

**Analyse von Farbmustern und Verhaltensweisen
bei Tieren im Regenwald Costa Ricas
auf der Grundlage von Studien an Tagfaltern
(Lepidoptera: Nymphalidae: Ithomiinae, Brassolinae)
und deren multimediale Darstellung
im “Mediendom”**

Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Christian-Albrechts-Universität
zu Kiel

vorgelegt von

Hannes Petrischak

Kiel

2003

“Ein ungeübtes Auge vermag die sagenhafte Vielfalt des tropischen Regenwaldes vielleicht gar nicht wahrzunehmen. Abgesehen von Bäumen mit Brettwurzeln, ein paar Palmen, Lianen und gelegentlich Epiphyten - Pflanzen, die auf anderen wachsen - sieht der Wald nach allen Richtungen hin gleich aus... Man hört das Zirpen und Summen von Insekten und ab und zu das Rufen von Vögeln, die Tiere selbst scheinen jedoch unsichtbar.”

(TERBORGH 1993)

“Die klassischen Mimikry-Fälle, die jeweils nach ihren Entdeckern benannt sind, werfen auch heute noch hochaktuelle Fragestellungen auf. Es scheint, als ob ihre Entdecker zunächst nur einen Zipfel eines komplexen Zusammenhangs greifen konnten.”

(LUNAU 2000a)

“With a little time and patience, anyone is capable of taking very good photographs of butterflies. Such photographs are extremely useful for information retrieval, lectures, articles, and are a pleasure to look at, since they recall to observations made on that particular day.”

(DEVRIES 1987)

Inhaltsverzeichnis

1	Einleitung	6
2	Einführung: Untersuchungsgebiet und Tagfalterfauna	9
2.1	Charakterisierung Costa Ricas unter geologischen und klimatischen Gesichtspunkten	9
2.2	Die Tagfalterfauna Costa Ricas	10
3	Material und Methoden	11
3.1	Technische Ausrüstung für die Arbeiten in Costa Rica	11
3.2	Die Beobachtungsorte	11
3.3	Beobachtungs- und Bestimmungsmethoden, Experimente und Schwierigkeiten	13
4	Ergebnisse	15
4.1	Die Mimikry-Ringe der “Tigerstreifen”-Falter	15
4.1.1	Charakterisierung der beteiligten Arten	15
4.1.2	Lichtflecken als Reviere der “Tigerstreifen”-Falter	17
4.1.2.1	Allgemeine Beobachtungen	17
4.1.2.2	Interspezifische Interaktionen in den Lichtflecken	18
4.1.2.3	Intraspezifische Interaktionen bei <i>Dircenna relata</i> in den Lichtflecken	19
4.1.2.4	Der auslösende Reiz für den Anflug von <i>Dircenna relata</i>	20
4.2	“Transparent”-Komplexe	20
4.3	Weitere Beobachtungen zum Verhalten der Ithomiinae (Nymphalidae)	21
4.3.1	Vogelkot und tote Insekten als Nahrungsquelle	21
4.3.2	Der Einsatz von Duftschuppen	22
4.4	Entwicklung, Gestalt und Farbmuster einiger Arten der Brassolinae (Nymphalidae)	23
4.4.1	Der Lebenszyklus von <i>Caligo eurilochus sulanus</i> Fruhstorfer, 1904	23
4.4.2.	<i>Caligo illioneus oberon</i> Butler, 1870	25
4.4.3	<i>Caligo atreus dionysos</i> Fruhstorfer, 1912	25
4.4.4	<i>Opsiphanes quiteria quirinus</i> Godman & Salvin, 1881	26

	Farbtafeln (Abb. 9-70)	27
5	Diskussion	68
5.1	Die “Tigerstreifen”-Komplexe: Müller’sche oder Bates’sche Mimikry?	68
5.1.1	Vorbemerkungen zur Fragestellung	68
5.1.2	Herkunft der Ungenießbarkeit bei den Ithomiinae und ihrer Schwestergruppe, den Danainae	68
5.1.3	Müller’sche Mimikry und Automimikry	69
5.1.4	Einordnung der beteiligten Melitaeinae und Dismorphiinae: “quasi-Bates’sche Nachahmer”	70
5.2	Mimikry-Komplexe und die Schichtung des Waldes: Warnung und Tarnung	72
5.2.1	Sympatrische Mimikry-Komplexe in Costa Rica und anderen Regionen der Neotropis	72
5.2.2	Mögliche Ursachen für die Existenz sympatrischer Mimikry-Ringe	73
5.2.3	Argumente für die “Tarnung vor der Warnung” am Beispiel des “Transparent”-Komplexes	74
5.3	“Lichtflecken-Falter” im Tiger-Gewand: Schmetterlinge verteidigen Territorien	74
5.3.1	<i>Perching</i> und territoriales Verhalten	74
5.3.2	Die Funktionen der Farbmuster	76
5.3.3	Abschließende Bemerkungen	77
5.4	Duftschnuppen der Ithomiinae: Chemische Kommunikation bei ungenießbaren Faltern	78
5.4.1	Androkonien und die Funktionen der Pheromone	78
5.4.2	Pheromone und Mimikry	79
5.5	Die Funktion der Warntracht bei der Nahrungsaufnahme der Ithomiinae	79
5.5.1	Vogelkot als wichtige Ressource für die Reproduktion	79
5.5.2	Ein Vergleich mit den Heliconiinae	80
5.5.3	Die Bedeutung der Warntracht	80
5.6	Mimese und sekundärer Schutz bei den Brassolinae	81
5.6.1	Die Augenflecken der <i>Caligo</i> -Arten: Wessen Augen werden imitiert?	81
5.6.2	Tarnungsprinzipien bei den Raupen und Puppen der Brassolinae	82
5.7	Warnung, Tarnung, Täuschung: Vergleiche mit anderen Tiergruppen	83
5.7.1	Korallenschlangen-Mimikry	83
5.7.1.1	Beispiele für die “Korallentracht” bei Schlangen	83
5.7.1.2	Bates’sche oder Mertens’sche Mimikry?	83
5.7.1.3	Parallelen zum “Tigerstreifen”-Komplex der Schmetterlinge	84
5.7.2	<i>Dendrobates pumilio</i> (Anura: Dendrobatidae)	85
5.7.2.1	Die Warntracht	85
5.7.2.2	Herkunft und Wirkung des Giftes	85
5.7.2.3	Territoriales Verhalten	85
5.7.2.4	Parallelen zu Farbmuster und Verhalten von <i>Dircenna relata</i> (Ithomiinae)	86

5.7.3	Biotoptracht bei Vögeln	87
5.7.4	Beispiele für Rinden-, Ast- und Blattmimese bei verschiedenen Tiergruppen	88
6	Die multimediale Darstellung im “Mediendom”	89
6.1	Einführung: Vom Planetarium zum Mediendom - von der Astronomie zur Biologie	89
6.2	Der Ablauf der Veranstaltung	90
6.3.	Material und Arbeitsschritte bei der Aufbereitung zur Präsentation	93
6.3.1	Allgemeine Vorbemerkungen	93
6.3.2	Die Maskierung von Einzelmotiven	93
6.3.3	Die Produktion von “Ganzkuppel-Projektionen”	94
6.3.4	Videoaufnahmen und Videoschnitt	95
6.4	Perspektiven	95
7	Zusammenfassung	96
	Summary	98
8	Literaturverzeichnis	100
9	Alphabetisches Abbildungsverzeichnis der Tiere und Pflanzen	107
	Danksagung	108

1 Einleitung

Tropische Regenwälder weisen eine solche Vielfalt an Tieren auf, dass ihre Artenzahl noch nicht einmal auf 10 Millionen genau bekannt ist (TERBORGH 1993). Imposante Bildbände (z.B. LANTING 2000) dokumentieren die Farben- und Formenpracht der Pflanzen und Tiere. Doch die ersten Schritte in den Regenwald offenbaren keinesfalls Buntheit und Vielgestaltigkeit, sondern eine recht einheitlich wirkende, grüne Welt.

