

Gauklermimikry bei Schmetterlingen (Lepidoptera)

Peter Mullen & Georg Pohland

Abstract

A new type of protective mimicry in Lepidoptera is described and discussed. Patterns on the edge of butterfly wings resemble Lepidopteran larvae and pupae which may distract predators' attacks away from the body. The occurrence of symmetrical beak marks on butterfly wings, presumed to be caused by birds, are discussed in this context.

Keywords: beak marks, *Lycaenidae*, *Charaxes*, Gaukler mimicry, Lepidoptera, Mimicry

1. Einleitung

Schmetterlinge sind mit Farbmustern gezeichnet, die der visuellen inter- und intraspezifischen Kommunikation dienen (VANE-RIGHT 1984), und haben mit ihren zum Teil sehr auffälligen Vertretern eine große Zahl von Predatoren wie etwa Echsen (COLLENETTE 1922, DEMPSTER 1984) und Vögel. Die weitaus größte Gruppe dieser Predatoren sind die Vögel (CARPENTER 1935, CARPENTER 1937, DEMPSTER 1984, STEWART 1998), die mit ihren ausgeprägten optischen Leistungen (BLEST 1957, FINGER 1994), Schmetterlinge in den unterschiedlichen Mikrohabitaten erbeuten. Dieses macht deutlich, daß ein hoher Selektionsdruck für die Schmetterlinge darauf liegt, eine besondere Strategie zur Vermeidung von Vögeln zu entwickeln (DEMPSTER 1984, STEWART 1998).

Weit verbreitete Überlebensstrategien von Schmetterlingen beruhen auf der Evolution verschiedener Mimikry-Formen (BATES 1861, DEMPSTER 1964, PASTEUR 1982, ROBBINS 1981, WICKLER 1968). Für die Wirksamkeit von Mimikry sind die visuellen und kognitiven Leistungen der Signalempfänger (WICKLER 1968), sowie die Auswirkungen des Umgebungslichtes (ENDLER 1993) entscheidende Faktoren. Deutlich wird dies vor allem in der Signalgebung im UV-Bereich, der für Schmetterlinge, Vögel und Echsen zum wahrnehmbaren Spektrum gehört (BRUNTON 1995, FINGER 1994, FLEISCHMAN 1993, VANE-RIGHT 1984).

Nach WICKLER (1968) ist eine Trennung von Mimikry, Mimese und Tarnung auf Grund der vielfältigen Übergangsformen schwierig, so daß die im Folgenden beschriebenen Signalfälschungen, zur Vereinfachung als Mimikry bezeichnet werden. Hierbei wird ein System zu Grunde gelegt, das drei Komponenten benötigt. Diese Komponenten sind das Vorbild, der Nachahmer und der Signalempfänger (WICKLER 1968, PASTEUR 1982).

Neben WICKLER gab es einige andere Autoren, die versuchten, Mimikry-Systeme zu klassifizieren. Eine systematische Klassifizierung von Mimikrysystemen, erarbeitete PASTEUR (1982) in einer Übersicht, in der er Bestimmungsmerkmale für verschiedene Mimikryphänomene entwickelt.

Eine frühe Klassifizierung stammt von Henry BATES, der unter anderen ein System beschrieb, in dem ein giftiges Tier von einem ungiftigen nachgeahmt wird, um so von der Erfahrung zu profitieren, die ein Prädator mit dem giftigen Tier gemacht hat, und die zu einer Vermeidung sowohl des giftigen Vorbildes als auch des harmlosen Nachahmers führt (BATES 1861).

Zusammen mit der Müllerschen Mimikry (MÜLLER 1878, BENSON 1972, BROWER 1963) gehört die Batesche Mimikry zu den bekanntesten Formen der Mimikry bei Schmetterlingen.

Außer diesen sind noch weitere Mimikrystrategien bei Schmetterlingen häufig anzutreffen. So findet man bei einigen Arten Augenzeichnungen, die einen potentiellen Aggressor verwirren sollen, um dem Schmetterling eine Flucht zu ermöglichen.

Untersuchungen hierzu stammen von BLEST (1957), der die Wirksamkeit der plötzlichen Präsentation von Augenflecken bei *Inachis io* an Singvögeln zeigte. Besonders auffällige Augenzeichnungen findet man bei Vertretern der Gattung *Caligo* (Abb.1), die durch schreckhaftes Präsentieren der Hinterflügelunterseite Kleinvögel in die Flucht schlagen können (eigene Beobachtung von Mullen an *Caligo uranus* und *Galbula ruficauda* in Guatemala), für die sie eßbar wären (SRYGLEY 1992).

Viele Schmetterlinge und ihre Raupen sowie Puppen, tarnen sich als (abgestorbene) Blätter, Äste oder leblose Gegenstände (Abb. 4, 5, 6 und 7), wobei sich die Tarnung sogar in den UV-Bereich erstreckt (CHURCH 1998).

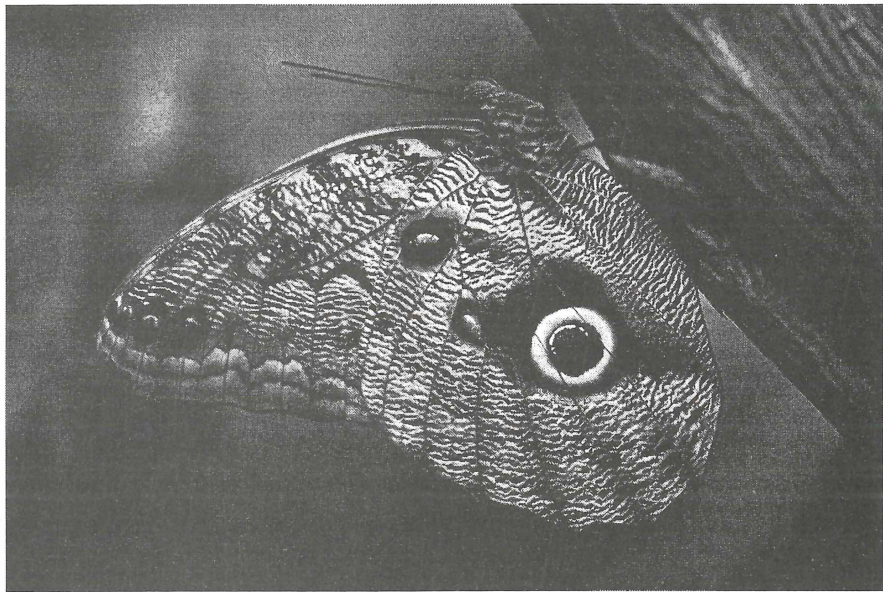


Abb.1: *Caligo eurilochus brasiliensis* mit auffälliger Augenzeichnung.

