

Klaus Lunau



WARNEN .. TARNEN TÄUSCHEN

Mimikry und Nachahmung
bei Pflanze, Tier und Mensch



primus  verlag

Klaus Lunau

**Warnen,
Tarnen,
Täuschen**



Klaus Lunau

**Warnen,
Tarnen,
Täuschen**

**Mimikry und Nachahmung
bei Pflanze, Tier und Mensch**

Die Deutsche Nationalbibliothek verzeichnet diese Publikation
in der Deutschen Nationalbibliografie;
detaillierte bibliografische Daten sind im Internet über
<http://dnb.d-nb.de> abrufbar.

Das Werk ist in allen seinen Teilen urheberrechtlich geschützt.
Jede Verwertung ist ohne Zustimmung des Verlages unzulässig.
Das gilt insbesondere für Vervielfältigungen,
Übersetzungen, Mikroverfilmungen und die Einspeicherung in
und Verarbeitung durch elektronische Systeme.

Völlig überarbeitete Neuauflage 2011
© 2011 by WBG (Wissenschaftliche Buchgesellschaft), Darmstadt
1. Auflage 2002
Layout und Prepress: schreiberVIS, Seeheim
Umschlaggestaltung: Peter Lohse, Heppenheim
Bild: Chamäleon © SyB – Fotolia.com
Die Herausgabe des Werkes wurde durch die Vereinsmitglieder
der WBG ermöglicht.
Gedruckt auf säurefreiem und alterungsbeständigem Papier
Printed in Germany

Besuchen Sie uns im Internet: www.wbg-wissenverbindet.de

ISBN 978-3-534-23212-3

Die Buchhandelsausgabe erscheint beim Primus Verlag.
Umschlaggestaltung: Jutta Schneider, Frankfurt a. M.
Umschlagabbildungen: Afrikanischer Riedfrosch
© picture-alliance / Photoshot; Partnergarnele auf Seestern
© picture-alliance / © Oceans Image/Photoshot

www.primusverlag.de

ISBN 978-3-89678-734-7

Elektronisch sind folgende Ausgaben erhältlich:
eBook (PDF): 978-3-534-71818-4 (für Mitglieder der WBG)
eBook (epub): 978-3-534-71819-1 (für Mitglieder der WBG)
eBook (PDF): 978-3-86312-711-4 (Buchhandel)
eBook (epub): 978-3-86312-712-1 (Buchhandel)

Inhaltsverzeichnis

Dank	7	Spinnenmimikry	39
Vorwort	8	Unverstandene Spinnenmimikry.	39
 Täuschung in der Natur	11	Getarnte Lauerjäger.	40
Schnelldurchgang durch den Begriffsdschungel der Täuschung	11	Spinnen locken Beute und Räuber.	40
Vielfalt der Täuschungsphänomene	11	Lassospinnen	41
Vorbild, Nachahmer und Signalempfänger in Mimikrysystemen.	13	Netz der Täuschung	41
Entdeckungsgeschichte der Mimikry	14	Spinnenmännchen im Netz	43
Sir Henry Walter Bates.	14	Visuelle Balz der Springspinnen.	44
Signalnormierung oder Müller'sche Mimikry.	16	Schwebfliegen imitieren Bienen und Wespen	45
Aggressive Mimikry	18	Volucella: aggressive oder protektive Mimikry	45
Mimikryforschung im 20. Jahrhundert	20	Verwechslung am Sternenhimmel	47
Nachweis von Imitation und Mimikry	20	Rezept zur Honigbienenenerzeugung	48
 Angriffsvermeidung und Anlockung Überlebensstrategien	22	Kosmopolit <i>Eristalis tenax</i>	49
Genetische Eignung	22	Satyrmimikry oder warum perfekt nicht immer am günstigsten ist	50
Flucht aus dem Informationskanal	22	Hypothesen über nicht perfekte Nachahmer.	50
Zeichen und Signale.	22	Das Auge des Betrachters	50
Perfekte Tarnung	24	Vorsprung durch Nachdenken	50
Schlicht oder auffällig?	27	Kompromisslösungen	52
Kosten der Symmetrie	28	Augenblicke	52
Gemischte Strategien	29	Augenflecken	52
Information und Erfolg	29	Eulengesicht	53
Manipulation und Gedankenlesen	29	Nachweis der Schutzwirkung von Ocelli	54
 Schutzmimikry	30	Zipfelfalter.	55
Klassischer Fall Wespenharnisch	30	Plakative Schmetterlingsflügel	56
Die Wespentracht	30	Mehrfäugige Fische	57
Potentielle Wespenräuber	30	Spuren im Blatt	58
Schutz durch passenden Kontext	32	Wehrhafte Blätter.	58
Schutz durch abgestimmte Phänologien	32	Schmetterlingseimimikry auf Passionsblumenblättern	58
Hornissenmimikry.	32	Scheinbar zuvorgekommen	60
Was Räuber lernen	33	Tödliche Vorbilder Korallenschlangen	61
Wie die Wüstenheuschrecke zu ihren Streifen kommt	33	Echte und falsche Korallenschlangen	61
Pfeilgiftfrösche.	35	Mimikryszenarien	62
Ein wunderschöner Schmetterling – zum Kotzen	37	Angeborene Korallenschlangenerkennung	62
Experimenteller Mimikrynachweis	37	Natürliche Signalempfänger	63
Komplexe Mimikrysysteme	37	Rekorde in Schutzmimikrysystemen	63
Mimikryringe.	38	Fliegendes Taschentuch hält Mimikryweltrekord	63
		Evolutionsgeschichte der Morphenvielfalt	64
		Schutzlose Männchen	65
		Verhaltensmimikry beim Karnevalstintenfisch	66