Auf der Grundlage von Untersuchungen in Costa Rica an einigen Arten der Ithomiinae und Brassolinae (Lepidoptera: Nymphalidae), die charakteristisch für neotropische Regenwälder sind, soll die vorliegende Arbeit zeigen, in welcher Weise und zu welchem Zweck bestimmte Farbmuster mehrere Funktionen miteinander so kombinieren können, dass auch bunte Tiere nicht auffallen. Dabei wird zunächst von folgenden bekannten Phänomenen ausgegangen (LUNAU 2000a):

- Viele giftige Tiere sind durch eine aposematische Färbung (Warnfärbung) gekennzeichnet. Die Warnfärbung ist ein Mittel, durch das ungenießbare Tiere sich besser vor Prädatoren schützen, indem sie in auffälliger Weise ihre giftigen Eigenschaften betonen.
- Der englische Naturforscher HENRY W. BATES entdeckte auf seiner 11-jährigen Forschungsreise durch die Regenwälder Brasiliens, dass bestimmte Schmetterlinge, die er der Gattung *Leptalis* (heute *Dismorphia*) innerhalb der Pieridae zuordnete, einigen ungenießbaren und aposematisch gefärbten Ithomiinae zum Verwechseln ähnlich sehen (BATES 1862). Durch seine Beschreibungen wurde der Begriff der Bates'schen Mimikry geprägt. Demnach können sich "schmackhafte" Tiere vor den Attacken lernfähiger Prädatoren schützen, wenn sie das Aussehen - und auch das Verhalten - giftiger Arten nachahmen.
- Ebenfalls an neotropischen Schmetterlingen beschrieb FRITZ MÜLLER (1879) das Phänomen, dass auch giftige Tiere einander extrem ähnlich sein können. Sie sind besser geschützt, weil sie dasselbe Warnsignal benutzen: Bei der Müller'schen Mimikry braucht ein Räuber nur ein bestimmtes Muster mit der Erfahrung "ekelerregend" zu verbinden und wird künftig alle in dieser Weise gefärbten, ebenfalls ungenießbaren Tiere nicht attackieren.
- In vielen Regenwäldern trifft man artenreiche Mimikry-Ringe an, in denen Müller'sche und Bates'sche Mimikry zu beobachten sind (BECCALONI 1997, PAPAGEORGIS 1975, WINHARD 1996). Alle daran beteiligten Schmetterlinge sehen einander täuschend ähnlich. Dabei können sympatrisch mehrere Mimikry-Komplexe auftreten, die auf unterschiedlichen Warnsignalen beruhen, z.B. der "Tigerstreifen"-Komplex und der "Transparent"-Komplex.
- Die Imitation von Objekten ohne Signalcharakter wird als Mimese bezeichnet. Durch Mimese getarnte Tiere weisen die Form und die Farbe "belangloser" Objekte ihres Lebensraumes auf, für die sich ein potentieller Räuber nicht interessiert. Das können z.B. Äste, Blätter oder Steine sein.

Die Wirkung eines Farbmusters kann jedoch nur bei Beobachtung des Verhaltens der betreffenden Tierart in seiner natürlichen Umgebung angemessen interpretiert werden (WINHARD

1996). Es liegt nahe, dass ein auffälliges Verhalten einen besonders intensiven Schutz des Tieres vor Prädatoren erfordert. Von besonderem Interesse sind die Situationen, in denen Tiere sich exponieren müssen bzw. "abgelenkt" sind. Auch die bevorzugten Aufenthaltsorte und die Tageszeiten der Hauptaktivität spielen eine wichtige Rolle.

Im Hinblick auf die Ithomiinae und ihre Nachahmer in einem Mimikry-Ring soll in dieser Arbeit am Beispiel des "Tigerstreifen"-Komplexes zunächst geklärt werden, welche Arten innerhalb eines Lebensraumes gemeinsam auftreten und in welcher Beziehung sie zueinander stehen: Welche Arten fliegen in welchem Bereich des Waldes, und welche Form von Mimikry liegt jeweils vor? Um die Wirkung des Farbmusters besser beurteilen zu können, werden alle dem "Tigerstreifen"-Komplex zugeordneten Schmetterlinge anhand von Fotos vorgestellt, die im Original-Lebensraum aufgenommen wurden. Bislang sind die Arten stets durch präparierte, auf weißem Hintergrund genadelte Exemplare gezeigt worden (z.B. DEVRIES 1987, LAMAS 1999). Das durchschimmernde Grün des Hintergrundes bei Arten, deren Flügel semitransparente Bereiche enthalten, die spezifische Flügelhaltung und z.T. auch der Eindruck, den einfallendes Sonnenlicht erzeugt, können auf diese Weise jedoch nicht vermittelt werden. Zur Klärung der Frage, ob den Farbmustern der Mimikry-Ringe auch eine gewisse Tarnungsfunktion zugrunde liegt, sollen zusätzlich die durchsichtigen Falter des "Transparent"-Komplexes herangezogen werden. Auch er wird von Ithomiinae dominiert.

In einem zweiten Schritt sollen dann Beobachtungen zum Verhalten der Schmetterlinge die potentiell besonders risikoreichen Situationen aufzeigen, in denen sie sich stark exponieren (Partnerfindung, Nahrungsaufnahme). Welche Funktion(en) übernimmt das Farbmuster dabei? Lassen sich die Beobachtungen, die beispielsweise bei dem europäischen Waldbrettspiel, *Pararge aegeria* (Nymphalidae: Satyrinae), im Hinblick auf territoriales Verhalten gemacht wurden (WICKMANN & WICKLUND 1983), auf neotropische Wälder und vielleicht sogar auf die Ithomiinae übertragen? Wo liegen die Unterschiede?

In der Diskussion sollen die Beobachtungen in Costa Rica mit den Untersuchungen, die in anderen Regionen der Neotropis zur Zusammensetzung von Mimikry-Komplexen unternommen wurden (BECCALONI 1997, PAPAGEORGIS 1975, WINHARD 1996), verglichen werden. Zu Einzelaspekten wie der chemischen Verteidigung und der chemischen Kommunikation von ungenießbaren Faltern sind bislang außerdem eine Reihe von Einzelarbeiten erschienen, die als Grundlage für die Interpretation der Beobachtungen dienen können (z.B. BOPPRÉ 1978, BROWN 1984, PLISKE 1975).

Die unterschiedlichen Formen der Mimese sollen anhand einiger Arten der Brassolinae aufgezeigt werden, und zwar sowohl an adulten Tieren als auch an den Präimaginalstadien. Diese sind z.T. bislang noch nicht beschrieben worden (z.B. bei *Caligo illioneus* und *Opsiophanes quiteria*; DEVRIES 1987). Die Funktion eines sekundären Schutzes soll am Beispiel der Augenzeichnungen auf den Flügeln der *Caligo*-Arten erörtert werden.

Schließlich stellt sich die Frage, ob die Interpretation der Beobachtungen an den Schmetterlingen sich auch auf andere Tiergruppen des Regenwaldes übertragen lässt, die ähnliche Phänomene zeigen. So tritt Warnfärbung z.B. bei Pfeilgiftfröschen (Dendrobatidae), Mimikry bei Schlangen mit einer "Korallentracht" (MERTENS 1956) sowie Mimese unter anderem bei mehreren Insekten-, Amphibien- und Reptilienordnungen auf. Gibt es bei diesen Tiergruppen Parallelen zu den Farbmustern und dem Verhalten der Ithomiinae bzw. Brassolinae?

Eine Innovation bei der Vermittlung wissenschaftlicher Erkenntnisse an die Öffentlichkeit ist die Erstellung einer multimedialen Veranstaltung zum Thema "Faszination Regenwald", die am "Mediendom" der Fachhochschule Kiel gezeigt werden soll. Mit Hilfe umfangreicher Foto-, Video- und Tonaufnahmen, die bei den zugrunde liegenden Arbeiten in Costa Rica gewonnen wurden, sowie unter Einbindung von Animationen wird der Regenwald mit seiner vielfältigen Tier- und Pflanzenwelt vorgestellt. Bei der Darstellung biologischer Phänomene

wird der Schwerpunkt auf die Ausprägung von Farben und Formen und deren Funktionen gelegt.

Der Mediendom ist konzeptionell eine Fortentwicklung des Planetariums der Fachhochschule Kiel (PETRISCHAK 1999). Mit ihrer umfassenden technischen Ausstattung bieten Planetariumskuppeln nicht nur ideale Voraussetzungen für virtuelle Reisen in die Welt der Sterne, sondern auch Präsentationsmöglichkeiten für Themengebiete außerhalb der Astronomie (DIESLER 1998). Eine wesentliche Anregung zur Erstellung einer multimedialen Darstellung des Regenwaldes für die Öffentlichkeit im Rahmen dieser Arbeit sind die seit einigen Jahren verstärkten Bemühungen, die "Schnittstelle" von Wissenschaft und Öffentlichkeit zu gestalten. So hat der Stifterverband für die Deutsche Wissenschaft das Memorandum "Dialog Wissenschaft und Gesellschaft" initiiert, das am 27. Mai 1999 von mehreren großen Wissenschaftsorganisationen (z.B. Deutsche Forschungsgemeinschaft, Max-Planck-Gesellschaft) unterzeichnet wurde. Das Memorandum ist im Internet unter http://www.stifterverband.de/push_memorandum.html zu finden. Darin werden Wissenschaftler aufgefordert, ihre Arbeit auch in einer für den Nicht-Spezialisten verständlichen Form darzustellen. Hochschulen werden dazu angeregt, die notwendige Infrastruktur bereitzustellen, die die Wissenschaftler in die Lage versetzt, ihre Arbeit öffentlich zu präsentieren. In der vorliegenden Arbeit sollen das Konzept, die verwendeten Materialien und die Arbeitsschritte zur Erstellung einer solchen Präsentation vorgestellt werden.