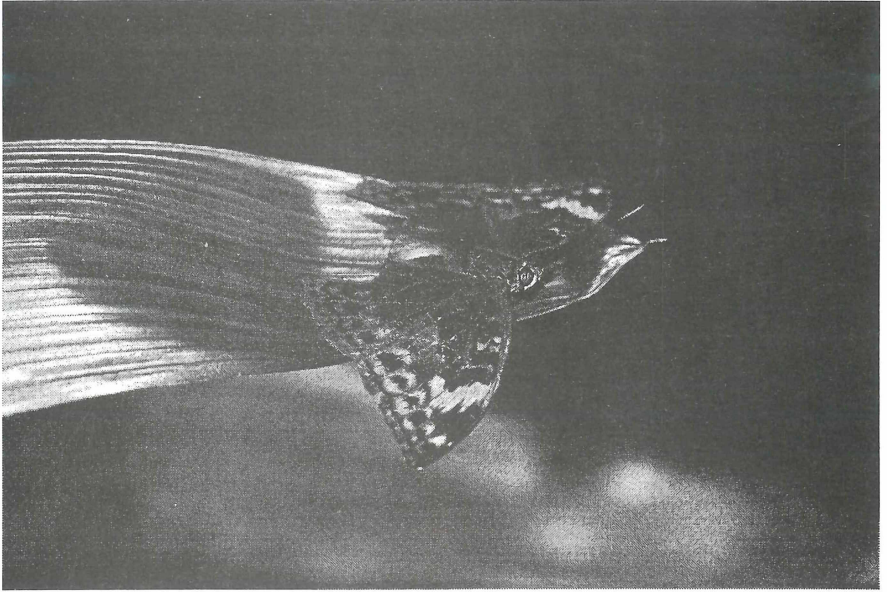


Abb. 2: Typisches Beispiel eines "beak mark".



Abb. 3: Trotz der starken Flügelverletzung hat der Nymphalide überlebt.

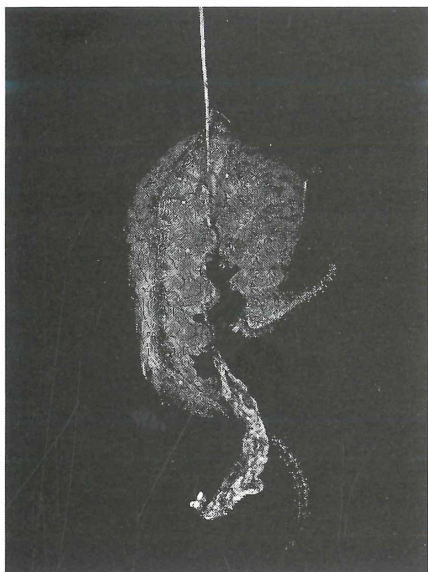


Abb. 4: Die Raupe des *Archaeoprepona demophon* erinnert an ein abgestorbenes Blatt, vgl. Abb. 5.



Abb. 5: Vertrocknetes Blatt eines Kakaobaumes, der als Fraßpflanze von *Archaeoprepona demophon* dient, vgl. Abb. 4.

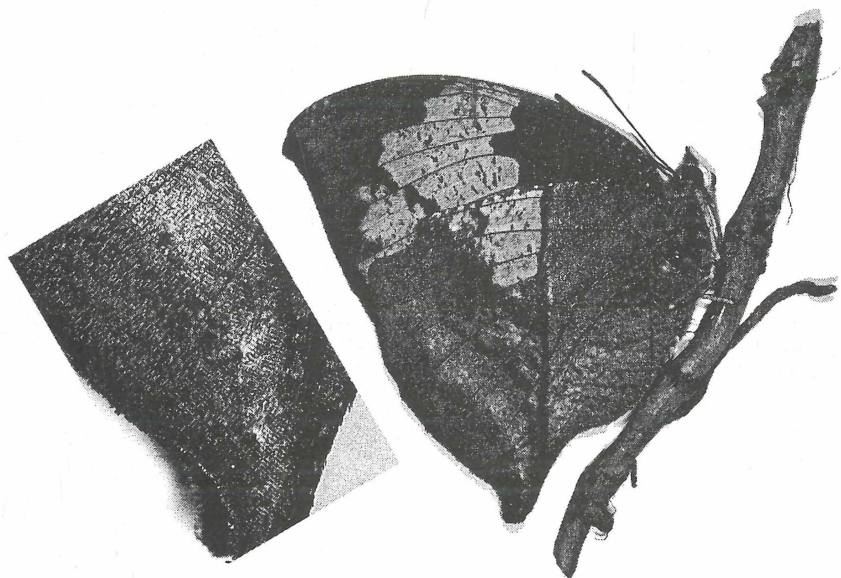


Abb. 6: *Anaea* sp. der an ein Blatt erinnert, und am Flügelrand die in Abb. 7 gezeigte Struktur aufweist, die im Ausschnitt vergrößert dargestellt ist.

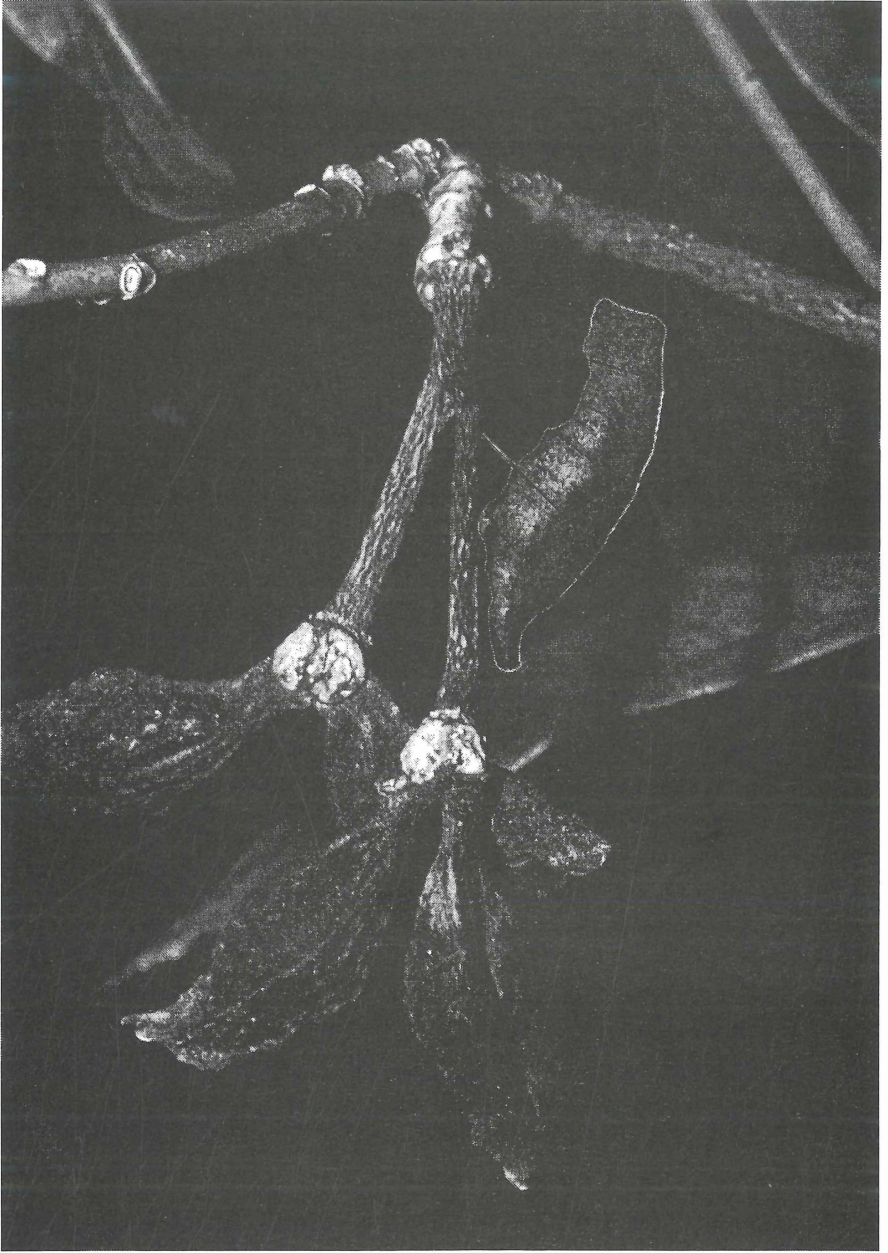


Abb. 7: Struktur, die digital aus dem Flügel von *Anaea* sp. ausgeschnitten und an einen Colabaum montiert wurde. Dieses Zeichnungselement gleicht einer Schmetterlingspuppe.