Lockmimikry	67
Zum Kuckuck – ein klassischer Fall neu aufgerollt	67
Brutparasitischer Kuckuck	67
Überraschungsangriff	67
Evolutiver Wettlauf	68
Mimikry sorgt für Futter	69
Putzer und falsche Putzer	70
Dienstleistungsgesellschaft im Indopazifik	70
Falsche Putzer	71
Schuppddieb	72
Blütenmimikry	73
Sind Orchideen die besseren Schauspieler?	73
Das Treffpunktprinzip	76
Pseudokopulation	78
Imitation eines dunklen Loches?	81
Der Frauenschuh	82
Geborgte Beweglichkeit	83
Täuschblumen	83
Samenverbreitung durch Tiere	84
Tödliche Pilze	85
Rostpilz narnt Blütenbesucher	86
Aggressive Lockmimikry	88
Die fremdgesteuerte Schnecke	88
Gefälschte Leuchtsignale im Wettstreit	89
Aggressive Mimikry komplexer Signale	90
Automimikry	90
Was ist Automimikry?	90
Weibchenmimikry bei Bedarf	90
Schlüsselereignis in der Evolution der Blütenpflanzen	93
Täuschen ohne zu enttäuschen	93
Manipulation von Blütenbesuchern	94
Pollen- und Staubgefäßmimikry	98
Schwebfliegen rüsseln, Hummeln fliegen auf Pollen	100
Pseudopenis der Tüpfelhyänenweibchen	100
Sexuelle Mimikry bei Huftieren	102
Der Bluff mit dem Hammer	103
Sehen und Gesehen werden: Stielaugenfliegen	104
Winzig kleine große Kerle	105
Signalentstehung und sensorische Fallen	107
Argusaugen	107
Liebe geht durch den Magen	108
Ehrliche Signale: gefälscht!	110
Speiseplan bei Geiern	111
Warum ist der Pfau so stolz?	111
Geschlechterrollentausch	114
Schleiertanz	116
Modellfall maulbrütende Buntbarsche	116



Imitation ohne Mimikry 120

Mate Copy 120

 Arenabalz 120

Lernen durch Nachahmung 121

 Gesangsunterricht 121

 Urheberrechte 122

 Die polyglotte Spottdrossel 123

 Von wem lernt der Kuckuck? 124

Wen interessiert das schon? Mimese 124

 Tarnung im Industriezeitalter 124

 Blattmimese und Blattmimikry 125

 Der Ameisengast mit der Kotpresse 127

 Das Prokrustes-Dilemma 128

 Verschleierung von Bewegung 130

 Molekulare Mimikry 130

 Biomimikry 130



Mensch und Mimikry 131

Biologische Mimikry 131

 Von falschen Zähnen bis Fliegenfischen 131

 Sexuelle Signale 132

 Die Erfolgsgeschichte des Roggens 133

 Sichtweisen 134

Mimikry in Kultur und Kunst 135

 Von Gottesanbeterinnen,

 Dürers Fliege und Marsmenschen 135

 Wie kommt die Ente in die Zeitung? 137

 Postkoloniale Mimikry 137



Ausblick 138

Formen der Ähnlichkeit 138

 Verwandtschaft 138

 Konvergenz 139

 Vielfalt durch bisexuelle Fortpflanzung 139

 Individualität 140

 Karat 140

Mimikryforschung 141

 Signalverarbeitung 141

 Auf allen Sinneskanälen 141

 Kommunikation 142

 Mimikryfallstudien 142

Literaturverzeichnis 148

Register 156

Abbildungsnachweis 160

Dank

Zur vorliegenden Neuauflage über Warnen, Tarnen, Täuschen haben eine Vielzahl von Menschen beigetragen, manche sehr direkt, indem sie Abbildungen zur Verfügung gestellt oder Hinweise zum Manuskript gegeben haben, andere indirekt, indem sie mit mir Beobachtungen geteilt haben, mit mir diskutierten oder durch ihre Kritik meine Argumentation verbesserten. Allen möchte ich herzlich danken für ihre Beiträge. Meine Forschungsarbeiten, die zur Entstehung dieses Buches beigetragen haben, wurden vielfach unterstützt. Mein erster Dank geht an meinen wissenschaftlichen Lehrer Prof. Dr. Günther Osche, der mein Interesse für sinnesökologische und evolutionsbiologische Fragen förderte und dessen ansteckende Begeisterung für die hier behandelten Phänomene ich gerne weitertragen möchte. Danken möchte ich allen Studenten, Mitarbeitern und Kooperationspartnern, die mich bei der Arbeit im Labor und im Feld unterstützten und viele Argumentationen durch ihre Diskussionen geschärft und verbessert haben. Stellvertretend für die Studenten möchte ich die Teilnehmer des Mimikry-Seminars, die durch sorgfältiges Lesen von Originalpublikationen, Auswahl von Bildern für ihre Seminar-Präsentationen und Diskussion mein Anliegen förderten, dieses Buch zu schreiben. Von den Mitarbeitern möchte ich Thomas Eltz hervorheben, der mir seit vielen Jahren mit kritischen Kommentaren hilft, sowie Susanne Wacht, Helge Knüttel, Thekla Dinkel, Maike Pohl, Franziska Wolter,

Hakan Beseoglu, Vanessa Piorek, Vanessa Weineck, Christina Blut, Jeanne Wilbrandt, Eva Girgel, Dennis Fels, Mark Harrison und Katrin Unseld, die an entscheidenden Forschungsarbeiten über Mimikry-Phänomene beteiligt waren. Zahlreiche Kollegen und Studenten haben mir durch Diskussionen über Mimikryfragen geholfen. Die Bildautoren Lincoln Brower, David Burdick, Dietrich Burkhardt, Harald Divossen, Fanghong, Günter Gerlach, Hugs Granny, Hans-Joachim Hermann, Kay Holekamp, Lonnie Huffman, Frances Irish, Thomas van de Kamp, Karl-Heinz Jungfer, Simon Koopmann, Werner Kunz, Keven Law, Ingrid de la Motte, Peter Mullen, Piccolo Namek, Georg Pohland, Bitty Roy, Leo Rupp, Dirk Louis Schorkopf, Toshio Sekimura, Kim Steiner, Eva Stolzenberg, Jeanne Wilbrandt, Hans Wilps und Peter Wirtz haben mit ihrer Bereitschaft zum Abdruck von Fotos gut sichtbare Spuren in diesem Buch hinterlassen. Einige Zeichnungen haben Marita Lessens, Karin Kiefer und Barbara Lentjes eigens für dieses Buch angefertigt. Monika Haardt hat die Rohfassung des Manuskripts bearbeitet. Stefan Lötters und Gerold Schipper haben hilfsbereit dazu beigetragen, dass der Pfeilgiftfrosch *Ranitomeya imitator* im Buch zu sehen ist. Philipp Brandt hat eine frühere Version des Manuskriptes kritisch durchgearbeitet. Rainer Aschemeier hat als Lektor der Wissenschaftlichen Buchgesellschaft die Fertigstellung des Buches kompetent unterstützt und mit vielen Informationen, Tipps und Ratschlägen geholfen.