2 Einführung: Untersuchungsgebiet und Tagfalterfauna

2.1 Charakterisierung Costa Ricas unter geologischen und klimatischen Gesichtspunkten

Costa Rica ist ein kleines Land mit einer Fläche von 51 100 km², das aber sehr unterschiedliche tropische Lebensräume (Regenwald, Nebelwald, Páramo, Feuchtwald, Trockenwald) von Meeresniveau bis in über 3800 m NN vorweisen kann. Es erstreckt sich vom 8. bis zum 11. nördlichen Breitengrad und liegt auf dem schmalen zentralamerikanischen Isthmus zwischen Panama und Nicaragua (vgl. Abb. 1).

Die Verbindung zwischen Nord- und Südamerika schloss sich erst im Pliozän vor knapp 4 Millionen Jahren im Zusammenhang mit der plio-pleistozänen Orogenese, in deren Folge in Südamerika die Anden um 2 bis 4 km aufgestiegen sind (STANLEY 1994). Über die mittelamerikanische Landbrücke entwickelte sich ein reicher Faunenaustausch zwischen Nord- und Südamerika. Vor der Küste Costa Ricas liegt im Pazifik eine Subduktionszone, in der die Cocos-Platte unter die Karibische Platte abtaucht. Costa Rica gehört damit zu den geologisch aktiven Gebieten im "Feuerring" um den Pazifik mit Vulkanismus und starker Erdbebengefährdung. Von Nordwesten nach Südosten verläuft eine Gebirgskette durch Costa Rica, die in vier Kordilleren gegliedert ist (von Nord nach Süd: Cordillera de Guanacaste, Cordillera de Tilarán, Cordillera Central und Cordillera de Talamanca).

Aufgrund seiner Lage zwischen zwei Ozeanen lässt sich Costa Rica in eine atlantische (karibische) und eine pazifische Seite einteilen (DEVRIES 1987 und 1997):

Auf der Atlantikseite fällt ganzjährig sehr viel Regen. Die Ursache liegt in den Passatwinden, die feuchte Luftmassen vom Atlantik herantreiben, die sich an den Berghängen abregnen. Die einzige etwas trockenere Zeit des Jahres mit relativ viel Sonnenschein umfasst Februar bis Anfang April. Die heftigsten Regenfälle ereignen sich im November und Dezember. Die atlantische Seite Costa Ricas lässt sich in ein ausgedehntes, ursprünglich mit tropischem Regenwald bedecktes Tiefland (Meeresniveau bis 500 m NN) und in einen vielgestaltigen Bereich aus mittleren Höhenstufen (500-1600 m NN) gliedern. Die mittleren Höhenstufen sind durch eine Vielfalt von Mikrohabitaten mit unterschiedlichen Typen von Bergregenwäldern geprägt.

Die pazifische Seite Costa Ricas ist durch den Wechsel von Trocken- und Regenzeiten charakterisiert. Die Trockenzeit dauert im allgemeinen von November bis April. Sie ist besonders stark in der nördlichen Provinz Guanacaste ausgeprägt, wo die Bäume in der Trockenzeit ihr Laub verlieren. In der Regenzeit zwischen Mai und Oktober, in der es praktisch täglich Niederschläge gibt, entwickelt sich eine üppige grüne Vegetation. In der südlichen Hälfte der pazifischen Seite ist die Trockenzeit weit weniger deutlich ausgeprägt, und die Bäume werfen ihr Laub nicht ab. Die mittleren Höhenstufen in 700-1600 m NN weisen auch auf der pazifischen Seite verschiedenartige Habitate und Mikrohabitats mit unterschiedlichen Waldtypen auf, von trockeneren Bergwäldern im Norden bis zu ganzjährig feuchten Regenwäldern im Süden. Generell gilt, dass die Feuchtigkeit von Nord nach Süd stark zunimmt.

Die größten Höhenstufen oberhalb von 1600 m NN sind allgemein sehr feucht, liegen fast ständig in den Wolken und sind durch kalte, in den höchsten Lagen sogar frostige Nächte charakterisiert. Sie umfassen die Nebelwald- und Páramo-Regionen. Eine detaillierte Beschreibung der Vegetation Costa Ricas liefert HARTSHORN (1983; vgl. Abb. 1).

Der Naturschutz in Costa Rica gilt weltweit als vorbildlich, da das Land etwa ein Viertel seiner Fläche unter Schutz gestellt hat. Außerhalb der Schutzgebiete ist jedoch kaum noch Wald vorhanden, und die Entwaldungsrate ist eine der höchsten in Amerika (TERBORGH 1993).

2.2 Die Tagfalterfauna Costa Ricas

Costa Rica weist im Hinblick auf die Tagfalter einen extremen Artenreichtum auf. DEVRIES (1987) listet für die Familien Papilionidae, Pieridae und Nymphalidae 543 Arten auf. Zum Vergleich: In der *Checklist* der Tagfalter Baden-Württembergs (Fläche: 35 751 km²) sind diese Familien (einschließlich der Satyridae, die bei DEVRIES als Unterfamilie der Nymphalidae geführt werden) mit 79 Arten vertreten (EBERT 1991a).

Einige artenreiche Tagfaltergruppen Costa Ricas sind charakteristisch für die Neotropis oder haben sogar ein auf die Neotropis beschränktes Verbreitungsgebiet. Dazu zählen als Unterfamilien der Nymphalidae die Morphos (Morphinae), die Brassolinae mit den großen Bananenfaltern aus der Gattung *Caligo*, die Ithomiinae und die Heliconiinae sowie die Familie der Riodinidae. Einen Überblick über die weltweite Verbreitung der verschiedenen Tagfalterfamilien gibt SMART (1995).

Durch seine Lage auf der Landbrücke zwischen Nord- und Südamerika besitzt Costa Rica einen hohen Prozentsatz aller in Mittelamerika vertretenen Arten und der in der Neotropis insgesamt verbreiteten Gattungen. Allerdings ist die Diversität in den verschiedenen Regionen Costa Ricas sehr unterschiedlich. So sind vor allem Ithomiinae, Brassolinae und Satyrinae nur mit wenigen Arten in den Gebieten mit ausgeprägter Trockenzeit im Norden der pazifischen Seite vertreten. Auch in den großen Höhenstufen über 1600 m NN nimmt die Artenzahl ab. Das betrifft besonders die Schmetterlinge, die überreife Früchte als Nahrungsquelle nutzen. Die feuchten Tieflandregionen und die Bergwälder in mittleren Höhenstufen sind hingegen durch eine große Diversität und zahlreiche Mimikry-Komplexe charakterisiert. In einigen Bergregionen treten endemische Arten auf. So dominiert in der Cordillera de Talamanca in Höhen über 2400 m NN eine Tagfalterfauna, die sich von derjenigen der südamerikanischen Anden ableiten lässt. Ein anderes Zentrum von Endemismen ist der Bereich der mittleren Höhenstufen auf der atlantischen Seite. Einige Regionen sind als Korridore bekannt, durch die Schmetterlinge wandern und in denen sich die typischen Faunenelemente verschiedener Höhenstufen oder auch die der pazifischen und der karibischen Seite durchmischen. Das ist vor allem in der Meseta Central der Fall, dem ausgedehnten, auf etwa 1200 m NN gelegenen zentralen Hochland Costa Ricas. Während im nördlichen Gebiet der Pazifikküste die Aktivität der Schmetterlinge in der Trockenzeit stark herabgesetzt ist, sind sie auf der Atlantikseite vor allem in den regenärmeren Monaten in größerer Individuen- und Artenzahl zu beobachten (DEVRIES 1987).

Die Neotropis ist bekannt für zahlreiche beeindruckende Beispiele von Mimikry unter den Schmetterlingen. Bei der Bates'schen Mimikry täuschen genießbare Arten ihre potentiellen Fressfeinde dadurch, dass sie anderen Arten, die giftig bzw. ungenießbar sind, extrem ähnlich sehen. Hat z.B. ein Vogel Bekanntschaft mit dem widerwärtigen Vorbild gemacht, wird er künftig auch den Nachahmer verschmähen. Damit das System dauerhaft funktioniert, muss das Vorbild allerdings häufiger als der Nachahmer sein. Während der Nachahmer von der Ähnlichkeit profitiert, wirkt sie sich auf das Vorbild negativ aus, falls der Fressfeind zuerst gute Erfahrungen mit dem Nachahmer gemacht hat. Bei der Müller'schen Mimikry sehen sich hingegen mehrere ungenießbare Arten ähnlich. Davon profitieren alle beteiligten Spezies, denn ein Fressfeind muss sich nur eine einzige Warntracht merken, um künftige sinnlose Attacken zu vermeiden (WINHARD 1996). An fast allen Mimikry-Komplexen der Neotropis sind die ungenießbaren Ithomiinae und/oder Heliconiinae entscheidend beteiligt.

