Färbung der beteiligten Arten. Örtlich oder zeitlich dem "lätigen" Nachahmer auszuweichen, scheint für die Vorbildern leichter zu sein.

Erstaunlich ist es, daß auch immer wieder zwischen den Ansammlungen ungenießbarer Falter mit einheitlicher Wartracht einige ebenfalls ungenießbare Falter auftreten, die sich nicht absondern, aber stark von der Einheitstracht abweichen (z.B. *Euploca*arten, vgl. Kap. 4.4.1.2). Mögliche Ursachen dafür werden im angebenen Kapitel diskutiert.

Seltene, ungenießbare Arten jedoch schließen sich mitunter Ansammlungen genießbarer Falter gleicher Färbung an, ebenso wie genießbare, aber nicht nahe verwandte Arten zu Verwirrgenossenschaften konvergieren.

Durch Fütterungsexperimente nachzuweisen, daß Nachahmer im Sinne Batesscher Mimikry von Freißfeinden aufgrund schlechter Vorerfahrungen mit den Vorbildern in Ruhe gelassen werden, ist relativ einfach.

Schwieriger ist es wohl, den verminderten Fangerfolg von Vögeln nachzuweisen, wenn sie verschiedene genießbare, nicht nah verwandte Falterarten nicht unterscheiden können, und mehrere von diesen ihnen ohne bestimmte Regelmäßigkeit angeboten werden, obwohl solche Untersuchungen sehr interessant und lohnend sein dürften.

Einen Hinweis auf die Richtigkeit der Theorie könnte Vogel Nr. 2 von CHAI (1986) geliefert haben. Er lehnte anfänglich den genießbaren Satyrinen *Cithaeris menander* ab, fraß ihn aber später. Vorerfahrungen, die CHAI's Vögel (1986) besaßen, mögen dabei eine Rolle gespielt haben, sei es die Transparenz der Flügel, die den Vogel an ungenießbare Ithomiinen erinnerte, sei es die Schwierigkeit, diese Falter zu fangen: Sie huschen im Unterholz der lichtarmen zentral- bzw. südamerikanischen Regenwälder ganz dicht über dem Erdboden im Zickzackflug dahin, wobei vor allem ihre auffälligen rosafarbenen Makel der Hinterflügel zu sehen sind. Nun weist aber kein Ithomiine das charakteristische Rosa der Satyrinenart auf, an dem man sie sofort und einwandfrei von allen Ithomiinen unterscheiden kann, sehr wohl findet man aber Libellen mit solchen rosafarbenen Flecken auf ihren ebenfalls durchsichtigen Flügeln. Damit ist in diesem Fall vielleicht eher eine Konvergenz genießbarer, aber stammesgeschichtlich fernstehender Insektenarten im Spiel. Die spezielle Schwierigkeit für Vögel, die Falterart zu fangen – die rosa Flecke lenken außerdem vom kurzen Körper ab auf nicht lebenswichtige Körperteile, nämlich die Hinterflügelenden – kann für die anfängliche Ablehnung verantwortlich gewesen sein. Es läge dann wohl eine Adressur durch Frustration vor (vgl. Kap. 4.5.2.3), ein Spezialfall der neuen Hypothese.

MARDEN (1992) vermutet (vgl. auch Kap. 4.5.2.3), genießbare, leichter zu fangende Falter könnten eine auffällige Färbung annehmen wie andere genießbare Falter, die aber im Flug fast nicht zu erbeuten sind. Daß sich wenig überzeugende Beispiele für diesen Fall finden ließen, mag daher rühren, daß der weniger flugtüchtige Nachahmer immer und überall viel seltener bleiben muß als das Vorbild, da ihm sonst seine auffällige Färbung wohl mehr Nachteile als Vorteile bringt. Tatsächlich konnten mehr Beispiele dafür gefunden werden, daß eine seltene genießbare Art sehr richtungswechselreich und schnell zwischen anderen ihr ähnlichen genießbaren Arten flog, die zwar häufiger waren, aber nicht so rasant und richtungswechselreich flogen.

Für die weitreichende Bedeutung des Prinzips der Verwirrgenossenschaften (Fall C) sprechen viele Untersuchungsergebnisse der vorliegenden Arbeit. Es kann kein Zufall sein, daß sich oft nah verwandte Arten einer Gattung, ja oft nur verschiedene Formen derselben Art viel stärker unterscheiden als Vertreter verschiedener Gattungen. Es liegen auch Beispiele dafür vor, daß sich genießbare Arten verschiedener Familien, ja sogar Ordnungen aus den in Kap. 4.5.1.3 dargelegten Gründen im Flug sehr ähnlich sehen.

Doch ist die Demonstration dieser Gegebenheit schwerer zu erbringen als im Falle der Batesschen bzw. Müllerschen Mimikry: Die beteiligten Falter müssen sich nur im schnellen Flug ähnlich sehen. Handelt es sich um Batessche Mimikry, sieht die Situation ganz anders aus. Die Vorbilder fliegen langsam und versetzen die Freißfeinde in die Lage, ihre Färbung relativ deutlich zu sehen. Damit wirkt ein viel stärkerer Selektionsdruck auf die Nachahmer, den Vorbildern auch in Ruhe oder langsamer Bewegung ähnlich zu sein.

So wie man zwischen Batesscher und Müllerscher Mimikry alle Übergänge finden kann (vgl. Schluß von Kap. 1.3), obwohl zwischen beiden Mimikryarten ein prinzipieller Unterschied besteht, sind auch

©Zoologische Staatssammlung München;download: <http://www.biodiversitylibrary.org/>; [www.biologiezentrum.at](http://www.biologiezentrum.at)  
zwischen diesen beiden Mimikryformen und dem neu vorgestellten Prinzip von der Konvergenz bzw. dem Parallelismus genießbarer Arten alle Zwischenstufen denkbar.

Fragt man nun vielleicht nach Schmetterlingsarten, die mit keiner der drei Theorien etwas zu tun haben, so kann man z.B. an viele kryptisch gefärbte Satyrinen, aber auch an auffällig gefärbte Papilioniden oder Vertreter der Gattung *Charaxes* (Nymphalidae) denken.

Polymorphismus tritt bei Batesscher Mimikry häufig (vgl. Kap. 1.2), bei Müllerscher Mimikry jedoch selten (vgl. Kap. 1.3) auf. Handelt es sich um vermutlich schwach giftige Arten (z.B. Ithomiinae bei Sto. Domingo de los Colorados, Ecuador), so nähert sich die Situation möglicherweise etwas dem Batesschen Fall, d.h. die am Müllerschen Ring beteiligten Arten neigen ebenfalls z.T. zum Polymorphismus. Genießbare Arten, die Konvergenzgruppen nicht näher verwandter Arten angehören, bilden ebenfalls öfters verschiedene Morphen aus, an der kenianischen Küste vor allem im weiblichen Geschlecht. Es scheint bei nicht wenigen Arten vorzukommen, daß eine oder mehrere Morphen (vor allem Weibchenformen) als Batessche Nachahmer auftreten, aber auch nichtmimetische Formen daneben existieren, die dann einer Konvergenzgruppe angehören oder einfach den Männchen der eigenen Art ähnlich sehen. HUHEEY (1976, 1988) beschreibt die Existenz von kryptischen neben mimetischen Weibchenmorphen. Bei den Familien der Pieridae und Papilionidae z.B. sind die nichtmimetischen Formen vermutlich in der Regel nicht kryptisch.

Die neue Hypothese, die erklären kann, wieso es auch für nicht nahe verwandte genießbare Arten vorteilhaft sein mag, zu einem ähnlichen Erscheinungsbild im schnelleren Flug zu konvergieren, macht auch verständlich, daß nicht immer bei der Entwicklung Batesscher oder Müllerscher Mimikry eine anfängliche Makromutation gefordert werden muß, durch die eine Art in den Phänotypenvariationsbereich der anderen gelangt (TURNER 1984a, SHEPPARD et al. 1985). Werden in einer Konvergenzgruppe genießbarer Arten eine oder mehrere ungenießbar, so kann Batessche oder Müllersche Mimikry entstehen. Die bereits vorhandene Ähnlichkeit muß dann noch verfeinert werden und auch im langsamen Flug eintreten.

### 5.1. Zusammenfassung

1. Präpariertes Museumsmaterial gibt keine Auskunft über das Flugverhalten von Faltern und informiert nur in beschränktem Maße über die Farbeindrücke, die von einem fliegenden Schmetterling ausgehen mögen, und zwar umso weniger, je richtungswechselreicher und schneller sein Flug ist. Deshalb wurden am Tag fliegende Falter aufgrund ihres Erscheinungsbildes im Flug **Ähnlichkeitsgruppen** zugeordnet, die Häufigkeiten der einzelnen Arten innerhalb der verschiedenen Ähnlichkeitsgruppen registriert und ihr Flugverhalten untersucht, wobei das Kennen- und Unterscheidenlernen der Arten im Freiland in der Regel allen anderen Erhebungen vorausging.
2. Es wurden vorwiegend tropische Tagfaltergemeinschaften **Asiens** (hauptsächlich im Khao Phra Thaeu-Park auf der thailändischen Insel Phuket), **Afrikas** (vor allem an der kenianischen Küste) und **Südamerikas** (in erster Linie in Ecuador, aber auch in Argentinien und dem südöstlichen Brasilien) erforscht.
3. Die Freilanduntersuchungen erfolgten in den Jahren 1985 bis 1994.
4. Der Selektionsdruck auf die Falter durch **Freßfeinde** – vor allem Vögel – wurde im Freiland durch direkte Beobachtung und indirekte Erschließung auf Grund von getöteten Faltern bzw. deren Überresten oder lebenden Faltern mit Pickmarken erfaßt.
5. Zur Feststellung der **Genießbarkeit** der Falter für Freßfeinde wurden im Khao Phra Thaeu-Park Thailands **Fütterungsexperimente** mit unerfahrenen Jungvögeln der Dajaldrossel *Copsychus saularis* durchgeführt, ansonsten wurden die in der Literatur zu findenden Aussagen über die (relative) Genießbarkeit der Arten herangezogen.
6. Ziel war es, die gewonnenen Daten mit den Theorien der **Batesschen** und **Müllerschen Mimikry** in Einklang zu bringen, und zwar unter Beachtung der von späteren Forschern aufgestellten Charakteristika beider Theorien und unter Einbeziehung des Flugverhaltens.
7. Um das **Flugverhalten** der Falter zu klassifizieren, wurden die Häufigkeit der Richtungswechsel des mehr oder weniger ausgeprägten Zickzackfluges erfaßt und die einzelnen Durchschnittswerte gemittelt. Die so erhaltenen Mittelwerte (im folgenden kurz **RW/s-Werte** genannt) konnten dann unter Anwendung des *t*-Testes nach STUDENT miteinander verglichen werden.
8. Es ergab sich in Asien, Afrika und Südamerika eine höchst signifikante **Korrelation** zwischen **kleinen RW/s-Werten und Ungenießbarkeit** und auch zwischen **höheren RW/s-Werten und Genießbarkeit** der Falter, wobei die Batesschen Nachahmer, die ihren Vorbildern auch im Flug ähnlich sehen müssen, ebenfalls kleine **RW/s-Werte** aufweisen, jedenfalls solange sie nicht attackiert werden. Angegriffen steigern sie die Häufigkeit der Flugrichtungswerte pro Sekunde meist signifikant, während die Vorbilder auch nach Attacken ihren **RW/s-Wert** in der Regel beibehalten, obwohl bei einigen balzenden Männchen derselben Arten eine sehr signifikante Abweichung nach oben beobachtet werden konnte.
9. **Attacken der Freßfeinde** – vor allem der Vögel – wurden in Asien, Afrika und Südamerika sowohl gegen ungenießbare als auch gegen genießbare Falter registriert, wobei es sich zeigte, daß ungenießbare Falter höchst signifikant seltener attackiert wurden als genießbare.
10. Die **Fütterungsexperimente** bestätigen die in der Literatur zu findenden Vorstellungen von der Ungenießbarkeit der thailändischen Tagfalterarten, soweit sie getestet werden konnten: Arten der Gattungen *Danaus* und *Euploea* (Danainae) und die Papilioniden *Atrophaneura coon* und *Pachliopta aristolochiae* wurden verschmäht, nur die letzte Art bereits beim ersten Kontakt mit ihr. Die Schutzwirkung der Batesschen Mimikry für die mimetischen Weibchen der Arten *Papilio polytes* und *Papilio memnon* konnte im Experiment nachgewiesen werden wie auch die besonders abschreckende Wirkung des Vorbildes *Pachliopta aristolochiae*.
11. In vielen Fällen **Batesscher Mimikry** konnte das Auftreten von Vorbildern und Nachahmern am selben Ort und zur selben Zeit bestätigt werden. Es zeigte sich allerdings bei dem überschaubaren Batesschen Mimikry-System der Arten *Pachliopta aristolochiae* und *Atrophaneura coon* (Vorbilder) und den Weibchen von *Papilio polytes* und *Papilio memnon* (Nachahmer) auf Phuket, daß die Art *Papilio polytes* ihr Häufigkeitsmaximum zeitlich versetzt nach den Vorbildern erreichte. Erscheinen die Vorbilder vor den Nachahmern, so erhöht das deren Schutz. Örtliche Separation jeglicher Art muß aber den Schutz der Nachahmer vermindern. In diesem Zusammenhang ist wohl die Neigung vieler Vorbilder zu sehen, sich lokal – oft in großen Mengen – anzusammeln und sich so von den Nachahmern abzusetzen (z.B. Arten der Gattung *Euploea*). Die Advergenz der Nachahmer hin zu den Vorbildern bewirkt oft nicht,



daß sich die Nachahmer auch zwischen diese Falteransammlungen mischen.

Batessche Nachahmer kopieren nicht nur das morphologische Erscheinungsbild der Vorbilder, sondern auch deren Art zu fliegen, was sich in einem ähnlich niedrigen *RW/s*-Wert ausdrückt, wie er für viele Vorbilder charakteristisch ist. Im Fall der Arten *Papilio polytes* und *Papilio memnon*, bei denen nur die Weibchen mimetisch sind, weichen deren *RW/s*-Werte höchst signifikant von denen der Männchen der eigenen Art nach unten ab.

Die perfekte Nachahmung einer ungenießbaren Art durch eine genießbare mag auch zu Problemen führen: So konnte eine bemerkenswerte Asynchronität zwischen dem Vorbild *Parantica aspasia* und den mimetischen Weibchen von *Pareronia valeria* festgestellt werden.

In der Regel sehen die Batesschen Nachahmer allen Mitgliedern eines Müllerschen Mimikryringes ähnlich, ohne eine Art speziell besonders gut zu imitieren.

12. Es bestätigte sich in vielen Fällen, daß **Müllersche Mimikry** weniger genau sein muß als Batessche Mimikry und daß die Mitglieder solcher Mimikryringe die Tendenz besitzen, sich von den anderen Faltern abzusondern, indem sie sich lokal ansammeln.

Besteht ein Müllersches System nur aus zwei Arten, was für die Unterarten *cyrbia* und *notabilis* von *Heliconius erato* bzw. *cythera* und *plesseni* von *Heliconius melpomene* gilt, so zieht die schwächer giftige Art mehr Nutzen aus der gemeinsamen Warntracht. Ist die giftigere Art jedoch relativ selten, profitiert sie weit mehr von der Ähnlichkeit als die weniger giftige Art.

Ein umfangreicher Müllerscher Mimikryring, an den sich einige Batessche Nachahmer angehängt haben, wie er bei Sto. Domingo (Ecuador) angetroffen wurde, bestand überwiegend aus verschiedenen Ithomiinenarten, die allerdings keine gemeinsame Warntracht besitzen, sondern zusammen mit Arten anderer Familien einen zusammenhängenden Komplex verschiedener Typen aufbauen und zum Teil zum Polymorphismus neigen, was eher für Batessche Nachahmer charakteristisch ist. Eine mögliche Erklärung könnte in der unterschiedlichen Giftigkeit der beteiligten Arten zu suchen sein, die einem Müllerschen Mimikrysystem Batessche Züge verleihen kann. In manchen Gebieten des westlichen Ecuadors traten die Arten *Heliconius hecalesia eximius* und *Heliconius clysonymus hygiana* recht selten auf. Beide Arten besitzen verschiedene, im Westen Ecuadors einzigartige Warntrachten. *H. hecalesia eximius* war sehr scheu und wich Attacken geschickt aus. *H. clysonymus hygiana* flog bei Piñas für aposematische Arten ganz untypisch schnell.

13. Von Falterarten, die sich im schnellen Fluge sehr ähnlich sehen, kann man umso weniger erwarten, daß sie sich auch im präparierten Zustand kaum unterscheiden, je größer Fluggeschwindigkeit und *RW/s*-Wert sind. So konnten viele Gruppen von Falterarten beobachtet werden, die im Flug kaum, im Ruhezustand in der Regel problemlos zu unterscheiden sind. Es handelt sich um Arten, die – im Gegensatz zu den aposematischen Arten und deren Nachahmer – überwiegend schnell und richtungswechselreich fliegen. Viele der festgestellten erstaunlichen Ähnlichkeiten **nicht näher verwandter**, gleichzeitig am selben Ort fliegender **Tagfalterarten** entziehen sich einer Zuordnung zu einem der beiden Mimikryfälle, da die Individuenzahl der ähnlichen ungenießbaren Arten, soweit vorhanden, die der genießbaren deutlich unterschreitet.

Aus diesem Befund wird eine **Hypothese** entwickelt, die den selektiven Nutzen der **Ähnlichkeit genießbarer, schnell und richtungswechselreich fliegender Arten** im Flug erklärt. Sehen sich nicht näher verwandte genießbare Arten im Flug auffallend ähnlich, reagieren aber unterschiedlich auf Attacken durch Freßfeinde, muß deren Erfolgsquote absinken, was die Falter begünstigt, den Freßfeind aber benachteiligt.

Bringt man zusätzlich zu den Theorien der Batesschen und Müllerschen Mimikry auch diese neue Theorie ins Spiel, so lassen sich Ähnlichkeitskomplexe besser erklären, an denen ungenießbare Arten beteiligt sind, welche sich aber mitunter örtlich oder zeitlich von den "Nachahmern" absetzen oder hinter ihnen zahlenmäßig zurückbleiben (z.B. afrikanische Ähnlichkeitsgruppen um *Mylothris agathina* und *Amauris ochlea*), was die Wirksamkeit des Mimikrysystems in Frage stellen würde.

Zur Ausbildung konvergenter Farb- und Verhaltensmuster bei genießbaren Arten kommt es nicht nur innerhalb der Lepidoptera: Die Arten der Papilionidengattung *Lamproptera* sehen im Flug Libellen, die Falter der Pieridenart *Colias blameyi* einer Heuschrecke ähnlich.

14. In Ähnlichkeitsgruppen genießbarer Falter profitieren die selteneren Arten immer mehr von der Ähnlichkeit als die häufigeren, da man annehmen muß, daß sich die Vögel eher auf die Feindvermeidungsreaktionen der häufigeren Arten einstellen und so ihren Fangerfolg erhöhen. Bei manchen genießbaren Falterarten haben Vögel so gut wie keine Chance, sie im Flug zu erbeuten. Ist eine solche Art recht häufig, so kann der Schutz für die anderen, selteneren Arten der Ähnlichkeitsgruppe be-



15. Auf die Bedeutung der **Weibchenformen** verschiedener *Colias*-Arten Südamerikas und der afrikanischen Arten *Eurema senegalensis*, *Dixcia spilleri*, *Colotis auxo*, *eucharis* und *ione* wird besonders eingegangen. Die Weibchen können im Laufe ihres Lebens auffällig blasser werden (*Eurema senegalensis*, *Colotis auxo* und *eucharis*) oder verschiedenen Formen angehören (übrige Arten). Den Männchen ähnliche Weibchen genießen Schutz durch ihre eigenen Männchen, die flugaktiver sind, während anders aussehende Weibchen sich in andere Ähnlichkeitsgruppen einreihen.  
Die Art *Dixcia spilleri* weicht im Aussehen deutlich von anderen *Dixcia*-Arten ab, ist aber im Flug kaum von der Art *Eurema senegalensis* zu unterscheiden, mit der sie zusammen in Ansammlungen fliegt. *Dixcia spilleri* besitzt gelbe und weißliche Weibchenformen, bei der *Eurema*-Art werden die zunächst gelblichen Weibchen im Laufe ihres Lebens blasser. Beide Arten bilden eine Ähnlichkeitsgruppe genießbarer Arten, wobei zwar an der Genießbarkeit der *Eurema*-Art kein Zweifel besteht, ihr Nährwert für die Freßfeinde allerdings gering sein dürfte (viel Chitin, wenig Körpermasse). Aus dem gleichen Grund sind vermutlich auch Falter manch anderer Arten bei Vögeln wenig begehrt.  
Bei der asiatischen Art *Appias nero* (Pieridae) treten zwei verschiedene Formen, die unterschiedlichen Ähnlichkeitsgruppen zugeordnet werden können, in beiden Geschlechtern auf.
16. Insgesamt wird das bisher "2-teilige Mimikrysystem" erweitert und nahtlos in die Populationsökologie übergeführt. Es bedarf keiner "evolutionären Sprünge", um zu Mimikry-Systemen zu kommen.

## 5.2. Summary

1. Pinned specimens in museum collections do not give any information about the flight behaviour of butterflies and are of limited use with respect to the colour impressions provided by flying butterflies, the less so the more erratic and faster their flight is.  
Day-flying butterflies were categorized, therefore, according to certain **similarities in their appearances while flying**; the frequency of the particular species within these categories was registered, and their flight behaviour was analyzed; identifying and distinguishing the species in the field usually preceded all other surveys.
2. My studies concentrated, above all, on tropical communities of butterflies in **Asia** (mainly in the Khao Phra Thaeu Park on Phuket Island in Thailand), in **Africa** (especially on the coast of Kenya) and in **South America** (particularly in Ecuador, but also in Argentina and the south-east of Brazil).
3. Field studies were made between 1985 and 1994.
4. The selection pressure by **predators** – especially by birds – was registered in the field by direct observation and the evaluation of killed butterflies, respectively their remains, or living butterflies with beakmarks on their wings.
5. In order to state the **palatability** of butterflies some **feeding-experiments** were carried out with inexperienced young Magpie Robins (*Copsychus saularis*) in the Khao Phra Thaeu Park in Thailand, otherwise data about the (relative) palatability of the concerned species found in different scientific works were relied on.
6. The aim of this study was to bring these findings into line with the concepts of **Batesian and Müllerian mimicry**, taking into account the different characteristics of both concepts stated by later researchers, and also taking into consideration the flight behaviour of butterflies.
7. To classify the **flight behaviour** of butterflies the frequency of the changes in flight direction of the more or less zigzagging movements was registered and the average of the measured values was calculated. These averages (in the following text just called RW/s values) could be compared by applying STUDENT's *t*-test.
8. In Asia, Africa and South America a highly significant **correlation** between **low RW/s values of directional changes and unpalatability** as well as between **higher RW/s values and palatability** was to be noticed, Batesian mimics, which must resemble their models also in flight, showing low RW/s values, too, as long as they were not attacked. If attacked, they mostly increased the frequency of the changes in flight direction significantly, whereas the models usually maintained their RW/s values even after attacks, although with some courting males of these species a very significant increase of frequency could be observed.

9. In Asia, Africa and South America, **attacks of predators** – mainly birds – on unpalatable as well as palatable butterflies were observed; the results show that unpalatable butterflies were attacked much less frequently.
10. As far as the unpalatability of butterflies in Thailand could be tested, the concepts found in scientific publications could be corroborated by some **feeding-experiments**: some species of the genera *Danaus* and *Euploea* (Danainae) and the Papilionidae *Atrophaneura coon* and *Pachliopta aristolochiae* were rejected, but only the latter species on first contact. It was possible to give experimental evidence for the protective effect of Batesian mimicry for mimetic females of the species *Papilio polytes* and *Papilio memnon* as well as for the particular deterrence of the model *Pachliopta aristolochiae*.
11. In many cases of **Batesian mimicry** the appearance of models and mimics at the same place and the same time could be confirmed. It could be noticed, however, that in the manageable Batesian mimicry system of *Pachliopta aristolochiae* and *Atrophaneura coon* (models) and the females of *Papilio polytes* and *Papilio memnon* (mimics) on Phuket Island *Papilio polytes* reached the maximum of its appearance some time after their models. If the models appear before the mimics, this increases the protection of the latter. But local separation of any kind must lower the protection value of the mimics. In this context the tendency of many models to accumulate locally, often in great numbers, thereby separating from their mimics (for example many species of the genus *Euploea*) has to be re-evaluated. The mimics' advergence to the models often does not lead to the corresponding mimics' mixing into the assemblies of butterflies.

Batesian mimics do not only copy the morphological pattern and traits of their models, but also their mode of flying, which results in a similarly low RW/s value, which is characteristic of many models. In the case of *Papilio polytes* and *Papilio memnon*, only the females of which are mimetic, the RW/s values are considerably lower than those of the males.

The perfect mimicking of one unpalatable species by a palatable one may also lead to problems: A remarkable asynchronism between the model *Parautica aspasia* and the mimetic female of *Pareronia valeria* could be observed.

As a rule, the Batesian mimics resemble all members of a Müllerian mimicry ring without mimicking one species particularly well.

12. It proved to be true in many cases that **Müllerian mimicry** need not be as exact as Batesian mimicry and that the members of such mimicry rings have a tendency to separate from other butterflies by aggregating locally.

If a Müllerian system consists of only two species, which is true of the subspecies *cyrbia* and *notabilis* of *Heliconius erato* respectively *cythra* and *plesseni* of *Heliconius melpomene*, the less toxic species profits more from their common aposematic colouration. If, however, the more toxic species is relatively rare, it profits far more from the similarity than the less toxic species.

A more extensive Müllerian mimicry ring which some Batesian mimics have joined (as found near Sto. Domingo/Ecuador) mainly consists of different species of Ithomiinae, which, however, do not share an aposematic colouration, but which, together with species of other families, form a coherent complex of different types and tend to polymorphism, which is rather characteristic of Batesian mimics. A possible explanation might be sought in the different degrees of toxicity of the concerned species, which can lend a Müllerian mimicry system Batesian features.

In some western regions of Ecuador *Heliconius hecalesia eximius* and *Heliconius clysonymus hygianna* occurred rather scarcely. The two species had different aposematic colourations, which were unique in the west of Ecuador. *Heliconius hecalesia eximius* was very shy and avoided attacks skilfully. *Heliconius clysonymus hygianna* seen near Piñas flew really rapidly, which is quite atypical of aposematic species.

13. Species of butterflies which look very much alike in quick flight can be expected to differ all the more when pinned the higher their flight speed and RW/s values are. Therefore many groups of butterflies can be observed which are very difficult to distinguish in flight, but pose no problems when at rest. This concerns species whose flight is mostly rapid and very erratic – in contrast to the warningly coloured species and their mimics. Many of the astonishing similarities observed among **not closely related butterflies** found at the same place could not be assigned to the two categories of mimicry, as the number of individuals of the similar unpalatable species – if any existed – was distinctly lower than that of palatable ones.

From these findings a **hypothesis** is developed which explains the selective advantage of **similarity in flight among palatable species that fly rapidly and erratically**. If not closely-related palatable species are of a striking likeness in flight but react differently to attacks by predators, their success rate

©Zoologische Staatssammlung München; download: <http://www.biodiversitylibrary.org/>; [www.biologiezentrum.at](http://www.biologiezentrum.at) decreases, which is an advantage for the butterfly but a disadvantage for the predator. The consideration of this new theory in addition to the theories of Batesian and Müllerian mimicry can lead to a better explanation of complexes of similarity which involve unpalatable species that occasionally separate from their mimics or appear in lower numbers than these (for example the African similarity groups around *Mylothris agathina* and *Amauris ochlea*), which would call the efficiency of mimicry systems into question.

Convergent patterns of colours and behaviour among palatable species are not only developed within the Lepidoptera: The species of the genus *Lamproptera* (Papilionidae) resemble dragonflies when flying, the butterflies of the species *Colias blameyi* (Pieridae) resemble locusts.

14. In similarity groups of palatable butterflies, the rarer species profit more from the similarity than the more abundant ones, as one must suppose that birds rather adapt to the evasive behaviour of the more abundant species and so increase their rate of success. Birds have hardly any chance to catch some palatable species of butterflies in flight. If such a species appears in high numbers, the protection they provide to the other rarer species of the similarity group can be considerable, particularly as many unsuccessful attacks may strongly reduce the activity of **frustrated predators** trying to catch specimens of such a similarity group. However, only few convincing examples could be found.
15. The importance of **female forms** of different species of *Colias* in South America and of the African species *Eurema senegalensis*, *Dixeia spilleri*, *Colotis auxo*, *eucharis* and *ione* are dealt with in detail. Females can become strikingly paler in the course of their lives (*Eurema senegalensis*, *Colotis auxo* and *eucharis*) or belong to different forms (the other species). Females resembling the males enjoy the protection of their own males, which are more active in flight, whereas different-looking females join other similarity groups.  
The species *Dixeia spilleri* distinctly differs in appearance from other species of the genus *Dixeia*, but can hardly be distinguished from the species *Eurema senegalensis*, whose assemblies it joins. *Dixeia spilleri* has yellow and whitish forms of females; the females of *Eurema senegalensis* are originally yellowish and become paler in the course of their lives. These two species form a similarity group of palatable species; although there is no doubt about the palatability of the species *Eurema senegalensis*, their nutritional value for the predators is supposedly low (a lot of chitin, little digestive body mass). Presumably for the same reason, butterflies of other species, too, are not very desirable for birds.  
Within both sexes of the Asian species *Appias nero* (Pieridae) there are two different forms, which can be placed among different similarity groups.
16. On the whole, the traditional mimicry system in two parts (Batesian and Müllerian mimicry) is expanded and smoothly transferred into the ecology of populations. There is no need for evolutionary switches for mimicry systems to emerge.