Für isi, Caro und Jo

Vorwort

Was wir mit eigenen Augen gesehen haben, halten wir gemeinhin für wahr. Die fesselnde Realität von Bildern – als Fotos, Kino- oder Fernsehfilm – ist für uns Menschen überwältigend. Auch wenn ein Sachverhalt nur schwarz auf weiß gedruckt zu sehen ist – wie in Dokumenten, Verträgen, Akten, Zeitungsberichten oder Büchern – wirkt er doch echter und verlässlicher als dieselbe Information durch ein akustisches Medium. Besonders sensibel reagieren wir daher, wenn wir unseren Augen nicht mehr trauen können. Wo eben scheinbar nur Dickicht war, bewegt sich plötzlich ein gefährliches Tier; ein giftiger Pilz sieht einem Speisepilz zum Verwechseln ähnlich; das grüne Blatt entpuppt sich bei Berührung als eine Heuschrecke. Die Natur ist voller Anpassungen, die ihren Träger tarnen, seine Gefährlichkeit nur vortäuschen, seinen Angreifer warnen oder in eine Falle locken oder sogar einem Artgenossen etwas vorgaukeln. Um die sinnverwirrenden Anpassungen von Pflanzen, Tieren und Mensch anschaulich vorzustellen, habe ich die eingängigen Beispiele optischer Tarnung und Mimikry überrepräsentativ häufig ausgewählt und versucht, die Evolution von Anpassungen zum Warnen, Tarnen und Täuschen nachzuzeichnen. Chemische oder gar akustische Tarnung und Mimikry sind wohl nicht nur seltener, sondern auch weniger gut erforscht und werden daher hier weniger berücksichtigt.

Als „Augentiere“ verstehen wir visuelle Mimikry besonders gut. Doch viele Tiere kommunizieren mit und orientieren sich auch mit akustischen, chemischen, taktilen oder gar elektrischen Signalen. Es kann daher nicht verwundern, dass es auf allen Sinneskanälen auch zu Täuschungen kommt. Selbst wir Menschen sind anfällig für Mimikrytäuschungen in verschiedenen Sinnesmodalitäten. Auch wenn uns nichts sofort einfällt – Mimikry ist uns schon in der Märchenwelt begegnet: Sie erinnern sich sicher an den Wolf, der mit Mehl die Pfote weiß färbt, um den sieben Geißlein ihre eigene Mutter vorzutäuschen. Schließlich frisst er Kreide, um die helle Stimme einer Geiß zu imitieren. Oder Sie erinnern sich an Hänsel, der der Hexe einen Knochen statt seinem Finger vorhält, um vorzutäuschen, er sei noch ganz mager. Täuschen auf mehreren Sinneskanälen findet auch im alltäglichen Leben statt. Wattierte Schultern täuschen

einen athletischen Körper vor. Parfüms statt uns mit täuschenden, verführerischen Düften aus.

Weil wir Menschen uns in der Regel auf unsere Sinne verlassen können, neigen wir dazu, bei Tieren dieselben Sinnesleitungen wie bei uns selbst zu vermuten. Das gilt insbesondere für den optischen Sinn. Wir Menschen sind, wie gesagt, Augentiere und wählen für viele Tätigkeiten die Zeit des Tageslichtes oder gestalten im Dämmerlicht oder Dunkel mittels künstlicher Lichtquellen die Bedingungen möglichst tageslichtähnlich. Wir wollen und müssen unseren Augen trauen. Dennoch wissen wir auch um die Grenzen unserer visuellen Orientierung. Manche schnellen Bewegungen können wir nur in einer Zeitlupenwiederholung erkennen. Ultraviolettes Licht können wir im Unterschied zu vielen Tieren nicht sehen. Optische Täuschungen zeigen uns, wie fehleranfällig unsere visuellen Erkennungsmechanismen sind. Unser leistungsfähiges Hirn bildet einen starken Informationsfilter, der beispielsweise Kontraste verstärken kann, uns aber auch anfällig macht, Objekte zu übersehen, die keinen Kontrast zu ihrer Umgebung haben. Unser Gehirn erleichtert auch die Personenerkennung, indem bestimmte Muster als Gestalten und Gesichter interpretiert werden. Das kann nachts allein im Wald unangenehm werden, wenn wir überall Gestalten wännen.

Ein drastisches Beispiel: Das Linsenauge jedes Menschen und jedes Wirbeltieres besitzt einen so genannten blinden Fleck, an dem die Augennerven durch die Netzhaut vom Auge zum Gehirn herausgeführt werden. An diesem blinden Fleck ist kein Platz für Lichtsinneszellen und daher sind wir an dieser Stelle im Auge vollkommen blind. Nur weil unser Gehirn visuelle Informationen aus der Umgebung des blinden Fleckes auch für den Ort des blinden Fleckes „berechnet“, haben wir keinen schwarzen Fleck in unserem Gesichtsfeld, wohl aber können wir Objekte, die sich genau dort befinden, nicht sehen.

Viele Fallstudien über Täuschungsphänomene in der Natur berichten von unvorstellbaren Besonderheiten, mit denen diese Täuschungen gelingen. Die unterschiedlichen Mechanismen der Sinnestäuschung lassen sich meines Erachtens nicht allesamt unter dem Begriff Mimikry einordnen. Ich habe ver-

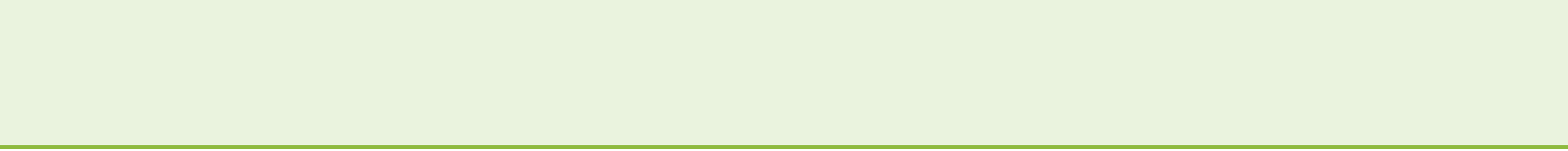
sucht, die Sinne des natürlichen Betrachters in den Vordergrund zu stellen und in jedem Fallbeispiel zu fragen, ob es sich um Signale handelt, auf die der Sender eine Antwort erwartet oder nicht und ob der Empfänger getäuscht wird oder nicht.