3 Material und Methoden

3.1 Technische Ausrüstung für die Arbeiten in Costa Rica

Die fotografischen Aufnahmen wurden alle mit einer Spiegelreflexkamera (*Nikon F-601*) angefertigt. Es standen folgende Objektive zur Verfügung (Zahlenwerte geben jeweils die Brennweite in Millimetern an):

- *Sigma 28-80* für Weitwinkelaufnahmen und Zoom mit Makro-Funktion;
- *Micro-Nikkor 60* als Makro-Objektiv, das in Verbindung mit einem Ringblitz (*Nikon SB-29*) am häufigsten für Nahaufnahmen der Tiere verwendet wurde;
- *Nikkor 16* für Fisheye-Aufnahmen, die für die Produktion von kuppelfüllenden Landschaftsmotiven im Mediendom benötigt wurden;
- *Tamron 80-210* als kleines Tele-Objektiv;
- *Sigma 170-500* als großes Teleobjektiv.

Für die Fisheye-Aufnahmen, bei denen die Landschaft in 6 Einzelaufnahmen im Winkelabstand von je 60° aufgenommen wurde, musste ein spezieller Stativkopf (*Manfrotto 302 Plus*) verwendet werden. Er ermöglicht eine präzise Positionierung der Kamera, so dass sich das Objektiv direkt über dem Drehpunkt befindet. Auf diese Weise wird die Bildung einer Parallaxe verhindert, die für perspektivische Fehler sorgen könnte.

Für die Videoaufnahmen wurde während des ersten Aufenthaltes in Costa Rica im Jahr 2000 ein Camcorder *Canon MV 200* benutzt, in den Jahren 2001 und 2002 ein 3-Chip-Camcorder (verbesserte Farbverarbeitung) der Marke Sony (*TRV 900*). Diese digitalen Videokameras ermöglichten eine Speicherung des Bildmaterials auf Mini-DV-Kassetten.

Tonaufnahmen, die die Geräuschkulisse des Regenwaldes einfangen sollten, erfolgten über ein Stereo-Mikrofon (*Audiotechnica AT 825*) mit einem DAT-Recorder (*Tascam DAP 1*).

3.2 Die Beobachtungsorte (Abb. 1)

Die ausgedehntesten Untersuchungen an den Tagfaltern wurden in der Nähe des Ortes Nuevo Arenal (nördlich des Arenal-Stausees in der Provinz Guanacaste gelegen) in dem kleinen Reservat Las Pavas (10°33'30"N, 84°51'53"W)¹ gemacht. Dabei handelt es sich um ein privates Reservat, durch das vor dem Untersuchungszeitraum (2000-2002) einige schmale Pfade geschlagen worden waren, offenbar um es für eine touristische Nutzung vorzubereiten. Es liegt in einer Höhe von 800 m NN an den der atlantischen Seite zugewandten Berghängen an den nördlichen Ausläufern der Cordillera de Tilarán, so dass es von ganzjährig feuchtem Klima geprägt wird. Bei tief hängenden Wolken wird es gelegentlich bereits in dichten Nebel getaucht. Las Pavas ist ein altes Sekundärwaldgebiet auf hügeligem Gelände mit sumpfigen Abschnitten und teilweise dichtem Unterwuchs (Abb. 2).

200 Höhenmeter unterhalb von Las Pavas liegt die Villa Decary (10°31'53"N, 84°52'50"W), das Grundstück einer Pension, früher eine Kaffee-Plantage. Die Villa Decary umfasst sowohl Regenwald, der ein Bachbett säumt, als auch jungen Sekundärwuchs und als Gartenanlage gepflegte Bereiche.

¹ Koordinatenangaben zu Las Pavas, Villa Decary, Cabo Blanco, Siquirres und Finca Ecológica nach RICHLING (2002), zu Llano Bonito nach RICHLING (2001) und zu Braulio Carillo nach RICHLING (pers. Mitt.).

Ein Bergregenwald in ähnlicher Höhenlage wie Las Pavas, allerdings im südlichen Teil und auf der pazifischen Seite Costa Ricas gelegen, ist der Primärwald von Llano Bonito ($8^{\circ}44'41''\text{N}$, $83^{\circ}02'09''\text{W}$). Er liegt an den steilen Hängen der Fila Costeña, eines Vorgebirges der Cordillera de Talamanca (nördlich von Río Claro und in der Nähe der Stadt Neily, Provinz Puntarenas) auf 980 m NN.

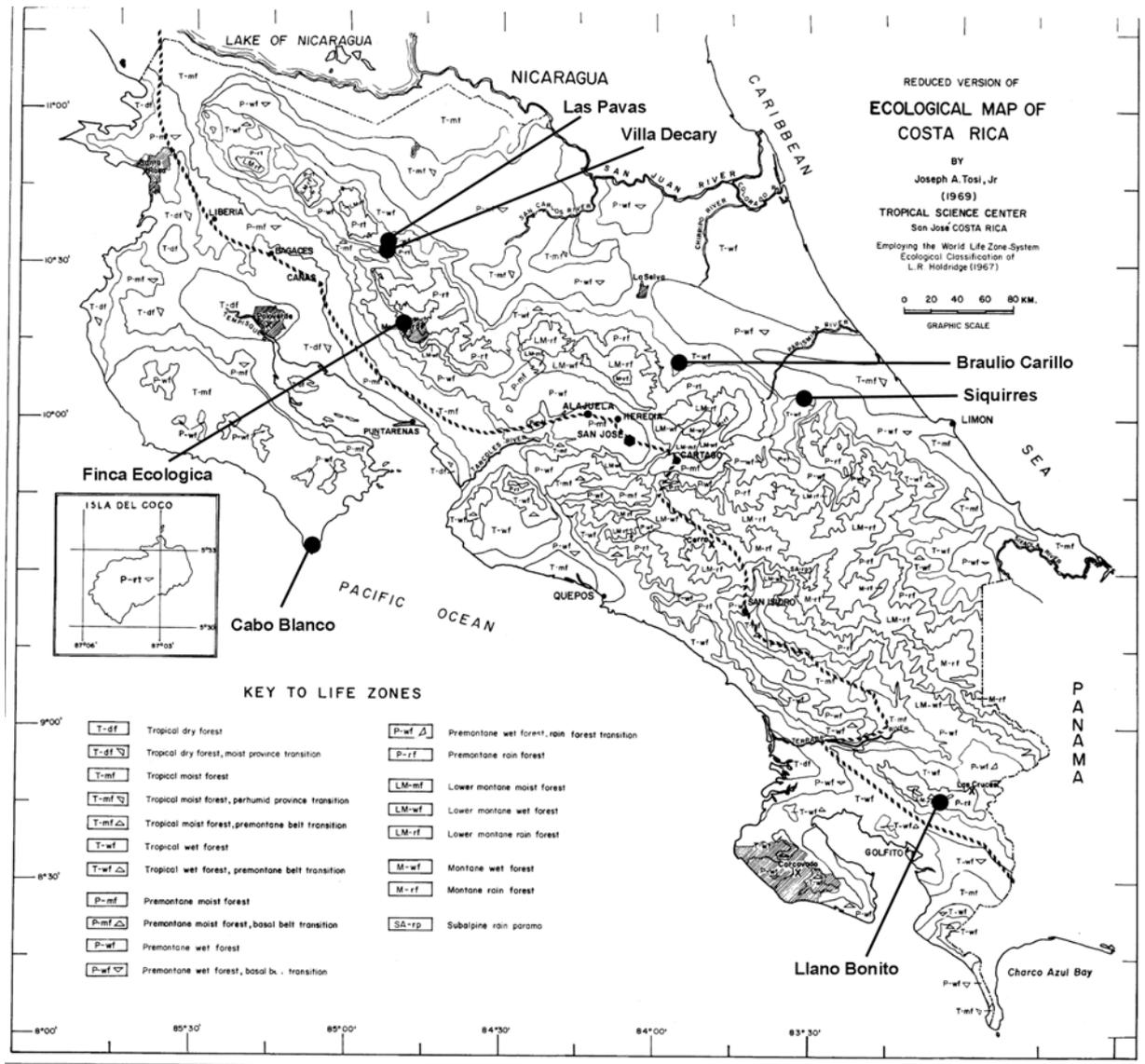


Abb. 1: Ökologische Karte von Costa Rica (aus JANZEN 1983, verändert). Herausgestellt sind die im Text erwähnten Beobachtungsorte.

Im Regenwald des Nationalparks Braulio Carillo ($10^{\circ}9'44''\text{N}$, $83^{\circ}56'16''\text{W}$) wurde eine Faltergemeinschaft an den zum Atlantik geneigten Hängen der Cordillera Central in 490 m NN an der Quebrada González, oberhalb der Ufer des Río Sucio, beobachtet. Die Ufer des Río Siquirres in der Nähe der Stadt Siquirres ($10^{\circ}05'37''\text{N}$, $83^{\circ}30'32''\text{W}$) sind noch von einem schmalen Streifen atlantischen Tiefland-Regenwaldes gesäumt.

Der Wald des Reserva Natural Absoluta Cabo Blanco (9°35'16"N, 85°05'45"W) stellt einen typischen, lichten Übergangswald zwischen den Trockenwäldern im Norden und den dauerhaft feuchten Wäldern im Süden an der Pazifikküste dar.

Etwa 300 Höhenmeter unterhalb des berühmten Nebelwaldreservates von Monteverde liegt an den Pazifikhängen der Cordillera de Tilarán auf 1300 m NN die Finca Ecológica (10°18'47"N, 84°49'30"W), deren Wald einen Übergang vom feuchten Nebelwald zu trockeneren Bergwäldern repräsentiert.