### 5.3. Resúmen

1. Los insectos disecados en los museos no nos informan sobre el comportamiento de vuelo de las mariposas y dan razón sólo a escala limitada acerca de las impresiones de color que provienen de una mariposa en vuelo, y eso tanto menos cuanto más rápido y rico en cambios de dirección sea el vuelo. Por eso se coordinó las mariposas que vuelan de día en **grupos de similitud** según su apariencia en el vuelo, se registró las frecuencias de las especies particulares de los diferentes grupos de similitud y se investigó su comportamiento de vuelo teniéndose que conocer y distinguir las especies en el campo antes de realizar todas las demás comprobaciones.
2. Se estudió principalmente comunidades de mariposas diurnas tropicales de **Asia** (en primer lugar en el Parque Nacional de Khao Phra Thaew de Phuket, Tailandia), de **África** (especialmente en la costa de Kenia) y de **Sudamérica** (sobre todo en Ecuador pero también en Argentina y en el sudeste del Brasil).
3. Las observaciones de campo fueron realizadas durante los años 1985 a 1994.
4. La presión selectiva sobre las mariposas por **depredadores** – especialmente por aves – se registró por medio de observaciones directas y de conclusiones a base de mariposas matadas, de sus restos o de mariposas vivas con huellas de picos de aves.
5. Para constatar la **palatabilidad** de las mariposas se experimentó en el Parque Nacional de Khao Phra Thaew con pájaros jóvenes sin experiencia de la especie *Copsychus saularis* **ofreciéndoles a comer mariposas**. Por lo demás se consultó las manifestaciones de la palatabilidad (relativa) de las especies que se encuentran en la literatura.



6. La intención era armonizar los datos adquiridos con las teorías del **mimetismo Batesiano y Mülleriano** prestando especial atención a las características establecidas por investigadores posteriores e incluyendo el comportamiento de vuelo.
7. Para clarificar el **modo de volar** de las mariposas se registró la frecuencia de los cambios de dirección en el vuelo zigzag más o menos marcado y se calculó el valor medio de los promedios particulares. Los valores medios recibidos (denominados valores de *RW/s*) fueron comparados entonces aplicando el test de *t* de STUDENT.
8. En Asia, África y Sudamérica resultó una **correlación** sumamente significativa entre los **valores pequeños de *RW/s* e impalatabilidad** y también entre los **valores mayores y la palatabilidad** de las mariposas, teniendo que parecerse los imitadores Batesianos a sus modelos también en el vuelo mostrando a su vez valores pequeños de *RW/s*, al menos mientras no sean atacados. Al ser atacados, en la mayoría de los casos aumentan significativamente la frecuencia de cambios de dirección de vuelo por segundo, en tanto que los modelos, también después de haber sido atacados mantienen su valor de *RW/s*, aunque se podía observar en machos de las mismas especies un aumento significativo en el vuelo de celo.
9. Los **ataques por parte de los depredadores** – sobre todo por parte de los pájaros – fueron detectados en Asia, África y Sudamérica tanto contra mariposas impalatables como contra palatables, pudiéndose comprobar que las mariposas impalatables eran atacadas significativamente menos que las palatables.
10. Los **experimentos alimenticios** confirman los datos que se encuentran en la literatura acerca de la impalatabilidad de las mariposas diurnas tailandesas, en la medida de lo comprobado: Las especies de los géneros *Danaus* y *Euploea* (*Danaïnae*) y los papilionidos *Atraphaneura coon* y *Pachliopta aristolochiae* fueron rechazadas, esta última especie ya al primer contacto. El efecto protector del mimetismo Batesiano para las hembras miméticas de las especies *Papilio polytes* y *Papilio memnon* pudo ser comprobado en el experimento, así como el efecto de rechazo de su modelo *Pachliopta aristolochiae*.
11. En muchos casos de **mimetismo Batesiano** se comprobó la coexistencia de modelos e imitadores en el mismo lugar y en el mismo tiempo. En el sistema de mimetismo Batesiano comprensible de las especies *Pachliopta aristolochiae* y *Atraphaneura coon* (modelos) y las hembras de *Papilio polytes* y *Papilio memnon* (imitadores) en Phuket se manifestó, sin embargo, que la especie *Papilio polytes* alcanza su máximo de frecuencia después de su modelo. Si aparecen los modelos antes que los imitadores, aumenta su protección. Sin embargo, cualquier separación local trae consigo una disminución de la protección de los imitadores. En este contexto ha de entenderse la tendencia de muchos modelos de agruparse localmente – a menudo en grandes cantidades – para separarse de sus imitadores, como por ejemplo especies del género *Euploea*. Sin embargo, la advergencia de los imitadores hacia los modelos no trae consigo una mezcla de los imitadores con esta agrupación de mariposas.  
Imitadores Batesianos no sólo copian la apariencia morfológica de sus imitadores, sino también su forma de volar, lo que se refleja en sus bajos valores *RW/s*, tal y como es característico para muchos modelos. En el caso de las especies *Papilio polytes* y *Papilio memnon*, en cuyos casos sólo la hembra posee capacidad mimética, los valores *RW/s* difieren en forma significativa hacia abajo de aquellos de los machos.  
La imitación perfecta de una especie impalatable por una palatable también puede acarrear problemas: Así, por ejemplo, pudo ser demostrada una notable asincronía entre el modelo *Parantica aspasia* y la hembra mimética de la especie *Pareronia valeria*. Por regla general, los imitadores Batesianos tienen similitud con todos los miembros de un grupo mimético Mülleriano, sin imitar especialmente una especie concreta.
12. Se demuestra en muchos casos que el **mimetismo Mülleriano** ha de ser menos exacto que el mimetismo Batesiano y que los miembros de tales grupos miméticos tienen la tendencia de aislarse de otras mariposas, agrupándose localmente.  
Si un sistema Mülleriano está formado sólo por dos especies, como es el caso en las subespecies *cyrbia* y *notabilis* de *Heliconius erato* o *cythera* y *plesseni* de *Heliconius melpomene*, la especie menos venenosa saca más provecho del aspecto llamativo común. Sin embargo, si la especie más venenosa es relativamente rara saca más provecho del parecido morfológico que la especie menos venenosa.  
Un grupo mimético Mülleriano amplio al que se han incorporado algunos imitadores Batesianos, como ha sido encontrado en Sto. Domingo (Ecuador), estaba compuesto mayormente por especies de *Ithomiinae*, las cuales no poseen una coloración aposemática común, sino forman junto con especies de otras familias un complejo relacionado de distintos tipos y que en parte tienen tendencia al polimorfismo, lo que es más bien característico de los grupos miméticos Batesianos. Una explicación



posible podría ser el distinto grado de venenosidad de las especies participantes que pueden dar a un grupo mimético Müllleriano rasgos Batesianos.

En algunas zonas del oeste de Ecuador aparecieron rara vez las especies *Heliconius hecalesia* (ssp. *eximius*) y *Heliconius clysonymus* (ssp. *hygiana*). Ambas especies poseen distintas señas llamativas, únicas en el oeste de Ecuador. *H. hecalesia eximius* era muy espantadiza y esquivaba ágilmente los ataques. *H. clysonymus hygiana* volaba en Piñas con una velocidad atípicamente alta para las especies aposemáticas.

13. De especies de mariposas que se parecen mucho en vuelo rápido, cabe cuanto menos esperar que apenas se parezcan en forma disecada cuanto mayor sea la velocidad y el valor  $RW/s$ . Así pudieron ser observados numerosos grupos de mariposas que en el vuelo apenas son diferenciables, lo que no es ningún problema cuando están quietas. Se trata de especies, que en contraste a las especies aposemáticas y sus imitadores, en su mayoría vuelan rápido y con numerosos cambios de dirección. Muchas de las similitudes observadas entre **mariposas diurnas sin parentesco cercano** que volaban al mismo tiempo en el mismo lugar no podían ser clasificadas en uno de los dos casos de mimetismo, porque el número de individuos de especies impalatables similares, en medida que estos existen, superaba claramente el número de palatables.

A base de estos datos se desarrolla una hipótesis que explica la ventaja selectiva de las **especies similares palatables de vuelo rápido y con numerosos cambios de dirección**. Si dos especies palatables no estrechamente emparentadas no se diferencian durante el vuelo pero reaccionan de manera distinta ante los ataques de los depredadores, ha de bajar su cuota de éxito lo que favorece a la mariposa pero representa una desventaja para el depredador. Si añadimos esta teoría a las teorías del mimetismo Batesiano y Müllleriano, se pueden explicar mejor complejos de similitud en los que participan especies impalatables, las cuales pueden variar local o temporalmente de sus imitadores o presentar un número de individuos menor (p.e. grupos de similitud africanos alrededor de las especies *Mylothris agathina* y *Amauris ochlea*), lo que pondría en duda la efectividad del sistema mimético.

El desarrollo de patrones de color y comportamiento convergentes en especies palatables no sólo tienen lugar dentro de los lepidópteros: Las especies del género *Lamproptera* (Papilionidae) se asemejan en el vuelo a las libelulas, las mariposas de la especie *Colias blanceyi* (Pieridae) a una langosta.

14. En grupos de similitud de mariposas palatables las especies más raras siempre sacan más provecho de la semejanza que las especies más abundantes, ya que debemos suponer que los pájaros se rigen por las reacciones defensivas de las especies más abundantes, para aumentar así su éxito de caza. En algunas especies de mariposas palatables los pájaros apenas pueden capturarlas durante el vuelo. Si una de estas especies es muy abundante, puede ser notable la protección para las otras especies del grupo; además muchos ataques sin resultado pueden disminuir fuertemente las ganas de ataque del **depredador frustrado**. En efecto se encontraron pocos ejemplos convincentes que lo corroborasen.

15. Se presta especial atención al significado de las **formas femeninas** de distintas especies sudamericanas de *Colias* y de las especies africanas *Eurema senegalensis*, *Dixeia spilleri*, *Colotis auxo*, *eucharis* e *ione*. Las hembras pueden palidecer notablemente a lo largo de su vida (*Eurema senegalensis*, *Colotis auxo* y *eucharis*) o pertenecer a diferentes formas (otras especies). Hembras parecidas a los machos gozan de la protección de sus propios machos de vuelo más activo que ellas, mientras que las hembras con otro aspecto se incorporan a otros grupos de similitud.

La especie *Dixeia spilleri* difiere en su aspecto claramente de las otras especies de *Dixeia* pero durante el vuelo apenas resulta diferenciable de la especie *Eurema senegalensis*, con la que vuela agrupada. *Dixeia spilleri* posee formas femeninas amarillas y blanquecinas, en *Eurema senegalensis* las hembras inicialmente amarillas palidecen a lo largo de su vida. Ambas especies forman un grupo de similitud de especies palatables, estando comprobada la palatabilidad de la especie *Eurema senegalensis*, aunque su valor nutritivo debe ser bastante bajo para el depredador (mucho quitina, poca masa corporal). Tal vez por el mismo motivo muchas otras especies de mariposas sean poco queridas por los pájaros.

En la especie asiática *Appias nero* (Pieridae) aparecen dos formas diferentes en ambos sexos que pueden ser incorporadas en dos grupos de similitud distintos.

16. En suma se amplía el sistema actual de mimetismo compuesto de dos partes (Batesiano y Müllleriano) y se lo incorpora a la ecología de la población. No se requieren “saltos en la evolution” para llegar a sistemas de mimetismo.

## 6. Danksagung

Ganz besonders möchte ich Herrn Prof. Dr. E. J. Fittkau für die erste Berichterstattung meiner Arbeit und seine Hilfestellung und Herrn Prof. Dr. J. H. Reichholf für seine Sonderberichterstattung danken.

Herr Fittkau – seinerzeit noch Leiter der Zoologischen Staatssammlung München – war so liebenswürdig, die Betreuung dieser Arbeit zu übernehmen. Er ließ mir jede erdenkliche Freiheit bei der Forschung, stand mir aber jederzeit mit Rat und Tat zur Seite und hatte maßgeblichen Anteil am Gelingen der Arbeit.

Herr Reichholf war mir bei der Vertiefung in die Fachliteratur und bei der Klärung wissenschaftlicher Fragen eine unschätzbare Hilfe und gleichzeitig auch immer ein kritischer, interessierter Zuhörer. Seine umfassenden Kenntnisse auf dem Gebiet der Ornithologie und Mimikry förderten den Fortgang der Forschungsarbeit in hohem Maße.

Herr Prof. Dr. G. Haszprunar, Direktor der Zoologischen Staatssammlung in München, war so freundlich, die zweite Berichterstattung zu übernehmen. Ein herzliches Dankeschön verdienen auch die vielen Bediensteten der Zoologischen Staatssammlung in München, die mir die Arbeit in der Bibliothek und Sammlung des Instituts ermöglichten und mir hilfreich zur Seite standen.

Sehr erleichtert wurden die Freilanduntersuchungen in Thailand durch das extrem freundliche Entgegenkommen der thailändischen Behörden, von Mr. Seri Vejaboosakorn von der National Park Division des Royal Forest Department und den Leitern des Khao Phra Thaeu-Parks auf Phuket, nämlich Mr. Briksavan Nophadol und Mr. Winai Kayikananta.

Bro. Amnuay Pinratana und Mr. A. M. Cotton möchte ich ganz herzlich für Informationen über die thailändischen Falter danken.

Den kenianischen Behörden und Aufsehern der kenianischen Nationalparks sei für ihr Verständnis für die wissenschaftliche Arbeit gedankt.

Dem Ministerio de Agricultura y Ganadería in Quito (Ecuador) gebührt Dank für die Ausstellung von Autorisationen, wissenschaftlich im Land arbeiten zu dürfen, und ganz besonders Herrn Miguel Moreno E., Direktor des ecuadorianischen Naturwissenschaftlichen Museums in Quito, vor allem für seine Unterstützung bei der Planung und Durchführung von Forschungsreisen in Ecuador.

Herr Prof. Dr. H. Pruscha gab mir nützliche Ratschläge zur statistischen Auswertung des gewonnenen Datenmaterials.

An dieser Stelle möchte ich auch meine Frau Herta erwähnen, die mich auf den oft beschwerlichen Reisen begleitete und mir hilfreich zur Seite stand.

## 7. Abkürzungen

Folgende Abkürzungen wurden in der Arbeit verwendet:

- f. = Form (♂-f., ♀-f. = Männchen- bzw. Weibchenform)
- M., ♂ = Männchen
- R = recto (Oberseite des Falters abgebildet)
- V = verso (Unterseite des Falters abgebildet)
- W., ♀ = Weibchen

## 8. Farbbilder

Bei den abgebildeten präparierten Faltern ist jeweils "leg., coll. W. Winhard" zu ergänzen.





Abb. 8.1. Palmen und Bananenstauden säumen den Weg von der Forest Station am Tone Soi-Wasserfall nach Pha Khlok (Khao Phra Thaew-Park, Phuket, Thailand).



Abb. 8.2. Blick auf das Haus der Park-Verwaltung am Tone Soi-Wasserfall (Khao Phra Thaew-Park, Phuket, Thailand)









Abb. 8.3. Bambusdickicht in Zone C (s. Abb. 2.2, S. 15) des Khao Phra Thaew-Naturreservats (Phuket, Thailand)

Abb. 8.4. Baum der Art *Vitex pinnata* LINNAEUS in voller Blüte (Khao Phra Thaew-Park, Phuket, Thailand)

Abb. 8.5. Zugewachsene Schneise, die ein Stück in den Hochwald des Khao Phra Thaew führt (Phuket, Thailand)

Abb. 8.6. *Pandanus*-Baum am Rand des Weges nach Pha Khlok über den Khao Phra Thaew (Phuket, Thailand)

Abb. 8.7. Dornbuschsavanne in Kenia (Ngulia, Tsavopark, Westteil)

Abb. 8.8. Die Lycaenidenart *Pentila tropicalis mombasae* GROSE-SMITH & KIRBY sieht kleineren Acraeinenarten ähnlich (z.B. *Pardopsis punctatissima* BOISDUVAL, *Acraea quirina* FABRICIUS etc.), die allerdings nicht immer zur selben Zeit dort häufig genug auftreten, wo dieser Bläuling oft in großer Zahl fliegt. Gerade diese Lycaeniden bauen als Kollektiv ganze Blütenstände auf.

links oben: echter Blütenstand,

links unten: noch nicht blühender Blütenstand mit "falschen Blüten" (Faltern),

Mitte: Blütenstand mit echten Blüten und "falschen" (Shimba Hills, Kenia)

Abb. 8.9. Urwaldriese am linken Ufer des Río Jatunyacu bei Puerto Napo (Provinz Napo, Ecuador)





Abb. 8.10. Die Weibchen der Art *Cymothoe beckeri* sehen der am Tage fliegenden Lymantriidenart *Othroeda planax* ähnlich. Während *O. planax* langsam fliegt und oft sehr lange Zeit in einer Urwaldlichtung des westafrikanischen Regenwaldes (Kamerun, Kribi) segelt, halten sich die Weibchen von *C. beckeri* mehr zwischen den Blätter und Zweigen von Büschen auf und sind meist nur kurzzeitig zu sehen.

<p><i>Vanessa carye</i> HÜBNER (Nymphalinae) R</p> <p>Ecuador, Cerro Muyurcu, westl. v. Otavalo, Provinz Imbabura, 3400 m, 20.9.1993</p>	<p><i>Ithomia derasa</i> HEWITSON (Ithomiinae) R</p> <p>Ecuador, Río Quimi, Cantón Yacuambi, Provinz Zamora, 900 m, 6.9.1993</p>	<p><i>Dione glycera</i> FELDER (Heliconiinae) R</p> <p>Ecuador, Tablachupa, westl. Cerro Muyurcu, Otavalo, Prov. Imbabura, 3000 m, 22.8.1990</p>
<p><i>Eurema xanthochlora</i> KOLLAR (Pieridae) R</p> <p>Ecuador Río Quimi, Cantón Yacuambi, Provinz Zamora- Chinchi, 900 m, 6.9.1993</p>	<p><i>Appias nero</i> ♀ FABRICIUS (Pieridae) R</p> <p>Thailand, Phuket, Khao Phra Thaew, östlich von Thalang, 250 m, 4.8.1987</p>	<p><i>Gandaca harina</i> HORSFIELD (Pieridae) R</p> <p>Thailand, Phuket, Khao Phra Thaew, östlich von Thalang, 150 m, 21.7.1987</p>

Abb. 8.11. Falter mit Pickmarken bzw. Schnabelspuren.

1. Reihe (von links nach rechts): Symmetrische Verletzung der Vorder- und Hinterflügel bei den ersten beiden Faltern, die wohl sitzend attackiert wurden. Je nach dem Grad, in dem die Hinterflügel bei Ruhe zwischen die Vorderflügel bei der Nymphaline bzw. der Ithomiine geschoben waren, wurden die Hinterflügel am Tornus oder am vorderen Außenrand verletzt. Der 3. Falter wurde tödlich verletzt, aber nicht gefressen.
2. Reihe: Alle 3 Falter zeigen symmetrische Pickspuren an den Hinterflügeln, der mittlere Falter sogar 4, die wohl auf 2 Attacken zurückzuführen sind. All diese Falter wurden wohl sitzend attackiert.







<p><i>Eresia casilphia</i> HEWITSON (Melitaeinae) R Ecuador, 15 km östlich von Sto.Domingo de los Colorados, Provinz Pichincha, 750 m, 24.9.1993</p>	<p><i>Hamadryas amphinome</i> LINNAEUS (Nymphalinae) R Ecuador, 16 km östlich von Sto.Domingo de los Colorados, Provinz Pichincha, 650 m, 22.7.1990</p>
<p><i>Caligo illioneus</i> CRAMER (Brassolinae) R Ecuador Río Quimi, Cantón Yacuambi, Provinz Zamora-Chinchi, 900 m, 6.9.1993</p>	<p><i>Danaus plexippus</i> LINNAEUS (Danainae) R Ecuador, 16 km östlich von Sto.Domingo de los Colorados, Provinz Pichincha, 650 m, 24.7.1990</p>

Abb. 8.12. Flügelreste, von Freißfeinden der Falter übriggelassen.

Wird der Falter gefressen, so bleibt bei Faltern mit weicheren Flügeln vielfach nichts übrig, manchmal ein einziger Flügel (obere Reihe).

Sind die Flügel größer und/oder chitinreich, so werden sie vom Vogel vom Körper abgetrennt und nicht gefressen (untere Reihe).

Abb. 8.13. *Zerene cesonia* STOLL ♂ V (Coliadinae, Pieridae) mit symmetrischen Pickmarken auf den Hinterflügeln. Es fehlen nicht nur Flügelteile, sondern auch der Vogelschnabel hat im Anschluß an die herausgepickten Teile seinen Abdruck hinterlassen.



**Abb. 8.14.** Männchen von *Hebomoia glaucippe* LINNAEUS beim Blütenbesuch (Khao Phra Thaew-Park, Phuket, Thailand)

**Abb. 8.15.** Strauch der Gattung *Melastoma* mit Blüte und Früchten (Khao Phra Thaew-Park, Phuket, Thailand)





NORD- und SÜDTHAILAND		N O R D - T H A I L A N D					
<p><i>Papilio memnon</i> ♂ LINNAEUS (Papilionidae) R</p> <p>Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 100 m, 11.8.1987</p>		<p><i>Papilio memnon</i> ♀ LINNAEUS (Papilionidae) R</p> <p>Mae Taeng, Provinz Chiang Mai, 400 m, 4.8.1986</p>		<p><i>Pachliopta aristolochiae goniopeltis</i> ♀ ROTHSCHILD (Papilionidae) V</p> <p>Mae Taeng, Provinz Chiang Mai, 400 m, 4.8.1986</p>		<p><i>Pachliopta aristolochiae goniopeltis</i> ♂ ROTHSCHILD (Papilionidae) R</p> <p>Mae Taeng, Provinz Chiang Mai, 400 m, 4.8.1986</p>	
<p><i>Papilio polytes</i> ♂ LINNAEUS (Papilionidae) R</p> <p>Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 100 m, 15.7.1987</p>		<p><i>Papilio polytes</i> ♀ LINNAEUS (Papilionidae) R</p> <p>Insel Phuket, Karon Beach, 0 m, 11.8.1986</p>		<p><i>Pachliopta aristolochiae asteris</i> ♂ ROTHSCHILD (Papilionidae) V</p> <p>Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 100 m, 9.8.1987</p>		<p><i>Atrophaneura adamsoni</i> GROSE-SMITH (Papilionidae) R</p> <p>70 km nordöstl. von Chiang Mai, Provinz Chiang Rai, 750 m, 29.7.1986</p>	
<p><i>Atrophaneura coon</i> FABRICIUS (Papilionidae) R</p> <p>Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 250 m, 5.8.1987</p>		<p><i>Papilio memnon</i> ♀ LINNAEUS (Papilionidae) R</p> <p>Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 100 m, 16.8.1986</p>		<p><i>Pachliopta aristolochiae asteris</i> ♀ ROTHSCHILD (Papilionidae) V</p> <p>Insel Phuket, Karon Beach, 0 m, 10.8.1986</p>		<p><i>Pachliopta aristolochiae asteris</i> ♂ ROTHSCHILD (Papilionidae) R</p> <p>Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 100 m, 9.8.1987</p>	
S Ü D - T H A I L A N D							

Abb. 8.16. *Pachliopta aristolochiae* und ähnliche Arten in Thailand

N O R D - T H A I L A N D							
<p><i>Papilio memnon</i> ♂ LINNAEUS (Papilionidae) R</p> <p>Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 100 m, 11.8.1987</p>		<p><i>Papilio memnon</i> ♀ LINNAEUS (Papilionidae) R</p> <p>Mae Taeng, Provinz Chiang Mai, 400 m, 4.8.1986</p>		<p><i>Pachliopta aristolochiae goniopeltis</i> ♀ ROTHSCHILD (Papilionidae) V</p> <p>Mae Taeng, Provinz Chiang Mai, 400 m, 4.8.1986</p>		<p><i>Pachliopta aristolochiae goniopeltis</i> ♂ ROTHSCHILD (Papilionidae) R</p> <p>Mae Taeng, Provinz Chiang Mai, 400 m, 4.8.1986</p>	
<p><i>Papilio memnon</i> ♂ LINNAEUS (Papilionidae) R</p> <p>Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 200 m, 20.7.1987</p>		<p><i>Papilio memnon</i> ♀ LINNAEUS (Papilionidae) R</p> <p>Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 100 m, 16.8.1986</p>		<p><i>Pachliopta aristolochiae asteris</i> ♀ ROTHSCHILD (Papilionidae) V</p> <p>Insel Phuket, Karon Beach, 0 m, 10.8.1986</p>		<p><i>Pachliopta aristolochiae asteris</i> ♂ ROTHSCHILD (Papilionidae) R</p> <p>Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 100 m, 9.8.1987</p>	
S Ü D - T H A I L A N D							

Abb. 8.17. Die Unterarten von *Pachliopta aristolochiae* in Nord- und Südthailand und die Art *Papilio memnon*, die in den beiden Regionen die jeweils passenden Weibchenformen ausbildet





<p><i>Pareronia</i> <i>valeria</i> CRAMER <i>lutescens</i> BUTLER ♂ (Pieridae) R Thailand, Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 200 m, 19.8.1986</p>	<p><i>Pareronia</i> <i>valeria</i> CRAMER <i>lutescens</i> BUTLER ♀ (Pieridae) R Thailand, Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 200 m, 4.8.1987</p>
<p><i>Parantica</i> <i>aspasia</i> ♂ FABRICIUS (Danainae) R Thailand, Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 200 m, 19.8.1986</p>	<p><i>Parantica</i> <i>aspasia</i> ♀ FABRICIUS (Danainae) R Thailand, Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 200 m, 19.8.1986</p>

Abb. 8.18. *Pareronia valeria* (Pieridae) und *Parantica aspasia* (Danainae): Die Weibchen des Pieriden ahmen die Danainenart nach.

<p><i>Parantica melaneus</i> ♀ CRAMER (Danainae) R Thailand, 60km nördlich von Chiang Mai, Provinz Chiang Mai, 450 m, 3.8.1986</p>	<p><i>Parantica aglen</i> ♂ STOLL (Danainae) R Thailand, Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 200 m, 20.7.1987</p>	<p><i>Parantica aspasia</i> ♂ FABRICIUS (Danainae) R Thailand, Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 200 m, 19.8.1986</p>
<p><i>Pareronia anais</i> LESSON ♂ (Pieridae) R Thailand, Insel Phuket, Karon Beach, 0 m, 8.8.1986</p>	<p><i>Pareronia anais</i> LESSON ♀ Normalform (Pieridae) R Thailand, 60 km nörd- lich von Chiang Mai, Provinz Chiang Mai, 450 m, 31.7.1986</p>	<p><i>Pareronia anais</i> LESSON ♀ Normalform (Pieridae) R Thailand, 70 km nord- östlich von Chiang Mai, Provinz Chiang Rai, 750 m, 29.7.1986</p>
<p><i>Tirunuala limniace</i> ♂ CRAMER (Danainae) R Thailand, San Pa Tong, Provinz Chiang Mai, 350 m, 1.8.1986</p>	<p><i>Idcopsis vulgaris</i> BUTLER (Danainae) R Thailand, Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 100 m, 22.3.1988</p>	<p><i>Parantica agleoides</i> ♂ FELDER (Danainae) R Thailand, Insel Phuket, Karon Beach, 0 m, 9.8.1986</p>

Abb. 8.19. *Pareronia anais* und verschiedene Danainen, die als mögliche Vorbilder der Weibchen von *Pareronia anais* in Frage kommen. In der 1. Reihe ist zum Vergleich die Art *Parantica aspasia* abgebildet, die von allen anderen *Parantica*-arten durch die gelben Hinterflügelinnenbereiche abweicht.



S Ü D - T H A I L A N D			
<p><i>Pareronia valeria</i> CRAMER ♂ <i>lutescens</i> BUTLER (Pieridae) R</p> <p>Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 200 m, 19.8.1986</p>	<p><i>Pareronia valeria</i> CRAMER ♀ <i>lutescens</i> BUTLER (Pieridae) R</p> <p>Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 200 m, 4.8.1987</p>	<p><i>Parantica aspasia</i> ♀ FABRICIUS (Danainae) R</p> <p>Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 200 m, 19.8.1986</p>	<p><i>Parantica aglea</i> ♂ STOLL (Danainae) R</p> <p>Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 200 m, 20.7.1987</p>
<p><i>Pareronia anais</i> LESSON ♂ (Pieridae) R</p> <p>Insel Phuket, Karon Beach, 0 m, 13.8.1986</p>	<p><i>Pareronia anais</i> LESSON ♀ f. <i>lutea</i> (Pieridae) R</p> <p>Insel Phuket, Karon Beach, 0 m, 11.8.1986</p>	<p><i>Parantica agleoides</i> ♂ FELDER (Danainae) R</p> <p>Insel Phuket, Karon Beach, 0 m, 9.8.1986</p>	<p><i>Parantica aspasia</i> ♂ FABRICIUS (Danainae) R</p> <p>Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 200 m, 19.8.1986</p>
<p><i>Pareronia anais</i> LESSON ♂ (Pieridae) R</p> <p>60 km nördl. v. Chiang Mai, Provinz Chiang Mai, 450 m, 31.7.1986</p>	<p><i>Pareronia anais</i> LESSON ♀ Normalform (Pieridae) R</p> <p>60 km nördl. v. Chiang Mai, Provinz Chiang Mai, 450 m, 31.7.1986</p>	<p><i>Parantica melancus</i> ♀ CRAMER (Danainae) R</p> <p>60 km nördl. v. Chiang Mai, Provinz Chiang Mai, 450 m, 3.8.1986</p>	<p><i>Ideopsis vulgaris</i> BUTLER (Danainae) R</p> <p>Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 100 m, 22.3.1988</p>
N O R D - T H A I L A N D			

Abb. 8.20. Die Arten *Pareronia valeria* und *Pareronia anais* mit ihren Weibchenformen und mögliche Vorbilder aus der Familie der Danainae in Nord- und Südthailand

PAPILIONIDAE	PIERIDAE	NYMPHALIDAE
<p><i>Papilio paris</i> ♂ LINNAEUS (Papilionidae) R</p> <p>Doi Chiang Dao, Provinz Chiang Mai, 650 m, Jan.- März 1988</p>	<p><i>Delias hyparete</i> ♂ LINNAEUS (Pieridae) R</p> <p>60 km nördl. v. Chiang Mai, Provinz Chiang Mai, 450 m, 31.7.1986</p>	<p><i>Polyura eudamippus</i> ♂ DOUBLEDAY (Nymphalidae) R</p> <p>Doi Chiang Dao, Provinz Chiang Mai, 650 m, 31.3.1986</p>
<p><i>Graphium agamemnon</i> LINNAEUS (Papilionidae) R</p> <p>Doi Suthep, Chiang Mai, 1300 m, 1.4.1988</p>	<p><i>Dercas verhuelli</i> HOEVEN (Pieridae) R</p> <p>Doi Suthep, Chiang Mai, 1300 m, 30.3.1988</p>	<p><i>Herona marathus</i> ♂ DOUBLEDAY (Nymphalidae) R</p> <p>Doi Chiang Dao, Provinz Chiang Mai, 650 m, Jan.- März 1988</p>
<p><i>Paranticopsis xenocles</i> DOUBLEDAY <i>kephisos</i> FRUHSTORFER ♂ (Papilionidae) R</p> <p>Doi Chiang Dao, Prov.Chiang Mai, 650 m, 31.3.1986</p>	<p><i>Pareronia anais</i> LESSON ♀ Normalform (Pieridae) R</p> <p>60 km nördl. v. Chiang Mai, Provinz Chiang Mai, 450 m, 31.7.1986</p>	<p><i>Calinaga sudassana</i> ♂ MELVILLE (Nymphalidae) R</p> <p>Doi Chiang Dao, Provinz Chiang Mai, 650 m, Jan.- März 1988</p>

Abb. 8.21. Beispiele für Konvergenz (unterste Reihe) hin zu Danainenvorbildern (z.B. *Parantica spec.*) aus drei verschiedenen Familien (Papilionidae, Pieridae, Nymphalidae) in Thailand. In der 1. und 2. Reihe sind jeweils näher verwandte, nichtmimetische Vertreter derselben Familien dargestellt.