Die Fähigkeit von Chamäleons zur Änderung der Körperfarbe kann beispielhaft die Bedeutung von Farben und Farbmustern erklären. Da dunkle Farben Licht absorbieren und helle Farben es reflektieren, besteht ein Einfluss der Körperfarbe auf die Thermoregulation dieser wechselwarmen Tiere; je dunkler sie gefärbt sind, desto leichter erwärmen sich die Tiere im Sonnenlicht. Chamäleons kommunizieren auch über Körperfarbmuster mit ihren Artgenossen. Die Fähigkeit zum Farbwechsel wurde im Kontext der Kommunikation evolviert; die Körperfarbe wird als Signalträger sowohl zur Anlockung von Paarungspartnern als auch zur Abschreckung von Rivalen eingesetzt. Chamäleons können jedoch ihre Körperfarbe auch der Umgebung anpassen und

sich dadurch tarnen oder bei entsprechender Körperform sogar ein Blatt imitieren.

Um Sie vertraut zu machen mit Begriffen wie Tarnung, Warnung, Mimese, Mimikry, Signalnormierung und sensorischer Ausnutzung habe ich ein einleitendes Kapitel vorangestellt, das gewissermaßen im Schnelldurchgang die Begriffe einführt.

Die Beschreibung von Mimikrysystemen lebt vom Verhalten der beteiligten Lebewesen und ihrer Einordnung in das Evolutionsgeschehen. Zur kurzen und prägnanten Formulierung ist manchmal eine interpretative Sprache besser geeignet, die aber nicht suggerieren soll, dass die Evolution nach einem Plan ablaufe. Strategie und Taktik, Gewinnstreben und Kostenvermeidung dienen als Metaphern, die komplizierte Evolutionsereignisse beschreiben, die stets nach dem gleichen Muster ablaufen: Individuen mit vorteilhaften erblichen Eigenschaften haben einen größeren Fortpflanzungserfolg gegenüber Artgenossen ohne diese Eigenschaften.



Täuschung in der Natur



Schnelldurchgang durch den Begriffsdschungel der Täuschung

Vielfalt der Täuschungsphänomene

Die Natur ist voll von Kopien, Imitationen und Nachahmungen. Die dadurch entstehenden Ähnlichkeiten zwischen nicht verwandten Organismen oder zwischen Organismen und Umwelt sind relevant für die in diesem Buch behandelten Themen, wenn sie zu einer Verhaltensänderung des Betrachters führen. Dazu kommt es letztlich bei Tieren, die sich in ihrer Umwelt mit ihren Sinnesorganen orientieren. Da die ursächlichen Phänomene für diese Verwechslungen sehr vielfältig sind, halte ich es für günstig, sich zunächst die verwendeten Begriffe anzulesen. So werden Missverständnisse von vornherein vermieden und beim späteren vertieften Lesen über ein bestimmtes Verwechslungsphänomen sind schon die anderen, oft gar nicht so einfach abgrenzbaren Phänomene im Hinterkopf; zumal viele Begriffe von anderen Autoren anders definiert werden.

Die Begriffe Warnen, Tarnen und Täuschen bezeichnen ungewöhnliche Seiten der Kommunikation im Pflanzen- und Tierreich. Es lohnt sich, zum besseren Verständnis die Perspektive des Signalempfängers einzunehmen. Der Einfachheit halber sollen hier zunächst nur Beispiele der visuellen Kommunikation behandelt werden; zum einen, weil die Begrifflichkeit häufig an visuelle Kommunikation angepasst ist, zum anderen, weil Beispiele der chemischen, akustischen oder taktilen Kommunikation zum guten Verständnis visualisiert werden müssen oder nur mit zusätzlichen Hilfsmitteln gut erklärbar sind. Prinzipiell finden die beschriebenen Formen der Warnung, Tarnung und Täuschung aber auf allen Sinneskanälen statt. Viele Begriffe, so auch Warnen, Tarnen und Täuschen, werden auch umgangssprachlich vielseitig und vieldeutig verwendet,

beschreiben aber im Kontext der Biologie ein eindeutig definiertes System.

Tarnung bedeutet aus der Sicht des Signalempfängers oder Betrachters, dass er einen Zielorganismus oder ein Zielobjekt weniger gut entdeckt, weil es getarnt ist, indem es sich von der Färbung des Hintergrundes kaum unterscheidet: Beispielsweise ist eine grüne Heuschrecke, die sich farblich nicht von dem Blatt unterscheidet, auf dem sie sitzt, schwer zu entdecken und daher vor einem Prädatoren getarnt (►1). Eine Schmetterlingsraupe, die in Form und Färbung einem Vogelkothäufchen gleicht, ist zwar unter Umständen leicht zu sehen, aber nur schwer als solche zu erkennen, besonders dann, wenn sie sich nicht bewegt und dort ist, wo ein Vogel ein Kothäufchen hinfallen lassen kann (►1). Diese besondere Form der Tarnung durch die Nachahmung von für den Signalempfänger „uninteressanten“ Objekten heißt **Mimese**. **Warnsignale** sind aus der Sicht des Signalempfängers solche, die er mit Ungenießbarkeit oder Giftigkeit assoziiert; sie können eine angeborene Vermeidung bewirken; häufiger aber muss der Signalempfänger den Zusammenhang zwischen Warnsignal und Ungenießbarkeit durch besonders einprägsame Signalfarben erst lernen. Das gelb-schwarze Streifenmuster der Wespen und Bienen ist ein auffälliges und einprägsames Muster, das viele insektenfressende Tiere nach schmerzhaften Erfahrungen mit Ungenießbarkeit assoziieren (►1). **Mimikry** ist eine Signalfälschung, bei der der Signalempfänger nicht zwischen dem ursprünglichen Signal, dessen Sender als Vorbild bezeichnet wird, und dem imitierten Signal, dessen Sender als Nachahmer bezeichnet wird, unterscheidet. Mimikrysysteme, in denen das Vorbild für den Signalempfänger ungenießbar oder gefährlich



◀ 1 Warnen, Tarnen, Täuschen in der Übersicht. Getarnte grüne Larve eines Heupferdes (*Tettigonia*) auf einem grünen Blatt (oben links). Gut sichtbare Raupe eines Ritterfalters (*Papilio*) mit Vogelkot-Mimese (oben rechts). Deutsche Wespe (*Vespa germanica*) signalisiert ihre Gefährlichkeit mit auffälligen Warnfarben (Mitte links). Chamaeleonfliege (*Stratiomys chamaeleon*) imitiert die Wespentracht (Mitte rechts). Die wehrhafte Wespenbiene (*Nomada lathburiana*) nutzt dasselbe Warnsignal wie viele Wespen (unten links). Die Wald-Witwenblume (*Knautia dipsacifolia*) und die nektarlose Kugelorchis (*Traunsteinera globosa*) gehören zu verschiedenen Pflanzenfamilien und sind schwer unterscheidbar (unten rechts, von links).