Eine besonders bei den Lycaeniden häufige Form der Mimikry ist die sogenannte "false head"-Mimikry, bei der ein Schmetterling am posterioren Flügelteil einen zweiten Kopf darstellt, so daß ein Angriff auf die falsche Seite gelenkt wird (ROBBINS 1981). Der Schmetterling kann somit für den Angreifer überraschend in die Richtung fliehen, die dem Angriff entgegengesetzt ist.

Ein Effekt dieser Mimikry ist, daß der Schmetterling in einer Vielzahl der Fälle am Flügel verletzt wird, jedoch der empfindliche Körper unversehrt bleibt (CARPENTER 1937). Eine solche Verletzung des Flügels stellt für den Schmetterling meist keine besondere Beeinträchtigung dar. Häufig sind daher Schmetterlinge zu beobachten, die Verletzungen der Flügel aufweisen, wobei die Verletzungen häufig symmetrisch ein Flügelpaar betreffen da die Flügel im geschlossenen Zustand angegriffen wurden (JOHKI 1985). Da diese Verletzungen vermutlich oft von Angriffen durch Vögel stammen, die mit dem Schnabel diese Flügel beschädigt haben, spricht man hier von "beak marks" (JOHKI 1985, SARGENT 1973, SMITH 1979) (Abb. 2, 3). Die Beeinträchtigung des Flugvermögens ist so gering, daß ein weiteres Überleben trotz dieser Beschädigung möglich ist (CARPENTER 1937).

Um den Effekt einer "false-head" Mimikry zu verstärken, zeigen einige der betreffenden Lycaeniden einige auffällige Verhaltensweisen.

Sobald ein Schmetterling auf einer Blüte landet, dreht er sich schnell um, damit der falsche Kopf des Schmetterlings so gezeigt wird, als sei dies das Vorderende (WICKLER 1968).

Verfügt der Lycaenide über kleine Anhängsel am falschen Kopf, so reibt er diese bei Annäherung eines potentiellen Prädators intensiv aneinander, um die Aufmerksamkeit besonders auf dieses Ende hin zu lenken (Eigene Beobachtung, Abb. 8).

Je besser die Kopffimitation ausgebildet ist, desto häufiger wird der Schmetterling an eben dieser Imitation angegriffen, anstelle des tatsächlichen Kopfes (ROBBINS 1981).

Daher fehlen eben diesen Schmetterlingen Flügelteile, die sich in unmittelbarer Nähe dieser Imitation befinden, oder die Imitation selber ist beschädigt, wobei der Schmetterling jedoch überlebt. Robbins nennt als Beispiel für eine besonders gut ausgeprägte Imitation den Lycaeniden *Cycnus phalaeros*.

Bei der Betrachtung von Flügelmustern spielt das Vorhandensein von "beak marks" eine entscheidende Rolle bei der Interpretation dieser Muster.

Auffällig sind hierbei insbesondere Muster, die sich an den Flügelrändern befinden, da ein Schmetterling lediglich den Verlust von Flügelstücken überleben kann, nicht jedoch eine Verletzung des Körpers, so daß jeglicher Angriff von diesem weg gelenkt werden sollte. Eine Ablenkung eines Angriffs kann durch die Präsentation auffälliger Strukturen erreicht werden. So scheinen Vögel ihre Angriffe oft auf Augenflecken zu richten (BLEST 1957, SWYNNERTON 1926), auch Eidechsen richten ihre Angriffe gerne gegen Kopffimitationen bei Lycaeniden (VAN SOMEREN 1922). Solche auffälligen Muster an den Flügelrändern von Nymphaliden und Lycaeniden wurden näher betrachtet und sind im folgenden beschrieben.

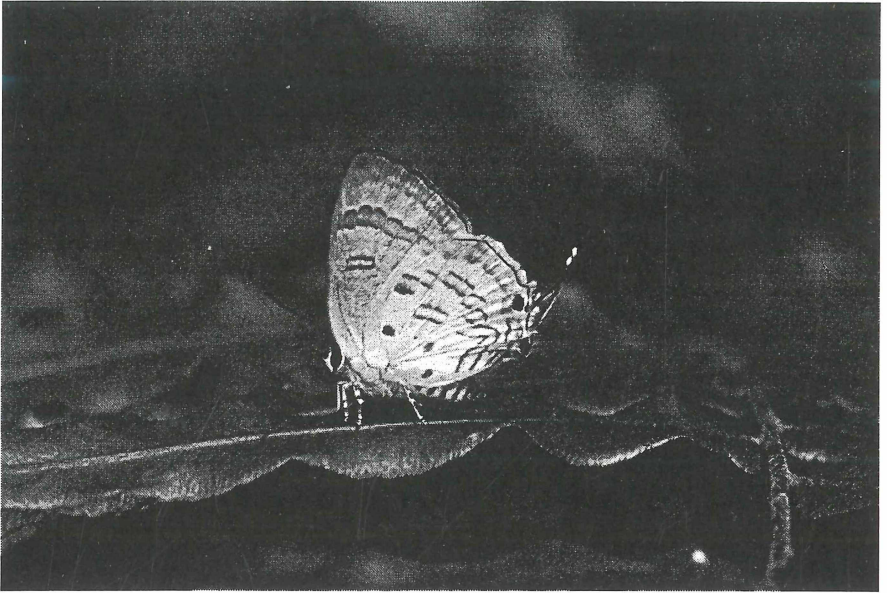


Abb. 8: Ein typischer Vertreter der "Falschkopf-Lycaeniden".

2. Material und Methoden

Zur Visualisierung der beschriebenen Phänomene wurden verschiedene Präparate verwendet, die z. T. fotografiert und digital bearbeitet wurden.

Weitere Arten wurden in diesem Zusammenhang im Freiland beobachtet.

Beobachtete Arten im Freiland:

Caligo uranus (Guatemala)

Morpho polyphemus (Süd-Mexiko)

Morpho hyacinthus (Süd-Mexiko)

Neorina krishna (Java)

Cycnus phaleros (Zentral-Mexiko)

Cycnus battus (Mexiko)

Automeris spec. (Trinidad)

weitere Lycaeniden (Zanzibar, Mexiko)

Galbula ruficauda (Guatemala)

Fotografische Dokumentation:

Verwendete Kameragehäuse:

Nikon F3; Nikon F5

Verwendete Objektive:

Mikronikkor 2,8/60;

Mikronikkor 2,8/105;

Mikronikkor 4/200

Verwendete Blitzgeräte:

Nikon SB 17; SB 27; SB 28; SB 29;

Verwendetes Filmmaterial:

Fujichrome Velvia

Kodak Ektachrome 100VS

Digitalisierung und Bearbeitung:

Die Bilder wurden digitalisiert mit dem Diascanner Nikon Super Coolscan LS 2000.

Die digitale Bearbeitung der Bilder erfolgte mit dem Bildbearbeitungsprogramm Adobe Photoshop 5.5.