<p><i>Euploea multicolor</i> ♂ CRAMER (Danainae) R Thailand, Phuket, Khao Phra Thaeuw, 200 m, 18.8.1986</p>	<p><i>Euploea leucostictus</i> ♂ GMELIN (Danainae) R Thailand, Phuket, Khao Phra Thaeuw, 250 m, 22.3.1988</p>	<p><i>Euploea tulliolus</i> ♂ FABRICIUS (Danainae) R Thailand, Phuket, Khao Phra Thaeuw, 200 m, 19.7.1987</p>	<p><i>Euploea phanaereta</i> ♂ SCHALLER (Danainae) R Thailand, Phuket, Karon Beach, 0 m, 25.8.1987</p>
<p><i>Euploea multicolor</i> ♀ CRAMER (Danainae) R Thailand, Phuket, Khao Phra Thaeuw, 200 m, 29.7.1987</p>	<p><i>Euploea leucostictus</i> ♀ GMELIN (Danainae) R Thailand, Phuket, Khao Phra Thaeuw, 200 m, 4.8.1987</p>	<p><i>Euploea tulliolus</i> ♀ FABRICIUS (Danainae) R Thailand, Phuket, Khao Phra Thaeuw, 200 m, 28.7.1987</p>	<p><i>Euploea phanaereta</i> ♀ SCHALLER (Danainae) R Thailand, Phuket, Karon Beach, 0 m, 12.8.1986</p>
<p><i>Euploea sylvestris</i> ♂ FABRICIUS (Danainae) R Thailand, Phuket, Khao Phra Thaeuw, 200 m, 25.7.1987</p>	<p><i>Euploea radamanthius</i> ♂ FABRICIUS (Danainae) R Thailand, Khlong Nah Kab, südlich von Ranong, 50 m, 19.8.1987</p>	<p><i>Euploea klugii</i> ♂ MOORE (Danainae) R Thailand, Phuket, Khao Phra Thaeuw, 200 m, 28.7.1987</p>	<p><i>Euploea modesta</i> ♂ BUTLER (Danainae) R Thailand, Phuket, Khao Phra Thaeuw, 200 m, 20.7.1987</p>
<p><i>Thaumanitis klugius</i> ♂ ZINKEN (Amathusiinae) R Thailand, Phuket, Khao Phra Thaeuw, 100 m, 19.7.1987</p>	<p><i>Euploea radamanthius</i> ♀ FABRICIUS (Danainae) R Thailand, Phuket, Khao Phra Thaeuw, 150 m, 28.7.1987</p>	<p><i>Euploea klugii</i> ♀ MOORE (Danainae) R Thailand, Phuket, Karon Beach, 0 m, 12.8.1986</p>	<p><i>Euploea modesta</i> ♀ BUTLER (Danainae) R Thailand, Phuket, Khao Phra Thaeuw, 200 m, 28.7.1987</p>

Abb. 8.22. Im Khao Phra Thaeuw-Park (Phuket, Thailand) auftretende *Euploea*-arten. Das Verhalten von *Thaumanitis klugius* unterscheidet sich so stark von den *Euploea*- (Die Amathusiine hält sich dicht am Erdboden auf und fliegt vorwiegend in der Abenddämmerung.), daß diese Art sicherlich nur einen Teilschutz durch die bis zu einem gewissen Grade ähnlichen *Euploea*-erfährt.





<p><i>Euploea multicolor</i> ♂ CRAMER (Danainae) R Insel Phuket, Khao Phra Thaeuw, 200 m, 18.8.1986</p>	<p><i>Euploea multicolor</i> ♀ CRAMER (Danainae) R Insel Phuket, Khao Phra Thaeuw, 200 m, 29.7.1987</p>	<p><i>Ideopsis vulgaris</i> BÜTLER (Danainae) R Insel Phuket, Khao Phra Thaeuw, 200 m, 25.7.1987</p>	<p><i>Euploea multicolor</i> ♀ CRAMER (Danainae) R Thailand, Phuket, Khao Phra Thaeuw, 200 m, 12.8.1987</p>
<p><i>Elymnias malelas</i> ♂ HEWITSON (Satyrinae) R Mae Taeng, Provinz Chiang Mai, 400 m, 4.8.1986</p>	<p><i>Elymnias malelas</i> ♀ HEWITSON (Satyrinae) R 70 km nordöstl. v. Chiang Mai, Provinz Chiang Rai, 750 m, 29.7.1986</p>	<p><i>Elymnias nesaea</i> ♂ LINNAEUS (Satyrinae) R Insel Phuket, Karon Beach, 0 m, 12.8.1986</p>	<p><i>Elymnias nesaea</i> ♀ LINNAEUS (Satyrinae) R Insel Phuket, Khao Phra Thaeuw, 150 m, 15.8.1986</p>
<p><i>Euploea core</i> ♀ CRAMER (Danainae) R Chiang Mai, Norden, 400 m, 30.7.1986</p>	<p><i>Euploea tulliolus</i> ♂ FABRICIUS (Danainae) R Insel Phuket, Khao Phra Thaeuw, 200 m, 19.7.1987</p>	<p><i>Euploea modesta</i> ♂ BÜTLER (Danainae) R Insel Phuket, Khao Phra Thaeuw, 200 m, 20.7.1987</p>	<p><i>Euploea multicolor</i> ♀ CRAMER (Danainae) R Insel Phuket, Khao Phra Thaeuw, 200 m, 12.8.1987</p>
<p><i>Euripus nycltelius</i> ♂ DOUBLEDAY (Nymphalidae) R Doi Chiang Dao Provinz Chiang Mai, 650 m, Jan.-März 1988</p>	<p><i>Elymnias hypermnestra</i> ♂ LINNAEUS (Satyrinae) R Chiang Mai, Norden, 400 m, 2.8.1986</p>	<p><i>Elymnias penanga</i> ♂ WESTWOOD (Satyrinae) R Insel Phuket, Khao Phra Thaeuw, 150 m, 23.3.1988</p>	<p><i>Cyclosia midamia</i> HERRICH-SCHÄFFER (Zygaenidae) R 60 km nördl. v. Chiang Mai, Provinz Chiang Mai, 450 m, 31.7.1986</p>

Abb. 8.23. In Thailand auftretende Danainen (jeweils 1. und 3. Reihe) und Nachahmer (jeweils 2. und 4. Reihe)



<p><i>Hypothyris lycaste antonia</i> HEWITSON (Ithomiinae) R</p> <p>16 km östlich v. Sto. Domingo de los Colorados, 650 m, 11.7.1990</p>	<p><i>Dismorphia amphione</i> ♀ CRAMER (Pieridae) R</p> <p>La Unión del Toachi, östl. v. Alluriquin, 800 m, 21.7.1990</p>	<p><i>Dismorphia amphione</i> ♂ CRAMER (Pieridae) R</p> <p>15 km östlich v. Sto. Domingo de los Colorados, 750 m, 23.8.1993</p>	<p><i>Tithorea harmonia manabiana</i> FOX (Ithomiinae) R</p> <p>16 km östl. v. Sto. Domingo de los Colorados, 700 m, 14.7.1990</p>
<p><i>Callithomia alexirrhoe beronilla</i> HEWITSON (Ithomiinae) R</p> <p>14 km östlich v. Sto. Domingo de los Colorados, 700 m, 16.7.1990</p>	<p><i>Eresia quintilla</i> ♀ HEWITSON (Nymphalidae) R</p> <p>17 km östlich v. Sto. Domingo de los Colorados, 800 m, 15.7.1990</p>	<p><i>Dismorphia amphione</i> ♀ CRAMER (Pieridae) R</p> <p>15 km östlich v. Sto. Domingo de los Colorados, 750 m, 22.7.1990</p>	<p><i>Consul fabius</i> CRAMER (Nymphalidae) R</p> <p>17 km östl. v. Sto. Domingo de los Colorados, 750 m, 15.7.1990</p>
<p><i>Mechanitis lysimnia macrinus</i> HEWITSON ♀ (Ithomiinae) R</p> <p>17 km östlich v. Sto. Domingo de los Colorados, 700 m, 25.9.1993</p>	<p><i>Eresia quintilla</i> ♂ HEWITSON (Nymphalidae) R</p> <p>16 km östlich v. Sto. Domingo de los Colorados, 750 m, 11.7.1990</p>	<p><i>Mechanitis polymnia chimborazona</i> BATES (Ithomiinae) R</p> <p>16 km östlich v. Sto. Domingo de los Colorados, 700 m, 14.7.1990</p>	<p><i>Lycorea cleobaea</i> GODART (Danainae) R</p> <p>17 km östl. v. Sto. Domingo de los Colorados, 750 m, 15.7.1990</p>
<p><i>Melinaea ludovica vespertina</i> FOX (Ithomiinae) R</p> <p>16 km östlich v. Sto. Domingo de los Colorados, 700 m, 14.7.1990</p>	<p><i>Dismorphia amphione</i> ♀ CRAMER (Pieridae) R</p> <p>16 km östlich v. Sto. Domingo de los Colorados, 700 m, 14.7.1990</p>	<p><i>Euclides isabella ecuadorensis</i> STRAND (Heliconiinae) R</p> <p>16 km östlich v. Sto. Domingo de los Colorados, 650 m, 13.7.1990</p>	<p><i>Lycorea cleobaea</i> GODART (Danainae) R</p> <p>17 km östl. v. Sto. Domingo de los Colorados, 750 m, 15.7.1990</p>

Abb. 8.24. *Hypothyris lycaste antonia* und ähnliche Arten in der Westkordillere Ecuadors

<p><i>Tithorea harmonia pseudethra</i> BUTLER (Ithomiinae) R</p> <p>Argentinien, Wasserfälle d. Iguazú, Prov.Misiones, 200 m, 18.12.1993</p>	<p><i>Hypothyris euclaea</i> GODART (Ithomiinae) R</p> <p>Argentinien, Wasserfälle d. Iguazú, Prov.Misiones, 200 m, 20.12.1993</p>	<p><i>Hypothyris euclaea</i> GODART (Ithomiinae) R</p> <p>Argentinien, Puerto Iguazú, Prov. Misiones, 250 m, 28.12.1993</p>	<p><i>Dismorphia astyocha</i> ♂ HÜBNER (Pieridae) R</p> <p>Argentinien, Wasserfälle d. Iguazú, Prov.Misiones, 200 m, 18.12.1993</p>
<p><i>Tithorea harmonia pseudethra</i> BUTLER (Ithomiinae) R</p> <p>Argentinien, Wasserfälle d. Iguazú, Prov.Misiones, 200 m, 18.12.1993</p>	<p><i>Consul fabius</i> CRAMER (Nymphalidae) R</p> <p>Brasilien, Wasserfälle d. Iguazu, Prov. Paraná, 250 m, 25.12.1993</p>	<p><i>Hypothyris euclaea</i> GODART (Ithomiinae) R</p> <p>Argentinien, Puerto Iguazú, Prov. Misiones, 200 m, 20.12.1993</p>	<p><i>Dismorphia astynome</i> ♂ DALMAN (Pieridae) R</p> <p>Argentinien, Wasserfälle d. Iguazú, Prov.Misiones, 200 m, 18.12.1993</p>
<p><i>Placidula euryanassa</i> FELDER (Ithomiinae) R</p> <p>Argentinien, Wasserfälle d. Iguazú, Prov.Misiones, 200 m, 18.12.1993</p>	<p><i>Heliconius ethilla polychrous</i> FELDER &amp; FELDER (Heliconiinae) R</p> <p>Argentinien, Wasserfälle d. Iguazú, Prov.Misiones, 200 m, 20.12.1993</p>	<p><i>Mechanitis lysimnia lysimnia</i> FABRICIUS (Ithomiinae) R</p> <p>Argentinien, Wasserfälle d. Iguazú, Prov.Misiones, 200 m, 29.12.1993</p>	<p><i>Dismorphia astynome</i> ♀ DALMAN (Pieridae) R</p> <p>Argentinien, Wasserfälle d. Iguazú, Prov.Misiones, 200 m, 20.12.1993</p>
		<p><i>Mechanitis lysimnia lysimnia</i> FABRICIUS (Ithomiinae) R</p> <p>Argentinien, Wasserfälle d. Iguazú, Prov.Misiones, 200 m, 29.12.1993</p>	<p><i>Euclides isabella dianassa</i> HÜBNER (Heliconiinae) R</p> <p>Brasilien, Wasserfälle d. Iguazu, Prov. Paraná, 250 m, 25.12.1993</p>

Abb. 8.25. Ein dem Mimikryring mit *Hypothyris lycaste antonia* (vgl. Abb. 8.24) aus Sto. Domingo (Ecuador) vergleichbarer Ring der Wälder um die Wasserfälle des Iguazú (Argentinien)





<p><i>Dismorphia amphione</i> ♂ CRAMER (Dismorphiinae, Pieridae) R Ecuador, 17 km östl. v. Sto. Domingo de los Colorados, Provinz Pichincha, 700 m, 22.8.1993</p>	<p><i>Eresia quintilla</i> ♂ HEWITSON (Melitaeinae, Nymphalidae) R Ecuador, 16 km östl. v. Sto. Domingo de los Colorados, Provinz Pichincha, 750 m, 11.7.1990</p>	<p><i>Eresia lansdorfi</i> GODART (Melitaeinae, Nymphalidae) R südl. Brasilien, Wasserfälle des Iguacu, Provinz Paraná, 200 m, 23.12.1993</p>
<p><i>Dismorphia lelex</i> HEWITSON (Dismorphiinae, Pieridae) R südliches Ecuador, Buenaventura, 11 km westlich von Piñas, Provinz El Oro, 900 m, 5.9.1993</p>	<p><i>Eresia sestia</i> ♀ HEWITSON (Melitaeinae, Nymphalidae) R Ecuador, 17 km östl. v. Sto. Domingo de los Colorados, Provinz Pichincha, 750 m, 15.7.1990</p>	<p><i>Heliconius erato phyllis</i> FABRICIUS (Heliconiinae, Nymphalidae) R südl. Brasilien, Wasserfälle des Iguacu, Provinz Paraná, 200 m, 23.12.1993</p>

Abb. 8.26. Divergenzen innerhalb der Gattungen *Dismorphia* (Pieridae) und *Eresia* (Nymphalidae). In der linken und mittleren Spalte Falter aus Ecuador, in der rechten Spalte *Eresia lansdorfi* und darunter sein Vorbild (*Heliconius erato phyllis*) von den Iguazú-Fällen (Brasilien / Argentinien)

<p><i>Heliconius erato cyrba</i> GODART (Heliconiinae) R 16 km östl. v. Sto. Domingo de los Colorados, Provinz Pichincha, 700 m, 14.7.1990</p>	<p><i>Heliconius melpomene cythera</i> HEWITSON (Heliconiinae) R 16 km östl. v. Sto. Domingo de los Colorados, Provinz Pichincha, 650 m, 13.7.1990</p>
<p><i>Heliconius erato notabilis</i> SALVIN &amp; GODMAN (Heliconiinae) R Río Topo, ca. 50 km östlich von Baños, Provinz Tungurahua, 1250 m, 31.7.1990</p>	<p><i>Heliconius melpomene plesseni</i> RIFFARTH (Heliconiinae) R Río Topo, ca. 50 km östlich von Baños, Provinz Tungurahua, 1250 m, 31.7.1990</p>
<p><i>Heliconius erato lativitta</i> BUTLER (Heliconiinae) R Río Jatunyacu bei Pto. Napo, Provinz Napo, 500 m, 14.8.1990</p>	<p><i>Heliconius melpomene malleti</i> LAMAS (Heliconiinae) R Río Jatunyacu bei Pto. Napo, Provinz Napo, 500 m, 7.8.1990</p>
<p><i>Heliconius erato etylus</i> SALVIN (Heliconiinae) R Río Quimi, Cantón Yacuambi, Provinz Zamora-Chinchipe, 900 m, 7.9.1993</p>	<p><i>Heliconius melpomene ecuadorensis</i> NEUSTETTER (Heliconiinae) R Río Quimi, Cantón Yacuambi, Provinz Zamora-Chinchipe, 900 m, 29.7.1992</p>

Abb. 8.27. *Heliconius erato* LINNAEUS (links) und *Heliconius melpomene* LINNAEUS (rechts) von verschiedenen Fundorten in Ecuador.





<p><i>Heliconius telesiphe</i> f. <i>telesiphe</i> DOUBLEDAY (Heliconiinae) R</p> <p>südl. Ecuador, Valladolid, ca. 150 km südlich von Loja, Provinz Zamora-Chinchipe, 1600 m, 26.7.1992</p>	<p><i>Podotricha telesiphe</i> f. <i>telesiphe</i> HEWITSON (Heliconiinae) R</p> <p>südl. Ecuador, Valladolid, ca. 150 km südlich von Loja, Provinz Zamora-Chinchipe, 1600 m, 26.7.1992</p>
<p><i>Heliconius telesiphe</i> f. <i>sotericus</i> SALVIN (Heliconiinae) R</p> <p>Ecuador, Baeza, Provinz Napo, 1900 m, 27.8.1993</p>	<p><i>Podotricha telesiphe</i> f. <i>tithraustes</i> STICHEL (Heliconiinae) R</p> <p>Ecuador, Baeza, Provinz Napo, 1900 m, 27.8.1993</p>
<p><i>Heliconius clysonymus</i> <i>clysonymus</i> LATREILLE (Heliconiinae) R</p> <p>Ecuador, Río Topo, ca. 50 km östlich von Baños, Provinz Tungurahua, 1250 m, 9.7.1992</p>	<p><i>Podotricha euchroia</i> <i>mellosa</i> STICHEL (Heliconiinae) R</p> <p>Ecuador, 18 km westl. v. Cerro Muyurcu bei Otavalo, Provinz Imbabura, 2500 m, 20.8.1990</p>
<p><i>Heliconius clysonymus</i> <i>hygiana</i> HEWITSON (Heliconiinae) R</p> <p>Ecuador, Mindo, Westkordillere, Provinz Pichincha, 1550 m, 16.7.1992</p>	<p><i>Heliconius hecalesia</i> <i>eximius</i> STICHEL (Heliconiinae) R</p> <p>Ecuador, 14 km östlich von Sto. Domingo de los Colorados, Provinz Pichincha, 700 m, 16.7.1990</p>

Abb. 8.28. Müllersche Mimikry: Die Heliconier *Heliconius telesiphe* und *Podotricha telesiphe* treten vielerorts sympatrisch mit entsprechenden Formen im Süden (1. Reihe) und Norden (2. Reihe) Ecuadors auf (VANE-WRIGHT et al. 1975). Die Unterart *clysonymus* von *Heliconius clysonymus* reiht sich am Río Topo in diesen Ring ein, allerdings mit reziproker Anordnung der gelben und roten Streifen auf Vorder- und Hinterflügeln. Im westlichen Ecuador besitzt die letztgenannte Art eine Unterart (*hygiana*) mit eigener Wartracht wie auch die Art *Heliconius hecalesia eximius*.

<p><i>Heliconius erato</i> <i>phyllis</i> FABRICIUS (Heliconiinae) R</p> <p>südl. Brasilien, Wasserfälle des Iguacu, Provinz Paraná, 250 m, 26.12.1993</p>	<p><i>Adelpha</i> <i>isis</i> DRURY ♂ (Nymphalinae) R</p> <p>südl. Brasilien, Wasserfälle des Iguacu, Provinz Paraná, 250 m, 26.12.1993</p>	<p><i>Adelpha</i> <i>iphichlus</i> LINNAEUS (Nymphalinae) R</p> <p>Peru, Río Tambopata, Provinz Madre de Dios, 300 m, 20.7.1989</p>
<p><i>Actinote</i> <i>diccus</i> LATREILLE ♂ (Acraeinae) R</p> <p>Ecuador, Valladolid, ca. 150 km südl. v. Loja, Provinz Zamora-Chinchipe, 1600 m, 25.7.1992</p>	<p><i>Adelpha</i> <i>lara</i> HEWITSON (Nymphalinae) R</p> <p>Ecuador, Valladolid, ca. 150 km südl. v. Loja, Provinz Zamora-Chinchipe, 1600 m, 26.7.1992</p>	<p><i>Doxocopa</i> <i>linda</i> FELDER (Apaturinae) R</p> <p>Peru, Río Tambopata, Provinz Madre de Dios, 300 m, 20.7.1989</p>
<p><i>Anartia</i> <i>amathea</i> LINNAEUS (Nymphalinae) R</p> <p>Ecuador, 16 km östlich von Sto. Domingo de los Colorados, Provinz Pichincha, 700 m, 14.7.1990</p>	<p><i>Vanessa</i> <i>myrina</i> DOUBLEDAY (Nymphalinae) R</p> <p>Ecuador, Valladolid, ca. 150 km südl. v. Loja, Provinz Zamora-Chinchipe, 1600 m, 10.9.1993</p>	<p><i>Doxocopa</i> <i>lavinia</i> BUTLER (Apaturinae) R</p> <p>Ecuador, 15 km östlich von Sto. Domingo de los Colorados, Provinz Pichincha, 700 m, 17.7.1990</p>

Abb. 8.29. Unvollkommene Batesche Mimikry und konvergente Farbmusterentwicklung bei genießbaren Arten der Familie der Nymphalidae



<p><i>Papilio dardanus</i> BROWN <i>tibullus</i> KIRBY ♂ (Papilionidae) R</p> <p>Mombasa, Süden, Diani- Beach, 0 m, 25.8.1975</p>	<p><i>Amauris niavius</i> LINNAEUS <i>dominicanus</i> TRIMEN ♂ (Danainae) R</p> <p>Mombasa, Süden, Diani- Beach, 0 m, 29.8.1975</p>	<p><i>Euxanthe</i> <i>wakefieldi</i> WARD ♂ (Charaxinae) R</p> <p>Shimba Hills Naturpark, südl. von Kwale, 200 m, 14.8.1984</p>
<p><i>Papilio dardanus</i> BROWN <i>tibullus</i> KIRBY ♀ f. <i>hippocooides</i> (Papilionidae) R</p> <p>Shimba Hills Naturpark, südl. von Kwale, 100 m, 3.9.1975</p>	<p><i>Hypolimnas dubius</i> PALISOT DE BEAUVOIS <i>wahlbergi</i> WALLENGREN (Nymphalinae) R</p> <p>Arabuko-Sokoke-Wald, 22 km südl. v. Malindi, 0 m, 24.5.1978</p>	<p><i>Euxanthe</i> <i>wakefieldi</i> WARD ♀ (Charaxinae) R</p> <p>Mombasa, Süden, Diani- Beach, 0 m, 4.9.1975</p>
<p><i>Amauris niavius</i> LINNAEUS <i>dominicanus</i> TRIMEN ♀ (Danainae) R</p> <p>Mombasa, Süden, Diani- Beach, 0 m, 4.9.1975</p>	<p><i>Hypolimnas</i> <i>usambara</i> WARD (Nymphalinae) R</p> <p>Mombasa, Süden, Diani- Beach, 0 m, 29.8.1975</p>	<p><i>Amauris ochlea</i> <i>ochlea</i> BOISDUVAL (Danainae) R</p> <p>Mombasa, Süden, Diani- Beach, 0 m, 27.8.1975</p>

Abb. 8.30. *Amauris niavius dominicanus* und ähnliche Arten an der kenianische Küste

Abb. 8.31. *Amauris ochlea* BOISDUVAL beim Blütenbesuch. Zu manchen Zeiten finden sich große Mengen von Faltern dieser Art an bestimmten Stellen ein, fernab von Ansammlungen anderer Tagfalter. (Shimba Hills Nationalpark bei Kwale, Kenia)





<p><i>Hypolimnas</i> <i>deceptor</i> TRIMEN ♂ (Nymphalinae) R</p> <p>Arabuko-Sokoke-Wald, 22 km südl. v. Malindi, 0 m, 3.8.1984</p>	<p><i>Amauris ochlea</i> <i>ochlea</i> BOISDUVAL ♂ (Danainae) R</p> <p>Mombasa, Süden, Diani-Beach, 0 m, 18.8.1975</p>	<p><i>Pseudacraea</i> <i>eurytus</i> LINNAEUS ♀ (Nymphalinae) R</p> <p>Shimba Hills-Park, südlich v. Kwale, 350 m, 11.8.1988</p>	<p><i>Amauris</i> <i>niavins</i> LINNAEUS <i>dominicanus</i> TRIMEN ♂ (Danainae) R</p> <p>Mombasa, Süden, Diani-Beach, 0 m, 29.8.1975</p>
<p><i>Hypolimnas</i> <i>deceptor</i> TRIMEN ♀ (Nymphalinae) R</p> <p>Arabuko-Sokoke-Wald, 22 km südl. v. Malindi, 0 m, 3.8.1984</p>	<p><i>Pseudacraea</i> <i>lucretia</i> CRAMER ♂ (Nymphalinae) R</p> <p>Arabuko-Sokoke-Wald, 22 km südl. v. Malindi, 0 m, 17.5.1978</p>	<p><i>Neptis</i> <i>lacta</i> OVERLAET (Nymphalinae) R</p> <p>Mombasa, Süden, Diani-Beach, 0 m, 24.8.1975</p>	
<p><i>Acraea</i> <i>satis</i> WARD ♀ (Acraeinae) R</p> <p>Mombasa, Süden, Diani-Beach, 0 m, 10.8.1988</p>	<p><i>Colotis ione</i> GODART ♀-f. <i>natalensis</i> (Pieridae) R</p> <p>Malindi, Südküste, 0 m, 3.8.1977</p>	<p><i>Appias epaphia</i> CRAMER <i>contracta</i> BUTLER ♀ (Pieridae) R</p> <p>Arabuko-Sokoke-Wald, 40 km südl. v. Malindi, 50 m, 7.8.1983</p>	<p><i>Hypolimnas dubius</i> PALISOT DE BEAUVOIS <i>wahlbergi</i> WALLENGREN (Nymphalinae) R</p> <p>Arabuko-Sokoke-Wald, 22 km südl. v. Malindi, 0 m, 24.5.1978</p>

Abb. 8.32. 1.-3. Spalte: *Amauris ochlea* und ähnliche Arten an der kenianischen Küste, 4. Spalte: *Amauris niavins* (Vorbild) und *Hypolimnas dubius* (Nachahmer)

<p><i>Lymanopoda</i> <i>nivea</i> BROWN (Satyrinae) R</p> <p>Tablachupa, westl. v. Cerro Muyurcu, Otavalo, Provinz Imbabura, 3000 m, 19.9.1993</p>	<p><i>Leptophobia</i> <i>penthica</i> KOLLAR (Pieridae) R</p> <p>Tablachupa, westl. v. Cerro Muyurcu, Otavalo, Provinz Imbabura, 3000 m, 19.9.1993</p>
<p><i>Panyapedaliodes</i> <i>drymaca</i> HEWITSON (Satyrinae) R</p> <p>Tablachupa, westl. v. Cerro Muyurcu, Otavalo, Provinz Imbabura, 3000 m, 19.9.1993</p>	<p><i>Leptophobia</i> <i>gonzaga</i> FRUHSTORFER (Pieridae) R</p> <p>Tablachupa, westl. v. Cerro Muyurcu, Otavalo, Provinz Imbabura, 3000 m, 18.9.1993</p>

Abb. 8.33. Konvergente Farbmusterentwicklung von Arten aus dem ecuadorianischen Hochland. Der Satyrine *Panyapedaliodes drymaca* ist lediglich als Beispiel eines typischen Satyrinen abgebildet.





<p><i>Heliopetes chimbo</i> EVANS (Hesperiidae) R</p> <p>Mindo, Westkordillere, Prov. Pichincha, 1400 m, 15.8.92</p>	<p><i>Arawacus togarna</i> HEWITSON (Theclinae, Lycaenidae) V</p> <p>15 km östl. v. Sto. Domingo de los Colorados, Prov. Pichincha, 700 m, 23.9.1993</p>	<p><i>Morphomina albipemaria</i> HERRICH-SCHÄFFER (Epipleminae) R</p> <p>15 km östl. v. Sto. Domingo de los Colorados, Prov. Pichincha, 700 m, 23.9.1993</p>	<p><i>Leucochimona lagora</i> HERRICH-SCHÄFFER (Riodininae) R</p> <p>17 km östl. v. Sto. Domingo de los Colorados, Prov. Pichincha, 950 m, 20.7.1990</p>
<p><i>Eurema albula</i> CRAMER (Pieridae) R</p> <p>16 km östl. v. Sto. Domingo de los Colorados, Prov. Pichincha, 650 m, 12.7.1990</p>	<p><i>Arawacus togarna</i> HEWITSON (Theclinae, Lycaenidae) R</p> <p>15 km östl. v. Sto. Domingo de los Colorados, Prov. Pichincha, 750 m, 17.7.1990</p>	<p><i>Tegosa flavida</i> HEWITSON (Nymphalidae) R</p> <p>16 km östl. v. Sto. Domingo de los Colorados, Prov. Pichincha, 650 m, 13.7.1990</p>	<p><i>Leucochimona lagora</i> HERRICH-SCHÄFFER (Riodininae) R</p> <p>17 km östl. v. Sto. Domingo de los Colorados, Prov. Pichincha, 900 m, 20.7.1990</p>
<p><i>Eurema proterpia</i> FABRICIUS (Pieridae) R</p> <p>16 km östl. v. Sto. Domingo de los Colorados, Prov. Pichincha, 650 m, 12.7.1990</p>	<p><i>Pseudolycaena damo</i> DRUCE (Theclinae, Lycaenidae) R</p> <p>Pto. Francisco de Orellana (Coca), Provinz Napo, 350 m, 29.8.1993</p>	<p><i>Tegosa guatemalena</i> BATES (Nymphalidae) R</p> <p>16 km östl. v. Sto. Domingo de los Colorados, Prov. Pichincha, 750 m, 11.7.1990</p>	<p><i>Ancyluris formosissima</i> HEWITSON (Riodininae) V</p> <p>Valladolid, südl. von Loja, Prov. Zamora-Chinchipe, 1600 m, 26.7.1992</p>

Abb. 8.34. Konvergente Farbmusterausbildung bei kleineren weißlichen, genießbaren Falterarten der westlichen Präkordillere Ecuadors (1. und 2. Reihe). In der letzten Reihe sind jeweils zum Vergleich den darüber befindlichen Arten stammesgeschichtlich näherstehende (ebenfalls aus Ecuador) abgebildet.