Ausnutzung imitiert ein Nachahmer ein bestimmtes Vorbild, setzt sein nachgeahmtes Signal aber in einem anderen Kontext ein, sodass der Signalempfänger darauf anders reagiert als auf das Vorbild. Ein Beispiel stellen maulbrütende Buntbarsche dar; bei vielen Arten weisen die Männchen Signalstrukturen auf, die wie Eier aussehen. Die Weibchen schnappen nach ihren eigenen Eiern, um sie zur Besamung und Brutpflege ins Maul aufzunehmen, nicht jedoch nach den Eiimitationen auf der Analflosse der Männchen. Die Männchen wirken, wie Partnerwahlexperimente zeigen, wohl einfach attraktiver, wenn sie dieses für das Weibchen so wichtige Locksignal eines Eigeleges imitieren.

Die vorstehend genannten Begriffe dienen dazu Phänomene zu beschreiben, die sich nicht immer eindeutig gegeneinander abgrenzen lassen. Bei zwei ähnlich aussehenden Schmetterlingen halten wir den giftigen für das Vorbild und den genießbaren für den Nachahmer. Sind beide Schmetterlinge gleichermaßen giftig, liegt eine Signalnormierung vor; unklar bleibt also der gar nicht so seltene Fall eines stärker giftigen und eines weniger giftigen Schmetterlings, zumal die Giftwirkung für verschiedene Prädatoren unterschiedlich sein kann. Ein weiteres Problem ist die Ähnlichkeit aufgrund von Verwandtschaft: So ist die Ähnlichkeit zwischen der Deutschen Wespe und der Gemeinen Wespe schon durch ihre enge Verwandtschaft innerhalb der Kurzkopfwespen zu erklären. Auch die Ähnlichkeit zwischen den giftstachelbewehrten Wespenarbeiterinnen und der Wespenkönigin mit ihren harmlosen Männchen kommt durch Verwandtschaft zustande, obwohl auch sie als innerartliches Mimikrysystem betrachtet werden könnten.

und der Nachahmer genießbar oder ungefährlich ist, können wir als **Schutzmimikry** zusammenfassen (▶ 1). Imitiert der Nachahmer Signale, die den Signalempfänger wie die des Vorbildes anlocken, handelt es sich um **Lockmimikry**. Nektarlose Orchideen, deren Blüten denen nektarreicher Pflanzen ähneln, sind ein typisches Beispiel für Lockmimikry bei Blütenbesuchern (▶ 1). Wenn Vorbild und Nachahmer eines Mimikrysystems derselben Art angehören sprechen wir von **Automimikry**. Erstaunlich häufig werden sogar Artgenossen durch automimetische Signale getäuscht. Der Unterschied zwischen Mimikry und Signalnormierung besteht darin, dass bei **Signalnormierung** der ein Vorbild imitierende Nachahmer den Signalempfänger nicht täuscht; etwa wenn eine mit Giftstachel bewehrte Biene eine mit Giftstachel bewehrte Wespe imitiert und den Signalempfänger durch diese Warnfärbung vor einer realen Gefahr warnt (▶ 1). Bei der **sensorischen**

Die meisten der täuschenden Nachahmungen stellen Strategien dar. Dabei handelt es sich um erbliche Anpassungen. Im Unterschied dazu sind Taktiken individuell wählbare Verhaltensweisen. Taktiken, die darin bestehen, Objekte oder Organismen nachzuahmen und zur Manipulation eines Signalempfängers einzusetzen, sind vergleichsweise selten. Ein Affe, der einen Alarmruf, ohne dass eine Gefahr vorhanden wäre, nutzt, um seine Gruppenmitglieder kurzzeitig in die Flucht zu treiben und in dieser Zeit Nahrung an sich zu nehmen, ist ein geeignetes Beispiel. An dieser Stelle möchte ich auch darauf hinweisen, dass alle Verkleidungen des Menschen zu den nachahmenden Täuschungstaktiken zählen, egal ob sich ein Jäger im Büffelfell an eine Büffelherde anschleicht oder ein Hauptmann von Köpenick einen ganzen Stadtteil autoritätsgläubiger Menschen durch eine Hauptmannsuniform zum Narren hält.

Vorbild, Nachahmer und Signalempfänger in Mimikrysystemen

Die Perspektive und das Verhalten des Signalempfängers bilden die Grundlage für die Unterscheidung verschiedener Mimikryformen. Die Reaktion des Signalempfängers kann aus einer Hinwendung zum Sender bestehen. Diese Form wird als Lockmimikry, aggressive Mimikry oder nach ihrer Entdeckerin Elizabeth G. Peckham als *Peckham'sche Mimikry* bezeichnet. Ein bekanntes Beispiel für Lockmimikry stellen die Eier des Kuckucks dar, die in der Färbung jeweils den Eiern des Wirtsvogels gleichen, in dessen Nest das Kuckucksweibchen die Eier gelegt hat. Die Wirtseimimikry sorgt dafür, dass der getäuschte Wirtsvogel das Kuckucksei ausbrütet.

Die Reaktion des Signalempfängers kann auch aus einer Abwendung oder Vermeidung bestehen. Das ist die typische Form der Schutzmimikry, die nach ihrem Entdecker Henry Walter Bates auch *Bates'sche Mimikry* genannt wird. Wespen imitierende Schwebfliegen sind ein Beispiel für Schutzmimikry. In diesem Fall vermeidet ein erfahrener insektenfressender Vogel die auffällig gezeichneten giftstachelbewehrten Wespen ebenso wie die harmlosen Nachahmer.

Weisen mehrere ungenießbare Arten dasselbe Warnsignal auf, spricht man von Signalnormierung. Ein typisches Beispiel bilden ähnlich aussehende wehrhafte Wespenarten, die dasselbe Warnsignal senden, jedoch dem Signalempfänger eine Wehrhaftigkeit nicht vortäuschen, sondern ehrlich anzeigen.