Abb. 2: Der sekundäre, an Unterwuchs reiche Bergregenwald im Reservat Las Pavas (11.4.2000).

3.3 Beobachtungs- und Bestimmungsmethoden, Experimente und Schwierigkeiten

Die Arbeiten in Costa Rica erfolgten jeweils in der trockeneren Jahreszeit zwischen Mitte Februar und Anfang April in den Jahren 2000-2002. Zur Dokumentation der Mimikry-Ringe und der Wirkung des jeweiligen Farbmusters in freier Natur wurden nach Möglichkeit von allen am Beobachtungsort vertretenen Arten Nahaufnahmen erstellt. Dies gestaltete sich nicht immer einfach: In z.T. unwegsamem Gelände wie in Las Pavas mussten oft Strecken von vielen Metern durch dichte Vegetation möglichst geräuschlos und mit gleichmäßig langsamen Bewegungen zurückgelegt werden, ohne die teilweise extrem empfindlichen Falter aufzuschrecken. Häufig flogen diese auf und ließen sich etwa 20 m weiter erneut nieder, so dass für ein einziges aussagekräftiges Foto oft viele Versuche im Laufe mehrerer Stunden nötig waren.

Die Schmetterlinge wurden mit Hilfe des umfassenden Führers von DEVRIES (1987) bestimmt, auf dem auch sämtliche Angaben zur Systematik in der vorliegenden Arbeit beruhen. Sogar einander sehr ähnliche Arten des "Tigerstreifen"-Komplexes lassen sich nicht zuletzt anhand des Hinterflügel-Geäders eindeutig voneinander unterscheiden (DEVRIES 1987). Die Bestimmungen der Ithomiinae konnten mit Hilfe des *Electronic Field Guide project at the University of Massachusetts - Boston* zusätzlich abgesichert werden. Im Rahmen jenes Projektes werden die Ithomiinae Costa Ricas mit detaillierten Angaben zu Merkmalen und Verbreitung unter der Adresse

<http://www.cs.umb.edu/~whaber/Monte/Ithomid/Ithomid-fram.html> im Internet vorgestellt.

Um die Reaktionen der Schmetterlinge, die sich in Lichtflecken im Regenwald exponieren, auf vorbeifliegende Objekte zu testen und um zu klären, wie diese Objekte beschaffen sein müssen, um eine Reaktion hervorzurufen, wurden Gegenstände (z.B. kurze Aststücke) in die Lichtflecken hineingeworfen. Das Flugverhalten der Falter wurde mit der Videokamera aufgenommen, ebenso wie die Interaktionen der Schmetterlinge in den Lichtflecken. Dieses digitale Filmmaterial wurde später mit Hilfe des Computerprogramms *Adobe Premiere* ausgewertet. Auch die Videoaufnahmen gestalteten sich nicht ganz einfach, denn die Schmetterlinge flogen oft mit rasantem Tempo in nicht vorhersagbare Richtungen, so dass man ihnen mit der Kamera kaum folgen konnte. Außerdem waren die Lichtflecken recht groß. Sie konnten Durchmesser von 10 m aufweisen. Wurde das Geschehen im gesamten Lichtfleck mit der Weitwinkelleinstellung eingefangen, erschienen die Schmetterlinge darauf winzig klein, so dass kaum etwas zu erkennen war. Auch hier waren also zahlreiche Versuche erforderlich, um Ergebnisse zu erzielen, die ausgewertet werden konnten.

Die im Freiland gefundenen Präimaginalstadien der Brassolinae wurden eingesammelt und bis zum Schlüpfen der Falter in Plastikbehältern gehalten. Die Raupen der *Caligo*-Arten wurden täglich mit frischen Helikonien- bzw. Bananenblättern versorgt. Geringe Verluste traten nur dann auf, wenn während der Verpuppungsphase, in der die Tiere generell sehr empfindlich sind, Reisen innerhalb Costa Ricas von einem Beobachtungsort zum nächsten erforderlich waren. Alle beobachteten Entwicklungsstadien wurden durch Makrofotografie dokumentiert. Der komplette Schlüpfvorgang eines Falters von *Caligo illioneus* wurde mit der Videokamera gefilmt.

Um die Verhaltensweisen der Schmetterlinge mit anderen Tiergruppen vergleichen zu können und um für die Multimedia-Präsentation anschauliches Material zur Verfügung zu haben, wurden viele weitere Tiere beobachtet, gefilmt und fotografiert, z.B. die rufenden Männchen des Erdbeerfröschchens, *Dendrobates pumilio* (Anura: Dendrobatidae), balzende Weißhalbspiras, *Manacus candei* (Passeriformes: Pipridae), oder die Gruppen der Kapuzineraffen, *Cebus capucinus* (Primates: Cebidae).

4 Ergebnisse

4.1 Die Mimikry-Ringe der “Tigerstreifen”-Falter

4.1.1 Charakterisierung der beteiligten Arten

An vielen Orten in Costa Rica konnten “Tigerstreifen”-Komplexe in unterschiedlicher Artenzusammensetzung beobachtet werden. Alle Arten dieser Mimikry-Ringe sind sich aufgrund der folgenden übereinstimmenden Merkmale sehr ähnlich:

- Die Falter sind durch ein kontrastreiches Farbmuster gekennzeichnet, das sich aus Schwarz, Gelb und Rot bzw. Orange zusammensetzt.
- Die Vorderflügel sind in der Regel auffällig lang und schmal ausgebildet.
- Die Hinterflügel weisen überwiegend in Orangetönen gehaltene Flächen auf, während vor allem die distalen Bereiche der Vorderflügel durch ein gelb-schwarzes Streifenmuster oder gelblich-weiße Flecken auf schwarzem Grund gekennzeichnet sind.
- Die Flügel zeigen keine Transparenz oder erscheinen “bernsteinartig” semitransparent.

Allein in Las Pavas, dem Hauptuntersuchungsgebiet, traten neun Arten des “Tigerstreifen”-Komplexes in Erscheinung (Tab. 1), die im folgenden kurz charakterisiert werden sollen.

Tab. 1: Systematische Auflistung der Arten des “Tigerstreifen”-Komplexes im Reservat Las Pavas.

Nymphalidae: Ithomiinae	Nymphalidae: Melitaeinae	Pieridae: Dismorphiinae
<i>Dircenna relata</i>	<i>Eresia alsina</i>	<i>Dismorphia amphiona</i>
<i>Pteronymia notilla</i>	<i>Castilia eranites</i>	<i>Dismorphia eunoe</i>
<i>Napeogenes tolosa</i>		
<i>Godyris zavaleta</i>		
<i>Ithomia heraldica</i>		

Als weitaus häufigste Art zeigte sich *Dircenna relata* Butler & Druce, 1872. Während die Männchen (Abb. 9, 10) vor allem vormittags an lichtereren Stellen im Wald zu finden waren, an denen direktes Sonnenlicht einfiel, erschienen die Weibchen (Abb. 11) sehr viel unauffälliger in den dichteren Unterholzbereichen. Der schwarze Thorax der Tiere ist mit mehreren weißen Punkten besetzt. Die langen Fühler sind leuchtend gelb gefärbt. Auf den dunklen Vorderflügeln heben sich kontrastreich zahlreiche gelblich-weiße Flecken ab. Der Vorderflügel-Apex der Männchen ist gegenüber dem der Weibchen deutlich verlängert. Die orange gefärbten Hinterflügel werden unterseits durch weiße Flecken gesäumt. Die Flügel der Männchen sind semitransparent und vermitteln einen rauchig-bernsteinartigen Eindruck.

Von den Merkmalen und dem Verhalten her sehr ähnlich zeigte sich die etwas weniger zahlreich vertretene und kleinere Art *Pteronymia notilla* Butler & Druce, 1872 (Abb. 12, 13). Ihre Vorderflügelgröße beträgt etwa nur 25 mm, im Vergleich zu 35 mm bei *D. relata* (DEVRIES 1987). Weitere Unterscheidungsmerkmale sind die schwarzen Fühler und der gestreifte Thorax.

Sehr vereinzelt konnten Weibchen von *Napeogenes tolosa amara* Godman, 1899 (Abb. 14) beobachtet werden, die auf geradlinigen Strecken durch das dichte Unterholz flogen und sich

jeweils nur für wenige Sekunden niederließen. Das auffälligste Kennzeichen dieser Art ist der uhrglasförmige Fleck in der Zelle des Vorderflügels. Ansonsten sind die Weibchen von *N. tolosa* den Weibchen von *D. relata* und *P. notilla* sehr ähnlich.

Beide Geschlechter von *Godyris zavaleta sorites* Fox, 1968 flogen im schattigen Waldbereich in Höhen von 1-2 Metern über dem Boden. Die Art ist leicht aufgrund der großen, gelben Flecken auf den Vorderflügeln und des breiten, dunklen Hinterflügelrandes zu identifizieren, zeigt aber einen auffälligen Sexualdimorphismus: Die Männchen (Abb. 15) haben leuchtend gelbe, die Weibchen (Abb. 16) orange gefärbte Hinterflügel.