<p><i>Eurema xanthochlora</i> KOLLAR (Coliadinae, Pieridae) R</p> <p>Valladolid, ca. 150 km südl. von Loja, Provinz Zamora-Chinchipe, 1600 m, 25.7.1992</p>	<p><i>Eurema reticulata</i> BUTLER (Coliadinae, Pieridae) R</p> <p>Mindo, Westkordillere, Provinz Pichincha, 1550 m, 16.7.1992</p>	<p><i>Eurema albula</i> CRAMER (Coliadinae, Pieridae) R</p> <p>17 km östlich von Sto. Domingo de los Colorados, Prov. Pichincha, 700 m, 20.7.1990</p>
<p><i>Enantia melite</i> LINNAEUS ♂ (Dismorphiinae, Pieridae) R</p> <p>17 km östlich von Sto. Domingo de los Colorados, Prov. Pichincha, 700 m, 23.8.1993</p>	<p><i>Enantia melite</i> LINNAEUS ♀ (Dismorphiinae, Pieridae) R</p> <p>Buenaventura, 11 km westlich von Piñas, Provinz El Oro, 850 m, 22.7.1992</p>	<p><i>Enantia melite</i> LINNAEUS ♀ (Dismorphiinae, Pieridae) R</p> <p>Mindo, Westkordillere, Provinz Pichincha, 1400 m, 15.8.1992</p>
<p><i>Enantia citrinella</i> FELDER ♂ (Dismorphiinae, Pieridae) R</p> <p>Rio Quimi, Cantón Yacuambi, Provinz Zamora-Chinchipe, 900 m, 7.9.1993</p>	<p><i>Enantia licinia</i> CRAMER ♂ (Dismorphiinae, Pieridae) R</p> <p>17 km östlich von Sto. Domingo de los Colorados, Prov. Pichincha, 750 m, 15.7.1990</p>	<p><i>Enantia licinia</i> CRAMER ♀ (Dismorphiinae, Pieridae) R</p> <p>17 km östlich von Sto. Domingo de los Colorados, Prov. Pichincha, 750 m, 15.7.1990</p>

Abb. 8.35. Konvergente Farbmusterausbildung bei vermutlich genießbaren Arten Ecuadors. Die Arten gehören zu zwei recht unterschiedlichen Unterfamilien (Coliadinae, Dismorphiinae) der Pieridae.



<p><i>Dismorphia zacla</i> <i>zacla</i> HEWITSON ♂ (Pieridae) R</p> <p>Buenaventura, 11 km westl. v. Piñas, Provinz El Oro, 850 m, 22.7.1992</p>	<p><i>Dismorphia zacla</i> <i>zacla</i> HEWITSON ♀ (Pieridae) R</p> <p>Buenaventura, 11 km westl. v. Piñas, Provinz El Oro, 850 m, 22.7.1992</p>	<p><i>Dismorphia zacla</i> <i>abileus</i> HEWITSON ♂ (Pieridae) R</p> <p>Rio Topo, ca. 50 km östlich v. Baños, Prov. Tungurahua, 1250 m, 4.8.1992</p>
<p><i>Adelpha irmina</i> DOUBLEDAY (Nymphalidae) R</p> <p>Sabanilla, östlich von Loja, Prov. Zamora-Chunchipe, 1800 m, 28.7.1992</p>	<p><i>Adelpha cythrea</i> LINNAEUS (Nymphalidae) R</p> <p>17 km östlich von Sto. Do- mingo de los Colorados, Prov. Pichincha, 700 m, 10.7.1990</p>	<p><i>Leodonta zenobina</i> HOPFFER (Pieridae) R</p> <p>Buenaventura, 11 km westl. v. Piñas, Provinz El Oro, 900 m, 13.9.1993</p>
<p><i>Adelpha alala</i> HEWITSON (Nymphalidae) R</p> <p>Valladolid, ca. 150 km sudl. von Loja, Provinz Zamora- Chunchipe, 1600 m, 25.7.1992</p>	<p><i>Adelpha zina</i> HEWITSON (Nymphalidae) R</p> <p>16 km östlich von Sto. Do- mingo de los Colorados, Prov. Pichincha, 750 m, 11.7.1990</p>	<p><i>Leptophobia cleusis</i> <i>helena</i> LUCAS (Pieridae) R</p> <p>Buenaventura, 11 km westl. v. Piñas, Provinz El Oro, 900 m, 5.9.1993</p>

Abb. 8.36. Konvergente Farbmusterbildung bei *Dismorphia*- und *Adelpha*-arten Ecuadors. Die Männchen der westecuadorianischen Unterart *zacla* von *Dismorphia zacla* nähern sich im Aussehen, mehr aber noch im Verhalten vielen der genießbaren *Adelpha*-arten. Die Weibchen der beiden Unterarten von *Dismorphia zacla* unterscheiden sich wenig, sie sehen – wie auch die Männchen der ostecuadorianischen Unterart *abileus* – anderen schwarzweißen Faltern ähnlich.

<p><i>Eronia leda</i> BOISDUVAL ♂ (Pieridae) R</p> <p>Kenia, Arabuko-Sokoke- Wald, 22 km südlich v. Malindi, 0 m, 21.8.1977</p>	<p><i>Eronia leda</i> BOISDUVAL ♀ (Pieridae) R</p> <p>Kenia, Arabuko-Sokoke- Wald, 22 km südlich v. Malindi, 0 m, 19.8.1977</p>	<p><i>Eronia cleodora</i> HÜBNER ♂ (Pieridae) R</p> <p>Kenia, Arabuko-Sokoke- Wald, 40 km südlich v. Malindi, 50 m, 14.8.1983</p>	<p><i>Eronia cleodora</i> HÜBNER ♀ (Pieridae) R</p> <p>Kenia, Ruinenstadt Gedi, süd. v. Malindi, 0 m, 4.8.1977</p>
<p><i>Colotis auxo</i> <i>incretus</i> ♂ BUTLER (Pieridae) R</p> <p>Kenia, Kiliti, 60 km südl. v. Malindi, 0 m, 21.8.1977</p>	<p><i>Colotis auxo</i> <i>incretus</i> BUTLER ♀ (Pieridae) R</p> <p>Kenia, Mombasa, Nordküste, 0 m, 13.8.1983</p>	<p><i>Colotis ione</i> GODART ♂ (Pieridae) R</p> <p>Kenia, Mombasa, Nordküste, 0 m, 8.8.1983</p>	<p><i>Colotis ione</i> GODART ♀-f. <i>ione</i> (Pieridae) R</p> <p>Kenia, Arabuko-Sokoke- Wald, 22 km südlich v. Malindi, 0 m, 16.8.1983</p>
<p><i>Colotis eucharis</i> <i>evarne</i> KLUG ♂ (Pieridae) R</p> <p>Kenia, Mombasa, Nordküste, 0 m, 8.8.1983</p>	<p><i>Colotis eucharis</i> <i>evarne</i> KLUG ♀ (Pieridae) R</p> <p>Kenia, Mombasa, Nordküste, 0 m, 9.8.1984</p>	<p><i>Colotis danae</i> FABRICIUS ♂ (Pieridae) R</p> <p>Kenia, Malindi, Sudküste, 0 m, 3.8.1977</p>	<p><i>Colotis phisadia</i> GODART ♂ (Pieridae) R</p> <p>Kenia, Mombasa, Nordküste, 0 m, 9.8.1984</p>

Abb. 8.37. Konvergente Farbmusterbildung von *Colotis auxo incretus* und *Eronia leda*. Zusätzlich sind die der Art *Colotis auxo incretus* sehr ähnliche Art *Colotis eucharis evarne*, andere *Colotis*-arten und die Art *Eronia cleodora* zum Vergleich abgebildet.





<p><i>Pseudacraea boisduvali</i> DOUBLEDAY  <i>trimeni</i> BUTLER                      (Nymphalinae) R                      Kenia, Arabuko-Sokoke-Wald, 22 km südlich v. Malindi, 0 m, 15.5.1978</p>	<p><i>Acraea natalica natalica</i> ♂                      BOISDUVAL                      (Acraeinae) R                      Kenia, Arabuko-Sokoke-Wald, 22 km südlich v. Malindi, 0 m, 3.8.1984</p>
<p><i>Acraea satis</i> ♂                      WARD                      (Acraeinae) R                      Kenia, Shimba Hills Nationalpark, südlich von Kwale, 350 m, 11.8.1988</p>	<p><i>Acraea satis</i> ♀                      WARD                      (Acraeinae) R                      Kenia, Shimba Hills Nationalpark, südlich von Kwale, 350 m, 11.8.1988</p>

Abb. 8.38. Der Batessche Nachahmer *Pseudacraea boisduvali trimeni* (Nymphalinae) und ein gut passendes Vorbild (*Acraea natalica natalica*) und ein weniger geeignetes Vorbild (*Acraea satis* ♂)

<p><i>Graphium polices</i>                      CRAMER ♂                      (Papilionidae) R                      Kamerun, Kribi, Kienké-Fluß, 50 m, 1.1.1975</p>	<p><i>Graphium leonidas</i>                      FABRICIUS ♂                      (Papilionidae) R                      Kenia, Arabuko-Sokoke-Wald, 22 km südlich v. Malindi, 0 m, 21.8.1977</p>	<p><i>Graphium leonidas</i>                      FABRICIUS ♀                      (Papilionidae) R                      Kenia, Arabuko-Sokoke-Wald, 22 km südlich v. Malindi, 0 m, 25.8.1977</p>
<p><i>Pseudacraea semire</i>                      CRAMER ♂                      (Nymphalinae) R                      Kamerun, Kribi, Kienké-Fluß, 50 m, 1.1.1975</p>	<p><i>Pseudacraea semire</i>                      CRAMER ♂                      (Nymphalinae) R                      Kamerun, Kribi, Lobé-Fluß, 50 m, 28.12.1974</p>	<p><i>Tirumala petiverana</i>                      DOUBLEDAY ♂                      (Danainae) R                      Kenia, Kiliti, Westen, 0 m, 15.8.1984</p>

Abb. 8.39. *Pseudacraea semire* und ähnliche Arten in Kamerun. Die *Graphium*arten sind genießbar ebenso wie *Pseudacraea semire*. *Graphium leonidas* allerdings zeigt größere Ähnlichkeit zu der ungenießbaren Art *Tirumala petiverana* (Danainae), vor allem im weiblichen Geschlecht.





<p><i>Heliconius numata</i> CRAMER (Heliconiinae, Nymphalidae) R San Sebastián bei Pto. Francisco de Orellana (Coca), Provinz Napo, 350 m, 29.8.1993</p>	<p><i>Consul fabius</i> CRAMER (Charaxinae, Nymphalidae) R Rio Jatunyacu bei Pto. Napo, Provinz Napo, 500 m, 15.8.1990</p>
--	--

Abb. 8.40. Ein Fall von Batescher Mimikry im Oriente Ecuadors (Gebiet der Amazonasquellflüsse). Bedenkt man, daß die Schwänze des Nachahmers (*Consul fabius*) im Flug so gut wie nicht zu bemerken sind, so ist die Ähnlichkeit der Falter beider Arten groß. Ob "das Vorbild" (*Heliconius numata*) überall in ausreichender Zahl zur Verfügung steht, wo der Nachahmer auftritt, bleibt fraglich.

<p><i>Cirrochroa orissa</i> FELDER ♂ (Nymphalidae) R Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 150 m, 12.8.1987</p>	<p><i>Cirrochroa orissa</i> FELDER ♀ (Nymphalidae) R Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 250 m, 13.8.1987</p>	<p><i>Cupha erymanthis</i> DRURY ♂ (Nymphalidae) R Insel Phuket, Karon Beach, 0 m, 12.8.1986</p>
<p><i>Cirrochroa tyche</i> FELDER ♂ (Nymphalidae) R Insel Phuket, Karon Beach, 0 m, 9.8.1986</p>	<p><i>Cirrochroa emalea</i> GUÉRIN ♂ (Nymphalidae) R Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 200 m, 19.8.1986</p>	<p><i>Rhinopalpa polynice</i> CRAMER ♀ (Nymphalidae) R Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 250 m, 24.8.1987</p>

Abb. 8.41. Konvergente Farbmusterausbildung bei den genießbaren Arten *Cirrochroa orissa* und *Cupha erymanthis* im Khao Phra Thaew-Park (Phuket, Thailand). Zum Vergleich sind auch andere Arten der Gattung *Cirrochroa* und die ziemlich seltene Art *Rhinopalpa polynice* abgebildet, die im Flug durch das Fehlen der ausgedehnten Dunkel-färbung des Vorderflügelapex und ihr Verhalten unterschieden werden können.





**Abb. 8.42.** Der Schwalbenschwanz *Lamproptera meges* sieht im Flug Libellen ähnlich, mit denen er auch seine "Vorliebe" für feuchte Stellen bzw. Wasser gemeinsam hat (Khao Phra Thaew-Park, Phuket, Thailand).

**Abb. 8.43.** Der Schwalbenschwanz *Lamproptera meges* ZINKEN sucht oft feuchte Stellen auf wie viele Libellen auch (Khao Phra Thaew-Park, Phuket, Thailand).





<i>Phalanta alcippe</i> CRAMER ♀ (Nymphalidae) R Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 200 m, 22.8.1987	<i>Neptis ananta</i> MOORE (Nymphalidae) R Doi Suthep, Chiang Mai, 1300 m, 30.3.1988	<i>Lasippa heliodore</i> FABRICIUS (Nymphalidae) R Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 200 m, 28.7.1987	<i>Herona marathus</i> DOUBLEDAY (Nymphalidae) R Nordthailand, Doi Chiang Dao, 650 m, Jan.-März 1988	<i>Symbrenthia javanus</i> <i>daruca</i> MOORE (Nymphalidae) R Nordthailand, Doi Chiang Dao, 650 m, 31.3.1988
<i>Chersonesia rahria</i> MOORE ♂ (Nymphalidae) R Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 100 m, 25.7.1987	<i>Neptis miah</i> MOORE (Nymphalidae) R Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 200 m, 15.8.1986	<i>Pantoporia</i> <i>hordonia</i> STOLL (Nymphalidae) R 60 km nördlich von Chiang Mai, 450 m, 3.8.1986	<i>Athyma nefte</i> CRAMER ♀ (Nymphalidae) R Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 200 m, 29.7.1987	<i>Dodona egeon</i> WESTWOOD (Riodininae) R Doi Suthep, Chiang Mai, 1300 m, 1.4.1988
<i>Cyrestis themire</i> HONRATH (Nymphalidae) R Insel Phuket, Karon Beach, 0 m, 13.8.1986	<i>Neptis hylas</i> LINNAEUS (Nymphalidae) R Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 200 m, 28.7.1987	<i>Neptis harita</i> MOORE (Nymphalidae) R Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 250 m, 28.7.1987	<i>Athyma perius</i> LINNAEUS (Nymphalidae) R Chiang Mai, Norden, 400 m, 2.8.1986	<i>Paralaxita orphna</i> BOISDUVAL (Riodininae) R Khlung Nah Kah, Ranong, 50 m, 19.8.1987

Abb. 8.44. Ähnlichkeitskomplex braun-schwarz gestreifter Falter Thailands. Zum Vergleich sind in der 3. Reihe jeweils abweichend gefärbte Verwandte der darüber abgebildeten Arten zu sehen.

<i>Eurema simulatrix</i> STAUDINGER ♂ (Pieridae) R 45 km nordöstlich von Chiang Mai, 550 m, 5.8.1986	<i>Dercas verhuelli</i> HOEVEN ♂ (Pieridae) R Doi Suthep, Chiang Mai, 1100 m, 30.3.1988	<i>Gandaca harina</i> HORSFIELD (Pieridae) R Khlung Nah Kah, südl. v. Ranong, 50 m, 19.8.1987
<i>Catopsilia pomona</i> FABRICIUS ♀-f. <i>pomona</i> (Pieridae) R 45 km nordöstlich von Chiang Mai, 550 m, 2.8.1986	<i>Catopsilia pomona</i> FABRICIUS ♀-f. <i>crocale</i> (Pieridae) R Chiang Mai, Norden, 400 m, 28.7.1986	<i>Catopsilia pyranthe</i> LINNAEUS ♀ (Pieridae) R 70 km nordöstl. v. Chiang Mai, 800 m, 29.7.1986
<i>Pathysa</i> <i>antiphates</i> CRAMER <i>pompilius</i> FABRICIUS ♂ (Papilionidae) V Doi Chiang Dao, Prov. Chiang Mai, 650 m, Jan.-März 1988	<i>Catopsilia</i> <i>pomona</i> FABRICIUS ♂-f. <i>alcmeone</i> (Pieridae) R Chiang Mai, Norden, 400 m, 30.7.1986	<i>Pathysa</i> <i>antiphates</i> CRAMER <i>itamputi</i> BUTLER ♂ (Papilionidae) R Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 200 m, 23.8.1987

Abb. 8.45. Ähnlichkeitskomplex genießbarer Falter mit gelber Grundfarbe in Nord- und Südthailand. Die Unterart *pompilius* von *Pathysa antiphates* fliegt in Nordthailand, die Unterart *itamputi* in Südthailand (z.B. Khao Phra Thaew-Park, Phuket).







<i>Oleria</i> A <sub>1</sub> <i>modesta</i> HAENSCH (Ithomiinae) R	<i>Ithomia</i> A <sub>1</sub> <i>hyala</i> HEWITSON (Ithomiinae) R	<i>Pteronymia</i> A <sub>1</sub> <i>alissa</i> HEWITSON (Ithomiinae) R	<i>Brachyglanis</i> A <sub>1</sub> <i>dinora</i> BATES (Riodininae) R	? A <sub>1</sub>  (Dioptidae?) R
<i>Dismorphia</i> A <sub>1</sub> <i>theucharila</i> <i>avonia</i> HEW. f. <i>pallida</i> ♀ (Pieridae) R	<i>Dismorphia</i> A <sub>1</sub> <i>theucharila</i> <i>avonia</i> HEW. f. <i>pallida</i> ♂ (Pieridae) R	<i>Ithomia</i> A <sub>1</sub> -A <sub>2</sub> <i>terra</i> <i>terrana</i> HAENSCH (Ithomiinae) R	<i>Hypoleria</i> A <sub>1</sub> <i>mirza</i> HEWITSON (Ithomiinae) R	<i>Heterosais</i> A <sub>1</sub> <i>giulia</i> <i>gedera</i> HEWITSON (Ithomiinae) R
<i>Pteronymia</i> A <sub>2</sub> <i>asopo aselliata</i> HAENSCH (Ithomiinae) R	<i>Miraleria</i> A <sub>2</sub> -A <sub>3</sub> <i>cymothoe</i> HEWITSON (Ithomiinae) R	<i>Isostyla</i> A <sub>2</sub> <i>zetila</i> BOISDUVAL (Dioptidae) R	<i>Greta</i> A <sub>2</sub> <i>andromica</i> HEWITSON (Ithomiinae) R	<i>Greta</i> A <sub>3</sub> <i>andromica</i> HEWITSON (Ithomiinae) R
<i>Dircenna</i> A <sub>4</sub> -A <sub>5</sub> <i>jemina visina</i> HAENSCH (Ithomiinae) R	<i>Ithomia</i> A <sub>4</sub> <i>pseudogallia</i> HEWITSON (Ithomiinae) R	<i>Miraleria</i> A <sub>4</sub> <i>sylvella</i> HEWITSON (Ithomiinae) R	<i>Greta</i> A <sub>4</sub> <i>enigma</i> HAENSCH (Ithomiinae) R	
<i>Pteronymia</i> A <sub>5</sub> <i>laura</i> STAUDINGER (Ithomiinae) R	<i>Pteronymia</i> A <sub>5</sub> <i>barilla</i> HAENSCH (Ithomiinae) R	<i>Napeogenes</i> A <sub>5</sub> <i>stella</i> HEWITSON <i>aster</i> GODMAN (Ithomiinae) R	<i>Napeogenes</i> A <sub>5</sub> <i>stella</i> HEWITSON <i>aster</i> GODMAN (Ithomiinae) R	

Abb. 8.46a

<i>Godyris</i> A <sub>8</sub> <i>zavaleta telesilla</i> HEWITSON ♂ (Ithomiinae) R	<i>Godyris</i> A <sub>7</sub> <i>zavaleta telesilla</i> HEWITSON ♀ (Ithomiinae) R	<i>Napeogenes</i> A <sub>9</sub> <i>peridia decora</i> GODMAN (Ithomiinae) R	<i>Napeogenes</i> A <sub>5</sub> <i>peridia decora</i> GODMAN (Ithomiinae) R
<i>Napeogenes</i> A <sub>8</sub> <i>cranto</i> FELDER (Ithomiinae) R	<i>Ithomia</i> A <sub>9</sub> <i>phanessa</i> HERRICH- SCHÄFFER (Ithomiinae) R	<i>Ithomia</i> A <sub>9</sub> <i>phanessa</i> HERRICH- SCHÄFFER (Ithomiinae) R	<i>Ithomia</i> A <sub>9</sub> -A <sub>6</sub> <i>phanessa</i> HERRICH- SCHÄFFER (Ithomiinae) R
<i>Itaballia</i> B <i>marana</i> ♀ DOUBLEDAY (Pieridae) R	<i>Itaballia</i> <i>marana</i> ♂ DOUBLEDAY (Pieridae) R	<i>Ithomia</i> A <sub>6</sub> -A <sub>9</sub> <i>cleora</i> HEWITSON (Ithomiinae) R	<i>Ithomia</i> A <sub>6</sub> <i>cleora</i> HEWITSON (Ithomiinae) R
<i>Oleria</i> B <i>zelica</i> HEWITSON (Ithomiinae) R	<i>Dismorphia</i> B <i>theucharila avonia</i> HEWITSON f. <i>avonia</i> ♀ (Pieridae) R	<i>Dismorphia</i> B <i>theucharila avonia</i> HEWITSON f. <i>avonia</i> ♂ (Pieridae) R	<i>Ithomia</i> A <sub>6</sub> -A <sub>8</sub> <i>cleora</i> HEWITSON (Ithomiinae) R

Abb. 8.46b

Abb. 8.46. Kleinere Ithomiinae (Nymphalidae) und ähnliche, nicht näher verwandte Arten der westlichen Präkordillere Ecuadors (Sto. Domingo de los Colorados). 1. u. 2. Reihe von Abb. 8.46a: kräftiger Blauschimmer, 3. Reihe von Abb. 8.46a: schwacher Blauschimmer, die restlichen Arten schimmern über dunklem Hintergrund nicht blau. – Für alle abgebildeten Falter gilt: Prov. Pichincha, Juli - Sept., 1990, 1992 und 1993. – 1. Reihe, letzter Falter: La Unión del Toachi, östl. v. Alluriquín, 800 m; – alle übrigen Falter: 14 km-17 km östl. v. Sto. Domingo de los Colorados, 650 m-750 m.



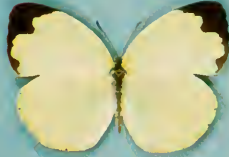
<p><i>Dixeia spilleri</i> SPILLER ♂ (Pieridae) R</p> <p>Shimba Hills-Park, südlich von Kwale, 300 m, 21.8.1985</p>	<p><i>Dixeia spilleri</i> SPILLER ♀ (Pieridae) R</p> <p>Shimba Hills-Park, südlich von Kwale, 300 m, 21.8.1985</p>	<p><i>Dixeia spilleri</i> SPILLER ♀ (Pieridae) R</p> <p>Shimba Hills-Park, südlich von Kwale, 350 m, 14.8.1984</p>
<p><i>Eurema senegalensis</i> BOISDUVAL ♂ (Pieridae) R</p> <p>Shimba Hills-Park, südlich von Kwale, 300 m, 21.8.1985</p>	<p><i>Eurema senegalensis</i> BOISDUVAL ♀ (Pieridae) R</p> <p>Shimba Hills-Park, südlich von Kwale, 300 m, 21.8.1985</p>	<p><i>Eurema senegalensis</i> BOISDUVAL ♀ (Pieridae) R</p> <p>Shimba Hills-Park, südlich von Kwale, 350 m, 4.8.1988</p>

Abb. 8.47. *Dixeia spilleri* (♂, gelbe ♀-form und weiße ♀-form) und *Eurema senegalensis* (♂, frisches ♀ (Mitte) und älteres, bleicheres ♀ (rechts)), die in den Shimba Hills (Kenia) vergesellschaftet anzutreffen sind.

<p><i>Dixeia spilleri</i> SPILLER ♂ (Pieridae) R</p> <p>Shimba Hills-Park, südl. von Kwale, 300 m, 21.8.1985</p>	<p><i>Dixeia spilleri</i> SPILLER ♀ (Pieridae) R</p> <p>Shimba Hills-Park, südl. von Kwale, 300 m, 21.8.1985</p>	<p><i>Dixeia spilleri</i> SPILLER ♀ (Pieridae) R</p> <p>Shimba Hills-Park, südl. von Kwale, 350 m, 14.8.1984</p>	<p><i>Dixeia spilleri</i> SPILLER ♀ (Pieridae) R</p> <p>Shimba Hills-Park, südl. von Kwale, 350 m, 14.8.1984</p>
<p><i>Eurema senegalensis</i> BOISDUVAL ♂ (Pieridae) R</p> <p>Shimba Hills-Park, südl. von Kwale, 300 m, 21.8.1985</p>	<p><i>Eurema senegalensis</i> BOISDUVAL ♀ (Pieridae) R</p> <p>Shimba Hills-Park, südl. von Kwale, 300 m, 21.8.1985</p>	<p><i>Eurema senegalensis</i> BOISDUVAL ♀ (Pieridae) R</p> <p>Shimba Hills-Park, südl. von Kwale, 350 m, 24.8.1985</p>	<p><i>Eurema senegalensis</i> BOISDUVAL ♀ (Pieridae) R</p> <p>Shimba Hills-Park, südl. von Kwale, 350 m, 4.8.1985</p>
<p><i>Eurema desjardinsi</i> BOISDUVAL ♂ (Pieridae) R</p> <p>Shimba Hills-Park, südl. von Kwale, 300 m, 21.8.1985</p>	<p><i>Eurema hecabe</i> LINNAEUS ♂ (Pieridae) R</p> <p>Kenia, Arabuko-Sokoke- Wald, 22 km südlich v. Malindi, 0 m, 27.8.1985</p>	<p><i>Mylothris yulei</i> BUTLER ♂ (Pieridae) R</p> <p>Shimba Hills-Park, südl. von Kwale, 350 m, 21.8.1985</p>	<p><i>Dixeia charina liliana</i> GROSE-SMITH ♂ (Pieridae) R</p> <p>Kenia, Küste, Kilifi, Westen, 0 m, 15.8.1984</p>

Abb. 8.48. *Dixeia spilleri* (1. Reihe: ♂, gelbe, gelblich weiße und weiße ♀-form), *Eurema senegalensis* (2. Reihe: ♂, 2 frischere, mehr gelbliche ♀♀ und ein älteres, bleicheres ♀) und ähnliche Arten (3. Reihe), die in den Shimba Hills (Kenia) anzutreffen sind.





<i>Colotis eucharis</i> <i>evarne</i> KLUG ♂ (Pieridae) R Kenia, Malindi, Norden, 0 m, 21.8.1977	<i>Colotis eucharis</i> <i>evarne</i> KLUG ♀ (Pieridae) R Kenia, Mombasa, Nordküste, 0 m, 8.8.1983	<i>Colotis eucharis</i> <i>evarne</i> KLUG ♀ (Pieridae) R Kenia, Malindi, Norden, 0 m, 7.8.1977	<i>Colotis eucharis</i> <i>evarne</i> KLUG ♀ (Pieridae) R Kenia, Malindi, Süden, 0 m, 14.5.1978	<i>Dixcia charina liliana</i> GROSE-SMITH ♀ (Pieridae) R Kenia, Arabuko-Sokoke- Wald, 40 km südlich von Malindi, 50 m, 4.8.1984
<i>Colotis eucharis</i> <i>evarne</i> KLUG ♂ (Pieridae) R Kenia, Mombasa, Nordküste, 0 m, 8.8.1983	<i>Colotis eucharis</i> <i>evarne</i> KLUG ♀ (Pieridae) R Kenia, Malindi, Süden, 0 m, 3.8.1977	<i>Colotis eucharis</i> <i>evarne</i> KLUG ♀ (Pieridae) R Kenia, Malindi, Norden, 0 m, 11.8.1977	<i>Colotis eucharis</i> <i>evarne</i> KLUG ♀ (Pieridae) R Kenia, Malindi, Westen, 0 m, 13.8.1977	<i>Dixcia charina liliana</i> GROSE-SMITH ♀ (Pieridae) R Kenia, Arabuko-Sokoke- Wald, 22 km südlich von Malindi, 0 m, 16.8.1983
<i>Colotis auxo</i> ♂ <i>incretus</i> BUTLER (Pieridae) R Kenia, Kilifi, 60 km südlich von Malindi, 0 m, 5.8.1984	<i>Colotis auxo</i> ♀ <i>incretus</i> BUTLER (Pieridae) R Kenia, Mombasa, Nordküste, 0 m, 17.8.1983	<i>Colotis auxo</i> ♀ <i>incretus</i> BUTLER (Pieridae) R Kenia, Voi, östl. Stadtteil, 550 m, 20.5.1978	<i>Colotis auxo</i> ♀ <i>incretus</i> BUTLER (Pieridae) R Kenia, Voi, östl. Stadtteil, 550 m, 22.5.1978	<i>Belenois gidica</i> ♀ GODART (Pieridae) R Kenia, Malindi, Norden, 0 m, 13.8.1977
<i>Colotis ione</i> GODART ♂ (Pieridae) R Kenia, Mombasa, Nordküste, 0 m, 8.8.1983	<i>Colotis ione</i> GODART ♀-f. <i>xanthoza</i> (Pieridae) R Kenia, Malindi, Süden, 0 m, 3.8.1977	<i>Colotis ione</i> GODART ♀-f. <i>ione</i> (Pieridae) R Kenia, Arabuko-Sokoke- Wald, 22 km südlich von Malindi, 0 m, 16.8.1983	<i>Colotis ione</i> GODART ♀-f. <i>natalensis</i> (Pieridae) R Kenia, Malindi, Süden, 0 m, 3.8.1977	

Abb. 8.49. Die Weibchen der Arten *Colotis eucharis evarne* und *Colotis auxo incretus* verlieren – zumindest im östlichen Kenia – im Laufe ihres Lebens einen Großteil ihrer gelben und orangen Farbschuppen und werden mehr und mehr weißlich und damit anderen Pieriden ähnlich. In der letzten Reihe ist die Art *Colotis ione* mit ihren an der kenianischen Küste häufiger auftretenden Weibchenformen dargestellt.