3. Ergebnisse

Die Fotografie einer *Anaea* sp. zeigt eine Struktur auf der Unterseite am äußeren Rand des Hinterflügels, von der ein Ausschnitt vergrößert dargestellt ist (Abb. 6). Dieses Muster zieht sich vom Vorderrand des Hinterflügels bis in die geschwungene Spitze des Hinterrandes. Die längliche Struktur zeigt einen Helligkeitsverlauf, der sich an einer leicht S-förmigen Linie entlangzieht. Eine dunkle ebenfalls S-förmige Linie trennt das Zeichnungselement vom Muster des Hinterflügels ab. Die 3. Medianader die leicht verdickt ist, tritt ein wenig aus der Flügelfläche hervor.

Die Struktur wird durch die Flügeläderung segmentiert, wobei jeweils in den Segmenten ein mittig angeordneter schwarzer Punkt ist, der an der S-förmigen Grenzlinie zwischen hellem und dunklem Bereich liegt.

Relativ senkrecht zur Flügeläderung befindet sich in der Mitte des Hinterflügels eine dunkle Linie, die sich über den ganzen Flügel zieht. Proximal dieser Linie ist der Hinterflügel einheitlich gefärbt.

In Abb. 7 ist die beschriebene Struktur digital ausgeschnitten und zur Verdeutlichung an einen Colabaum montiert worden.

Abb. 9 zeigt die Unterseite eines Hinterflügels von *Cynus battus*, der in Abb. 10 ausgeschnitten an eine Petunie montiert worden ist.

Am Hinterflügel ist eine Struktur zu sehen, die farblich vom übrigen Flügel abge-

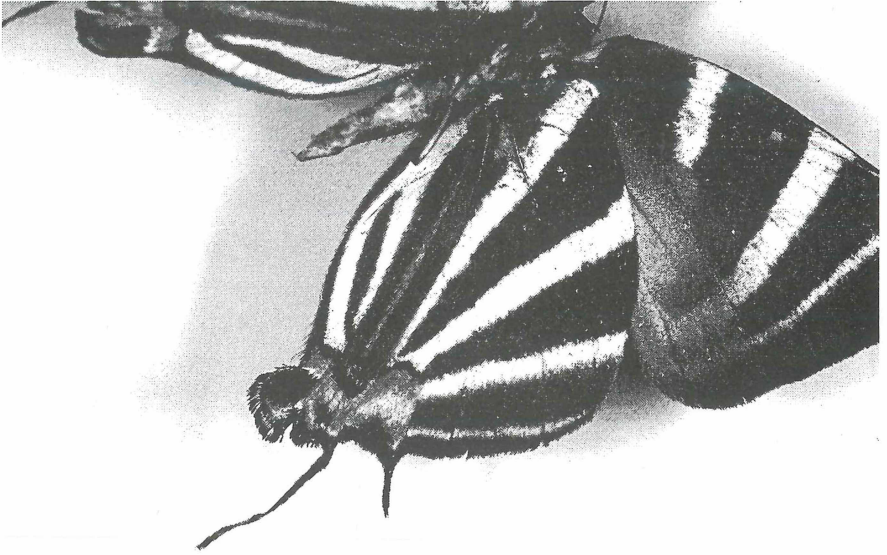


Abb. 9: Hinterflügel eines *Cynus battus*.

grenzt ist, und zwei längliche Anhängsel aufweist. Am analen caudalen Ende des Flügels befindet sich ein etwa 3mm großer schwarzer Fleck.

Eine dunkle Linie trennt die beschriebene Struktur vom restlichen Flügel ab, der eine Streifenzeichnung aufweist. Die Streifen sind derartig angeordnet, daß sie alle in der auffälligen Struktur münden, die im Gegensatz zur braun weißen Färbung des übrigen Flügels orange gefärbt ist.

In Abb. 11 ist ein Ausschnitt aus dem Rand der Hinterflügelunterseite eines *Polyura nepenthes* dargestellt, der zur Illustration auf dem Blatt einer *Cestrum*-Art gezeigt wird.

Diese Struktur ist durch die Flügeläderung segmentiert, wobei die Segmente zwei jeweils zu den Rändern der Struktur hin orientierte unsymmetrische dunkle Flecken aufweisen. Am Flügelaußenrand ist die Struktur mit einer dunklen Linie versehen. Gegen den übrigen Flügel ist das Muster klar durch eine dunkle Linie abgegrenzt, wobei sich in diesem Fall die Struktur selbst bis auf die Vorderflügelunterseite fortsetzt. Caudal distal orientiert ragen zwei kleinere, sich nach außen verjüngende, dünne Anhängsel von einigen Millimeter Länge heraus. Caudal des hinteren dieser Anhängsel befindet sich ein aus mehreren Flecken zusammengesetztes insgesamt rundlich erscheinendes Zeichnungselement.

In Abb. 13 wurden ähnliche Strukturen, wie jene, die in Abb. 11 dargestellt ist, isoliert gezeigt. Hierbei handelt es sich um klar im Flügelmuster abgegrenzte Zeichnungselemente der Hinterflügelunterseite einiger Vertreter u.a. der Gattungen *Charaxes* und *Polyura*.



Abb. 10: Digital ausgeschnittene und an eine Petunie montierte Hinterflügel eines *Cygnus battus*, die hier wie vollständige Schmetterlinge wirken.

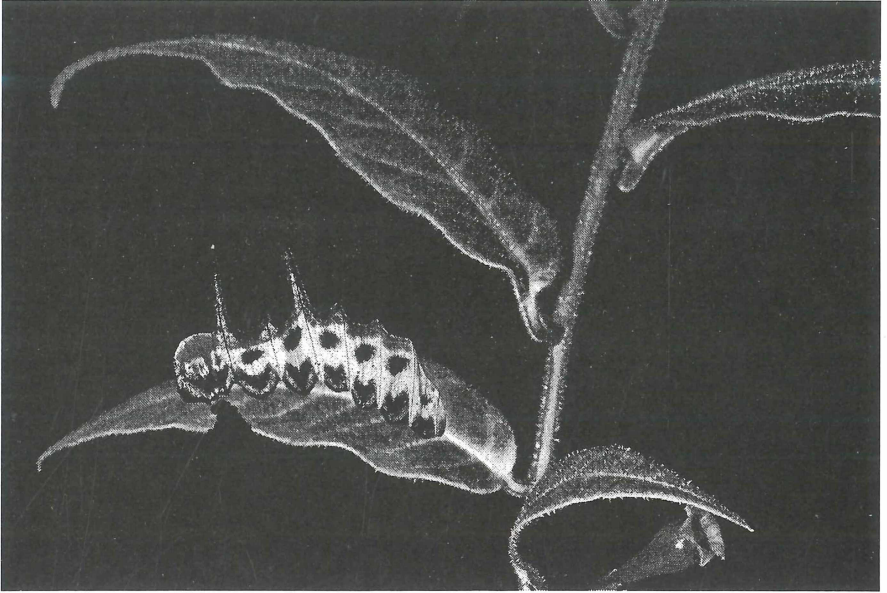


Abb. 11: Vom Flügelrand eines *Polyura nepenthes* ausgeschnittene Struktur, die digital auf ein Blatt montiert wurde.