Glossar der Begriffsdefinitionen über Täuschung in der Natur	
Die zur Beschreibung von Mimikrysystemen und Täuschungsphänomenen relevanten Begriffe werden in der folgenden Übersicht erläutert:	
Mimikry	Signalfälchung
Mimikrysystem	besteht aus mindestens 2 Signalsendern und 1 Signalempfänger
Vorbild	ursprünglicher Signalsender eines Mimikrysystems
Nachahmer	(Mimet) neu entstandener Signalsender eines Mimikrysystems (hat Vorteile von der Nachahmung des Vorbildes)
Signalempfänger e. Mimikrysystems	reagiert in gleicher Weise auf Vorbild und Nachahmer und wird dadurch getäuscht
Mimikryring	großes Mimikrysystem mit mehreren Vorbildern
Mimikrykomplex	großes Mimikrysystem mit mehreren Mimikryringen
Lockmimikry	Signalempfänger reagiert mit Hinwendung auf Vorbild und Nachahmer; in der Literatur auch als Peckham'sche Mimikry oder aggressive Mimikry bezeichnet; Nachahmer imitiert Locksignale des Vorbildes, auf die der Signalempfänger anspricht
Schutzmimikry	Signalempfänger reagiert mit Vermeidung; in der Literatur auch als Bates'sche Mimikry bezeichnet; Nachahmer imitiert Warnsignale des Vorbildes, die der Signalempfänger meidet
Automimikry	(innerartliche Mimikry) Vorbild und Nachahmer gehören derselben Art an; auch ein einzelnes Individuum kann Vorbild und Nachahmer sein oder der Signalempfänger ein Artgenosse
Signalnormierung	mehrere Signalsender besitzen dasselbe Warnsignal keine Mimikry im Sinne obiger Definition; in der Literatur auch als Müller'sche Mimikry bezeichnet
Kryptische Färbung	Sender imitiert Hintergrund ohne Signalcharakter zur Tarnung
Mimese	Nachahmer imitiert Objekte ohne Signalcharakter zur Tarnung; keine Mimikry
Aposematische Färbung	Warnfärbung eines Signalsenders
Sensorische Ausnutzung	Signalempfänger reagiert unterschiedlich auf Vorbild und Nachahmer. Begriffe wie Sensorische Falle und Sensorische Ausbeutung werden in der Fachliteratur teils synonym, teils mit unterschiedlichen Gewichtungen verwendet

Man sollte hier von Signalnormierung sprechen und nicht den älteren und irreführenden Begriff *Müller'sche Mimikry* (ursprünglich nach Johann Friedrich Theodor Müller benannt) verwenden.

In der wissenschaftlichen Fachliteratur finden sich zahlreiche weitere Mimikrybezeichnungen, meist in Verbindung mit dem Namen ihres Entdeckers (Pasteur 1982). Es handelt sich jedoch fast ausnahmslos um Spezialfälle, bei denen Vorbild, Nachahmer und/oder Signalempfänger derselben Art angehören. Diese Spezialfälle lassen sich jedoch ohne weiteres den genannten Grundtypen von Mimikrysystemen zuordnen.

Vorbild, Nachahmer und Signalempfänger von Mimikrysystemen können wir in aller Regel jeweils einer Art zuordnen. Die klassischen Mimikrysysteme umfassen auch gerade drei Arten. Mimikrysysteme können jedoch auch weit mehr als drei Spezies umfassen, wenn mehrere Vorbilder, Nachahmer oder Signalempfänger beteiligt sind. Wir sprechen dagegen von *Automimikry*, wenn Vorbild und Nachahmer derselben Art angehören. Im Extremfall kann eine einzige Art zugleich Vorbild, Nachahmer und Signalempfänger sein, wie beispielsweise bei der Eimimikry der Buntbarschweibchen.

Entdeckungsgeschichte der Mimikry

Sir Henry Walter Bates

Als der englische Naturforscher Henry Walter Bates im Jahre 1860 von einer 11-jährigen Forschungsreise aus den tropischen Regenwäldern Brasiliens heimkehrte, trug er Brisantes in seinem Gepäck. Er entdeckte zusammen mit seinem Reisegefährten Alfred Russel Wallace, der unabhängig von Charles Darwin Grundzüge der Evolution entdeckte, nicht weniger als 14 000 neue Pflanzenarten und 8000 neue Insektenarten für die Wissenschaft. Zu seiner gesammelten Ausbeute zählten auch 94 Schmetterlingsarten, die er der Familie Heliconidae zurechnete. Bates ordnete das Material so wie die meisten Sammler – er steckte gleich aussehende Exemplare zusammen. Dann entdeckte er etwas Merkwürdiges: Unter vielen Exemplaren aus der Gattung *Ithomia* fand er auch einzelne Weißflinge (*Pieridae*) der Gattung *Leptalis*, die nur bei genauem Hinsehen als Weißflinge zu erkennen waren, denn die *Leptalis*-Schmetterlinge besaßen ein den *Ithomia*-Faltern zum Verwechseln ähnli-