<i>Colotis auxo in-</i> <i>cretus</i> BUTLER ♂ (Pieridae) R Kenia, Kilifi, 60 km südlich von Malindi, 0 m, 5.8.1984	<i>Colotis auxo in-</i> <i>cretus</i> BUTLER ♀ (Pieridae) R Kenia, Mombasa, Nordküste, 0 m, 17.8.1983	<i>Colotis danae</i> FABRICIUS ♀ (Pieridae) R Kenia, Malindi, Norden, 0 m, 8.8.1977	<i>Colotis danae</i> FABRICIUS ♂ (Pieridae) R Kenia, Malindi, Süden, 0 m, 3.8.1977	<i>Colotis ione</i> GODART ♀-f. <i>natalensis</i> ** (Pieridae) R Kenia, Malindi, Süden, 0 m, 3.8.1977
<i>Eronia</i> <i>leda</i> BOISDUVAL ♂ (Pieridae) R Kenia, Arabuko-So- koke-Wald, 22 km südlich v. Malindi, 0 m, 17.5.1978	<i>Colotis</i> ** <i>ione</i> GODART ♀-f. <i>xanthoza</i> (Pieridae) R Kenia, Malindi, Süden, 0 m, 3.8.1977	<i>Colotis</i> <i>antevippe</i> BOISDUVAL ♀ (Pieridae) R Kenia, Arabuko- Sokoke-Wald, 22 km südlich v. Malindi, 0 m, 24.8.1977	<i>Colotis</i> <i>antevippe</i> BOISDUVAL ♂ (Pieridae) R Kenia, Arabuko- Sokoke-Wald, 22 km südlich v. Malindi, 0 m, 16.8.1983	<i>Acraea</i> <i>satis</i> WARD ♀ (Acraeinae) R Kenia, Mombasa, Süden, Diani-Beach, 0 m, 10.8.1988
<i>Colotis protomedia</i> KLUG ♂ (Pieridae) R Kenia, Malindi, Westen, 0 m, 9.8.1977	<i>Colotis protomedia</i> KLUG ♀ (Pieridae) R Kenia, Malindi, Westen, 0 m, 13.8.1977	<i>Colotis</i> ** <i>ione</i> GODART ♀-f. <i>ione</i> (Pieridae) R Kenia, Arabuko- Sokoke-Wald, 40 km südlich v. Malindi, 50 m, 14.8.1983	<i>Colotis</i> * <i>ione</i> GODART ♂ (Pieridae) R Kenia, Mombasa, Nordküste, 0 m, 8.8.1983	<i>Amauris ochlea</i> BOISDUVAL ♂ (Danainae) R Kenia, Mombasa, Süden, Diani-Beach, 0 m, 18.8.1975
<i>Catopsilia florella</i> FABRICIUS ♀ (Pieridae) R Kenia, Arabuko- Sokoke-Wald, 22 km südlich v. Malindi, 0 m, 20.8.1977	<i>Eronia cleodora</i> HÜBNER ♀ (Pieridae) R Kenia, Ruinen von Gedi, südlich v. Malindi, 0 m, 4.8.1977	<i>Colotis</i> ** <i>ione</i> GODART ♀-f. <i>ione</i> (Pieridae) R Kenia, Mombasa, Nordküste, 0 m, 9.8.1984	<i>Appias epaphia</i> <i>contracta</i> BUTLER ♀ (Pieridae) R Kenia, Arabuko- Sokoke-Wald, 40 km südlich v. Malindi, 50 m, 7.8.1983	<i>Pseudacraea lucretia</i> ♂ CRAMER (Nymphalinae) R Kenia, Arabuko- Sokoke-Wald, 22 km südlich v. Malindi, 0 m, 17.5.1978

Abb. 8.50. *Colotis ione* (♂ mit \*, ♀-Formen mit \*\* gekennzeichnet) und den Weibchenformen ähnliche Arten der kenianischen Küste. Die überwiegend stark abweichend gefärbten Männchen der *Colotis*-arten, die anderen Ähnlichkeitsgruppen zuzuordnen sind, sind nur zum Vergleich mitabgebildet.





<p><i>Colias dimera</i> DOUBLEDAY &amp; HEWITSON ♂ (Pieridae) R</p> <p>Ecuador, Baños, Provinz Tungurahua, 2100 m, 1.8.1990</p>	<p><i>Colias dimera</i> DOUBLEDAY &amp; HEWITSON ♂ (Pieridae) R</p> <p>Ecuador, Otavalo, Provinz Imbabura, 3200 m, 23.8.1990</p>	<p><i>Colias dimera</i> DOUBLEDAY &amp; HEWITSON ♂ (Pieridae) R</p> <p>Ecuador, Baños, Provinz Tungurahua, 2100 m, 1.8.1990</p>	<p><i>Tatochila sagittata</i> RÖBER (Pieridae) R</p> <p>Ecuador, westl. v. Cerro Muyurcu, Otavalo, Provinz Imbabura, 3000 m, 19.9.1993</p>
<p><i>Colias lesbia</i> FABRICIUS ♂ (Pieridae) R</p> <p>Ecuador, westl. v. Cerro Muyurcu, Otavalo, Provinz Imbabura, 3000 m, 19.8.1990</p>	<p><i>Colias lesbia</i> FABRICIUS ♀ (Pieridae) R</p> <p>Ecuador, westl. v. Cerro Muyurcu, Otavalo, Provinz Imbabura, 3000 m, 19.8.1990</p>	<p><i>Colias lesbia</i> FABRICIUS ♀ (Pieridae) R</p> <p>Ecuador, westl. v. Cerro Muyurcu, Otavalo, Provinz Imbabura, 3000 m, 22.8.1990</p>	<p><i>Lymanopoda nivea</i> STAUDINGER (Satyrinae) R</p> <p>Ecuador, westl. v. Cerro Muyurcu, Otavalo, Provinz Imbabura, 2950 m, 19.8.1990</p>
<p><i>Tatochila autodice</i> HÜBNER ♀ (Pieridae) R</p> <p>Argentinien, Uspallata, Provinz Mendoza, 1900 m, 15.1.1994</p>	<p><i>Tatochila vanvolxemii</i> HÜBNER ♀ (Pieridae) R</p> <p>Argentinien, Uspallata, Provinz Mendoza, 1900 m, 15.1.1994</p>	<p><i>Colias lesbia</i> FABRICIUS ♀ (Pieridae) R</p> <p>Argentinien, San Javier bei San Miguel de Tucumán, Provinz Tucumán, 1200 m, 23.1.1994</p>	<p><i>Ascia monuste automata</i> BURMEISTER ♀ (Pieridae) R</p> <p>Argentinien, San Javier bei San Miguel de Tucumán, Provinz Tucumán, 1200 m, 23.1.1994</p>

Abb. 8.51. *Colias dimera*, *Colias lesbia* und ihren hellen Weibchenformen ähnliche Falterarten in den ecuadorianischen (Otavalo, Baños) und argentinischen Anden (San Javier de Tucumán, Uspallata bei Mendoza)

<p><i>Vanessa carye</i> HÜBNER (Nymphalinae) R</p> <p>Argentinien, San Carlos de Bariloche, Prov. Río Negro, 700 m, 11.1.1994</p>	<p><i>Colias vautieri</i> GUÉRIN ♂ (Pieridae) R</p> <p>Argentinien, San Carlos de Bariloche, Prov. Río Negro, 700 m, 12.1.1994</p>	<p><i>Colias vautieri</i> GUÉRIN ♀ (Pieridae) R</p> <p>Argentinien, San Carlos de Bariloche, Prov. Río Negro, 700 m, 12.1.1994</p>	<p><i>Tatochila blanchardii</i> BUTLER (Pieridae) R</p> <p>Argentinien, San Carlos de Bariloche, Prov. Río Negro, 700 m, 11.1.1994</p>
<p><i>Argyrophorus argenteus</i> BLANCHARD ♀ (Satyrinae) R</p> <p>Argentinien, El Calafate, Lago Argentino, Provinz Santa Cruz, 200 m, 3.1.1994</p>	<p><i>Colias vautieri</i> GUÉRIN ♂ (Pieridae) R</p> <p>Argentinien, El Calafate, Lago Argentino, Provinz Santa Cruz, 200 m, 3.1.1994</p>	<p><i>Colias vautieri</i> GUÉRIN ♀ (Pieridae) R</p> <p>Argentinien, El Calafate, Lago Argentino, Provinz Santa Cruz, 200 m, 3.1.1994</p>	<p><i>Tatochila theodice</i> BOISDUVAL ♂ (Pieridae) R</p> <p>Argentinien, El Chaltén, Fitz Roy-Berge, Provinz Santa Cruz, 550 m, 6.1.1994</p>
<p><i>Tatochila theodice</i> BOISDUVAL ♂ (Pieridae) R</p> <p>Argentinien, El Calafate, Lago Argentino, Provinz Santa Cruz, 200 m, 4.1.1994</p>	<p><i>Tatochila sterodice</i> STAUDINGER ♂ (Pieridae) R</p> <p>Argentinien, El Calafate, Lago Argentino, Provinz Santa Cruz, 200 m, 2.1.1994</p>	<p><i>Colias vautieri</i> GUÉRIN ♀ (Pieridae) R</p> <p>Argentinien, El Chaltén, Fitz Roy-Berge, Provinz Santa Cruz, 700 m, 7.1.1994</p>	<p><i>Tatochila theodice</i> BOISDUVAL ♀ (Pieridae) R</p> <p>Argentinien, El Calafate, Lago Argentino, Provinz Santa Cruz, 200 m, 4.1.1994</p>

Abb. 8.52. *Colias vautieri* und ähnliche Arten der südlichen Anden (San Carlos de Bariloche, Lago Argentino und Fitz Roy-Berge in Argentinien)



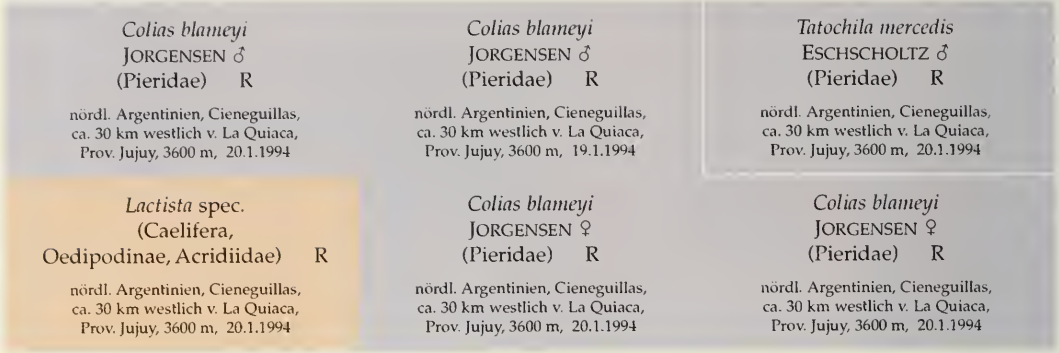


Abb. 8.53. *Colias blameyi* und ähnliche Arten der nordargentinischen Anden (Cieneguillas bei La Quiaca, Provinz Jujuy, ca. 3600 m über NN, an der bolivianischen Grenze)

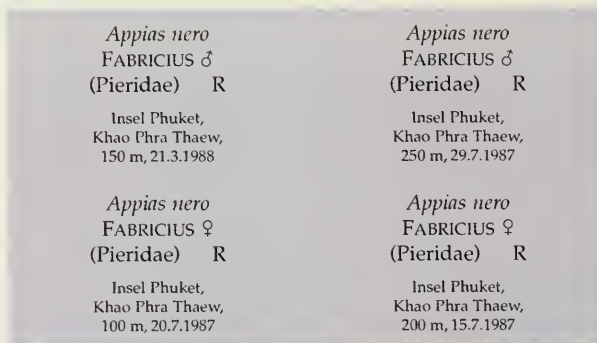


Abb. 8.54. Die beiden Formen von *Appias nero* im männlichen und weiblichen Geschlecht (Khao Phra Thaew-Park, Phuket, Thailand)





<p><i>Danaus genutia</i> CRAMER ♂ (Danainae) R</p> <p>Thailand, 45 km nord-östlich von Chiang Mai, 550 m, 2.8.1986</p>	<p><i>Appias nero</i> FABRICIUS ♂ (Pieridae) R</p> <p>Thailand, Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 150 m, 21.3.1988</p>	<p><i>Appias nero</i> FABRICIUS ♂ (Pieridae) R</p> <p>Thailand, Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 250 m, 29.7.1987</p>	<p><i>Episteme vetula</i> GEYER (Agaristidae) R</p> <p>Thailand, Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 100 m, 9.8.1987</p>
<p><i>Cethosia penthesilea</i> CRAMER ♀ (Heliconiinae) R</p> <p>Thailand, Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 200 m, 5.8.1987</p>	<p><i>Appias nero</i> FABRICIUS ♀ (Pieridae) R</p> <p>Thailand, Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 100 m, 20.7.1987</p>	<p><i>Appias nero</i> FABRICIUS ♀ (Pieridae) R</p> <p>Thailand, Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 200 m, 15.7.1987</p>	<p><i>Appias lalage</i> DOUBLEDAY ♂ (Pieridae) R</p> <p>Thailand, Doi Inthanon, Provinz Chiang Mai, 1700 m, 29.3.1988</p>
<p><i>Danaus chrysippus</i> LINNAEUS ♂ (Danainae) R</p> <p>Thailand, 20 km nördlich von Chiang Mai, 350 m, 3.8.1986</p>	<p><i>Cirrochroa emalca</i> GUÉRIN ♂ (Nymphalinae) R</p> <p>Thailand, Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 250 m, 19.8.1986</p>	<p><i>Cethosia penthesilea</i> CRAMER ♂ (Heliconiinae) R</p> <p>Thailand, Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 200 m, 28.7.1987</p>	<p><i>Scrobiger proxima</i> WALKER (Agaristidae) R</p> <p>Thailand, Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 200 m, 22.3.1988</p>

Abb. 8.55. Die beiden Formen von *Appias nero* im männlichen und weiblichen Geschlecht und diesen Formen ähnliche Arten des Khao Phra Thaew-Parks auf Phuket in Thailand. Die Art *Appias lalage* mit der für viele *Appias*-arten charakteristischen Färbung ist nur zum Vergleich abgebildet.

<p><i>Mylothris D</i> <i>agathina</i> CRAMER ♀ (Pieridae) R</p> <p>Kenia, Ganze, 25 km nordwestl. von Kilifi, 200 m, 10.8.1984</p>	<p><i>Mylothris D</i> <i>agathina</i> CRAMER ♀ (Pieridae) V</p> <p>Kenia, Malindi, Norden, 0 m, 11.8.1977</p>	<p><i>Mylothris A</i> <i>agathina</i> CRAMER ♂ (Pieridae) R</p> <p>Kenia, Malindi, Norden, 0 m, 31.7.1977</p>	<p><i>Mylothris A</i> <i>agathina</i> CRAMER ♂ (Pieridae) V</p> <p>Kenia, Arabuko-Sokoke-Wald, 40 km südlich v. Malindi, 50 m, 6.8.1984</p>
<p><i>Belenois D</i> <i>thysa</i> HOPFFER ♀ (Pieridae) R</p> <p>Kenia, Arabuko-Sokoke-Wald, 22 km südlich v. Malindi, 0 m, 3.8.1984</p>	<p><i>Belenois D</i> <i>thysa</i> HOPFFER ♀ (Pieridae) V</p> <p>Kenia, Mombasa, Diani-Beach, 0 m, 2.9.1975</p>	<p><i>Belenois A</i> <i>thysa</i> HOPFFER ♀ (Pieridae) R</p> <p>Kenia, Arabuko-Sokoke-Wald, 40 km südlich v. Malindi, 50 m, 8.8.1984</p>	<p><i>Belenois A</i> <i>thysa</i> HOPFFER ♀ (Pieridae) V</p> <p>Kenia, Umgebung Mombasa, nordöstl. v. Kaloleni, 200 m, 11.8.1984</p>
<p><i>Belenois D-B</i> <i>gidica</i> GODART ♀ (Pieridae) R</p> <p>Kenia, Mombasa, Nordküste, 0 m, 19.8.1983</p>	<p><i>Appias sabina</i> A-B FELDER &amp; FELDER ♀ (Pieridae) V</p> <p>Kenia, Arabuko-Sokoke-Wald, 22 km südlich v. Malindi, 0 m, 15.5.1978</p>	<p><i>Belenois A</i> <i>thysa</i> HOPFFER ♂ (Pieridae) R</p> <p>Kenia, Arabuko-Sokoke-Wald, 40 km südlich v. Malindi, 50 m, 6.8.1984</p>	<p><i>Belenois A</i> <i>thysa</i> HOPFFER ♂ (Pieridae) V</p> <p>Kenia, Arabuko-Sokoke-Wald, 40 km südlich v. Malindi, 50 m, 6.8.1984</p>
<p><i>Belenois D-B-C</i> <i>gidica</i> GODART ♀ (Pieridae) R</p> <p>Kenia, Malindi, Westen, 0 m, 9.8.1977</p>	<p><i>Belenois D-B</i> <i>creona</i> CRAMER ♀ (Pieridae) R</p> <p>Kenia, Voi, östlicher Stadtteil, 550 m, 20.5.1978</p>	<p><i>Eronia D-B</i> <i>cleodora</i> HÜBNER ♀ (Pieridae) R</p> <p>Kenia, Ruinen von Gedi, südlich v. Malindi, 0 m, 4.8.1977</p>	<p><i>Belenois B-C</i> <i>creona</i> CRAMER ♀ (Pieridae) R</p> <p>nördliches Kenia, Marsabit, 1500 m, 10.4.1977</p>

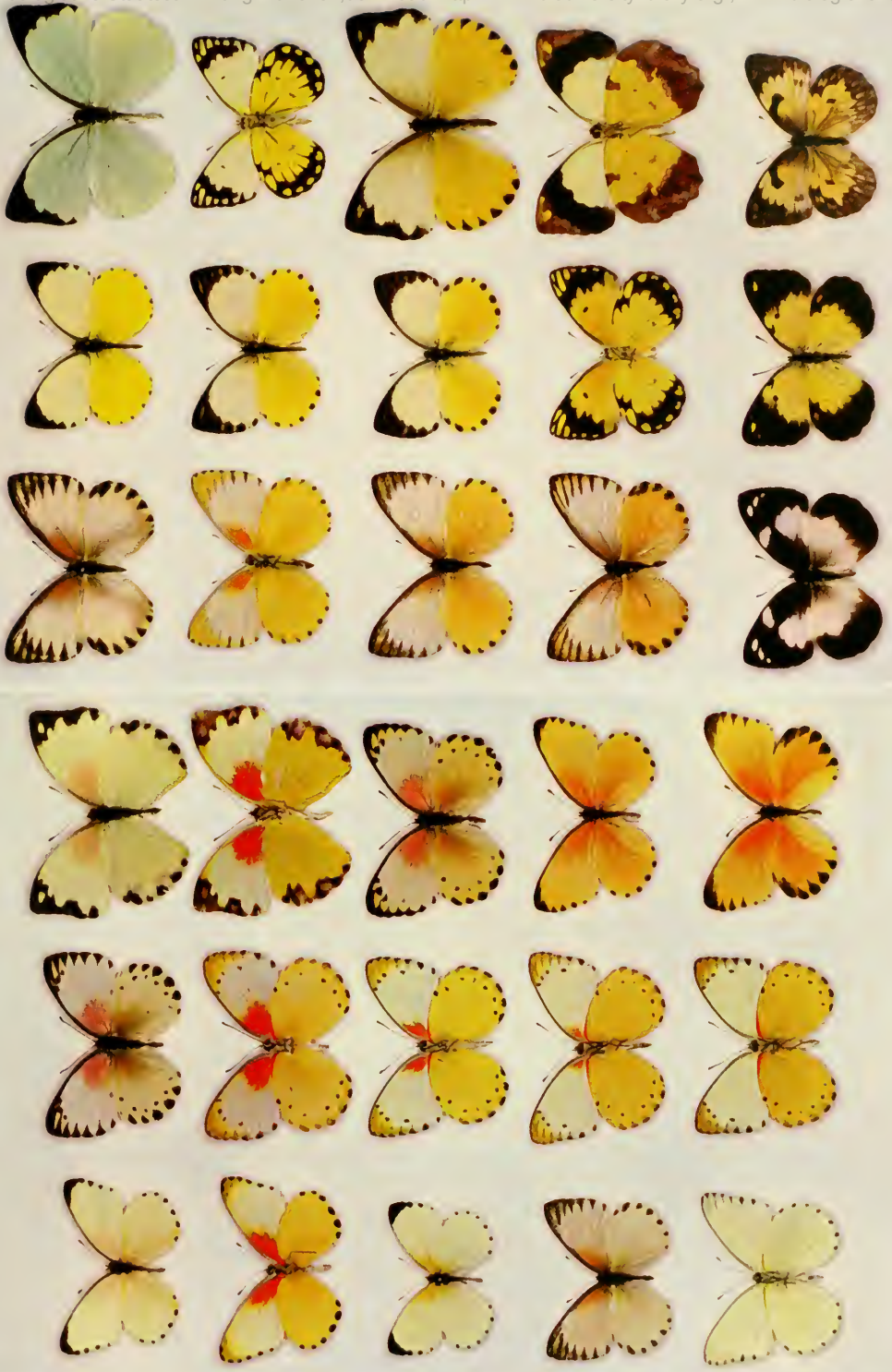
Abb. 8.56. Die Männchen von *Belenois thysa*, mehr aber noch die den Männchen ähnlichen Weibchen sehen den Männchen der Art *Mylothris agathina* ähnlich; eine andere, ockertfarbene Weibchenform von *Belenois thysa* gleicht den Weibchen von *Mylothris agathina*. Andere Falter (Weibchen von *Appias sabina*, *Belenois gidica*, *Belenois creona* und *Eronia cleodora*) schließen sich an die Ähnlichkeitsgruppe an, wobei die Ähnlichkeit zur ungenießbaren Art *Mylothris agathina* mehr und mehr abnimmt. Erklärung der Typen A, B, C und D siehe Kap. 4.6.4, S. 97.





<i>Mylothris agathina</i> A CRAMER ♂ (Pieridae) R Malindi, Norden, 0 m, 31.7.1977	<i>Belenois thysa</i> A HOPFFER ♀ (Pieridae) R Mombasa Süden, Diani-Beach, 0 m, 27.8.1975	<i>Nepheronia argia</i> A FABRICIUS ♀ (Pieridae) R Mombasa Süden, Diani-Beach, 0 m, 30.8.1975	<i>Appias sabina</i> C-A FELDER & FELDER ♀ (Pieridae) R Arabuko-Sokoke-Wald, 22 km süd. v. Malindi, 0 m, 19.5.1978	<i>Appias lasti</i> B GROSE-SMITH ♂ (Pieridae) R Arabuko-Sokoke-Wald, 40 km süd. v. Malindi, 50 m, 8.8.1984	<i>Nepheronia C*</i> <i>thalassina BOISDUVAL</i> ♂ (Pieridae) R Arabuko-Sokoke-Wald, 22 km süd. v. Malindi, 0 m, 23.5.1978
<i>Mylothris agathina</i> A CRAMER ♂ (Pieridae) V Arabuko-Sokoke-Wald, 40 km süd. v. Malindi, 50 m, 6.8.1984	<i>Belenois thysa</i> A HOPFFER ♀ (Pieridae) V Mombasa, Nordküste, 0 m, 13.8.1983	<i>Nepheronia argia</i> A FABRICIUS ♀ (Pieridae) V Arabuko-Sokoke-Wald, 22 km süd. v. Malindi, 0 m, 27.8.1985	<i>Appias sabina</i> A FELDER & FELDER ♀ (Pieridae) V Arabuko-Sokoke-Wald, 22 km süd. v. Malindi, 0 m, 16.8.1983	<i>Appias lasti</i> B-C GROSE-SMITH ♀ (Pieridae) R Arabuko-Sokoke-Wald, 40 km süd. v. Malindi, 50 m, 6.8.1984	<i>Belenois creona</i> B-C CRAMER ♂ (Pieridae) V Mombasa Süden, Diani-Beach, 0 m, 27.8.1975
<i>Mylothris yulei</i> C-A BUTLER ♂ (Pieridae) V Shimba Hills-Nat.-Park, südlich von Kwale, 350 m, 14.8.1984	<i>Belenois thysa</i> A-B HOPFFER ♂ (Pieridae) V Arabuko-Sokoke-Wald, 40 km süd. v. Malindi, 50 m, 6.8.1984	<i>Belenois thysa</i> A(-D) HOPFFER ♀ (Pieridae) R Arabuko-Sokoke-Wald, 40 km süd. v. Malindi, 50 m, 6.8.1984	<i>Appias sabina</i> A FELDER & FELDER ♀ (Pieridae) R Arabuko-Sokoke-Wald, 22 km süd. v. Malindi, 0 m, 18.8.1977	<i>Appias lasti</i> B-C GROSE-SMITH ♀ (Pieridae) R Arabuko-Sokoke-Wald, 40 km süd. v. Malindi, 50 m, 14.8.1983	<i>Nepheronia B</i> <i>thalassina BOISDUVAL</i> ♀ (Pieridae) R Arabuko-Sokoke-Wald, 22 km süd. v. Malindi, 0 m, 19.8.1977
<i>Appias sabina</i> C-A FELDER & FELDER ♀ (Pieridae) R Arabuko-Sokoke-Wald, 22 km süd. v. Malindi, 0 m, 17.8.1977	<i>Belenois thysa</i> (A-)B HOPFFER ♂ (Pieridae) V Arabuko-Sokoke-Wald, 40 km süd. v. Malindi, 50 m, 14.8.1983	<i>Mylothris agathina</i> D CRAMER ♀ (Pieridae) R Ganze, 25 km nordwest- lich von Kilifi, 200 m, 10.8.1984	<i>Appias sabina</i> A FELDER & FELDER ♀ (Pieridae) R Arabuko-Sokoke-Wald, 22 km südlich v. Malindi, 0 m, 15.5.1978	<i>Belenois creona</i> D-B CRAMER ♀ (Pieridae) V Malindi, Norden, 0 m, 31.7.1977	<i>Eronia cleodora</i> D-B HÜBNER ♀ (Pieridae) R Arabuko-Sokoke-Wald, 40 km süd. v. Malindi, 50 m, 6.8.1984
<i>Appias sabina</i> C FELDER & FELDER ♂ (Pieridae) V Arabuko-Sokoke-Wald, 22 km süd. v. Malindi, 0 m, 17.8.1977	<i>Belenois thysa</i> B HOPFFER ♂ (Pieridae) V Arabuko-Sokoke-Wald, 40 km süd. v. Malindi, 50 m, 7.8.1983	<i>Mylothris agathina</i> D CRAMER ♀ (Pieridae) R Mombasa, Süden, Diani-Beach, 0 m, 21.8.1975	<i>Appias epaphia</i> <i>contracta BUTLER</i> ♀ (Pieridae) R Arabuko-Sokoke-Wald, 40 km süd. v. Malindi, 50 m, 7.8.1983	<i>Belenois creona</i> D-B CRAMER ♀ (Pieridae) V Voi, östlicher Stadteil, 550 m, 20.5.1978	<i>Belenois gidica</i> D-B GODART ♀ (Pieridae) R Mombasa, Nordküste, 0 m, 19.8.1983

Abb. 8.57. Falter der kenianischen Küste mit gelben bzw. ockergelben Hinterflügeln, mit (Typ A) oder ohne (Typ B) orangem Wurzelfleck auf der Unterseite der Vorderflügel einschließlich der Übergänge zu den Typen C und D. Das Weibchen von *Appias epaphia*, das einer anderen Ähnlichkeitsgruppe angehört, ist nur zum Vergleich angegeben (vgl. Abb. 8.32 bzw. Kap. 4.6.5, S. 101). Definition der einzelnen Typen A-D s. Kap. 4.6.4., S. 97.



<p><i>Nepheronia C</i> <i>argia</i> FABRICIUS ♂ (Pieridae) R Arabuko-Sokoke-Wald, 22 km südl. v. Malindi, 0 m, 26.5.1978</p>	<p><i>Catopsilia C</i> <i>florella</i> FABRICIUS ♂ (Pieridae) R Mombasa, Süden, Diani-Beach, 0 m, 20.8.1975</p>	<p><i>Mylothris C-A</i> <i>yulei</i> BUTLER (Pieridae) R Shimba Hills-Nationalpark, südlich von Kwale, 350 m, 14.8.1984</p>
<p><i>Nepheronia C*</i> <i>thalassina</i> BOISDUVAL ♂ (Pieridae) R Arabuko-Sokoke-Wald, 22 km südl. v. Malindi, 0 m, 23.5.1978</p>	<p><i>Catopsilia C</i> <i>florella</i> FABRICIUS ♀ (Pieridae) R Malindi, Süden, 0 m, 14.5.1978</p>	<p><i>Appias sabina C</i> FELDER &amp; FELDER ♂ (Pieridae) V Arabuko-Sokoke-Wald, 22 km südl. v. Malindi, 0 m, 17.8.1973</p>
<p><i>Nepheronia C</i> <i>buqueti</i> BOISDUVAL ♂ (Pieridae) R Malindi, Süden, 0 m, 5.8.1977</p>	<p><i>Appias sabina C</i> FELDER &amp; FELDER ♂ (Pieridae) R Arabuko-Sokoke-Wald, 22 km südl. v. Malindi, 0 m, 18.8.1977</p>	<p><i>Appias sabina C-A</i> FELDER &amp; FELDER ♀ (Pieridae) R Arabuko-Sokoke-Wald, 22 km südl. v. Malindi, 0 m, 19.5.1978</p>
<p><i>Nepheronia C</i> <i>buqueti</i> BOISDUVAL ♀ (Pieridae) R Arabuko-Sokoke-Wald, 22 km südl. v. Malindi, 0 m, 15.5.1978</p>	<p><i>Appias epaphia C</i> <i>contracta</i> BUTLER ♂ (Pieridae) R 50 km nordwestlich von Nairobi, 2000 m, 16.4.1977</p>	<p><i>Appias epaphia</i> <i>contracta</i> BUTLER ♀ (Pieridae) R Arabuko-Sokoke-Wald, 40 km südl. v. Malindi, 50 m, 7.8.1983</p>
<p><i>Belenois C</i> <i>gidica</i> GODART ♂ (Pieridae) R Mombasa, Süden Diani-Beach, 0 m, 20.8.1975</p>	<p><i>Belenois C</i> <i>gidica</i> GODART ♀ (Pieridae) R Malindi, Norden, 0 m, 13.8.1977</p>	<p><i>Belenois</i> <i>gidica</i> GODART ♀ (Pieridae) R Fundiza, Westen, 35 km nördl. v. Malindi, 50 m, 12.8.1984</p>

Abb. 8.58. Falter der kenianischen Küste mit weißer Grundfarbe. Es handelt sich vorwiegend um ♂♂, deren ♀♀ vielfach anders gefärbt sind (vgl. Abb. 8.56, 8.57). Das ♀ von *Appias epaphia* und das rechts abgebildete ♀ von *Belenois gidica* leiten zu einer anderen Ähnlichkeitsgruppe über (vgl. Abb. 8.32 bzw. Kap. 4.6.5., S. 101). Definition der einzelnen Typen A, B, C und D s. Kap. 4.6.4., S. 97.