Männchen von *Ithomia heraldica* Bates, 1866 (Abb. 17, 18) konnten recht häufig bei Flügen durch das Unterholz beobachtet werden. Gelegentlich ließen sie sich auch auf kleinen Lichtflecken im Wald nieder, um sich mit ausgebreiteten Flügeln zu sonnen. Sie weisen eine orange-bräunliche Grundfärbung und eine charakteristische Semitransparenz auf.

Weibchen von *Eresia alsina* Hewitson, 1869 (Abb. 19, 20) wurden regelmäßig bei Flügen direkt über der Unterholzvegetation angetroffen und sonnten sich auch mit ausgebreiteten Flügeln in Lichtflecken. Kennzeichnend sind die leuchtend orange gefärbten Hinterflügel und gelb-schwarz gestreiften Vorderflügel.

Ein ähnliches Verhalten zeigten die Weibchen von *Castilia eranites* (Hewitson, 1857). Sie sind durch die dunklen Streifen auf den hellroten Hinterflügeln und kleine, gelblich-weiße Flecken im Vorderflügel-Apex gekennzeichnet (Abb. 21).

Am 6.4.2000 wurde das einzige Weibchen von *Dismorphia amphiona praxinoe* (Doubleday, 1844) in Las Pavas während einer kurzen Ruhepause auf einem von der Sonne beschienenen Blatt in einer Höhe von etwa 1,5 Metern über dem Boden angetroffen (Abb. 22). Die Ausbildung des ersten Beinpaars als Laufbeinpaar (bei den Nymphalidae zu Putzbeinen umgebildet) und die langen, apikal deutlich geschwungenen Vorderflügel ermöglichen rasch eine eindeutige Bestimmung. Ein typisches gelb-orange-schwarzes Tigerstreifenmuster ist ohne dunkle Flügelränder ausgebildet.

In einem Lichtfleck wurde am 23.2.2001 ein Männchen von *Dismorphia eunoe desine* (Hewitson, 1869) beobachtet. Auffällig sind die hellen Flecken auf den schwarzen Vorderflügeln und orange gefärbte Hinterflügel mit einem sehr breiten, schwarzen Rand (Abb. 23).

Tab. 2: Systematische Auflistung der Arten des "Tigerstreifen"-Komplexes im Bergwald von Llano Bonito.

Nymphalidae: Ithomiinae	Nymphalidae: Melitaeinae
<i>Dircenna relata</i>	<i>Eresia eutropia</i>
<i>Godyris zygia</i>	<i>Castilia eranites</i>
<i>Ithomia heraldica</i>	
<i>Tithorea tarricina</i>	

Ein vergleichbarer "Tigerstreifen"-Komplex wie im Reservat Las Pavas zeigte sich in Llano Bonito (Tab. 2). Hier flogen in schattigen Bereichen bis in maximal 2 Metern Höhe über dem Boden sehr zahlreich Männchen von *Godyris zygia* (Godman & Salvin, 1877) (Abb. 24, 25) und *Eresia eutropia* Hewitson, 1874 (Abb. 26, 27) sowie die bereits aus Las Pavas bekannte *Ithomia heraldica*. Die gelbe Färbung der Männchen von *G. zygia* enthält einen deutlichen Orange-Anteil. Auffällig war die sehr große Ähnlichkeit in Färbung und Flügelhaltung von *E. eutropia* und *G. zygia*. Auch ein bereits recht abgeflogenes Exemplar von *Castilia eranites* wurde in diesem Bereich gefunden.

Die lichtereren Waldbereiche waren wie in Las Pavas von Männchen der Art *Dircenna relata* besetzt. Durch das Gebiet flog in ca. 2-3 Metern Höhe über dem Boden recht häufig *Tithorea tarricina pinthias* Godman & Salvin, 1879 (Abb. 28, 29).

Die "Tigerstreifen"-Komplexe in Las Pavas und Llano Bonito sind typische Faltergemeinschaften ganzjährig feuchter Bergregenwälder in mittleren Höhenstufen der Gebirge Costa Ricas. Auch im Nationalpark Braulio Carillo konnte im Wald oberhalb der Schlucht des Río Sucio in ca. 500 m NN am 28.2.2002 ein solcher Komplex, in diesem Fall bestehend aus den Ithomiinae *Ithomia heraldica*, *Mechanitis lysimnia doryssus* Bates, 1864 (Abb. 30) und der semitransparenten *Napeogenes cranto paedaretus* Godman & Salvin, 1878 (Abb. 31), dokumentiert werden. Diese Falter flogen mittags an einem nur etwa 30 m langen, vollständig beschatteten und unterholzreichen Abschnitt eines Waldweges in Höhen zwischen 0,5 und 2 m über dem Boden. *M. lysimnia* ist durch ein Muster aus breiten gelben und schwarzen Streifen charakterisiert. Bestimmungsmerkmal ist ein schwarzer, kommaförmiger Fleck im hinteren Außenbereich der Vorderflügel. *N. cranto* kann durch die in Richtung zum Apex spitz zulaufende Zelle des Hinterflügels von anderen semitransparenten Ithomiinae unterschieden werden.

Ein sehr häufiger "Tigerstreifen"-Falter sowohl in den karibischen als auch den pazifischen Tieflandregenwäldern ist *Mechanitis polymnia isthmia* Bates, 1863. DeVRIES (1987) bezeichnet *M. polymnia* sogar als häufigste und am weitesten verbreitete Art der Ithomiinae in Costa Rica. Sie konnte beispielsweise am 10.3.2002 im Wald des Reservats Cabo Blanco auf der Halbinsel Nicoya, der eine Übergangsform zwischen den feuchten Wäldern der südlichen Pazifikküste und dem Trockenwald von Guanacaste darstellt, in großer Zahl gefunden werden (Abb. 32). Dabei hielten sich die Falter in der Unterholzvegetation nur bis in etwa 1 m Höhe über dem Boden in der Nähe eines sumpfigen Bachbetts auf. Im karibischen Tiefland flogen zahlreiche Exemplare von *M. polymnia* am 19.3.2002 bei Siquirres am bewaldeten Ufer des Río Siquirres in 1-3 m Höhe über dem Boden (Abb. 33). Diese Art ist sehr variabel gefärbt, aber stets an einem einzelnen, runden, hellroten Fleck am hinteren Außenrand der Vorderflügel zu erkennen.

Eine charakteristische Art der etwas trockeneren Bergwälder ist die semitransparente *Pteronymia fulvescens* Godman & Salvin, 1879 (Abb. 34). Sie ist zum Beispiel auf dem Gelände der Finca Ecológica häufig, etwa 300 Höhenmeter unterhalb des Nebelwaldreservates von Monteverde an den Berghängen zum Pazifik gelegen. Von anderen *Pteronymia*-Arten unterscheidet sie sich vor allem durch die gelben Fühler.

Auffällig für alle beobachteten "Tigerstreifen"-Komplexe an den verschiedenen Fundorten war die Tatsache, dass sich die Falter immer an bestimmten Stellen im Wald stark konzentrierten. In der Regel handelte es sich dabei um besonders feuchte und unterholzreiche Plätze, die entweder stark beschattet oder durch ein Mosaik aus schattigen und besonnten Abschnitten gekennzeichnet waren.

4.1.2 Lichtflecken als Reviere der "Tigerstreifen"-Falter

4.1.2.1 Allgemeine Beobachtungen

Als charakteristisches Verhalten der Ithomiinae gilt ihr langsamer Flug mit tiefen Flügelschlägen in feuchten, dunklen Waldbereichen (Fox 1968), wie es auch in Costa Rica immer wieder beobachtet werden konnte. Jedoch zeigten die Untersuchungen in Las Pavas und Llano Bonito bei einigen Arten auch ein ganz anderes Verhalten, und zwar im Bereich großer Lichtflecken. Diese Stellen, an denen das Sonnenlicht bis in bodennahe Bereiche vordringt,

entstehen oft dadurch, dass Bäume im Wald umstürzen und dabei regelrechte Schneisen schlagen (Abb. 35). Diese Lichtflecken wurden von Männchen der Arten *Dircenna relata*, *Pteronymia notilla* und auch dem Weißling *Dismorphia eunoe* besetzt und als Reviere gegen andere Falter verteidigt.

Die "Revier-Inhaber" saßen in ganz charakteristischer Weise exponiert am Rande eines Lichtflecks auf einem Blatt in direktem Sonnenlicht, die Flügel v-förmig geöffnet (Abb. 36-38).

Diese Sitzwarten wurden stets vormittags zwischen 9.30 Uhr und 13.30 Uhr eingenommen. Sie wurden während dieser Zeit nur selten zu kurzen Rundflügen verlassen. Wenn durch die Wanderung der Sonne am Himmel Lichtflecken im Laufe des Vormittags durch Baumkronen beschattet wurden, flogen die Falter auf und nahmen Lichtflecken in Besitz, die in der Regel in unmittelbarer Umgebung durch den veränderten Sonneneinfall neu entstanden waren. Die Falter zeigten sich innerhalb eines Lichtflecks nicht auf bestimmte Sitzwarten festgelegt, sondern ließen sich nach Rundflügen meist auf einem anderen Blatt nieder.