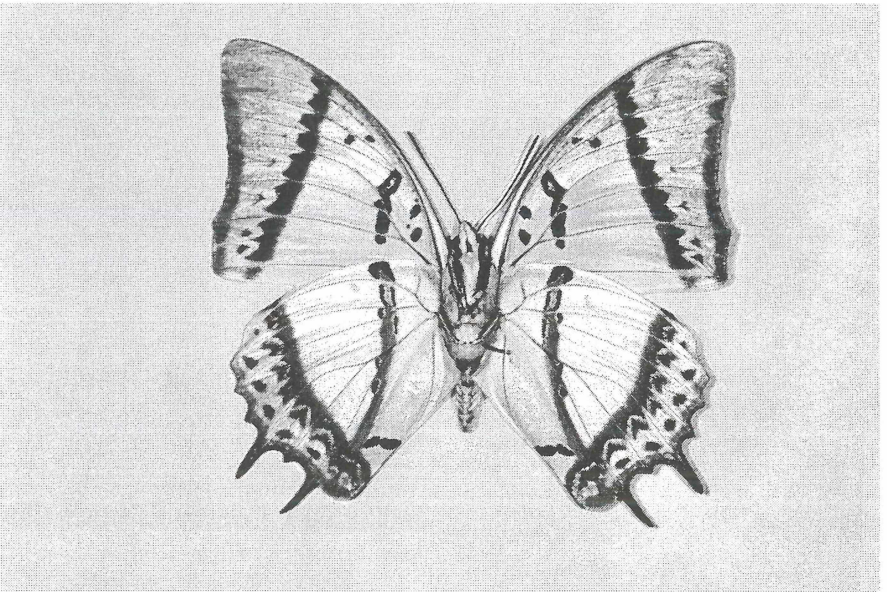


Abb. 12: *Polyura nepenthes*.

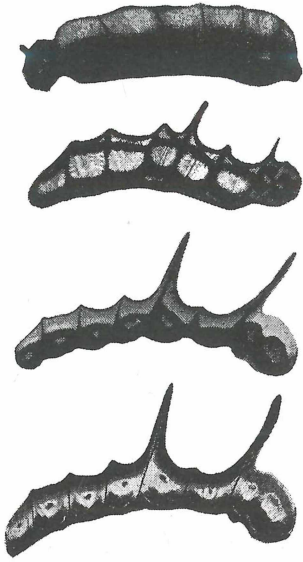


Abb. 13: Strukturen, die digital aus Flügelrändern von verschiedenen Schmetterlingen ausgeschnitten wurden.



Abb. 14: Ausgeschnittene Strukturen, die auf eine Pflanze montiert wurden, vgl. Abb. 13.

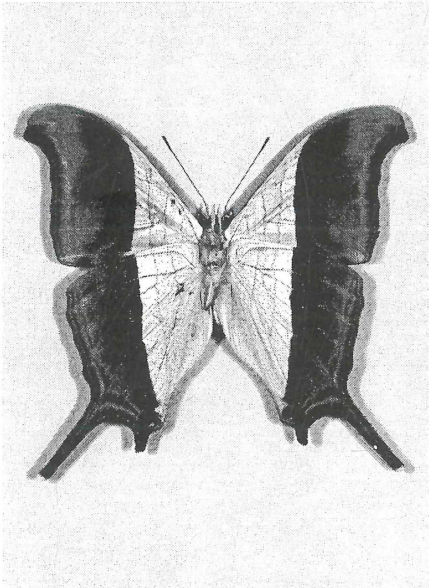


Abb. 15: *Megalura caresia* mit auffälligen Flügelrändern.



Abb. 16: Ausgeschnittene Struktur vom Flügelrand eines *Megalura caresia*, die an eine Nacktschnecke erinnert, wie sie an Steinpilzen häufig anzutreffen sind.

I.e. von oben nach unten:

Pyrrhogyra edorla Hinterflügelunterseite

Charaxes nobilis Hinterflügelunterseite

Polyura dolon Hinterflügeloberseite

Polyura dolon Hinterflügelunterseite

In Abb. 14 wurden ebenso wie in Abb. 11 nun jedoch mehrere Zeichnungselemente auf einer tropischen Salbeiart dargestellt.

Diese entstammen den Schmetterlingen:

Charaxes nobilis Hinterflügelunterseite

Pyrrhogyra edorla Hinterflügelunterseite

Polyura dolon Hinterflügelunterseite

(von oben nach unten).

In Abb. 15 ist ein *Megalura caresia* dargestellt. Hier zeigt sich an den Flügelrändern eine Struktur, die sich in der Farbe und durch einen starken Kontrast von dem sehr hellen proximalen Bereich des Flügels abgrenzt. Innerhalb dieser Zeichnung verläuft eine Grenze entlang der Mitte der gesamten Struktur, die eine Zweiteilung in einen helleren und einen dunkleren Bereich bewirkt, wobei der hellere Bereich an der nach außen gerichteten Seite ist. Die gesamte Zeichnung findet sich auf der Flügelunterseite und setzt sich vom Hinterflügelende bis zum Vorderrand des Vorderflügels fort.

Zwei Anhängsel am caudalen Ende unterscheiden sich in ihrer Lage und Länge, wobei das caudal proximal orientierte Anhängsel wesentlich kürzer ist, als der 15 mm lange äußere Anhang, der an seiner Spitze weiß ist. Die gesamte Struktur ist in Abb. 16 ausgeschnitten und an einen Steinpilz angebracht.

Abb. 17 und 18 zeigen Hinterflügel von einer nicht bestimmten Art aus Indonesien (Abb.17) und einem *Deudorix epijarbas* aus dem Himalaja. Beide sind Vertreter der Lycaenidae.

Beide haben am caudal analen Ende schwarze Flecken um die der Flügelrand nach außen erweitert ist. Zusätzlich finden sich dünne Anhänge, die an ihrem Ende weiß sind. Farbige vom Rest der jeweiligen Flügel abgegrenzte Bereiche sind auf einem kleinen äußeren Areal der Flügel angeordnet. Hier ist auch der Ursprung der jeweiligen Anhänge.

Abb. 19 zeigt einen *Baotis phillippinica* einen Vertreter der Lasiocampidae. Ein Element seiner auffälligen Zeichnung wurde digital ausgeschnitten und in Abb. 20 isoliert dargestellt.

4. Diskussion

Bei der Beobachtung von Mimikryphänomenen fällt auf, daß die Genauigkeit der Imitation des Modells durch den Nachahmer bei unterschiedlichen Mimikrysystemen stark

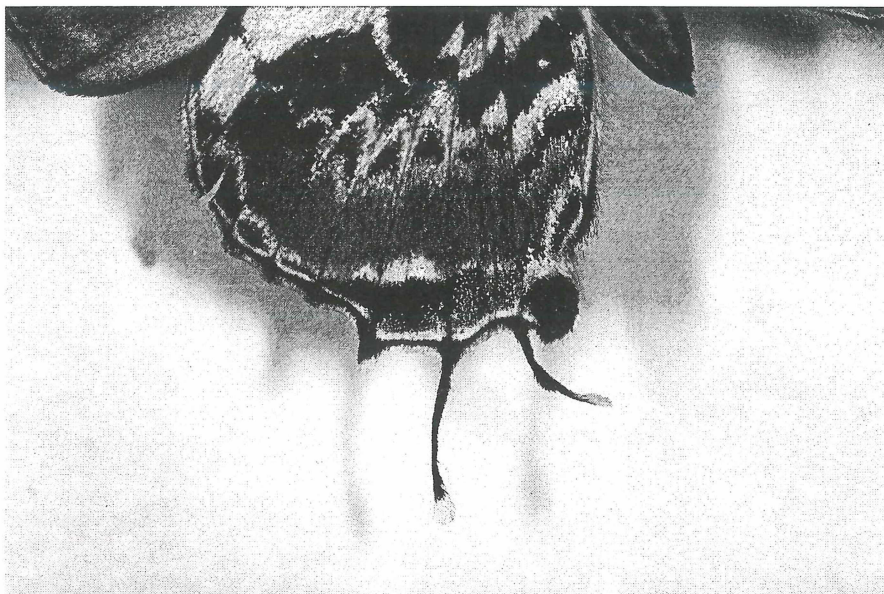


Abb. 17: Ein indonesischer Lycaenide mit einem Zeichnungselement, das an eine Fliege erinnert.