<p><i>Bematistes aganice</i> <i>montana</i> BUTLER ♂ (Acraeinae) R Shimba Hills-Nat.-Park, südlich von Kwale, 350 m, 21.8.1985</p>	<p><i>Pseudacraea lucretia</i> CRAMER ♀ (Nymphalinae) R Shimba Hills-Nat.-Park, südlich von Kwale, 350 m, 11.8.1988</p>	<p><i>Pseudacraea lucretia</i> CRAMER ♂ (Nymphalinae) R Arabuko-Sokoke-Wald, 22 km südl. v. Malindi, 0 m, 17.5.1978</p>	<p><i>Hypolimnias</i> <i>deceptor</i> TRIMEN ♂ (Nymphalinae) R Arabuko-Sokoke-Wald, 22 km südl. v. Malindi, 0 m, 3.8.1984</p>
<p><i>Acraea esebria</i> HEWITSON (Acraeinae) R Shimba Hills-Nat.-Park, südlich von Kwale, 350 m, 23.8.1985</p>	<p><i>Papilio dardanus</i> BROWN <i>tibullus</i> KIRBY ♀ (Papilionidae) R Shimba Hills-Nat.-Park, südlich von Kwale, 350 m, 14.8.1984</p>	<p><i>Amauris ochlea</i> BOISDUVAL ♂ (Danainae) R Mombasa, Süden, Diani-Beach, 0 m, 18.8.1975</p>	<p><i>Hypolimnias misippus</i> LINNAEUS ♂ (Nymphalinae) R Arabuko-Sokoke-Wald, 40 km südl. v. Malindi, 50 m, 8.8.1984</p>
<p><i>Papilio dardanus</i> BROWN <i>tibullus</i> KIRBY ♀ (Papilionidae) R Arabuko-Sokoke-Wald, 40 km südl. v. Malindi, 50 m, 25.5.1978</p>	<p><i>Danaus chrysippus</i> LINNAEUS f. <i>dorippus</i> ♀ (Danainae) R Mombasa, Süden, Diani-Beach, 0 m, 2.9.1975</p>	<p><i>Hypolimnias</i> <i>misippus</i> LINNAEUS ♀-f. <i>misippus</i> (Nymphalinae) R Arabuko-Sokoke-Wald, 40 km südl. v. Malindi, 50 m, 4.8.1984</p>	<p><i>Hypolimnias</i> <i>misippus</i> LINNAEUS ♀-f. <i>inaria</i> (Nymphalinae) R Umgebung Tezo, 10 km nördl. v. Kilifi, 0 m, 7.8.1984</p>
<p><i>Danaus chrysippus</i> L. f. <i>chrysippus</i> ♀ (Danainae) R Malindi, Norden, 0 m, 11.8.1977</p>			

Abb. 8.59. Seltene Weibchenformen von *Papilio dardanus* und nicht ganz unähnliche Danainae und Acraeinae; zwei Formen von *Danaus chrysippus* (Vorbilder) und entsprechende Formen von *Hypolimnias misippus* ♀♀ (Bates'sche Nachahmer, s. OWEN 1971) und *Pseudacraea lucretia*: Die ♂♂ fügen sich in die Ähnlichkeitsgruppe der schwarz-weißen Falter ein, während die ♀♀ auch den seltenen *Papilio dardanus* ♀-formen ähnliche Formen ausbilden (Kenia, Küste).







- ALCOCK, J. 1965. The relative palatability of butterflies and the behavior of their avian predators. – Thesis, Amherst College, Mass., USA
- 1970. Punishment levels and the response of black-capped chickadees (*Parus atricapillus*) to three kinds of artificial seeds. – *Anim. Behav.* **18**: 592-599
- ARNOLD, S. J. 1978. The evolution of a special class of modifiable behaviors in relation to environmental pattern. – *Am. Nat.* **112**: 415-427
- AURIVILLIUS, C. 1910 in SEITZ 1925. Die Großschmetterlinge der Erde. 13. Band. Die afrikanischen Tagfalter. – Alfred Kernen. Stuttgart
- AXELROD, R. & W. D. HAMILTON 1981. The evolution of cooperation. – *Science (Wash., D.C.)* **211**: 1390-1396
- AVERY, M. L. 1983. Development and transmission of methiocarb-induced food aversions in captive house finches (*Carpodacus mexicanus*). – Ph. D. diss. University of California, Davis
- 1985. Applications of mimicry theory to bird damage control. – *J. Wildl. Manage.* **49**: 1116-1121
- BATES, H. W. 1862. Contributions to an insect fauna of the Amazon Valley. Lepidoptera: Heliconiinae. – *Trans. Linn. Soc. Lond.* **23**: 495-566
- 1863. The Naturalist on the River Amazon. – London, Murray
- BENSON, W. W. 1972. Natural selection for Müllerian mimicry in *Heliconius erato* in Costa Rica. – *Science (Wash., D. C.)* **176**: 936-939
- 1977. On the supposed spectrum between Batesian and Müllerian mimicry. – *Evolution* **31**: 454-455
- BOBISUD, L. E. 1978. Optimal time of appearance of mimics. – *Am. Nat.* **112**: 962-965
- BOBISUD, L. E. & C. J. POTRATZ 1976. One-trial versus multi-trial learning for a predator encountering a model-mimic system. – *Am. Nat.* **110**: 121-128
- BOSCH, K. 1986. Angewandte Statistik. – Vieweg & Sohn. Braunschweig/Wiesbaden
- BOWERS, M. D. 1980. Unpalatability as a defense strategy of *Euphydryas phaeton*. – *Evolution* **34**: 586-600
- & D. C. WIERNASZ 1979. Avian predation on the palatable butterfly, *Cercyonis pegala*. – *Ecol. Ent.* **4**: 205-209
- BOYDEN, T. C. 1976. Butterfly palatability and mimicry: experiments with *Ameiva* lizards. – *Evolution* **30**: 73-81
- BRODIE, E. D. JR. 1981. Phenological relationships of model and mimic salamanders. – *Evolution* **35**: 988-994
- BROWER, J. V. Z. 1958a. Experimental studies of mimicry in some North American butterflies. Part I. The monarch, *Danaus plexippus*, and viceroy, *Limentitis archippus archippus*. – *Evolution* **12**: 32-47
- 1958b. Experimental studies of mimicry in some North American butterflies. Part II. *Battus philenor* and *Papilio troilus*, *P. polyxenes* and *P. glaucus*. – *Evolution* **12**: 123-136
- 1958c. Experimental studies of mimicry in some North American butterflies. Part III. *Danaus gilippus berenice* and *Limentitis archippus floridensis*. – *Evolution* **12**: 273-285
- 1960. Experimental studies of mimicry. IV. The reactions of starlings to different proportions of models and mimics. – *Am. Nat.* **94**: 271-282
- BROWER, L. P. 1984. Chemical defences in butterflies. – *Symp. R. Entomol. Soc. Lond.* **11**: 109-134
- 1988a. Mimicry and the Evolutionary Process. Preface. – *The American Naturalist*, Suppl.:1-3. The University of Chicago Press. Chicago
- 1988b. Avian predation on the monarch butterfly and its implications for mimicry theory. – *The American Naturalist*, Suppl.: 4-6. The University of Chicago Press. Chicago
- , J. A. ALCOCK & J. V. Z. BROWER 1971. Avian feeding behaviour and the selective advantage of incipient mimicry. 261-274 in R. Creed, ed. *Ecological genetics and evolution: essays in honour of E. B. Ford*. – Blackwell, Oxford
- & J. V. Z. BROWER 1962. Investigations into mimicry. – *Nat. Hist.* **71**(4): 8-19
- & – 1964. Birds, butterflies, and plant poisons: a study in ecological chemistry. – *Zoologica (N.Y.)* **49**: 137-159
- & – 1965. Experimental studies of mimicry. 8. Further investigations of honeybees (*Apis mellifera*) and their dronefly mimics (*Eristalis* spp.). – *Am. Nat.* **99**: 173-188
- & – 1972. Parallelism, convergence, divergence, and the new concept of advergence in the evolution of mimicry. – *Trans. Conn. Acad. Arts Sci.* **44**: 57-67
- , – & C. T. COLLINS 1963. Experimental studies on mimicry. 7. Relative palatability and Müllerian mimicry among neotropical butterflies of the subfamily Heliconiinae. – *Zoologica, N.Y.* **48**: 65-84
- , F. H. POUGH & H. R. MECK 1970. Theoretical investigations of automimicry. I. Single trial learning. – *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **66**: 1059-1066
- BROWN, K. S. 1979. *Ecologia geográfica e Evolução nas Florestas Neotropicais*. – Universidade Estadual de Campinas. São Paulo
- 1981. The biology of *Heliconius* and related genera. *A. Rev. Ent.* **26**: 427-456



- © Zoological Record 1960. The swallowtail butterflies of East Africa (Lepidoptera, Papilionidae). – J. E. Africa nat. Hist. Soc. Suppl. 6
- 1961. The *Acraea* butterflies of East Africa (Lepidoptera, Acraeinae). – J. E. Africa nat. Hist. Soc. Suppl. 8
- 1963. The milkweed butterflies of East Africa (Lepidoptera, Danainae). – J. E. Africa nat. Hist. Soc. 24: 19-32
- CARPENTER, G. D. H. 1941. The relative frequency of beak-marks on butterflies of different edibility to birds. – Proc. zool. Soc. Lond. (A) 111: 223-231
- 1942. Observations and experiments in Africa by the late C. F. M. SWYNNERTON on wild birds eating butterflies and the preference shown. – Proceedings of the Linnean Society of London, 154: 10-46
- CHAI, P. 1986. Field observations and feeding experiments on the responses of rufous-tailed jacamars (*Galbula ruficauda*) to free-flying butterflies in a tropical rainforest. – Biological Journal of the Linnean Society, London
- 1990. Predation and the flight, morphology, and temperature of Neotropical rain-forest butterflies. – The American Naturalist, 135, 6: 748-765. The University of Chicago Press, Chicago
- CHARLESWORTH, B. 1978. Some models of the evolution of altruistic behaviour between siblings. – J. Theor. Biol. 72: 297-319
- CLARKE, C. A. & P. M. SHEPPARD 1960. The evolution of mimicry in the butterfly *Papilio dardanus*. – Heredity 14: 163-173
- & – 1971. Further studies on the genetics of the mimetic butterfly *Papilio memnon*. – Phil. Trans. R. Soc. (B) 263: 35-70
- & – 1972. The genetics of the mimetic butterfly *Papilio polytes*. – Phil. Trans. R. Soc. (B) 263: 431-458
- , – & I. W. B. THORNTON 1968. The genetics of the mimetic butterfly *Papilio memnon* L. – Phil. Trans. R. Soc. London (B) 254: 37-89
- COTT, H. B. 1940. Adaptive coloration in animals. – Methuen, London
- 1957. Adaptive coloration in animals. – Methuen, London. Reprinted with minor corrections; first published 1940
- CZAPLICKI, J. A., D. E. BORREBACH & H. C. WILCOXON 1976. Stimulus generalization of illness-induced aversion to different intensities of colored water in Japanese quail. – Anim. Learning Behav. 4: 45-48
- D'ABRERA, B. 1980. Butterflies of the Afrotropical Region. – Lansdowne, East Melbourne
- 1981, 1984, 1987a, 1987b, 1988, 1994. Butterflies of the Neotropical Region. Part I-VI. – Lansdowne, East Melbourne & Hill House, Victoria, Australia
- 1982, 1985, 1986. Butterflies of the Oriental Region. Part I, II und III. – Hill House, Victoria, Australia
- DAWKINS, R. & J. R. KREBS 1979. Arms races between and within species. – Proc. R. Soc. (B) 205: 489-511
- DEVRIES, P. J. 1987. The Butterflies of Costa Rica and Their Natural History. – Princeton: Princeton University Press
- DILL, L. M. 1975. Calculated risk-taking by predators as a factor in Batesian mimicry. – Can. J. Zool. 53: 1614-1621
- DIXEY, F. A. 1909. On Müllerian mimicry and diaposematism. – Trans. ent. Soc. Lond. 1908: 559-583
- DUNCAN, C. J. & P. M. SHEPPARD 1965. Sensory discrimination and its role in the evolution of Batesian mimicry. – Behaviour 24: 269-282
- EDMUNDS, M. E. 1974a. Defence in animals. – Harlow, Essex
- 1974b. Significance of beak marks on butterfly wings. – Oikos 25: 117-118
- EHRlich, P. R. & P. H. RAVEN 1964. Butterflies and plants: a study in coevolution. – Evolution 18: 586-608
- ELTRINGHAM, H. 1922. Monograph of the African species of the genus *Acraea*. – Trans. ent. Soc. Lond.
- ENDLER, J. A. 1978. A predator's view of animal color patterns. – Evolut. Biol. 11: 319-364
- 1986. Natural selection in the wild. – Princeton University Press, Princeton, N.J.
- ESTABROOK, G. F. & D. C. JESPERSEN 1974. Strategy for a predator encountering a model-mimic system. – Am. Nat. 108: 443-457
- EVANS, D. L. & G. P. WALDBAUER 1982. Behavior of adult and naive birds when presented with a bumblebee and its mimic. – Z. Tierpsychol. 59: 247-259
- FISHER, R. A. 1930. The genetical theory of natural selection. – Oxford
- 1958. The genetical theory of natural selection, 2nd edition. – New York: Dover
- FORD, E. B. 1945. Butterflies. London
- 1964. Ecological Genetics. – The Broadwater Press, Welwyn Garden City
- FORSTER, W. & A. WOHLFAHRT 1954. Die Schmetterlinge Mitteleuropas. Bd.1: Biologie der Schmetterlinge – Franckh'sche Verlagshandlung, Stuttgart: 33-38
- GILBERT, L. E. 1983. Coevolution and mimicry. 263-281 in D. J. FUTUYMA and M. SLATKIN, eds. Coevolution. – Sinauer, Sunderland, Mass.
- GITTELMAN, J. L., P. H. HARVEY & P. J. GREENWOOD 1980. The evolution of conspicuous coloration: some experiment in bad taste. – Animal Behavior, 28: 897-899
- GOODALE, M. A. & I. SNEDDON 1977. The effect of distastefulness of the model on the predation of artificial Batesian mimics. – Anim. Behav. 25: 660-665
- GRAFEN, A. 1985. A geometric view of relatedness. – Oxford Surv. Evol. Biol. 2: 28-29

- GULFORD, J. 1988. The evolution of conspicuous coloration. #The American Naturalist, Suppl.: 7-21. The University of Chicago Press. Chicago
- HAENSCH, R. 1909 in SEITZ 1924. Die Großschmetterlinge der Erde. 5. Band. Die amerikanischen Tagfalter. – Alfred Kernen. Stuttgart
- HALDANE, J. B. S. 1955. Populations genetics. – Nature: New Biol. **18**: 34-51
- HAMILTON, W. D. 1971. Geometry for the selfish herd. – J. theor. Biol. **31**: 295-311
- HARVEY, P. H. 1983. Why some insects look pretty nasty. – New Sci. **97**: 26-27
- , J. J. BULL, M. PEMBERTON & R. J. PAXTON 1982. The evolution of aposematic coloration in distasteful prey: a family model. – American Naturalist, **119**: 710-719
- HENSEL, J. L. & E. D., JR. BRODIE 1976. An experimental study of aposematic coloration in the salamander *Plethodon jordani*. – Copeia **1976**: 59-65
- HOLLING, C. S. 1965. The functional response of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation. – Mem. Entomol. Soc. Can. **45**: 1-60
- HOLZINGER, H. & R. 1994. *Heliconius* and related genera. – Sciences Nat. Venette
- HUHEEY, J. E. 1961. Studies in warning coloration and mimicry. III. Evolution of müllerian mimicry. – Evolution **15**: 567-568
- 1964. Studies of warning coloration and mimicry. IV. A mathematical model of model-mimic frequencies. – Ecology **45**: 185-188
- 1976. Studies of warning coloration and mimicry. VII. Evolutionary consequences of a Batesian-Müllerian spectrum: a model for Müllerian mimicry. – Evolution **30**: 86-93
- 1980a. The question of synchrony or “temporal sympatry” in mimicry. – Evolution **34**: 614-616
- 1980b. Batesian and Müllerian mimicry: semantic and substantive differences of opinion. – Evolution **34**: 1212-1215
- 1984. Warning coloration and mimicry. 257-297 in W. J. BELL and R. T. CARDÉ, eds. Chemical ecology of insects. – Chapman & Hall. London
- 1988. Mathematical models of mimicry. – The American Naturalist, Suppl.: 22-41. The University of Chicago Press. Chicago
- JORDAN, K. 1909 in SEITZ 1927. Die Großschmetterlinge der Erde. 9. Band. Die indo-australischen Tagfalter. – Alfred Kernen. Stuttgart
- KING, B., M. WOODCOCK & E. C. DICKINSON 1975. A Field Guide to the Birds of South-East Asia. – Collins. London
- LAMAS, G. 1985. Los Papilionoidea (Lepidoptera) de la Zona Reservada de Tambopata, Madre de Dios, Perú. I: Papilionidae, Pieridae y Nymphalidae. – Revista Peruana de Entomología: 59-73. Lima
- LARSEN, T. B. 1991. The Butterflies of Kenya and their natural history. – Oxford University Press. Oxford
- LEA, R. G. & J. R. G. TURNER 1972. Experiments on mimicry. II. The effect of a Batesian mimic on its model. – Behaviour **38**: 131-151
- LEIMAR, O., M. ENQUIST & B. SILLÉN-TULLBERG 1986. Evolutionary stability of aposematic coloration and prey unprofitability: a theoretical analysis. – Am. Nat. **128**: 469-490
- LORENZ, K. 1965. Über tierisches und menschliches Verhalten. Bd. I. – Piper. München
- LUEDEMAN, J. K., F.R. MCMORRIS & D. D. WARNER 1981. Predators encountering a model-mimic system with alternative prey. – Am. Nat. **117**: 1040-1048
- MALLET, J. 1986. Dispersal and gene flow in a butterfly with home range behaviour: *Heliconius erato* (Lepidoptera: Nymphalidae). – Oecologia (Berl.) **68**: 210-217
- & L. E. GILBERT 1995. Why are there so many mimicry rings? Correlations between habitat, behaviour and mimicry in *Heliconius* butterflies. – Biological Journal of the Linnean Society (London) **55**: 159-180
- MARDEN, J. H. 1992. Newton's Second Law of Butterflies. – Natural History **1/92**
- MARSH, N. A., C. A. CLARKE, M. ROTHSCHILD & D. N. KELLET 1977. *Hypolimnys bolina* a mimic of Danain butterflies, and its model *Euploea core* store cardioactive substances. – Nature **268**: 726-728
- MARSHALL, G. A. K. 1908. On diaposematism, with reference to some limitations of the Müllerian hypothesis of mimicry. – Trans. ent. Soc. Lond. **1908**: 93-142
- & E. B. POULTON 1902. Five years' observations and experiments (1896-1901) on the bionomics of South African insects, chiefly ... mimicry and warning colours. – Trans. ent. Soc. Lond. **1902**: 287-584
- MATTHEWS, E. G. 1977. Signal-based frequency-dependent defense strategies and the evolution of mimicry. – American Naturalist, **3**: 213-222
- MCLAIN, D. K. 1984. Coevolution: Müllerian mimicry between a plant bug (Miridae) and a seed bug (Lygaeidae) and the relationship between host plant choice and unpalatability. – Oikos **43**: 143-148
- MOSTLER, G. 1935. Beobachtungen zur Frage der Wespenmimikry. – Z. Morph. Ökol. Tiere **29**: 381-454
- MÜHLMANN, H. 1934. Modellversuch künstlich erzeugte Mimikry und ihre Bedeutung für den “Nachahmer”. – Z. Morph. Ökol. Tiere **28**: 259-296
- MÜLLER, F. 1878. Über die Vortheile der Mimikry bei Schmetterlingen. – Zoologischer Anzeiger **1**: 54-55

- ©Zoologische Staatssammlung München; download: <http://www.biodiversitylibrary.org/>; [www.biologiezentrum.at](http://www.biologiezentrum.at)
- 1879a. *Itina* und *Thyridia*. Ein merkwürdiges Beispiel von Mimicry bei Schmetterlingen. – Kosmos 5: 100-108
  - 1879b. *Itina* and *Thyridia*; a remarkable case of mimicry in butterflies. (R. Meldola, transl.) – Proc. Entomol. Soc. Lond. 1879: 20-29
  - NUNNEY, L. 1985. Group selection, altruism, and structured-deme models. – Am. Nat. 126: 212-230
  - NUR, U. 1970. Evolutionary rates of models and mimics in Batesian mimicry. – Am. Nat. 104: 477-486
  - OWEN, D. F. 1971. Tropical butterflies. The ecology and behaviour of butterflies in the tropics with special reference to African species. – Clarendon Press. Oxford
  - 1976. Animal ecology in tropical Africa. – Longman Group. London
  - OWEN, R. E. & A. R. G. OWEN 1984. Mathematical paradigms for mimicry: recurrent sampling. – J. Theor. Biol. 109: 217-247
  - PAPAGEORGIS, C. 1975. Mimicry in Neotropical butterflies. – American Scientist 63: 522-532
  - PASTEUR, G. 1972. Le mimétisme. – Presses Universitaires de France, Paris
  - 1982. A classificatory review of mimicry systems. – Annu. Rev. Ecol. Syst. 13: 169-199
  - PILECKI, C. & P. O'DONALD 1971. The effects of predation on artificial mimetic polymorphisms with perfect and imperfect mimics at varying frequencies. – Evolution 25: 365-370
  - PINRATANA, A. 1977, 1983, 1979, 1981, 1985, 1988. Butterflies in Thailand. Vol. 1-6. – Viratham Press. Bangkok
  - PLATT, A. P., R. P. COPPINGER & L. P. BROWER 1971. Demonstration of the selective advantage of mimetic *Limnitis* butterflies presented to caged avian predators. – Evolution 25: 692-701
  - POUGH, F. H. 1988. Mimicry of Vertebrates: Are the Rules different? – The American Naturalist, Suppl.: 67-102. The University of Chicago Press. Chicago
  - & L. P. BROWER 1977. Predation by birds on great southern white butterflies as a function of palatability, sex and habitat. – Am. Midl. Nat. 98: 50-58
  - , -, H. R. MECK & S. R. KESELL 1973. Theoretical investigations of automimicry: multiple trial learning and the palatability spectrum. – Proc. Natl. Acad. Sci. USA 70: 2261-2265
  - 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. Lond. 1887: 191-274
  - 1890. The colours of animals, their meaning and use. – Kegan Paul, Trench, Trübner, London
  - QUELLER, D. C. 1984. Kin selection and frequency dependence: a game theoretic approach. – Biological Journal of the Linnean Society (London) 23: 133-143
  - REMINGTON, J. E. & C. L. REMINGTON 1957. Mimicry, a test of evolutionary theory. – Yale Sci. Mag. 32: 10-21
  - RETTENMEYER, C. W. 1970. Insect mimicry. – Annu. Rev. Entomol. 15: 43-74
  - ROBBINS, R. K. 1981. The "false head" hypothesis: predation and wing pattern variation of lycaenid butterflies. – Am. Nat. 118: 770-775
  - ROTHSCHILD, M. 1963. Is the buff ermine (*Spilosoma lutea* (Huf.)) a mimic of the white ermine (*Spilosoma lubricipeda* (L.))? – Proc. R. Entomol. Soc. Lond. 38: 159-164
  - 1971. Speculations about mimicry with Henry Ford. Pages 202-223 in R. Creed, ed. Ecological genetics and evolution: essays in honour of E. B. Ford. – Blackwell, Oxford
  - 1972a. Colour and poisons in insect protection. – New Sci. 54: 318-320
  - 1972b. Secondary plant substances and warning colouration in insects. – Symp. R. ent. Soc. Lond. 6: 59-83
  - 1981a. The mimics must move with the times. – Biological Journal of the Linnean Society (London) 16: 21-23
  - 1981b. Mimicry, butterflies and plants. – Symb. Bot. Ups. 32(4): 82-99
  - , R. T. REICHSTEIN, J. VON EUW, R. T. APLIN & R. M. HARMAN 1970. Toxic Lepidoptera. – Toxicon 8: 293-299
  - SARGENT, T. D. 1973. Studies on the *Catocala* of southern New England. IV. A preliminary analysis of beak-damaged specimens, with discussion of anomaly as a potential anti-predator function of hindwing diversity. – J. Lepid. Soc. 27: 175-192
  - SBORDONI, V., L. BULLINI, G. SCARPELLI, S. FORESTIERO & M. RAMPINI 1979. Mimicry in the burnet moth *Zygaena ephialtes*: population studies and evidence of a Batesian-Müllerian situation. – Ecol. Entomol. 4: 83-93
  - SCHULER, W. 1974. Die Schutzwirkung künstlicher Batesscher Mimikry abhängig von Modellähnlichkeit und Beuteangebot. – Z. Tierpsychol. 36: 71-127
  - 1980. Zum Meidenlernen ungenießbarer Beute bei Vögeln: Der Einfluß der Faktoren Umlernen, neue Alternativbeute und Ähnlichkeit der Alternativbeute. – Z. Tierpsychol. 54: 105-243
  - 1985. A predisposition of learning to avoid warningly coloured prey in young chicks. – Page 341(abstract) in Pro. 19th Ethological Conference, Université Paul Sabtier, Toulouse, France
  - & E. HESSE 1985. On the function of warning coloration: a black and yellow pattern inhibits prey-attack by naive domestic chicks. – Behav. Ecol. Sociobiol. 16: 249-255
  - SEITZ, A. 1924. Die Großschmetterlinge der Erde. 5. Band. Die amerikanischen Tagfalter. – Alfred Kernen. Stuttgart
  - 1925. Die Großschmetterlinge der Erde. 13. Band. Die afrikanischen Tagfalter. – Alfred Kernen. Stuttgart
  - 1927. Die Großschmetterlinge der Erde. 9. Band. Die indo-australischen Tagfalter. – Alfred Kernen. Stuttgart



- ©Zoologische Staatssammlung München; download: <http://www.biodiversity-library.org/> [www.bioinfozentrum.at](http://www.bioinfozentrum.at)
- 1940. Die Großschmetterlinge der Erde. 6. Band. Die amerikanischen Spinner und Schwärmer. – Alfred Kernen. Stuttgart
- SEXTON, O. J. 1964. Differential predation by the lizard, *Anolis carolinensis*, upon unicoloured and polycoloured insects after an interval of no contact. – *Anim. Behav.* **12**: 101-110
- SHAPIRO, A. M. 1974. Beak-mark frequency as an index of seasonal predation intensity on common butterflies. – *Am. Nat.* **108**: 229-232
- SHEPPARD, P. M. 1958. Natural selection and heredity. – Harpers, New York
- 1959. The evolution of mimicry: a problem in ecology and genetics. – *Cold. Spring Harb. symp. Quant. Biol.* **24**: 131-140
- 1961. Recent genetical work on polymorphic mimetic papilios. – *Symp. R. Entomol. Soc. Lond.* **1**: 20-29
- & J. R. G. TURNER 1977. The existence of Müllerian mimicry. – *Evolution* **31**: 452-453.
- , –, K. S. BROWN, W. W. BENSON & M. C. SINGER 1985. Genetics and the evolution of muellerian mimicry in *Heliconius* butterflies. – *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B, Biol. Sci.* **308**: 433-607
- SILBERGLIED, R. E. 1984. Visual Communication and Sexual Selection Among Butterflies. In R. I. Vane-Wright & Ackery, P.R. (Eds.). – *The Biology of Butterflies*: 207-223. New York: Academic Press
- SILLÉN-TULLBERG, B. & E. H. BRYANT 1983. The evolution of aposematic coloration in distasteful prey: an individual selection model. – *Evolution* **37**: 993-1000
- SMITH, D. A. S. 1979. The significance of beak marks on the wings of an aposematic, distasteful and polymorphic butterfly. – *Nature* **281**: 215-216
- SWYNNERTON, C. F. M. 1915a. A brief preliminary statement of a few of the results of five years' special testing on the theories of mimicry. – *Proceedings of the Entomological Society of London*, **I**: xxxii-xliv
- 1915b. Birds in relation to their prey. Experiments on wood-hoopoes, small hornbills, and a babbler. – *Jl S. Afr. Orn. Un.* **1915**: 22-108
- TALBOT, G. 1939. Revisional Notes on the genus *Colotis* HÜBN. (Lepid. Pieridae). – *Trans. R. ent. Soc. Lond.* **88**
- 1944. A preliminary revision of the genus *Mylothris* HÜBN. (1819) (Lep. Rhop. Pieridae). – *Trans. R. ent. Soc. Lond.* **94**: 155-186
- TURNER, J. R. G. 1975. A tale of two butterflies. – *Natural History*, **84**(2): 28-37
- 1977. Butterfly mimicry: the genetical evolution of an adaptation. – *Evol. Biol.* **10**: 163-206
- 1981. Adaption and evolution in *Heliconius*: a defense of neoDarwinism. – *A. Rev. Ecol. Syst.* **12**: 99-121
- 1984a. Mimicry: The Palatability Spectrum and its Consequences. In R. I. Vane-Wright & P. R. Ackery (Eds.). *The Biology of Butterflies*: 207-223. – New York: Academic Press
- 1984b. Darwin's coffin and Doctor Pangloss — do adaptationist models explain mimicry? 313-361 in B. Shorrocks, ed. *Evolutionary ecology: the 23rd symposium of the British Ecological Society, Leeds, 1983.* – Blackwell, Oxford
- 1988. The evolution of mimicry: a solution to the problem of punctuated equilibrium. – *The American Naturalist*, Suppl.: 42-66. The University of Chicago Press. Chicago
- , E. P. Kearney & L. S. Exton 1984. Mimicry and the Monte Carlo predator: the palatability spectrum and the origins of mimicry. – *Biological Journal of the Linnean Societay (London)* **23**: 247-268
- VANE-WRIGHT, R. I., P. R. ACKERY & R. L. SMILES 1975. The distribution, polymorphism and mimicry of *Heliconius telesiphe* (Doubleday) and the species of *Podotricha* Michener (Lepidoptera: Heliconiinae). – *Trans. R. ent. Soc. Lond.* **126**: 611-636
- VON EUW, J., T. REICHSTEIN & M. ROTHSCILD 1968. Aristolochic acid in the swallowtail butterfly *Pachliopta aristolochiae*. – *Israel J. chem.* **6**: 659-670
- WALDBAUER, G. P. 1988. Asynchrony between Batesian mimics and their models. – *The American Naturalist*, Suppl.: 103-121. The University of Chicago Press. Chicago
- WALLACE, A. R. 1889. Darwinism. – Macmillan. London
- WATT, W. B. 1968. Adaptive significance of pigment polymorphisms in *Colias* butterflies. 1. Variation of melanin pigment in relation to thermoregulation. – *Evolution, Lancaster, Pa.* **22**: 437-458
- WICKLER, W. 1968. Mimikry. Nachahmung und Täuschung in der Natur. – Kindlers Universitäts Bibliothek. München
- WIGGLESWORTH, V. B. 1964. The life of insects. – London
- WILLIAMS, J. G. 1969. A Field Guide to the Butterflies of Africa. – Collins. London
- & N. ARLOTT 1980. A Field Guide to the Birds of East Africa. – Collins. London
- WINDECKER, W. 1939. *Euchelia jacobaeae* und das Schutztrachtenproblem. – *Z. Morph. Ökol. Tiere* **35**: 84-139
- YOUNG, A. M. 1972. A contribution to the biology of *Itaballia caesia* (Pierinae) in a Costa Rican mountain ravine. – *Wasmann J. Biol.* **30**: 43-70
- ZÖFEL, P. 1985. Statistik in der Praxis. – Gustav Fischer. Stuttgart