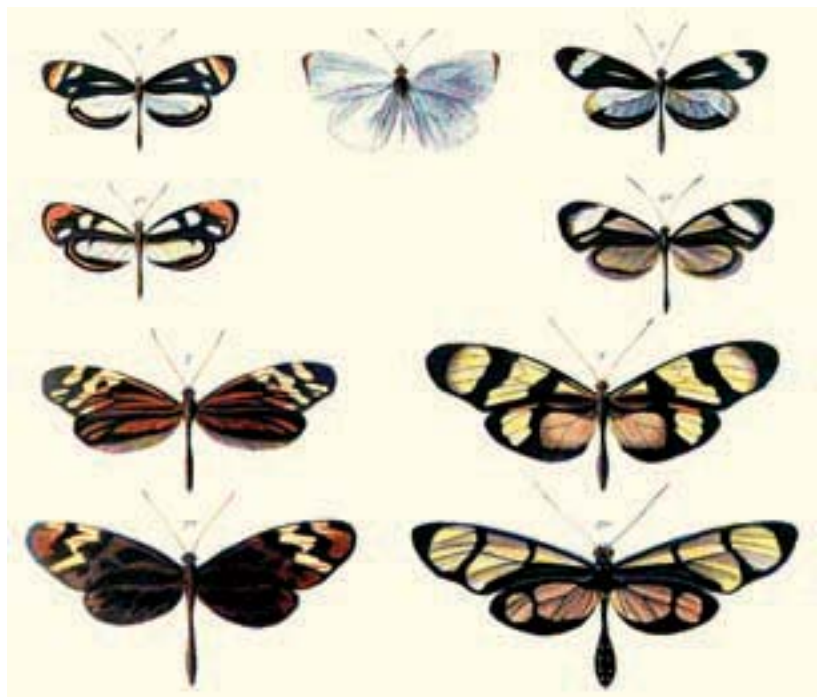
Kosten und Nutzen

Wie sind Kosten und Nutzen in Mimikrysystemen verteilt? Nur auf den ersten Blick scheint klar, dass der Nachahmer den Vorteil auf Kosten des Signalempfängers hat, während das Vorbild nicht benachteiligt ist. In einem typischen Schutzmimikrysystem kann jedoch ein häufig genießbarer Nachahmer den Signalempfänger zu häufigeren Angriffen auf das Vorbild motivieren, unter Umständen zu dessen Nachteil. Kompliziert sind die Verhältnisse, wenn der Signalempfänger es mit einem mäßig giftigen Nachahmer und einem stark giftigen Vorbild zu tun hat. Solch ein Mimikrysystem ist zwischen Schutzmimikry und Signalnormierung anzusiedeln. Sowohl die Giftigkeit von Vorbild und Nachahmer als auch die Häufigkeit von Vorbild und Nachahmer spielen ebenso eine Rolle wie der Hunger des Signalempfängers, der bei größerem Appetit die Genießbarkeit eines mäßig giftigen Nachahmers anders bewertet als in sattem Zustand. Rowland et al. (2007) haben mit Kohlmeisen und in Papier eingewickelten Mandelstückchen verschiedene Situationen getestet. Das bemerkenswerte Ergebnis besagt, dass unabhängig von der Dichte das giftige Vorbild durch den mäßig giftigen Nachahmer keinen Nachteil erfährt.

ches Flügelzeichnungsmuster. Auf seiner Reise konnte er feststellen, dass die *Leptalis*-Falter bestimmter Arten in unterschiedlichen Regionen unterschiedlich aussahen. Die *Ithomia*-Falter änderten sich ebenfalls und glichen stets den *Leptalis*-Faltern der Region. Dieser Fall fand sich aber nicht nur einmal, sondern wiederholt in seiner Sammlung. Andere *Leptalis*-Arten glichen weiteren *Ithomia*-Arten (►2) und stets stammten äußerlich ähnliche Formen aus demselben Gebiet. Außer *Leptalis* fand Bates gelegentlich weitere täuschend ähnliche Schmetterlingsarten aus ganz anderen Familien. An diesen Beispielen hat Bates (1862) nicht nur das Phänomen der Mimikry erkannt und erstmals beschrieben; er hat der Forscherwelt zugleich eines der kompliziertesten Mimikrysysteme erschlossen, das bis heute nicht vollständig aufgeklärt ist. Charles Darwin berichtete bereits 1859 in seinem epochalen Werk ›On the Origin of Species by Means of Natural Selection‹¹ von den Aufsehen erregenden Ergebnissen Bates' mit folgenden Worten:

¹ Die Entstehung der Arten durch natürliche Zuchtwahl.

„Es gibt noch andere merkwürdige Fälle, in denen große äußere Ähnlichkeit nicht durch Anpassung an ähnliche Lebensverhältnisse, sondern vorwiegend aus Schutzgründen entstanden ist. Ich meine die wunderbare, zuerst von Bates geschilderte Art und Weise, in der gewisse Schmetterlinge andere vollkommen verschiedene Arten nachahmen. Dieser vortreffliche Beobachter zeigte nämlich, dass in einigen Gegenden Südamerikas, wo sich z. B. in großen Schwärmen eine *Ithomia* tummelt, häufig ein anderer Schmetterling (*Leptalis*) mitten unter diesen Schwärmen vorkommt; und dieser ähnelt in jeder Schattierung, in jedem Streifen der Zeichnung, sogar in der Flügelform der *Ithomia* derart auffallend, dass Bates sich trotz seines durch elfjährige Sammeltätigkeit geschärften Blicks mehrfach täuschte. Wenn man die gefangenen Nachahmer und Vorbilder vergleicht, so zeigt sich, dass sie im Körperbau wesentlich voneinander abweichen und nicht nur verschiedenen Gattungen, sondern oft auch verschiedenen Familien angehören. Wäre diese Mimikry nur ein oder zweimal vorgekommen, so hätte man darüber wie über ein seltsames Zusammentreffen hinwegsehen können. Allein wenn wir weiter Umschau halten, so finden wir in derselben Gegend eine andere nachahmende und eine andere nachgeahmte Art, die gleichfalls den erwähnten beiden Gattungen angehören und gleichfalls einander sehr ähnlich sind. Im Ganzen wurden nicht weniger als zehn Gattungen bekannt, die andere Schmetterlinge nachahmen, und zwar bewohnten in allen Fällen die Nachahmer und Nachgeahmten das gleiche Gebiet; nie fand man einen Nachahmer entfernt von seinem Vorbilde leben. Die Nachahmer sind fast immer selten, während die Vorbilder fast immer in Schwärmen auftreten. In demselben Bezirk, in dem eine *Leptalis* eine *Ithomia* nachahmt, finden sich zuweilen sogar noch andere Schmetterlinge, die dieselbe *Ithomia* nachahmen, sodass man an demselben Fleck drei Gattungen von Tagsschmetterlingen und sogar einen Nachtfalter finden kann, die alle einem Schmetterling ähneln, der einer vierten Gattung angehört. Besonders merkwürdig ist, dass viele der Nachahmer von *Leptalis* und viele der nachgeahmten Arten durch verschiedene Übergangsformen als bloße Varietäten festgestellt werden können, während andere zweifellos verschiedene Arten sind. Warum bezeichnet man aber gerade die eine Form als Vorbild und die andere als Nachahmer? Bates antwortet darauf befriedigend durch den Hinweis, dass



▲ 2 Äußerlich ähnliche, aber nicht verwandte Schmetterlinge, entdeckt von Henry Walter Bates. 4 *Leptalis theonoë* var. *leuconoë*, 4a *Ithomia ilderdina*, 5 *Leptalis nehemia*, 6 *Leptalis theonoë* var. *argochloë*, 6a *Ithomia virginia*, 7 *Leptalis amphione* var. *egaenia*, 7a *Mechanitis polymnia* var. *egaenia*, 8 *Leptalis orise*, 8a *Methona psidii*. Die Gattung *Leptalis* gehört in die Familie der Weißlinge (Pieridae); die Gattungen *Ithomia*, *Mechanitis* und *Methona* gehören zu den giftigen Heliconiden (Heliconidae). (Nach Bates 1862)