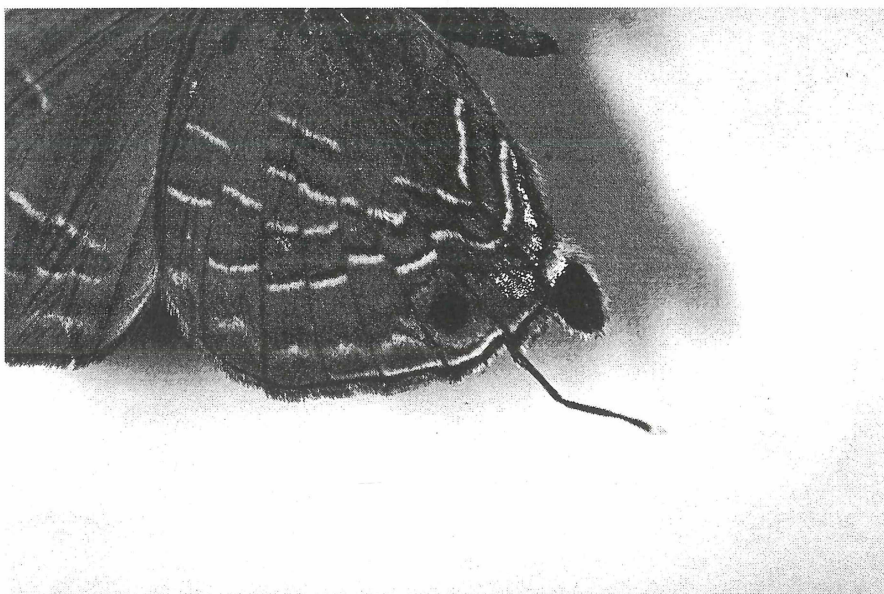


Abb. 18: *Deudorix epijarbas* mit einem Muster am Flügelrand ähnlich wie bei Abb. 17.

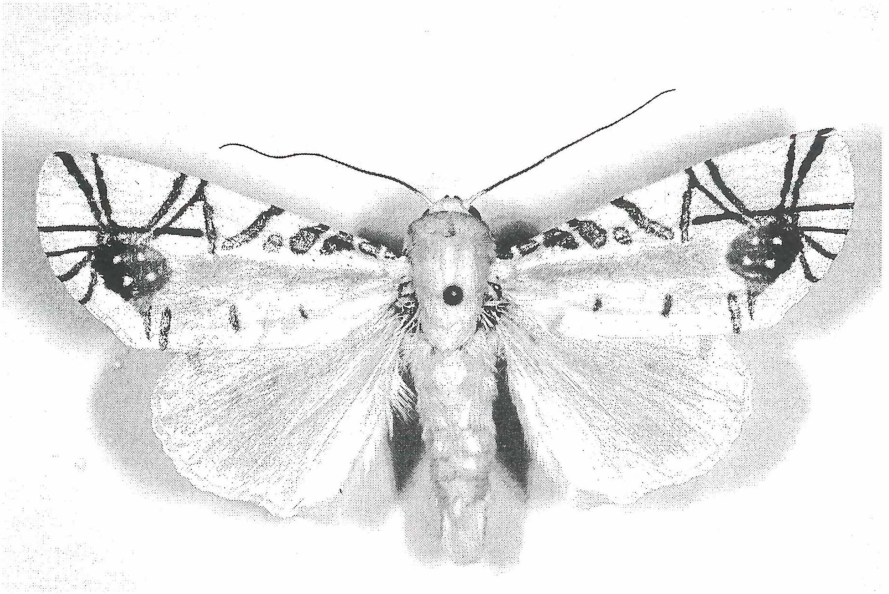


Abb. 19: *Baotis philippinica* ein Lasiocampidae von den Philippinen, mit auffälliger Flügelzeichnung.

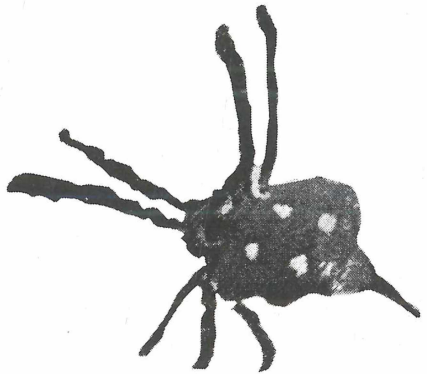


Abb. 20: Digital ausgeschnittenes Detail der Flügelzeichnung, vgl. Abb. 19.

variiert. Die Genauigkeit einer Imitation ist hierbei abhängig sowohl von der perzeptiven und kognitiven Leistungsfähigkeit, als auch von der Unterschiedlichkeit der Signalempfänger. Je größer die Zahl der unterschiedlichen Signalempfänger ist, um so universeller muß das Signal sein. Ist die Zahl der unterschiedlichen Signalempfänger hingegen klein, so kann das Signal spezifischer gestaltet werden.

Im Extremfall der intraspezifischen Mimikry z. B. bei der Partnerwahl, wo ein ausgesandtes Signal nur an ein Geschlecht einer Spezies gerichtet ist, kann das Signal äu-

berst spezifisch gestaltet werden (BRUNTON 1995). Dies führt zu einer Verschlüsselung, die eine Signaltransmission ermöglicht, die für Prädatoren oder interspezifische Signalempfänger unauffällig ist. Diese Art der speziellen Signalvermittlung wirkt als Selektionsvorteil durch eine Abgrenzung der kommunizierenden Art von anderen Spezies und durch die Entwicklung von Signalen, die von potentiellen Prädatoren kaum oder, im für den Signalsender günstigsten Fall, nicht wahrgenommen werden.

Bei dem in Abb. 9 gezeigten *Cycnus battus*, könnte man die Ausprägung einer "false head"-Mimikry vermuten (COLENETTE 1922, ROBBINS 1980, 1981). Jedoch kann diese Struktur auch komplexer interpretiert werden, wobei dann nicht nur ein falscher Kopf, sondern auch zum Teil ein falscher Körper dargestellt wird. Zusammen mit der Struktur des gesamten Hinterflügels ergibt sich hieraus die Illusion eines relativ vollständigen Schmetterlings. Zur Verdeutlichung wurde diese komplette Struktur in Abb. 10 an eine Petunie montiert, bei der man den Eindruck gewinnt, Schmetterlinge an einer Blüte zu sehen. Die beschriebenen Anhängsel stellen hierbei Beine und nicht Fühler (COLENETTE 1922, ROBBINS 1981) des imitierten Schmetterlings dar. Diese Hypothese wird unterstützt durch die Beobachtung, daß der Schmetterling seine Anhängsel bei Bedrohung aneinander reibt (eigene Beobachtung), was dem Verhalten des Putzens von Beinen vieler Insekten ähnlich erscheint. Auch die Form der Anhängsel läßt den Betrachter nicht auf die Imitation von Fühlern schließen, die filigraner und nicht geknickt wären. Hierbei wäre also eher von einer "false butterfly" als von einer "false head"-Mimikry zu sprechen, wobei die Wirkung ähnlich ist.

Einen ähnlichen insektenbeinartigen Habitus findet man bei den Anhängseln der Lycaeniden, die in Abb. 17 und 18 gezeigt werden.