Tab. 10.1. Durchschnittliche Häufigkeit des Flugrichtungswechsels pro Sekunde und der Fluggeschwindigkeit einiger soweit teststellbar nicht erschreckter bzw. balzender Falterarten **Thailands** (Khao Phra Thaeu-Park, Phuket).  $RW/s$ : Mittelwert der Richtungswechsel pro Sekunde,  $S_{RW}$ : zugehörige Standardabweichung,  $n_{RW}$ : zugehöriger Stichprobenumfang,  $SK/s$ : Mittelwert der Fluggeschwindigkeit in Schritten (ca. 0,7 m) pro Sekunde,  $S_{SK}$ : zugehörige Standardabweichung,  $n_{SK}$ : zugehöriger Stichprobenumfang

Art	$RW/s$	$S_{RW}$	$n_{RW}$	$SK/s$	$S_{SK}$	$n_{SK}$
<i>Atrophaneura coon</i>	0,75	0,17	10	1,28	0,37	6
<i>Papilio polytes</i> ♀-form <i>polytes</i>	0,75	0,22	11	0,55	0,16	9
<i>Pachopta aristolochiae asteris</i>	0,77	0,16	15	0,78	0,53	11
<i>Cethosia penthesilea</i> ♀	0,80	0,28	2			
<i>Euploea</i> spec.	0,88	0,70	9	1,38	0,92	5
<i>Cethosia penthesilea</i> ♂	1,50	0,60	8	2,67	0,53	6
<i>Euthalia timaacia</i> spec. ♂ (dunkelbraun mit blauem bzw. grauem Band)	2,09	0,59	7	2,32	0,48	6
<i>Polyura athamas</i>	2,10	0,14	5	4,30	1,60	2
<i>Leptosia nina</i>	2,26	0,30	11	1,03	0,53	11
<i>Graphium agamemnon</i>	2,39	0,17	6	2,04	1,00	2
<i>Papilio polytes</i> ♂	2,40	0,30	7	3,11	1,67	4
<i>Papilio nephelus</i>	2,66	0,50	5	2,44	1,29	5
<i>Mycalopsis perseus / mineus</i>	2,70	0,94	4	2,11	0,97	4
<i>Papilio nephelus helemus / iswara</i>	2,73	0,44	21	2,94	1,18	13
<i>Chersonesia</i> spec.	2,76	0,57	5	1,54	0,40	3
<i>Catopsilia scylla</i>	2,78	0,45	5	2,60	1,90	4
<i>Papilio memnon</i> ♂	2,85	0,50	9	4,95	0,54	7
<i>Eurema</i> spec.	3,00	0,63	40	1,44	0,79	26
<i>Papilio helemus</i>	3,06	0,26				
<i>Cyrestes themre</i>	3,10	0,46	11			
<i>Hebemoia glaucippe</i> ♂	3,14	0,67	10	2,98	0,14	2
Lycaenidae ( <i>Allotinus</i> , <i>Celastrina</i> , <i>Drupadia</i> , <i>Jamides</i> , <i>Miletus</i> )	3,36	0,50	19	1,67	1,00	6
<i>Appias albina</i>	3,47	0,85	5	4,34	2,96	4
<i>Pareronia vuleria lutescens</i> ♂	3,52	0,18	3	6,25	2,58	3

©Zoologische Staatssammlung München; download: <http://www.biodiversitylibrary.org/>; [www.biologiezentrum.at](http://www.biologiezentrum.at)  
**Tab. 10.2.** Durchschnittliche Häufigkeit der Richtungswechsel und Fluggeschwindigkeit einiger, soweit feststellbar, nicht erschreckter bzw. balzender Falter Kenias. *RW/s*: Mittelwert der Richtungswechsel pro Sekunde, *S<sub>RW</sub>*: zugehörige Standardabweichung, *n<sub>RW</sub>*: zugehöriger Stichprobenumfang, *SR/s*: Mittelwert der Fluggeschwindigkeit in Schritten (ca. 0,7 m) pro Sekunde, *S<sub>s,R</sub>*: zugehörige Standardabweichung, *n<sub>s,R</sub>*: zugehöriger Stichprobenumfang

Art	<i>RW/s</i>	<i>S<sub>RW</sub></i>	<i>n<sub>RW</sub></i>	<i>SR/s</i>	<i>S<sub>s,R</sub></i>	<i>n<sub>s,R</sub></i>
<i>Acraca natalica natalica</i>	0,46	0,08	7			
<i>Acraca satis</i> ♂	0,48	0,19	12			
<i>Pseudacraca boisduvali trimeni</i>	0,53	0,25	6			
<i>Amauris niavius dominicanus</i>	0,71	0,44	18	1,77	0,66	12
<i>Hypolimnas deceptor</i>	0,89	0,25	5			
<i>Amauris ochilea ochilea</i>	0,91	0,27	11			
<i>Papilio dardanus tibullus</i> ♀						
♀-f. <i>hippocooides</i>	0,91	0,39	6			
<i>Pseudacraca lucretia</i>	0,94	0,05	3			
<i>Mylothris agathina</i> ♀	0,99	0,43	7	1,61	0,56	3
<i>Papilio dardanus tibullus</i> ♂	1,28	0,19	7	2,32	0,17	2
<i>Mylothris agathina</i> ♂	1,30	0,53	12	1,76	0,76	7
<i>Mylothris yulei</i>	1,37	0,34	6			
<i>Belenois thysa</i> ♀	2,10	0,65	7	2,34	1,35	2
<i>Dixeia spilleri</i> ♂	2,55	0,62	4			
<i>Appias lasti</i> ♀	2,57	0,36	3			
<i>Colotis eucharis evarne</i> ♀	2,89	0,48	3			
<i>Appias lasti</i> ♂	2,91	0,14	3			
<i>Eurema senegalensis</i> ♀	2,92	0,93	5			
<i>Belenois thysa</i> ♂	2,97	0,56	10	2,86	1,65	5
<i>Colotis eucharis evarne</i> ♂	2,99	0,31	11			
<i>Eronia cleodora</i> ♀	3,00	0,31	4			
<i>Eronia cleodora</i> ♂	3,23	0,06	3	3,74	0,18	2
<i>Colotis auxo incretus</i> ♂	3,46	0,32	8			
<i>Colotis euipe</i>	3,55	0,25	7			



Art	RW/s	$S_{RW}$	$n_{RW}$
<i>Pereute callinice</i>	0,48	0,09	10
<i>Mechanitis isthmia</i> (Pto. Napo, Provinz Napo)	0,58	0,24	5
<i>Oleria zelica</i>	0,64	0,25	5
<i>Heliconius hecale</i>	0,66	0,12	8
<i>Dismorphia theucharila avonia</i> f. <i>avonia</i>	0,70	0,24	10
<i>Charonias curytele</i>	0,71	0,13	10
<i>Dismorphia amphione</i> ♂	0,76	0,15	8
<i>Hypothyris lycaste antonia</i>	0,78	0,26	28
<i>Mechanitis lysimnia macrinus</i>			
<i>Callithomia alex. heronilla</i> (Sto. Domingo)	0,78	0,11	12
<i>Oleria modesta</i>	0,79	0,18	13
<i>Heliconius sara</i>	0,82	0,05	7
<i>Archonias tereas archidona</i> f. <i>regillus</i>	0,83	0,14	10
<i>Mechanitis polymnia chimborazona</i> (Sto. Domingo)	0,83	0,12	3
<i>Ithomia phanessa</i>	0,84	0,31	12
<i>Heliconius sapho</i>	0,87	0,27	6
<i>Dismorphia theucharila avonia</i> f. <i>pallida</i>	0,93	0,19	11
<i>Ithomia hyala</i>	1,08	0,25	6
<i>Colias dimera</i>	2,01	0,41	11
<i>Morphomina albipennaria</i>	2,16	0,41	8
<i>Argyrogramma sulphurea</i>	2,19	0,38	10
<i>Heliopetes chimbo</i> (Sto. Domingo)	2,22	0,29	8
<i>Leptophobia gonzaga</i>	2,71	0,41	10
<i>Euptychia hesionides</i>	2,77	0,32	9
<i>Leucochimona lagora</i> (Sto. Domingo)	2,77	0,32	11
<i>Leptophobia penthica</i>	2,84	0,26	8
<i>Eurema दौरa</i>	2,86	0,48	12
<i>Heliopetes laviana</i> (Malacatos, Provinz Loja)	2,87	0,48	10
<i>Lymanopoda nivea</i>	2,99	0,39	18
<i>Eurema albula</i> (Sto. Domingo)	3,03	0,51	15
<i>Tegosa flavida</i>	3,06	0,59	16
<i>Eurema xanthochlora</i>	3,19	0,46	16
<i>Arateacus togarna</i>	3,63	0,45	11

Tab. 10.4. Anzahl der registrierten Falter des Khao Phra Thaew-Parks im Juli und August 1987 und im März 1988.

Die Vergleichswerte pro Beobachtungseinheit (N/BE, N = Individuenzahl, 1 BE ≈ 30 min) erhält man, indem man die Zahlen der Beobachtungszonen A und B durch 11, der Zone C durch 10, der Zone D durch 9 und der Zone E durch 8 dividiert. Entsprechend sind die Zahlen der Beobachtungsperiode 87I durch 11, die der Perioden 87III,IV und V durch 10 und die der Perioden 87II und 88 durch 8 zu dividieren. Zur Definition der Zonen und Perioden s. Kap. 2.2 und 3.2.1.

Ähnliche Falter sind zu Gruppen zusammengefaßt (keine horizontale Trennlinien bei großer Ähnlichkeit im Flug, insbesondere wenn auch bei genauer Betrachtung die Unterscheidung schwierig blieb). War mitunter eine artliche Zuordnung der Falter nicht möglich, so ist ihre Anzahl nur bei den Summen mitberücksichtigt. Außerdem sind in der letzten Spalte die Zeilensummen (links ohne, rechts mit der Periode 88) angegeben. Bei der Aufgliederung der Zahlen in die einzelnen Zonen ist die Periode 88 wegen des beobachtungsfreien Zeitraumes zwischen 1987 und 1988 nicht erfaßt.

Art	Anzahl der registrierten Falter des Khao Phra Thaew-Parks auf Phuket (Thailand) 1987/88											Summe 87/87+88
	in der Beobachtungszone					Beobachtungsperiode						
	A	B	C	D	E	87I	II	III	IV	V	88	
1) <i>Troides helena</i> LINNAEUS	1	0	8	1	3	9	1	1	2	0	2	13/15
2) <i>Troides amphrysus ruficollis</i> BUTLER	1	0	1	1	0	0	0	2	1	0	0	3/3
Summe 1-2	2	1	9	2	3	9	1	3	4	0	2	17/19
3) <i>Atrophaneura varuna varuna</i> WHITE	0	0	3	2	0	1	2	0	0	2	1	5/6
4) <i>Atrophaneura coon</i> FABRICIUS	10	7	18	11	16	11	7	11	15	18	2	62/64
5) <i>Pachliopta aristolochiae asteris</i> ROTHSCHILD	5	7	5	4	6	5	3	1	10	8	0	27/27
6) <i>Papilio polytes</i> LINNAEUS ♀-f. <i>polytes</i>	1	1	4	4	1	3	4	1	2	1	0	11/11
7) <i>Papilio memnon</i> LINNAEUS ♀-f. <i>distantianus</i> ROTHSCHILD	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1/1
8) <i>Papilio demoleus</i> LINNAEUS	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	2/2
9) <i>Papilio demolion</i> CRAMER	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	2/2
10) <i>Graphium agamemnon</i> LINNAEUS	15	7	7	6	3	15	5	9	5	4	5	38/43
11) <i>Graphium sarpedon</i> LINNAEUS	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	3/3
12) <i>Polyura spec.</i>	0	2	4	1	0	1	4	1	1	0	0	7/7
13) <i>Papilio nephelus</i> BOISDUVAL	8	13	0	7	6	12	1	9	9	3	0	34/34
14) <i>Papilio helenus</i> LINNAEUS	3	3	0	2	4	4	0	1	4	3	0	12/12
15) <i>Papilio iswara</i> WHITE	1	1	0	1	2	1	0	2	1	1	0	5/5
Summe 13-15	49	80	58	82	165	103	42	106	99	84	19	434/453
16) <i>Papilio memnon</i> LINNAEUS ♂♂	6	15	3	14	19	7	3	18	13	16	4	57/61
17) <i>Pathysa antiphates itamputi</i> BUTLER	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	2/3
18) <i>Catopsilia pomona</i> FABRICIUS weißlich	2	5	4	1	5	2	5	1	6	3	3	17/20
19) <i>Catopsilia pomona</i> FABRICIUS kräftig gelb	6	7	0	5	8	5	2	2	4	13	0	26/26
Summe 17-19	11	15	4	8	13	11	9	3	11	17	10	51/61
20) <i>Catopsilia pyranthe</i> LINNAEUS	2	1	0	2	1	3	0	0	1	2	1	6/7
21) <i>Appias albina</i> BOISDUVAL	5	2	10	17	16	16	4	3	18	9	0	50/50
Summe 20-21	16	9	12	19	16	26	7	8	21	10	12	72/84
Summe 17-21	35	25	24	27	36	52	18	13	31	33	22	147/169
22) <i>Catopsilia scylla</i> LINNAEUS	5	0	0	0	0	0	1	2	2	0	0	5/5
23) <i>Cepora iudith</i> FABRICIUS	5	9	11	9	2	8	7	5	5	11	2	36/38
24) <i>Ixias pyrene</i> LINNAEUS	9	15	25	14	8	21	13	14	11	12	2	71/73
25) <i>Lamproptera meges</i> ZINKEN	0	3	1	3	0	0	0	3	3	1	0	7/7

Art	Anzahl der registrierten Falter des Khao Phra Thaew-Parks auf Phuket (Thailand) 1987/88											Summe 87/87+88
	in der Beobachtungszone					Beobachtungsperiode					88	
	A	B	C	D	E	87I	II	III	IV	V		
26) <i>Danans genutia</i> CRAMER	1	0	3	4	0	0	0	5	1	2	2	8/10
27) <i>Danans melanippus</i> CRAMER	2	0	3	0	1	0	1	3	2	0	0	6/6
28) <i>Cethosia penthesilea</i> CRAMER ♀	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1/1
29) <i>Saletara liberia</i> CRAMER	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1/1
30) <i>Prioneris philomene</i> BOISDUVAL	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1/1
31) <i>Papilio polytes</i> LINNAEUS ♂	38	11	16	15	25	43	26	17	5	14	3	105/108
32) <i>Papilio palinurus</i> FABRICIUS	0	1	1	0	0	2	0	0	0	0	1	2/3
33) <i>Xanthotaenia busiris</i> WESTWOOD	0	1	2	1	0	0	1	1	2	0	0	4/4
34) <i>Cupha erymanthis</i> DRURY	2	20	5	6	7	18	5	5	10	2	1	40/41
35) <i>Cirrochroa orissa</i> FELDER	30	37	13	14	36	23	30	32	25	20	4	130/134
Summe 34-35	42	69	23	31	54	41	35	42	53	48	13	219/232
36) <i>Cirrochroa tyche</i> FELDER	1	3	1	1	0	0	2	3	0	1	2	6/8
37) <i>Cirrochroa emalea</i> GUÉRIN	1	3	2	4	6	3	0	0	6	7	0	16/16
38) <i>Appias nero</i> FABRICIUS	5	3	3	8	12	10	2	6	7	6	6	31/37
Summe 36-38	8	19	9	18	21	21	4	11	24	15	11	75/86
39) <i>Rhinopalpa polynice</i> CRAMER	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0/0
40) <i>Phalanta phalanta</i> DRURY	0	0	2	0	0	0	0	2	0	0	0	2/2
41) <i>Cyrestis themire</i> HONRATH	3	5	3	4	4	0	1	4	9	5	6	19/25
42) <i>Cethosia penthesilea</i> CRAMER ♂	0	4	2	7	4	2	1	2	5	7	0	17/17
43) <i>Episteme vetula</i> GEYER (vorwiegend) und ähnliche Agaristidae	0	2	0	1	1	0	0	0	3	1	2	4/6
44) <i>Tirumala limniace</i> CRAMER / <i>Tirumala septentrionis</i> BUTLER	1	1	1	2	0	0	1	1	2	1	0	5/5
45) <i>Parantica aglea</i> STOLL / <i>ageloides</i> FELDER	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1/1
46) <i>Parantica melaneus</i> CRAMER	3	0	3	0	1	1	3	1	1	1	0	7/7
Summe 45-46	4	3	3	1	3	2	3	1	5	3	0	14/14
47) <i>Ideopsis vulgaris</i> BUTLER	0	0	1	0	1	0	0	0	0	2	2	2/4
48) <i>Pareronia valeria lutescens</i> BUTLER ♀	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	2/2
49) <i>Dysphania spec.</i> (Geometridae)	1	2	1	0	0	0	1	1	0	2	0	4/4
50) <i>Pareronia anais</i> LESSON ♂	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1/1
51) <i>Pareronia valeria lutescens</i> BUTLER ♂	0	13	7	16	2	4	3	11	14	6	2	38/40
52) <i>Idea hypermnestra</i> WESTWOOD	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	2/2
53) <i>Euploea modesta</i> BUTLER	1	1	16	0	1	1	11	1	4	2	0	19/19
54) <i>Euploea sylvester</i> FABRICIUS	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0/0
55) <i>Euploea mulciber</i> CRAMER ♂	0	0	5	1	1	0	2	2	3	0	4	7/11
56) <i>Faunis canens</i> HÜBNER	1	0	3	1	0	0	0	0	3	2	2	5/7
57) <i>Elymnias penanga</i> WESTWOOD	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	2/2
58) <i>Euploea tulliolus</i> FABRICIUS	2	1	13	3	2	0	8	3	7	3	0	21/21
59) <i>Euploea leucostictos</i> GMELIN	0	0	24	1	1	1	8	1	16	0	1	26/27
60) <i>Euploea phaenareta</i> SCHALLER	2	1	1	0	0	0	0	2	0	2	0	4/4



Art	Anzahl der registrierten Falter des Khao Phra Thaeu-Parks auf Phuket (Thailand) 1987/88												
	in der Beobachtungszone					Beobachtungsperiode					Summe		
	A	B	C	D	E	87I	II	III	IV	V	88	87/87+88	
61) <i>Euploea mulciber</i> CRAMER ♀	2	5	9	9	8	3	3	4	8	15	0	33/33	
62) <i>Euploea radamanthus</i> FABRICIUS ♂	0	0	1	0	1	0	2	0	0	0	0	2/2	
63) <i>Euploea radamanthus</i> FABRICIUS ♀	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	2/2	
64) <i>Euploea klugii</i> MOORE	2	0	2	0	0	0	1	0	3	0	0	4/4	
65) <i>Euploea</i> spec. (keine Summe!)	10	15	1054	17	42	203	615	82	223	15	5	1138/1143	
<i>Euploea</i> Gesamtsumme	19	24	1125	32	56	208	651	95	265	37	10	1256/1266	
66) <i>Leptosia nina</i> FABRICIUS	49	60	16	23	51	41	53	36	38	31	1	199/200	
67) <i>Hebomoia glaucippe</i> LINNAEUS ♂	8	5	1	3	1	3	4	5	4	2	0	18/18	
68) <i>Eurema</i> spec.	132	90	94	74	145	118	84	123	114	96	45	535/580	
69) <i>Gandaca harina</i> HORSFIELD	3	14	9	16	6	12	5	7	6	18	3	48/51	
Summe 68-69	136	115	103	94	155	131	89	130	128	125	63	603/666	
70) <i>Amathusia</i> spec.	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1/1	
71) <i>Junonia iphita</i> CRAMER	7	10	0	0	0	8	3	1	3	2	8	17/25	
72) <i>Junonia atlites</i> LINNAEUS	6	21	1	1	0	10	5	6	6	2	35	29/64	
73) <i>Junonia lemonias</i> LINNAEUS	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	2/2	
74) <i>Junonia hierta</i> FABRICIUS	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1/1	
75) <i>Moduza procris</i> CRAMER	0	1	0	1	0	2	0	0	0	0	0	2/2	
76) <i>Lebadea martha</i> FABRICIUS	2	9	5	14	2	1	5	10	11	5	1	32/33	
77) <i>Parthenos sylvia</i> CRAMER	38	60	12	15	6	35	17	27	29	23	24	131/155	
78) <i>Ariadne ariadne</i> LINNAEUS	2	1	0	5	0	1	1	3	1	2	1	8/9	
79) <i>Vindula</i> spec.	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1/1	
80) <i>Paduca fasciata</i> FELDER	0	43	7	1	8	37	4	10	6	2	169	59/228	
81) <i>Phalanta alcippe</i> CRAMER	1	4	3	3	1	3	2	2	3	2	0	12/12	
82) <i>Chersonesia risa</i> DOUBLEDAY / <i>intermedia</i> MARTIN / <i>rahria</i> MOORE	2	18	8	5	0	10	1	3	11	8	0	33/33	
83) <i>Pantoporia hordonia</i> STOLL / <i>sandaka</i> BUTLER / <i>paraka</i> BUTLER	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1/1	
84) <i>Lasippa heliodore</i> FABR. / <i>tiga</i> MOORE	0	2	4	8	3	0	0	4	8	5	0	17/17	
85) <i>Neptis miah</i> MOORE	0	0	0	1	1	0	0	0	2	0	0	2/2	
Summe 83-85	0	5	9	19	5	2	1	5	24	6	0	38/38	
86) <i>Athyma nefte</i> CRAMER	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	3/3	
Summe 81-86	4	45	39	33	12	21	17	25	39	31	1	133/134	
87) Falter der Gattungen <i>Euthalia</i> und <i>Tanaecia</i> mit brauner Grundfarbe*	4	15	5	6	16	5	3	13	14	11	1	46/47	
88) <i>Tanaecia julii</i> LESSON ♂	1	0	0	0	4	0	0	0	1	4	0	5/5	
89) <i>Tanaecia lepidea</i> BUTLER ♂	0	6	4	1	2	0	0	7	5	1	0	13/13	
<i>Tanaecia lepidea</i> BUTLER ♀	2	5	1	8	5	0	0	8	7	6	3	21/24	
Summe 89 (♂♂ und ♀♀)	2	11	8	10	7	0	0	15	15	8	4	38/42	

Art	Anzahl der registrierten Falter des Khao Phra Thaew-Parks auf Phuket (Thailand) 1987/88											Summe 87/87+88
	in der Beobachtungszone					Beobachtungsperiode					Summe	
	A	B	C	D	E	87I	II	III	IV	V		
90) <i>Tanaecia cocytus</i> BUTLER ♂	0	3	3	12	9	0	0	1	8	18	1	27/28
<i>Tanaecia cocytus</i> BUTLER ♀	0	0	0	1	3	0	0	0	1	3	0	4/4
Summe 90 (♂♂ und ♀♀)	1	3	3	13	19	0	0	1	9	29	1	39/40
91) Falter der Gattungen <i>Euthalia</i> und <i>Tanaecia</i> mit blauem bzw. (silber-) grauem Band; auch Summe 88-90*	10	26	24	26	42	15	9	32	27	45	6	128/134
92) <i>Euthalia monina</i> FABRICIUS ♂	0	1	0	0	6	0	0	0	3	4	0	7/7
93) <i>Dophla evelina</i> STOLL	0	2	1	0	0	0	1	1	1	0	0	3/3
94) <i>Bassarona dunya</i> DOUBLEDAY	1	0	3	1	7	0	0	2	6	4	0	12/12
95) <i>Lexias dirtea</i> FABRICIUS ♀	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	0	3/3
96) <i>Lexias pardalis</i> MOORE ♀	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1/1
97) <i>Lexias dirtea</i> ♂ / <i>Lexias pardalis</i> ♂	0	0	1	0	4	0	0	1	4	0	0	5/5
Falter, die zu 92-97 gehören	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	2/2
98) <i>Athyma kanva</i> MOORE	1	1	0	0	0	0	0	2	0	0	0	2/2
99) schwarz-weiße Falter der Gattungen <i>Neptis</i> , <i>Athyma</i> und <i>Phaedryna</i>	5	6	12	4	8	4	4	9	11	7	5	35/40
100) <i>Zeuxidia amethysta</i> BUTLER ♀	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1/1
101) dunkelbraune Hesperiiidae	2	10	5	4	2	2	3	1	4	13	1	23/24
102) <i>Ancistroides nigrata</i> LATREILLE	5	7	13	17	2	0	0	15	14	15	0	44/44
Summe 101-102	8	18	18	22	8	2	3	17	19	33	4	74/78
103) blaue Lycaenidae	9	4	5	12	8	18	12	1	0	7	31	38/69
104) Hesperiiidae oder Lycaenidae	0	0	0	0	4	0	0	0	0	4	0	4/4
105) orange/rotbraune Lycaenidae	3	1	2	2	3	4	0	0	3	4	1	11/12
106) blaue/violette <i>Arhopala</i> spec.	2	0	2	4	12	2	1	8	4	5	5	20/25
107) schwarz-weiße <i>Miletus</i> spec.	1	28	1	3	3	0	3	2	18	13	0	36/36
108) <i>Drupadia</i> spec.	0	2	6	3	1	3	2	1	0	6	1	12/13
109) <i>Curetis</i> spec.	1	2	5	3	3	2	2	4	0	6	10	14/24
Summe 103-109	30	66	49	56	88	39	34	77	70	69	137	289/426
110) <i>Melanitis</i> spec.	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1/1
111) braune Satyrinae, vorwiegend <i>Mycalesis</i> spec.	140	37	34	26	44	32	36	64	91	58	9	281/290
112) <i>Ypthima</i> spec.	25	8	17	14	7	1	8	11	20	31	32	71/103
113) <i>Elymnias obnubila</i> MARSHALL & DE NICÉVILLE	1	0	0	0	2	0	1	0	1	1	0	3/3
114) <i>Erites argentina</i> BUTLER	0	0	2	0	0	0	0	0	2	0	0	2/2
115) dunkle Falter	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	2	1/3
116) <i>Zemeros flegyas</i> CRAMER	1	1	3	7	2	2	2	6	2	2	0	14/14
117) Riodininae (Summe, incl. 116)	1	1	4	9	2	2	3	7	3	2	0	17/17

\* zu 87) und 91):

Bei den Faltern handelt es sich um die Arten *Tanaecia pelea* FABRICIUS, *Tanaecia godartii* GRAY, *Tanaecia iapis* GODART, *Tanaecia julii* LESSON, *Tanaecia lepidea* BUTLER, *Tanaecia cocytus* FABRICIUS, *Euthalia monina* FABRICIUS und *Euthalia alpeha* GODART.

Bei einigen Arten sind die ♀♀ der Gruppe Nr. 87, die ♂♂ Nr. 91 zuzuordnen.

## II. Index der in der Arbeit erwähnten Arten

Die Arten und Unterarten der Rhopalocera sind systematisch bei den entsprechenden Gattungen, Unterfamilien und Familien eingeordnet. Innerhalb dieser systematischen Kategorien erfolgte die Anordnung der Namen der leichten Auffindbarkeit wegen alphabetisch. Die für die Arbeit bedeutsamen Unterfamilien der Rhopalocera sind eigens erwähnt, wenn ihre Unterscheidung für die Untersuchungen relevant war. Die Gattungen und Arten der restlichen Unterfamilien wie auch die übrigen Familien der Lepidoptera sind – soweit erwähnt bzw. vorhanden – jeweils am Schluß der Gruppen zusammengefaßt. Die wissenschaftlichen Namen von Pflanzen und anderen Tieren sind gegen Ende des Index zu finden.

Die angegebenen Zahlen verweisen auf die Seiten. Ist die Art abgebildet, so ist die Nummer der Abbildung fettgedruckt angegeben.