Von diesen Sitzwarten aus reagierten alle drei Arten unmittelbar auf fremde Falter, die in den Lichtfleck hineinfliegen. In der Regel erfolgte ein schneller, geradliniger Anflug in Richtung des Eindringlings und eine kurze Verfolgung, bis dieser den Lichtfleck verlassen oder sich in die bodennahe Vegetation zurückgezogen hatte.

4.1.2.2 Interspezifische Interaktionen in den Lichtflecken

Am 23.2.2001 saß ein Männchen von *D. eunoe* um 12.00 Uhr in einem Lichtfleck, der offensichtlich vor relativ kurzer Zeit durch einen umgestürzten Baum entstanden war, in etwa 4 m Höhe auf dem Blatt eines Baumes. Etwa 2 m unterhalb flog zu dieser Zeit ein Weibchen von *Castilia eranites* durch den Lichtfleck. *D. eunoe* verließ daraufhin seine Sitzwarte, flog in raschem Tempo direkt von oben auf den eingedrungenen Falter zu und verfolgte ihn ca. 10 m weit aus dem Lichtfleck hinaus. *C. eranites* ließ sich, arg bedrängt, schließlich auf dem Blatt eines jungen Palmensprösslings nur 50 cm über dem Boden nieder und blieb dort mit ausgebreiteten Flügeln sitzen. Daraufhin flog *D. eunoe* zielstrebig in den Lichtfleck zurück und nahm erneut eine exponierte Position ein. In ähnlicher Weise wurde *Tithorea tarricina* von *D. relata* in Llano Bonito immer wieder in den Lichtflecken angefliegen. Dadurch, dass weder *C. eranites* noch *T. tarricina* selbst ein territoriales Verhalten zeigten, kam es hier über kurze Verfolgungen hinaus nicht zu Interaktionen.

Eine andere Situation ergab sich Anfang April 2000, als im Reservat Las Pavas außer *D. relata* auch Männchen von *P. notilla* überaus häufig in den Lichtflecken vorkamen und ebenfalls ein territoriales Verhalten zeigten. Wenn Individuen beider Arten gemeinsam einen Lichtfleck als Revier besetzten, kam es zu Interaktionen, sobald eines der beiden Männchen von seiner Sitzwarte zu einem Rundflug startete. Das Männchen der anderen Art folgte ihm sofort nach und attackierte es. Dabei kam es häufig zu spiralförmigen Umwirbelungen, bei denen regelmäßig die größeren Männchen von *D. relata* die Oberhand gewannen und die Männchen von *P. notilla* nach unten abdrängten. *P. notilla* verließ dabei den jeweiligen Lichtfleck aber nicht, sondern ließ sich fast immer in etwa 2 m Höhe auf einem sonnenbeschienenen Blatt nieder. *D. relata* suchte daraufhin wieder eine Sitzwarte in 2,5-4 m Höhe auf. Somit ergab sich in diesen Lichtflecken eine Coexistenz beider Arten in Form einer hierarchischen Verteilung: Während *D. relata* Sitzwarten in größeren Höhen mit besserem Überblick einnahm, wurde die kleinere Art *P. notilla* auf dichter über dem Boden gelegene Sitzwarten abgedrängt.

4.1.2.3 Intraspezifische Interaktionen bei *Dircenna relata* in den Lichtflecken

In Las Pavas und Llano Bonito ließen sich häufig Interaktionen von *Dircenna-relata*-Männchen in den Lichtflecken beobachten. Drang ein Männchen in einen bereits besetzten Lichtfleck ein, flog der Revier-Inhaber von seiner Sitzwarte aus in reißendem Tempo direkt auf den Eindringling zu. Während beide Falter sich gegenseitig eng umwirbelten, schraubten sie sich oft viele Meter in die Höhe, bis sie im Bereich der Baumkronen voneinander abließen, ein Falter weiterflog und der andere in den Lichtfleck zurücksegelte und sich eine Sitzwarte suchte (Abb. 3, 39, 40).

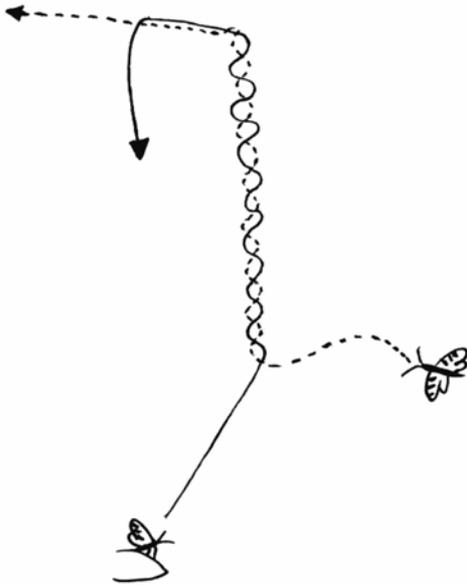


Abb. 3: Schematische Darstellung einer Interaktion zwischen zwei Männchen von *Dircenna relata*. Von rechts dringt ein fremdes Männchen in einen Lichtfleck ein (Flugbahn gestrichelt). Der Revier-Inhaber (Flugbahn durchgezogen) fliegt den Eindringling von seiner Sitzwarte aus an. Beide Falter umwirbeln sich gegenseitig und schrauben sich mehrere Meter in die Höhe. Der Eindringling verlässt den Lichtfleck, der Revier-Inhaber verfolgt ihn kurz und fliegt schließlich wieder in seinen Lichtfleck zurück.

Nicht immer interagierten die Männchen in diesen heftigen Umwirbelungen. Oft genügte ein direkter Anflug und eine kurze Verfolgungsjagd durch den Revier-Inhaber, um den Eindringling zu vertreiben. Manchmal folgte ein Männchen einem anderen bis in einen benachbarten Lichtfleck. Sofort flog auch dessen Revier-Inhaber auf beide "Eindringlinge" zu, so dass sich gelegentlich unübersichtliche Situationen ergaben: Zwei Falter verließen, einander umwirbelnd, den Lichtfleck, verfolgt von einem dritten Männchen, das sich nach kurzer Zeit wieder auf seine Sitzwarte zurückbegab. Kam nun der "Sieger" der beiden anderen zurück, kam es zu einer erneuten heftigen Interaktion mit diesem Männchen. In Llano Bonito konnte eine solche Auseinandersetzung zwischen drei Männchen gefilmt werden, die insgesamt 22 Sekunden dauerte. Normalerweise sind die Interaktionen schon nach maximal 10 Sekunden beendet.

Niemals konnte beobachtet werden, dass sich mehrere Männchen von *D. relata* einen Lichtfleck "teilten", obwohl diese Art sowohl in Las Pavas als auch Llano Bonito im Februar/März 2001 in sehr großer Dichte auftrat.

4.1.2.4 Der auslösende Reiz für den Anflug von *Dircenna relata*

Die territorialen Männchen von *D. relata* flogen von ihren Sitzwarten in den Lichtflecken aus nicht nur eindringende Lepidopteren an, sondern auch Blätter, die von den Bäumen herabfielen. Diese gelbgrün gefärbten Blätter segelten in der Regel langsam hin und her und näherten sich allmählich dem Boden, so dass sie zumindest für das menschliche Auge durchaus Ähnlichkeit mit einem Schmetterling haben konnten, der sich in der Vegetation niederlassen wollte. Um zu untersuchen, ob wirklich Ähnlichkeit mit anderen Faltern für einen Anflug der territorialen Männchen erforderlich war, wurden in Las Pavas verschieden große Holzstöcke mit Längen zwischen 10 und 50 cm in hohem Bogen in besetzte Lichtflecken hineingeworfen. Die Reaktionen von *D. relata* wurden mit der Videokamera gefilmt.

Bei fast allen Würfeln reagierte *D. relata* mit direktem Anflug in Richtung auf die fliegenden Holzstöcke und folgte ihnen oft noch ein kurzes Stück in die Vegetation hinab. Über den Punkt, an dem die Stöcke auf den Boden fielen, flogen die Tiere sehr langsam hinweg und suchten dann wieder eine Sitzwarte auf (Abb. 41). Fehlende Reaktionen wurden nur dann verzeichnet, wenn die Stöcke zu flach oder nicht weit genug in den Lichtfleck hineingeworfen wurden, so dass die Falter sie offenbar nicht als fliegende Silhouetten wahrnehmen konnten. Fluchtreaktionen vor den vorbeifliegenden Stöcken konnten nicht beobachtet werden. Damit ist deutlich erwiesen, dass der auslösende Reiz für den Anflug eines Flugobjekts durch Männchen von *D. relata* sehr unspezifisch ist und nicht zwangsläufig davon abhängt, ob das Objekt in Form und Färbung einem eindringenden Schmetterling ähnlich ist.