Die in Abb. 6 gezeigte *Anaea*-Art ist leicht mit einem trockenen Blatt zu verwechseln. Bei genauerer Betrachtung fällt jedoch eine Struktur am Flügelrand auf, die Ähnlichkeit mit einer Schmetterlingspuppe hat. Wird diese Struktur, die sich vom Muster des übrigen Flügels absetzt isoliert betrachtet, in Abb. 7 wurde sie zusätzlich zur Verdeutlichung an einen Colabaum montiert, so wird diese Ähnlichkeit offensichtlich. Diese Montage zeigt die für Tagfalter typische Art der Verpuppung als Gürtelpuppe. Die Struktur wird zum einen begrenzt durch den Außenrand des Hinterflügels, zum anderen durch die oben beschriebene dunkle Linie, die den helleren Bereich vom proximalen Flügelteil abgrenzt. Die zunächst willkürlich erscheinende Wahl des Seidengürtels mit dem die Puppe in Abb. 7 am Ast "verankert" ist, begründet sich auf der Tatsache, daß eben an dieser Stelle eine Ader verläuft, die im Gegensatz zu den übrigen Flügeladern bemerkenswerterweise verdickt ist.

Der hellere Bereich auf der abgebildeten Struktur simuliert einen Lichteinfall auf ein dreidimensionales Gebilde, als ob es eine Puppe wäre.

Die oben beschriebenen schwarzen Punkte erinnern überraschend an Stigmenöffnungen. Auffallend hierbei ist zudem, daß diese Punkte nur einzeln in jedem der Segmente, die durch die Flügeläderung vorgegeben sind, auftreten.

Eine Ausschnittvergrößerung wird in Abb. 6 gezeigt.

Die in den Abb. 11-14 dargestellten Zeichnungselemente von Flügelrändern, interpretieren wir analog zu den in Abb. 6 und Abb. 7 dargestellten Mustern als schematische Darstellungen von Schmetterlingsraupen. Auch hierbei handelt es sich um durch vorgegebene Strukturen segmentierte Muster, wobei ein Teil jeweils besonders abgegrenzt wird, den man hier als Kopfbereich der mutmaßlich dargestellten Raupe deuten könnte. Nicht selten zieht sich diese Struktur auch bis auf den Vorderflügel, wobei hier die Darstellung zunehmend undeutlich wird.

Bei den suggestiv auf eine Pflanze montierten raupengleichen Zeichnungselementen erkennt man bei einigen Arten, wie bereits bei Abb. 6 beschrieben, mögliche Imitationen von Stigmenöffnungen (Abb. 13 unten), sowie z.T. überzeugend echt wirkende Nachahmungen von einfallendem Licht, was zu einer spezifischen Helligkeitsverteilung der jeweiligen Muster führt.

Das Muster, was sich bei den bereits ausgeschnittenen Elementen ventral befindet, vermittelt oberflächlich den Eindruck von Beinen, wobei in den meisten Fällen jedoch diese, wenn überhaupt, nur äußerst schemenhaft dargestellt werden.

Die oben beschriebenen Anhängsel, erinnern stark an Haarbüschel und vor allem an fleischige Dornen, wie sie bei vielen realen Raupen bekannt sind.

Die in Abb. 15 und 16 gezeigte Zeichnung ist einer Nacktschnecke ähnlich. Die Anhängsel stellen hierbei die Fühler dar. Die Zeichnung verläuft über Hinter- und Vorderflügel. Die helleren Bereiche, die dem Flügelaußenrand zugewandt sind, erinnern auch hier an eine Lichtreflexion, wie man sie bei einem dreidimensionalen Gebilde, wie etwa einer Schnecke vorfinden würde.

Falls es sich bei den oben beschriebenen Phänomenen um Mimikry handelt, sollten verschiedene Bedingungen erfüllt sein.

Mimikryphänomene, die die Flügelränder von Schmetterlingen betreffen dienen in den beschriebenen Fällen dazu, den Angriff eines Prädators eben zum Flügelrand hinzulenken.

Im Gegensatz zu giftigen Arten wie z.B. die Heliconiden, die von Prädatoren gemieden werden (BROWER 1963), läge der Vorteil dieser Mimikry darin, hier nicht auf Ungenießbarkeit zu setzen, sondern darauf, einen Teil des Flügels einzubüßen, zugunsten des Überlebens und der Erhaltung der Fortpflanzungsmöglichkeit.

Um diesen Effekt zu gewährleisten, muß dem Prädatator ein attraktives Ziel vorgegaukelt werden, welches er bei seinem Angriff, dem empfindlichen Körper des Schmetterlings zunächst vorzieht, da er den Eindruck einer lohnenden Beute gewinnt und der eigentliche Körper des Schmetterlings im Sitzen durch die Flügel verdeckt wird.

Diese imitierte Beute muß daher für den Prädatator nicht nur überzeugend, sondern auch gut sichtbar präsentiert werden. Auch sollte die Mimikry einem Angreifer vorgegaukeln, daß die scheinbare Beute leicht zu fangen sei. Puppen, Raupen und Schnecken gehören zum Beutespektrum vieler Vögel (CARPENTER 1937, CHURCH 1998, DEMP-

STER 1984, PERRINS 1991) und werden von diesen zumeist auch ohne Schwierigkeiten gefangen.

Bei der Betrachtung der Anordnung der beschriebenen Phänomene fällt auf, daß sowohl bei der "false head"-Präsentation der Lycaeniden, als auch den beschriebenen Zeichnungselementen verschiedener Nymphalinae die Muster immer am Außenrand weg vom Körper ausgeprägt sind. Zudem sind die erwähnten Muster überwiegend auf der Hinterflügelunterseite lokalisiert.

Die meisten Lycaeniden sowie eine Vielzahl Nymphaliden hält die Flügel geschlossen, wenn sie sich im Ruhezustand befinden.

Ein Vogel, der die so sichtbaren Muster angreift, hinterläßt dabei in einem Flügelpaar jeweils eine Kerbe, die auf beide Hinterflügel bezogen eine symmetrische Anordnung hat. Solche "beak mark" verursachende Angriffe durch Vögel wurden häufig beobachtet (CARPENTER 1937).

Die beschriebenen Imitationen von Lichtreflexionen, sind den jeweiligen Ruhepositionen der Schmetterlinge angepaßt, wobei es scheint, als ob das Himmelslicht reflektiert würde. Hierbei wird einer zweidimensionalen Struktur eine Komponente vermittelt, die sie dreidimensional erscheinen läßt.

In einem klassischen Mimikrysystem gibt es drei Komponenten. Das Vorbild, den Nachahmer und den Signalempfänger (WICKLER 1968).

Die Nachahmer in diesem Fall sind die oben beschriebenen Arten, sowie weitere nicht beschriebene Vertreter der Charaxini, besonders der Gattungen *Charaxes* und *Polyura*. Empfänger sind die für Lepidoptera bedeutsamen Gruppen von Prädatoren, wie die Vögel und Echten.

So ist zumindest in einem Fall die erfolgreiche Flucht eines *Charaxes epijasius* nach dem Angriff einer Witwenstelze beschrieben (CARPENTER 1937). Bei den beschriebenen Phänomenen, handelt es sich um visuelle Signale, die vom Empfänger optisch wahrgenommen werden.