### Lepidoptera, Rhopalocera

Papilionidae .....	13, 108, 130	<i>Paranticopsis xenocles kephisos</i> .....	8.21
Papilioninae		<i>Parides</i> .....	14, 60
<i>Atrophaneura</i>		<i>Pathysa</i>	
<i>adamsoni</i> .....	8.16	<i>antiphates</i>	
<i>coon</i> .....	25-26, 29-30, 32, 34-35, 37-43, 45, 48, 109, 112, 114, 180, 183, 8.16	<i>itamputi</i> .....	81, 183, 8.45
<i>varuna varuna</i> .....	107, 183	<i>pompilius</i> .....	8.45
<i>Battus</i> .....	13	<i>Troides</i>	
<i>Graphium</i> .....	75-77	<i>amphrysus ruficollis</i> .....	183, 1.1
<i>agamemnon</i> .....	26, 32, 180, 183, 8.21	<i>helena</i> .....	183
<i>antheus</i> .....	75	<i>Pieridae</i> .....	8, 13, 32, 73, 81, 92, 94, 108, 130
<i>leonidas</i> .....	75-76, 8.39	<i>Dismorphiinae</i>	
<i>policenes</i> .....	75, 77, 8.39	<i>Dismorphia</i> .....	74
<i>sarpedon</i> .....	183	<i>amphione</i> .....	28-31, 33, 50-54, 86, 182, 8.24, 8.26
<i>Lamproptera</i> .....	10, 40, 73, 77-78, 81, 110, 113, 115	<i>astynome</i> .....	50, 54-55, 86, 8.25
<i>curius</i> .....	10	<i>astyocha</i> .....	50, 54-55, 86, 8.25
<i>meges</i> .....	10, 81, 183, 8.42, 8.43	<i>lelex</i> .....	8.26
<i>Ornithoptera</i> .....	13	<i>theucharila avonia</i> .....	28-29, 82-86
<i>Pachliopta</i> .....	13	<i>f. avonia</i> .....	82-86, 182, 8.46b
<i>aristolochiae</i> .....	25-26, 29-30, 34-35, 37-45, 49, 106, 109, 112, 114, 8.16, 8.17	<i>f. pallida</i> .....	29, 31-32, 34, 82-86, 182, 8.46a
<i>asteris</i> .....	40, 180, 183, 8.16, 8.17	<i>zaela</i> .....	74
<i>goniopeltis</i> .....	40, 8.16, 8.17	<i>abilene</i> .....	74, 8.36
<i>Papilio</i> .....	13, 21, 32, 64, 66	<i>zaela</i> .....	74, 8.36
<i>dardanus</i> .....	20, 25, 27, 63-67, 101	<i>Enantia</i>	
<i>antinorii</i> .....	66	<i>citrinella</i> .....	8.35
<i>tibullus</i> .....	63-67, 101, 181, 8.30, 8.59	<i>melite</i> .....	74, 8.35
♀- <i>f. hippocoonides</i> .....	63-67, 181, 8.30	<i>licinia</i> .....	74, 8.35
<i>demoleus</i> .....	183	<i>restliche Unterfamilien (Coliadinae, Pierinae)</i>	
<i>demolion</i> .....	183	<i>Appias</i> .....	95
<i>helenus</i> .....	26, 37-38, 46, 180, 183	<i>albina</i> .....	26, 180, 183
<i>iswara</i> .....	26, 180, 183	<i>drusilla</i> .....	73
<i>memnon</i> .....	26, 29-30, 37-45, 109-110, 112, 114, 180, 183, 8.16, 8.17	<i>epaphia contracta</i> .....	64-66, 98-99, 101, 8.32, 8.50, 8.57, 8.58
♀- <i>f. distantianus</i> .....	38-45, 60, 109-110, 112, 114, 183, 8.16, 8.17	<i>lalage</i> .....	8.55
<i>nepheleus</i> .....	26, 37, 180, 183	<i>lasti</i> .....	27, 97-99, 181, 8.57
<i>palimurus</i> .....	184	<i>nero</i> .....	95-96, 111, 113, 115, 184, 8.11, 8.54-55
<i>paris</i> .....	8.21	<i>sabina</i> .....	97-100, 8.56, 8.57, 8.58
<i>polytes</i> .....	25-26, 29-30, 37-45, 64, 109-110, 112, 114, 180, 184, 8.16	<i>Archonias</i>	
♀- <i>f. polytes</i> .....	37-45, 109-110, 112, 114, 180, 183, 8.16	<i>tereas archidona f. regillus</i> .....	28-31, 182
		<i>Ascia</i> .....	91, 94
		<i>monuste</i> .....	11
		<i>automate</i> .....	89-91, 94, 8.51
		<i>Belenois</i> .....	13
		<i>creona</i> .....	98-99, 8.56, 8.57



<i>Glypta</i> .....	98-99, <b>8.49</b> , <b>8.56</b> , <b>8.57</b> , <b>8.58</b>	<i>Hibomima glaucippe</i> .....	26, 180, 185, <b>8.14</b>
<i>Hyssa</i> .....	26-27, 29-30, 97-100, 181, <b>8.56</b> , <b>8.57</b>	<i>Itaballia marana</i> .....	82-83, <b>8.46b</b>
<i>Catantactia</i> .....	28, 33	<i>Ixias pyrene</i> .....	183
<i>Catopsilia</i> .....	81	<i>Leodonta</i> .....	67
<i>florella</i> .....	98-99, <b>8.50</b> , <b>8.58</b>	<i>lugaste</i> .....	68
<i>pomona</i> .....	81, 183	<i>zenobina</i> .....	74, <b>8.36</b>
<i>f. alcinone</i> .....	<b>8.45</b>	<i>Leptophobia</i> .....	67, 89
<i>f. pomona</i> .....	<b>8.45</b>	<i>caesia</i> .....	27
<i>f. crocale</i> .....	<b>8.45</b>	<i>cleusis helena</i> .....	<b>8.36</b>
<i>pyranthe</i> .....	38, 183, <b>8.45</b>	<i>gouzaga</i> .....	27-28, 67-70, 182, <b>8.33</b>
<i>scylla</i> .....	26, 180, 183	<i>penthica</i> .....	67-70, 182, <b>8.33</b>
<i>Cepora indith</i> .....	38, 183	<i>Leptosia</i> .....	34
<i>Charonias eurytele</i> .....	28-31, 182	<i>nina</i> .....	26, 37-38, 180, 185
<i>Colias</i> .....	67, 69, 111, 113, 115	<i>Leucidia brephos</i> .....	73
<i>blameyi</i> .....	34, 82, 91-92, 95, 110, 113, 115, <b>8.53</b>	<i>Mylothris</i>	
<i>dimera</i> 28-29, 31, 36, 67-68, 88-90, 92, 94, 182, <b>8.51</b>		<i>agathina</i> .....	25-27, 29-30, 32, 35, 87, 97-100, 110, 113, 115, 181, <b>8.56</b> , <b>8.57</b>
<i>lesbia</i> .....	36, 67-68, 88-92, 94, <b>8.51</b>	<i>yulei</i> .....	25, 27, 87, 93, 98-100, 181, <b>8.48</b> , <b>8.57</b> , <b>8.58</b>
<i>vautieri</i> .....	91-92, 94-95, <b>8.52</b>	<i>Nepheronia</i>	
<i>Colotis</i> .....	32, 34, 88, 93	<i>argia</i> .....	98-100, <b>8.57</b> , <b>8.58</b>
<i>antevippe</i> .....	88, <b>8.50</b>	<i>buqueti</i> .....	98, <b>8.58</b>
<i>auxo incretus</i> .....	10, 21, 27, 75-76, 86, 88, 93-94, 111, 113, 115, 181, <b>8.37</b> , <b>8.49</b> , <b>8.50</b>	<i>thalassina</i> .....	98-99, <b>8.57</b> , <b>8.58</b>
<i>danae</i> .....	88, <b>8.37</b> , <b>8.50</b>	<i>Pareronia</i>	
<i>eucharis evarne</i> .....	27, 29-30, 34, 75, 86-87, 93, 111, 113, 115, 181, <b>8.37</b> , <b>8.49</b>	<i>anaïs</i> .....	46, 184, <b>8.19-21</b>
<i>euipe</i> .....	27, 32, 88, 181	<i>valeria lutescens</i> .....	26, 45-46, 49, 110, 112, 114, 180, 184, <b>8.18</b> , <b>8.20</b>
<i>ione</i> .....	86, 88, 93-94, 101, 111, 113, 115, <b>8.37</b> , <b>8.49</b> , <b>8.50</b>	<i>Pereute callinice</i> .....	28-31, 182
♀-f. <i>ione</i> .....	88, 93-94, <b>8.37</b> , <b>8.49</b> , <b>8.50</b>	<i>Prioneris philomene</i> .....	184
♀-f. <i>natalensis</i> .....	64, 88, 94, 101, <b>8.32</b> , <b>8.49</b> , <b>8.50</b>	<i>Saletara liberia</i> .....	184
♀-f. <i>xanthoza</i> .....	88, 94, <b>8.49</b> , <b>8.50</b>	<i>Tatochila</i> .....	67-68, 89, 91-92, 94
<i>phisadia</i> .....	<b>8.37</b>	<i>autodice</i> .....	<b>8.51</b>
<i>protomedia</i> .....	99, <b>8.50</b>	<i>blanchardii</i> .....	<b>8.52</b>
<i>Delias</i> .....	13-14, 29, 102	<i>mercedis</i> .....	<b>8.53</b>
<i>descombesi</i> .....	49	<i>sagittata</i> .....	68, <b>8.51</b>
<i>hyparete</i> .....	<b>8.21</b>	<i>sterodice</i> .....	<b>8.52</b>
<i>Dercas verhuelli</i> .....	81, <b>8.21</b> , <b>8.45</b>	<i>theodice</i> .....	<b>8.52</b>
<i>Dixcia</i>		<i>vanvolxemii</i> .....	<b>8.51</b>
<i>charina liliana</i> .....	87, 98-99, <b>8.48</b> , <b>8.49</b>	<i>Zerene cesonia</i> .....	23, 68, <b>8.13</b>
<i>orbona vidua</i> .....	100		
<i>spilleri</i> .....	27, 86-87, 93, 111, 113, 115, 181, <b>8.47</b> , <b>8.48</b>	Nymphalidae .....	8, 13, 27, 72, 78-81, 130
<i>Eronia</i>		Acraeinae .....	13, 75, 95, 101-102, 119, 172
<i>cleodora</i> .....	27, 75, 98-99, 181, <b>8.37</b> , <b>8.50</b> , <b>8.56</b> , <b>8.57</b>	<i>Actinote dicens</i> .....	62, <b>8.29</b>
<i>leda</i> .....	10, 75-76, 94, <b>8.37</b> , <b>8.50</b>	<i>Acraea</i> .....	14, 49, 101-102
<i>Eurema</i> .....	13, 26, 29-30, 32, 34, 37, 49, 72, 74, 81, 87, 99, 180, 185	<i>egina</i> .....	77
<i>albula</i> .....	28-29, 31, 34, 70-72, 85, 182, <b>8.34</b> , <b>8.35</b>	<i>eucedon</i> .....	64, 101
<i>daira</i> .....	28-29, 31, 72, 182	<i>esebria</i> .....	64, 101, <b>8.59</b>
<i>desjardinsi</i> .....	<b>8.48</b>	<i>natalica natalica</i> .....	25, 27, 64-65, 77, 101, 181, <b>8.38</b>
<i>hecabe</i> .....	30, 37-38, 86, <b>8.48</b>	<i>quirina</i> .....	119
<i>proterpia</i> .....	<b>8.34</b>	<i>rabbaiae</i> .....	35
<i>reticulata</i> .....	74, <b>8.35</b>	<i>satis</i> .....	25, 27, 64-65, 77, 101, 181, <b>8.32</b> , <b>8.38</b> , <b>8.50</b>
<i>sari</i> .....	30	<i>Bematistes aganice montana</i> .....	64, <b>8.59</b>
<i>senegalensis</i> .....	21, 27, 86-88, 93, 111, 113, 115, 181, <b>8.47</b> , <b>8.48</b>	<i>Pardopsis punctatissima</i> .....	119
<i>simulatrix</i> .....	<b>8.45</b>	Amathusiinae .....	20
<i>xanthochlora</i> .....	28, 74, 182, <b>8.11</b> , <b>8.35</b>	<i>Anathusia</i> .....	185
<i>Gandaca</i> .....	81	<i>Fannis canens</i> .....	184
<i>harina</i> .....	185, <b>8.11</b> , <b>8.45</b>	<i>Thaumantis klugius</i> .....	<b>8.22</b>
		<i>Xanthotaenia busiris</i> .....	184
		<i>Zeuxidia amethysta</i> .....	186

Brassolinae .....	8.12
<i>Caligo illioneus</i> .....	8.12
Danainae .....	12-13, 45-46, 48-49, 51, 75, 101, 134, 172
<i>Amauris</i> .....	49
<i>niavivus dominicanus</i> .....	25, 27, 63-66, 101, 181, 8.30, 8.32
<i>ochlea ochlea</i> .....	25, 27, 63-66, 88, 101-102, 110, 113, 115, 181, 8.30-8.32, 8.50, 8.59
<i>Danaus</i> .....	12, 109, 112, 114
<i>chrysippus</i> .....	25, 49, 95, 101, 8.55
f. <i>chrysippus</i> .....	8.59
f. <i>dorippus</i> .....	8.59
<i>genutia</i> .....	95-96, 184, 8.55
<i>melanippus</i> .....	37-38, 184
<i>plexippus</i> .....	33, 35, 58, 106, 8.12
<i>Euploea</i> .....	14-15, 19, 20, 25-26, 29-30, 37, 39, 43, 45-50, 102, 106-107, 109, 112, 114, 180, 185
<i>core</i> .....	8.23
<i>diocletianus s. radamanthus</i> .....	
<i>klugii</i> .....	38-38, 46-47, 49, 185, 8.22
<i>leucostictos</i> .....	37-38, 46-47, 49, 184, 8.22
<i>modesta</i> .....	37, 46-47, 49, 184, 8.22, 8.23
<i>mulciber</i> .....	34-35, 38-39, 47, 49-50, 93, 102, 185, 8.22, 8.23
<i>phaenareta</i> .....	47, 49, 184, 8.22
<i>radamanthus</i> .....	47, 49-50, 185, 8.22
<i>sylvester</i> .....	47, 184, 8.22
<i>tilliolus</i> .....	38, 46-47, 49, 184, 8.22, 8.23
<i>Idea hypermnestra</i> .....	184
<i>Ideopsis vulgaris</i> .....	184, 8.19, 8.20, 8.23
<i>Lycorea</i> .....	55
<i>cleobaea</i> .....	50-54, 81, 83, 8.24
<i>Parantica</i> .....	48, 130
<i>aglea</i> .....	184, 8.19, 8.20
<i>agleoides</i> .....	184, 8.19, 8.20
<i>aspasia</i> .....	30, 45-46, 110, 112, 114, 8.18, 8.19, 8.20
<i>melaneus</i> .....	184, 8.19, 8.20
<i>Tirumala</i> .....	
<i>limniace</i> .....	184, 8.19
<i>petiverana</i> .....	76, 8.39
<i>septentrionis</i> .....	38, 184
Heliconiinae .....	1, 12, 13, 51
<i>Cethosia penthesilea</i> .....	25-26, 29-30, 95-96, 180, 184, 8.55
<i>Dione glycera</i> .....	35, 68, 8.11
<i>Eucides</i> .....	
<i>isabella</i> .....	50-55
<i>ecuadorensis</i> .....	54-55, 8.24
<i>dianassa</i> .....	54-55, 8.25
<i>Heliconius</i> .....	57-58
<i>besckei</i> .....	59
<i>charitonia charitonia</i> .....	32
<i>clysonymus</i> .....	56-58
<i>clysonymus</i> .....	57, 8.28
<i>hygiana</i> .....	33, 57-58, 110, 112, 115, 8.28
<i>doris</i> .....	86, 100
<i>erato</i> .....	9, 49, 56-62, 110, 112, 114, 8.26, 8.27, 8.29
<i>cyrbia</i> .....	35, 110, 112, 114, 8.27
<i>etylus</i> .....	8.27
<i>latiotta</i> .....	8.27
<i>notabilis</i> .....	57, 110, 112, 114, 8.27
<i>phyllis</i> .....	56, 59-62, 8.26, 8.29
<i>ethilla</i> .....	55
<i>polychrous</i> .....	8.25
<i>hecate</i> .....	28, 182
<i>hecalesia eximius</i> .....	56-58, 110, 112, 115, 8.28
<i>melpomene</i> .....	9, 49, 56-58, 110, 112, 114, 8.27
<i>cythera</i> .....	110, 112, 114, 8.27
<i>ecuadorensis</i> .....	8.27
<i>malleti</i> .....	8.27
<i>plesseni</i> .....	57, 110, 112, 114, 8.27
<i>numata</i> .....	8.40
<i>sapho</i> .....	28, 182
<i>sara</i> .....	28, 182
<i>telesiphe</i> .....	57, 62
f. <i>sotericus</i> .....	8.28
f. <i>telesiphe</i> .....	8.28
<i>Neruda aoede</i> .....	57
<i>Podotricha</i> .....	
<i>euchroia mellosa</i> .....	8.28
<i>telesiphe</i> .....	57, 62
f. <i>telesiphe</i> .....	8.28
f. <i>tithraustes</i> .....	8.28
Ithomiinae .....	7, 12, 14, 21, 34, 49-55, 61, 72, 82-86, 107, 108
<i>Callithomia</i> .....	54
<i>alexirrhoe beronilla</i> .....	28, 50-55, 182, 8.24
<i>Dircenna jemina visina</i> .....	83-84, 8.46a
<i>Godyris zavaleta telesilla</i> .....	82-83, 86, 8.46b
<i>Greta</i> .....	
<i>andromica</i> .....	32, 83-84, 8.46a
<i>enigma</i> .....	84, 8.46a
<i>Heterosais giulia gedera</i> .....	84, 8.46a
<i>Hypoleria</i> .....	
<i>chrysodonia</i> .....	35
<i>mirza</i> .....	84, 8.46a
<i>Hypothyris</i> .....	54
<i>lycaste antonia</i> .....	28-31, 34, 50-54, 82-83, 85, 182, 8.24
<i>euclea</i> .....	54, 8.25
<i>ninonia daeta</i> .....	54
<i>Ithomia</i> .....	84
<i>cleora</i> .....	83-84, 86, 8.46b
<i>derasa</i> .....	35, 8.11
<i>hyala</i> .....	29, 31-32, 82-85, 182, 8.46a
<i>phanessa</i> .....	28-29, 31-32, 83-84, 86, 182, 8.46b
<i>pseudoagalla</i> .....	84, 8.46a
<i>terra terrana</i> .....	83-84, 8.46a
<i>Mechanitis</i> .....	52
<i>isthmia</i> .....	182
<i>lysinnia</i> .....	54-55
<i>lysinnia</i> .....	54-55, 8.25
<i>macrimus</i> .....	28, 50-55, 182, 8.24
<i>polymnia</i> .....	55
<i>chimbrazona</i> .....	29, 31-32, 35, 50-55, 182, 8.24
<i>dorissides</i> .....	32
<i>Melinaea</i> .....	55
<i>ludovica vespertina</i> .....	50, 52-54, 8.24

<i>Minalera</i>		
<i>cymothoe</i>	32, 84, <b>8.46a</b>	
<i>sylvella</i>	84, <b>8.46a</b>	
<i>Napeogenes</i>		
<i>cranto</i>	<b>8.46b</b>	
<i>peridia</i>	85	
<i>decora</i>	84, 86, <b>8.46b</b>	
<i>stella</i>	85	
<i>aster</i>	83-84, <b>8.46a</b>	
<i>Oleria</i>		
<i>modesta</i>	28, 82-86, 182, <b>8.46a</b>	
<i>zelica</i>	82-84, 182, <b>8.46b</b>	
<i>Olyras insignis</i>	83	
<i>Placidula eurynassa</i>	54-55, <b>8.25</b>	
<i>Pteronymia</i>		
<i>alissa</i>	83, <b>8.46a</b>	
<i>asopo asellata</i>	84, <b>8.46a</b>	
<i>barilla</i>	83-84, 86, <b>8.46a</b>	
<i>laura</i>	83-84, <b>8.46a</b>	
<i>Tithorea</i>		
<i>harmonia</i>	54-55	
<i>manabiana</i>	50, 52-55, <b>8.24</b>	
<i>pseudethra</i>	83, <b>8.25</b>	
<b>Morphinae</b>		
s. evtl. auch unter <i>Amathusiinae</i>		
<i>Morpho</i>	63, 76	
<b>Satyrinae</b>	13, 68, 73, 92, 108, 186	
<i>Argyrophorus argenteus</i>	91-92, 94, <b>8.52</b>	
<i>Cercyonis pegala</i>	11	
<i>Cithaerias menander</i>	107	
<i>Coelites nothis</i>	38	
<i>Elymnias</i>		
<i>hypermnestra</i>	<b>8.23</b>	
<i>malelas</i>	48, <b>8.23</b>	
<i>nesaea</i>	<b>8.23</b>	
<i>obnubila</i>	38, 186	
<i>penanga</i>	47-48, 184, <b>8.23</b>	
<i>Erites argentina</i>	186	
<i>Euptychia hesionides</i>	28, 182	
<i>Lymanopoda</i>	69	
<i>nivea</i>	28-29, 31, 67-70, 182, <b>8.33, 8.51</b>	
<i>umbratilis</i>	69	
<i>Melanitis</i>	20, 32, 186	
<i>leda</i>	37-38	
<i>Mycalesis</i>	22, 43, 186	
<i>mineus</i>	26, 37-38, 180	
<i>perseus</i>	26, 37-38, 180	
<i>Panyapedaliodes drymaea</i>	<b>8.33</b>	
<i>Ypthina</i>	22, 32, 37, 186	
<b>restliche Unterfamilien</b>		
( <i>Apaturinae</i> , <i>Charaxinae</i> , <i>Nymphalinae</i> usw.)		
<i>Adelpha</i>	62-63, 74	
<i>alala</i>	<b>8.36</b>	
<i>cytherea</i>	<b>8.36</b>	
<i>iphichus</i>	<b>8.29</b>	
<i>irmina</i>	<b>8.36</b>	
<i>isis</i>	61-62, <b>8.29</b>	
<i>lara</i>	61-62, <b>8.29</b>	
<i>Agrias</i>	10	
<i>Anartia anathæa</i>	62-63, <b>8.29</b>	
<i>Ariadne ariadne</i>	185	
<i>Asterope</i>	10	
<i>Athyma</i>	79-80, 186	
<i>karwa</i>	186	
<i>nefte</i>	79-80, 185, <b>8.44</b>	
<i>perius</i>	<b>8.44</b>	
<i>Bassarona dunya</i>	186	
<i>Calinaga sudassana</i>	<b>8.21</b>	
<i>Cethosia penthesilea</i> s. unter <i>Heliconiinae</i>		
<i>Charaxes</i>	21, 108	
<i>Chersonesia</i>	26, 78, 80-81, 180	
<i>intermedia</i>	79-80, 185	
<i>rahria</i>	79-80, 185, <b>8.44</b>	
<i>risa</i>	79-80, 185	
<i>Cirrochroa</i>		
<i>emalea</i>	77, 95-96, 184, <b>8.41, 8.55</b>	
<i>orissa</i>	77-78, 81, 184, <b>8.41</b>	
<i>tyche</i>	77, 95-96, 184, <b>8.41</b>	
<i>Consul fabius</i>	32, 50-55, <b>8.24, 8.25, 8.40</b>	
<i>Cupha erymanthis</i>	77-78, 81, 184, <b>8.41</b>	
<i>Cymothoe beckeri</i>	20, 67, <b>8.10</b>	
<i>Cyrestis themire</i>	26, 185, 184, <b>8.44</b>	
<i>Dophla evelina</i>	186	
<i>Doxocopa</i>	63	
<i>laciniata</i>	<b>8.29</b>	
<i>linda</i>	<b>8.29</b>	
<i>Eresia</i>	55, 59-61, 74	
<i>casiphia</i>	<b>8.12</b>	
<i>eutropia</i>	61	
<i>lausdorfi</i>	54-55, 59-61, <b>8.26</b>	
<i>quintilla</i>	50-55, <b>8.24, 8.26</b>	
<i>sestia</i>	<b>8.26</b>	
<i>Euripus nyctelius</i>	<b>8.23</b>	
<i>Euthalia</i>	26, 32, 36, 180, 185-186	
<i>lepidæa flora</i>	37-38	
<i>monina</i>	38, 186	
<i>Euxanthe wakefieldi</i>	63-64, 66, <b>8.30</b>	
<i>Hamadryas amphinome</i>	<b>8.12</b>	
<i>Herona</i>	79	
<i>marathus</i>	<b>8.21, 8.44</b>	
<i>Hypolimnas</i>	64	
<i>deceptor</i> 25, 27, 29-30, 64-66, 101-102, 181, <b>8.32, 8.59</b>		
<i>dubius wahlbergi</i>	63-64, 66, <b>8.30, 8.32</b>	
<i>missippus</i>	<b>8.59</b>	
♀-f. <i>inaria</i>	<b>8.59</b>	
♀-f. <i>missippus</i>	<b>8.59</b>	
<i>usambara</i>	63-64, 66, <b>8.30</b>	
<i>Junonia</i>		
<i>atrites</i>	185	
<i>hierta</i>	185	
<i>iphita</i>	185	
<i>lenonias</i>	185	
<i>Kallima</i>	32	
<i>Lasippa</i>	78, 80	
<i>heliodore</i>	37, 79-80, 185, <b>8.44</b>	
<i>tiga</i>	79-80, 185	



*Lebadea martha* ..... 185

*Lexias*

*dirtea* ..... 186

*pardalis* ..... 186

*Moduza procris* ..... 185

*Neptis* ..... 37, 64, 78, 80, 101, 186

*ananta* ..... 8.44

*harita* ..... 8.44

*hylas* ..... 38, 8.44

*lacta* ..... 8.32

*miah* ..... 79-80, 185, 8.44

*Paduca fasciata* ..... 185

*Pantoporia* ..... 78, 80

*hordonia* ..... 79-80, 185, 8.44

*paraka* ..... 79-80, 185

*sandaka* ..... 79-80, 185

*Parthenos sylvia* ..... 38, 185

*Phaedyra* ..... 186

*Phalanta* ..... 78, 80

*alcippe* ..... 37, 79-80, 185, 8.44

*phalanta* ..... 184

*Polyura* ..... 183

*athamas* ..... 26, 180

*eudamippus* ..... 8.21

*Precis*

*iphita* ..... 38

*lemonias* ..... 37

*Prepona* ..... 76

*Pseudacraea* ..... 74

*boisduvali trimeni* ..... 25, 27, 64, 75, 77, 181, 8.38

*eurytus* ..... 64, 65, 75, 101, 8.32

*lucretia* 25, 27, 64-66, 75, 101, 181, 8.32, 8.50, 8.59

*semire* ..... 75-77, 8.39

*Rhinopalpa polymice* ..... 184, 8.41

*Symbrentlia* ..... 79

*javanus daruca* ..... 8.44

*Tanaecia* ..... 26, 32, 36, 180, 185-186

*cocythus* ..... 186

*julii* ..... 185

*lepidea* ..... 185

*Tegosa* ..... 72

*flavida* ..... 28, 70-72, 182, 8.34

*guatemalena* ..... 72, 8.34

*Terinos clarissa* ..... 38

*Vanessa*

*carye* ..... 91-92, 8.11, 8.52

*myrimna* ..... 63, 8.29

*Vindula* ..... 185

*Yramea* ..... 95

**Lycaenidae** ..... 26, 30, 33, 62, 180

**Riodininae** ..... 63, 74, 186

*Ancyluris formosissima* ..... 8.34

*Argyrogramma sulphurea* ..... 28, 182

*Brachyglenis dinora* ..... 83, 85, 131, 8.46a

*Dodona* ..... 79

*egeon* ..... 78, 8.44

*Leucochimona lagora* ..... 28, 70-73, 182, 8.34

*Paralaxita orphna* ..... 8.44

*Thise*

*Zemerus flegyas* ..... 186

**restliche Unterfamilien**  
(*Lycaeninae*, *Polyommatae*, *Theclinae* usw.) 70, 186

*Allotinus* ..... 180

*Aracacus* ..... 72-73

*togarna* ..... 28, 70-73, 81, 182, 8.34

*Arhopala* ..... 27, 186

*Celastrina* ..... 180

*Curetis* ..... 186

*bulis* ..... 32

*dentata* ..... 32

*Drupadia* ..... 37, 180, 186

*Jamides* ..... 29-30, 180

*pura* ..... 37

*Miletus* ..... 29-30, 180, 186

*Pentila tropicalis mombasae* ..... 8.8

*Pseudolycaena damo* ..... 8.34

**Hesperiidae** ..... 186

*Ancistroides nigrita* ..... 186

*Heliopetes*

*chimbo* ..... 29, 31, 70-72, 182, 8.34

*laviana* ..... 28, 182

**restliche Familien der Lepidoptera**

**Agaristidae** ..... 95-96, 184

*Episteme vetula* ..... 95-96, 184, 8.55

*Scrobiger a proxima* ..... 8.55

**Arctiidae**

**Amatinae**

*Amata phegea* ..... 58

**Pericopinae**

*Eucyane simulata* ..... 35

**Dioptidae** ..... 83-85

*Isostyla zetila* ..... 83-84, 8.46a

  ? ..... 83, 8.46a (1. Reihe, letzter Falter)

**Epiplemidae**

*Morphomima albipennaria* ..... 70-72, 182, 8.34

**Geometridae**

*Dysphania* ..... 37-38, 184

**Lymantriidae**

*Othroeda planax* ..... 20, 67, 8.10

**Noctuidae** ..... 38

**Uraniidae**

*Urania fulgens* ..... 34

**Zygaenidae**

**Chalcosiinae**

*Cyclosia midamia* ..... 8.23

**Zygaeninae**

*Zygaena* ..... 12, 33

*ephialtes* ..... 58

**andere Tiere**

Fangschrecke ..... 38  
 Fliege ..... 38  
 Heuschrecken ..... 34, 37-38, 46, 73, 82  
     *Lactista* ..... 91-92, 95, **8.53**  
 Hymenoptera (Hautflügler) ..... 77, 81  
 Libellen, Odonata ..... 36-38, 73, 77-78, 81, 107  
     Zygoptera  
         Calopterygidae  
             *Neurobasis* ..... **8.42**  
 Reptilien  
     Echsen ..... 35  
 Schaben ..... 38  
 Spinnen ..... 38  
 Vögel ..... 35-36  
     *Copsychus saularis* (Dajaldrossel) .. 23, 37-38, 43, 46,  
         60, 109, 111, 113  
     Drongo ..... 36  
     *Galbula ruficauda* ..... 33, 61-62  
     Schwalben ..... 36, 88

**Pflanzen**

Asclepiadaceae ..... 12  
 Brassicaceae ..... 70  
 Capparidaceae ..... 70  
 Loranthaceae ..... 29  
     *Loranthus* ..... 98  
 Melastomaceae ..... 36  
     *Melastoma* ..... **8.15**  
*Pandanus* ..... **8.6**  
 Passifloraceae ..... 12  
 Solanaceae ..... 12  
 Tropaeolaceae ..... 70  
*Vitex pinnata* ..... 48, **8.4**