die nachgeahmte Form das gewöhnliche Kleid ihrer Gruppe trage, während die Nachahmer ihr Kleid verändern und ihren nächsten Verwandten unähnlich sind . . . Es drängte sich nun zunächst die Frage auf, warum bestimmte Tag- und Nachtschmetterlinge so oft das Kleid einer ganz anderen Form anlegten, und warum die Natur sich zum großen Erstaunen der Naturforscher überhaupt zu einer derartigen Komödie herbeiließ. Bates fand auch dafür zweifellos eine richtige Erklärung. Die nachgeahmten Formen, die immer sehr zahlreich auftreten, wissen gewöhnlich irgendeiner sie ständig bedrohenden Vernichtung zu entgehen (sonst könnten sie ja nicht so zahlreich vorhanden sein), und es sind tatsächlich viele Beweise dafür gesammelt worden, dass sie Vögeln und anderen Insekten fressenden Tieren widerwärtig sind. Die in demselben Bezirk lebenden Nachahmer dagegen sind verhältnismäßig selten und gehören auch seltenen Gruppen an; sie müssen also wohl von gewissen Gefahren bedroht und de-

zimiert worden sein, weil sie sich andernfalls (nach der Zahl der Eier zu urteilen, die alle Schmetterlinge legen) in drei oder vier Generationen über das ganze Gebiet ausbreiten würden. Wenn nun ein Mitglied dieser verfolgten und seltenen Gruppen derart das Gewand einer gut geschützten Art anzulegen weiß, dass es regelmäßig das geübte Auge eines Entomologen täuscht, so wird es häufig auch feindselige Vögel und Insekten zu täuschen vermögen und dadurch oft der Vernichtung entgehen. Man kann fast sagen, dass Bates tatsächlich den Prozess verfolgt hat, durch den die Nachahmer den Nachgeahmten so ähnlich werden, denn er entdeckte, dass einige der so viele andere Schmetterlinge nachahmenden *Leptalis*-Arten außerordentlich stark variieren. In einer Gegend fand er verschiedene Varietäten, von denen nur eine in gewissem Grade der gemeinen *Ithomia* desselben Bezirkes glich. In einer anderen Gegend gab es zwei oder drei Varietäten, von denen eine häufiger vorkam als die andere, und diese ahmte eine andere Form von *Ithomia* täuschend nach. Aus alledem schloss Bates, dass die *Leptalis* zuerst nur variierte und dass eine Varietät, die zufällig einem denselben Bezirk bewohnenden häufigen Schmetterling ähnlich wurde, infolgedessen besser gedieh und weniger gefährdet war; sie hatte also mehr Aussicht, den feindlichen Vögeln und Insekten zu entgehen und wurde häufiger erhalten als andere. Die weniger vollkommenen Ähnlichkeitsgrade wurden in jeder Generation wieder ausgemerzt, und nur die anderen blieben zur Fortpflanzung zurück.“

„Wir haben also hier ein vorzügliches Beispiel von natürlicher Zuchtwahl“, kommentierte Darwin die Ergebnisse von Henry Bates. Mimikry musste als geradezu ideales Prüffeld der Darwin'schen Evolutionstheorie angesehen werden. Aus der natürlichen Variabilität in der Nachahmerart war unter dem Selektionsdruck der Nachahmung von visuellen Signalen regional verschiedener Vorbilder ein Farbpolymorphismus großen Ausmaßes entstanden. Unter Farbpolymorphismus versteht man das Auftreten von Morphen einer Art, die sich in ihrem genetisch determinierten, also erblichen Farbmuster unterscheiden. Im Gegensatz zur Variabilität, die die natürliche, kontinuierliche Verteilung der Merkmalsausbildung unter den Individuen einer Art beschreibt, bezeichnen wir mit Polymorphismus das Vorkommen von mehreren eindeutig unterscheidbaren, distinkten Formen von Individuen einer Art, die nicht über Zwischenformen verbunden

sind. (Morphen = verschiedene Erscheinungsformen einer Art; am häufigsten sind die Geschlechtsmorphen „Männchen“ und „Weibchen“, häufig sind Farbmorphen, Größormphen, usw.). Zu den von Bates gefundenen Farbmorphen sind bis heute noch weitere hinzugekommen. Das Eingängige an diesen von Bates geschilderten Mimikryfällen ist, dass die Evolutionsrichtung vorgegeben ist – hin zu immer größerer und auch für den Menschen beobachtbarer Ähnlichkeit mit den Vorbildern –, was sonst in der Evolution nicht vorkommt. Manche Nachahmer sind so weit entwickelt, dass sie vom Signalempfänger regelmäßig mit dem Vorbild verwechselt werden. Trotzdem kommt es nicht zum Stillstand der Evolution des Nachahmers. Dadurch, dass das Vorbild sich während der Evolution weiter verändert, kommt die Anpassung des Nachahmers an das mimetische Vorbild nicht zum Erliegen.

Nachdem Bates im Jahre 1862 den Begriff „Mimikry“ geprägt hatte für das von ihm beobachtete Phänomen, dass für manche Tiere schmackhafte Schmetterlinge als Nachahmer des Flügelfarbmusters von ungenießbaren Schmetterlingen auftreten, wurden in den folgenden Jahrzehnten immer mehr Phänomene von Tarnung, Nachahmung, Täuschung und Betrug im Tier- und Pflanzenreich mit dem Begriff Mimikry belegt. Die klassischen Mimikryfälle, die jeweils nach ihren Entdeckern Bates, Peckham und Müller benannt sind, werfen auch heute noch hochaktuelle Fragestellungen auf. Zu der schnell ausufernden Anzahl prinzipiell verschiedener Mimikrysysteme haben sicher die engen Definitionen beigetragen. Bereits Bates' Reisegefährte Wallace merkte an, dass Bates den Begriff Mimikry nur auf Ähnlichkeiten zwischen Tierarten angewandt haben wollte. Wie also die Ähnlichkeit zwischen Tier und Pflanze, oder zwischen Artgenossen benennen oder die zwischen zwei giftigen Tierarten oder zwischen zwei schmackhaften? Es folgte eine Inflation der Namen für Mimikrysysteme, wiederum nach ihren Entdeckern Wasmann, Mertens, Dodson, Kirby, Pyanne, Vavilov, Gilbert und Brower – um nur die wichtigsten zu nennen – benannt.

Signalnormierung oder Müller'sche Mimikry

„Fritz“ (eigentlich Johann Friedrich Theodor) Müller, ein nach Brasilien ausgewanderter Deutscher, der sich als ausgezeichnete Naturforscher von Darwin die Ehrenbezeichnung eines „Fürsten der Beobachter“ verdiente, entdeckte einen Fall von