Als Vorbilder dienen in diesem Fall nicht genau definierbare Arten, sondern ein Schema, das nicht eine bestimmte Spezies imitiert. Nach PASTEUR (1982) ist diese Art des Vorbildes semi abstrakt, wobei nie eine bestimmte Art, sondern das generalisierte Schema einer Gruppe nachgeahmt wird, welches dennoch benannt werden kann. Im vorliegenden Fall wäre dies eine nicht näher definierbare Lepidopterenraupe oder -puppe, die keiner bestimmten Art zugeordnet werden kann.

Der Vorteil einer solchen generalisierten Imitation ist, daß eine Konditionierung eines Prädators, auf diese Imitation unterbleibt. Das imitierte Schema ist dabei keineswegs auffälliger als es der Schmetterling ohne dieses Muster wäre. Vielmehr findet eine Verschmelzung mit dem gesamt Muster des Schmetterlings statt, da es nicht das Ziel der Ausprägung eines Zeichnungselementes sein kann, Prädatoren, denen der Falter sonst verborgen geblieben wäre, anzulocken und somit das Risiko eines Angriffs zu

erhöhen. Ein Vorteil für den Schmetterling ist hierbei, daß er sowohl den Schutz einer Tarnung genießen kann, als auch die Möglichkeit bei einer Entdeckung durch eine Mimikry zusätzlich geschützt zu sein. Somit ist eine solche beschriebene Mimikry nicht ein Phänomen, auf welchem die Überlebensstrategie eines Schmetterlings ausschließlich basiert. Sie stellt vielmehr in einer Kette von Schutzmechanismen einen Teilaspekt dar.

Das beschriebene System beruht mutmaßlich auf einer visuellen Mimikry protektiven Charakters. Bei einer protektiven Mimikry ist der Nachahmer das potentielle Opfer, von dem der Empfänger getäuscht wird. Die Vorbilder lassen sich als Gruppe von Tieren beschreiben, in diesem Fall z.B. Lepidopterenraupen, sind aber keiner Art genau zuweisbar. Sie weisen vielmehr generalisierte Merkmale der entsprechenden Taxa auf.

Da bei den von uns untersuchten Phänomenen der Prädator vom eigentlichen Mittelpunkt des Geschehens abgelenkt wird, wie von einem Gaukler, der mit Taschenspielertricks sein Publikum täuscht, nennen wir diese Phänomene Gauklermimikry.

Zu einer Absicherung der Hypothese, daß es sich bei der Gauklermimikry tatsächlich um ein Mimikrysystem handelt, muß in Verhaltensuntersuchungen mit den entsprechenden Arten nachgewiesen werden, ob der Angriff eines Prädators jeweils zu den beschriebenen Zeichnungsmustern hingelenkt wird, und ob es sich bei diesen Mustern tatsächlich um generalisierte Darstellungen von Tieren handelt.

So auch bei der in Abb. 19 dargestellten und in Abb. 20 isoliert gezeigten Zeichnung von *Baotis phillippinica*, von der wir ebenfalls annehmen, daß es sich um eine Gauklermimikry handelt. Die Interpretation dieser Zeichnung, hinsichtlich eines potentiellen Vorbildes, ist uns bisher noch nicht gelungen.

5. Literatur

- BATES, H. W. 1861. Contributions to an insect fauna of the Amazon valley. Lepidoptera: Heliconidae. - Trans. Linn. Soc. Lond. **23**: 495-566
- BENSON, W. W. 1972. Natural selection for Müllerian mimicry in *Heliconius erato* in Costa Rica. - Science **176**: 936-939.
- BLEST, A. D. 1957. The function of eyespot patterns in the Lepidoptera. - Behaviour **11**: 209-256.
- BROWER, L. P., BROWER, J. v. Z., COLLINS, C. T. 1963. ***. - Zoologica **48**: 65.
- BRUNTON, C. F. A., MAJERUS, M. E. N. 1995. Ultraviolett colours in butterflies: intra- or interspecific communications. - Proc. Royal. Soc. Lond. B. **260**: 199-204.
- CARPENTER, G. D. H. 1937. Further evidence that birds do attack and eat butterflies. - Proc. Zool. Lond. Series A: 223-247.
- CHURCH, C. S., BENNET, A. T. D., CUTTHILL, I. C., HUNT, S., HART, N. S., PARTRIDGE, J. C. 1998. Does lepidopteran larval crypsis extend into the ultraviolett? - Naturwissenschaften **85**: 189-192.
- COLLENETTE, C. L. 1922. Protective devices by lycaenid butterflies against the attacks of lizards and birds. - J. Straits

- DEMPSTER, J. P. 1984. The natural enemies of butterflies. In VANE-WRIGHT, R. I. The biology of butterflies. - Academic, London.
- EDMUNDS, M. 1974. Significance of beak marks on butterfly wings. - *Oikos* 25: 117-118.
- ENDLER, J. A. 1993. The colour of light in forests and its implications. - *Ecol. monogr.* 63: 1-27
- FINGER, E., BURKHARDT, D. 1994. Biological aspects of bird colouration and avian colour vision including ultraviolet range. - *Vision res.* 34 (11): 1509-1514.
- FLEISCHMAN, L. J. E., LOEWS, R., LEAL, M. 1993. Ultraviolet vision in lizards. - *Nature, Lond.* 365: 397.
- JOHKI, Y. 1985. Wing damages of butterflies and birds' attacks. - *Tyô to Ga* 35 (4): 202-207.
- MÜLLER, F. 1878. Über die Vortheile der Mimikry bei Schmetterlingen. - *Zool. Anz.* 1: 54-55.
- PASTEUR, G. 1982. A classificatory review of mimikry systems. - *Ann. rev. ecol. syst.* 13: 169-199
- PERRINS, C. M. 1991. Tits and their caterpillar food supply. - *Ibis* 133 suppl.1: 49-54
- ROBBINS, R. K. 1981. The "false head" hypothesis: predation and wing pattern variation of lycaenid butterflies. - *Amer. Naturalist* 118: 770-775.
- SARGENT, T. D. 1973. Studies on the *Catocala* (Noctuidae) 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.
- SMITH, D. A. S. 1979. The significance of beak marks on the wings of an aposematic, distasteful and polymorphic butterfly. - *Nature* 281: 215-216
- SRYGLEY, R. B. 1992. Shivering and its cost during reproductive behaviour in neotropical owl butterflies, *Caligo* and *Obsiphanes* (Nymphalidae: Brassolini). - *Anim. Behav.* 47: 23-32.
- SWYNNERTON, C. F. M. 1926. An investigation into the defences of butterflies of the genus *Charaxes*. - *Proc. 3d. Int. Entomol. Cong. (Zürich)* 2: 478-506.
- VAN SOMEREN, V. G. L. 1922. Notes on certain colour pattern in Lycaenidae. - *J. E. afr. Uganda Nat. Hist. Soc.* 17: 18-21.
- VANE-WRIGHT, R. I. 1984. The role of pseudosexual selection in the evolution of butterfly colour patterns. In Vane-Wright R. I. the biology of butterflies. - Academic, London.
- WICKLER, W. 1968. Mimikry in plants and animals. - McGraw-Hill, New York.

Bildquellennachweis:

Copyright: Alle Bilder Mullen & Pohland, Agentur Sunbird Images

Die Bilder Abb. 7, 10, 11, 13, 14, 16 und 20 wurden digital verändert.

Peter Mullen & Georg Pohland
 Flehenberg 72
 D 42489 Wülfrath

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen des Westdeutschen Entomologentag Düsseldorf](#)

Jahr/Year: 2001

Band/Volume: [2000](#)

Autor(en)/Author(s): Mullen Peter

Artikel/Article: [Gauklermimikry bei Schmetterlingen \(Lepidoptera\) 233-252](#)