4.2 “Transparent“-Komplexe

Die Falter des so genannten “Transparent-Komplexes” weisen durchsichtige, dunkel geränderte Flügel auf. Diese Tiere konnten an schattigen Stellen mit gebüschreichem Unterwuchs in sehr geringen Höhen über dem Boden (bis 2 m) angetroffen werden, und zwar in den gleichen Wäldern, in denen auch “Tigerstreifen“-Falter flogen, deren Flughöhe sich allerdings bis auf ca. 7 m Höhe erstreckte. Die “Transparent“-Komplexe setzten sich aus mehreren Arten der Ithomiinae, die vor allem den Gattungen *Ithomia* und *Greta* angehören, zusammen (z.B. *Ithomia patilla* Hewitson, 1853; Abb. 4a). Eine Ausnahme bildete in Las Pavas *Dismorphia theucharila fortunata* (Lucas, 1854) (Pieridae: Dismorphiinae; Abb. 4b). Der einzige transparente Vertreter der Weißlinge in Costa Rica konnte wiederholt zur gleichen Zeit und an denselben Plätzen wie transparente Ithomiinae beobachtet werden. Als bevorzugte Ruheplätze wählte *D. theucharila* häufig Blätter von Farnen oder Moospolster als Rindenaufwuchs an Bäumen in Höhen von 30 bis 150 cm über dem Boden. Wie die transparenten Ithomiinae zeigt auch *D. theucharila fortunata* im Flug, besonders bei stärkerem Lichteinfall, einen deutlichen Blauschimmer.

In Llano Bonito erschien außerdem noch *Cithaerias menander* (Drury, 1782) (Nymphalidae: Satyrinae; Abb. 4c). Seine Kennzeichen sind ein einzelner Augenfleck und ein rötlicher Schimmer im Apikalbereich der Hinterflügel. *C. menander* flog ausschließlich dicht über dem Waldboden und ließ sich immer wieder auf einem schmalen Waldweg nieder. Es war äußerst schwierig, sich diesem Falter zu nähern, da er jede Bodenerschütterung wahrnahm, dann sofort aufflog und sich einige Meter weiter erneut niederließ. Während des Fluges war er vor dem dunklen Waldhintergrund mit den Augen kaum zu verfolgen. Mit reifer Ananas ließ er sich aber unverzüglich anlocken. Im Gegensatz zu *D. theucharila fortunata* fliegt *C. menander* nicht in Gesellschaft mit den Ithomiinae, sondern beansprucht wie einige andere,

z.T. auch nicht transparente Satyrinae (z.B. die häufige *Pierella helvetia incanescens* Godman & Salvin, 1877) den Bodenbereich als Lebensraum.

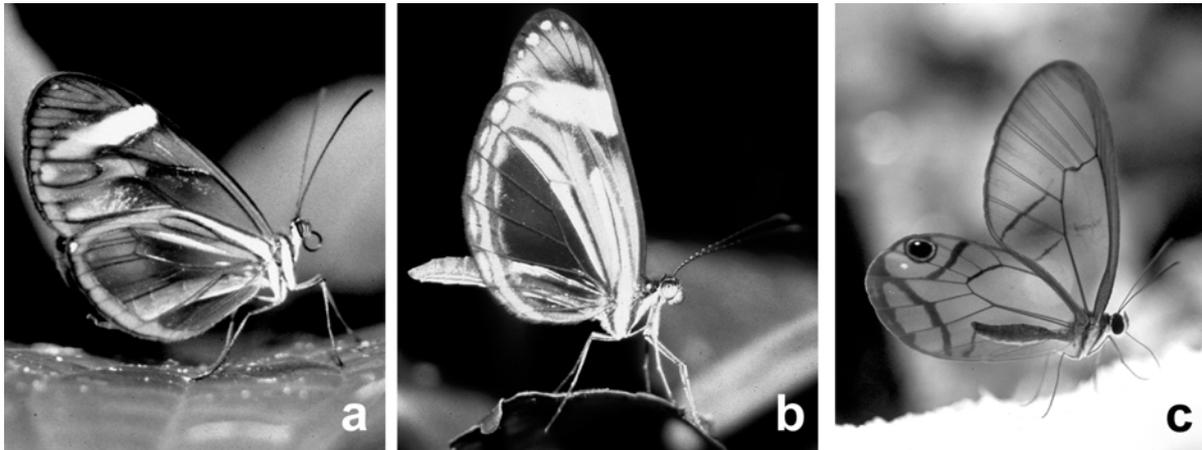


Abb. 4: Transparente Falter in Las Pavas und Llano Bonito: **(a)** *Ithomia patilla* (Las Pavas, 3.4.2000). Die ovale Struktur am Vorderrand der Hinterflügel ist ein eindeutiges Merkmal für männliche Falter der Gattung *Ithomia* (FOX 1968, DeVRIES 1987). **(b)** *Dismorphia theucharila fortunata* (Las Pavas, 6.4.2000). Drei Laufbeinpaare grenzen diesen Vertreter der Pieridae auf den ersten Blick gegen die extrem ähnlichen transparenten Ithomiinae ab. **(c)** *Cithaerias menander* (Llano Bonito, 6.3.2001), angelockt mit Ananas.

4.3 Weitere Beobachtungen zum Verhalten der Ithomiinae (Nymphalidae)

4.3.1 Vogelkot und tote Insekten als Nahrungsquelle

Im Rahmen der Untersuchungen in Las Pavas konnte immer wieder beobachtet werden, dass verschiedene Arten der Ithomiinae, sowohl aus dem "Tigerstreifen"-Komplex als auch aus dem "Transparent"-Komplex, außer verschiedenen Blüten auch gezielt Vogelkot auf den Blättern der Unterholzvegetation aufsuchten und minutenlang daran saugten (Abb. 5, 11). Eine ähnlich attraktive Rolle spielten die Überreste toter Insekten. So wurden an einem toten Nachtfalter und an einer kleinen Heuschrecke, die beide auf den feuchten Blättern klebten, wiederholt Ithomiinae beobachtet. Soweit eine eindeutige Zuordnung möglich war, wählten immer weibliche Falter (z.B. *Ithomia patilla*, *Dircenna relata*) diese Art der Nahrungsaufnahme.



Abb. 5: Ein Weibchen von *Ithomia patilla* saugt an Vogelkot (Las Pavas, 3.3.2001).

4.3.2 Der Einsatz von Duftschuppen

Bei *Godyris zygia* und *Ithomia heraldica* (Llano Bonito) sowie bei *Pteronymia notilla* (Las Pavas) konnte der Einsatz von Duftschuppen beobachtet werden. *I. heraldica* breitete die Flügel dabei fast flach aus. Die geraden, bräunlichen Duftschuppen wurden unter dem Vorderflügel-Hinterrand hervor abgespreizt (Abb. 43). *G. zygia* (hellgelbe, gebogene Duftschuppen) winkelte die Flügel etwas stärker an. Der Vorderflügel-Hinterrand wurde außerdem etwas angehoben, so dass Vorder- und Hinterflügel nicht in einer Ebene lagen, sondern einen stumpfen Winkel miteinander bildeten (Abb. 42). Die Fühler wurden währenddessen in eigentümlicher Weise seitlich nach unten gehalten (Abb. 6). Fast geschlossen hielt *P. notilla* die Flügel, während die Duftschuppen aufgerichtet waren. Sie schimmerten deutlich durch die semitransparenten Flügel hindurch (Abb. 44).

Nach LAMAS (1999) sind die Ithomiinae durch das Vorhandensein von einem oder zwei Haarbüscheln an der Costal-Region der Hinterflügel-Oberseite aller männlichen Falter gekennzeichnet. Dabei handelt es sich um Duftschuppen, die Pheromone zum Anlocken anderer Falter freisetzen (DEVRIES 1987).



Abb. 6: *Godyris zygia* im Bergwald von Llano Bonito mit gespreizten Duftschuppen auf einem Farnblatt (Ansicht von vorn, Einzelbild aus einer Video-Aufnahme, 6.3.2001).

4.4 Entwicklung, Gestalt und Farbmuster einiger Arten der Brassolinae (Nymphalidae)

4.4.1 Der Lebenszyklus von *Caligo eurilochus sulanus* Fruhstorfer, 1904

Am 5.3.2002 wurden in Las Pavas an der Unterseite eines Blattes von *Heliconia sp.* (Heliconiaceae) vier Raupen und ein Eigelege von *Caligo eurilochus sulanus* gefunden (Abb. 7a). Die Raupen waren 4 cm lang, hellgrün gefärbt und dorsal mit 6 breiten, roten borstenartigen Gebilden besetzt. Die Raupen saßen alle in Längsrichtung an der Mittelrippe des Blattes und häuteten sich vom 3. zum 4. Larvenstadium (Abb. 7b). Zum Teil hatten sie ihre Haut bereits verlassen. Das Hinterende der Raupen lief gabelförmig in zwei Fortsätze aus. Die Kopfkapsel trug 4 Paar nach hinten gerichtete Hörner. Die drei äußeren waren einwärts gebogen und wurden von außen nach innen länger. Die längsten, inneren Hörner waren nach außen gebogen.

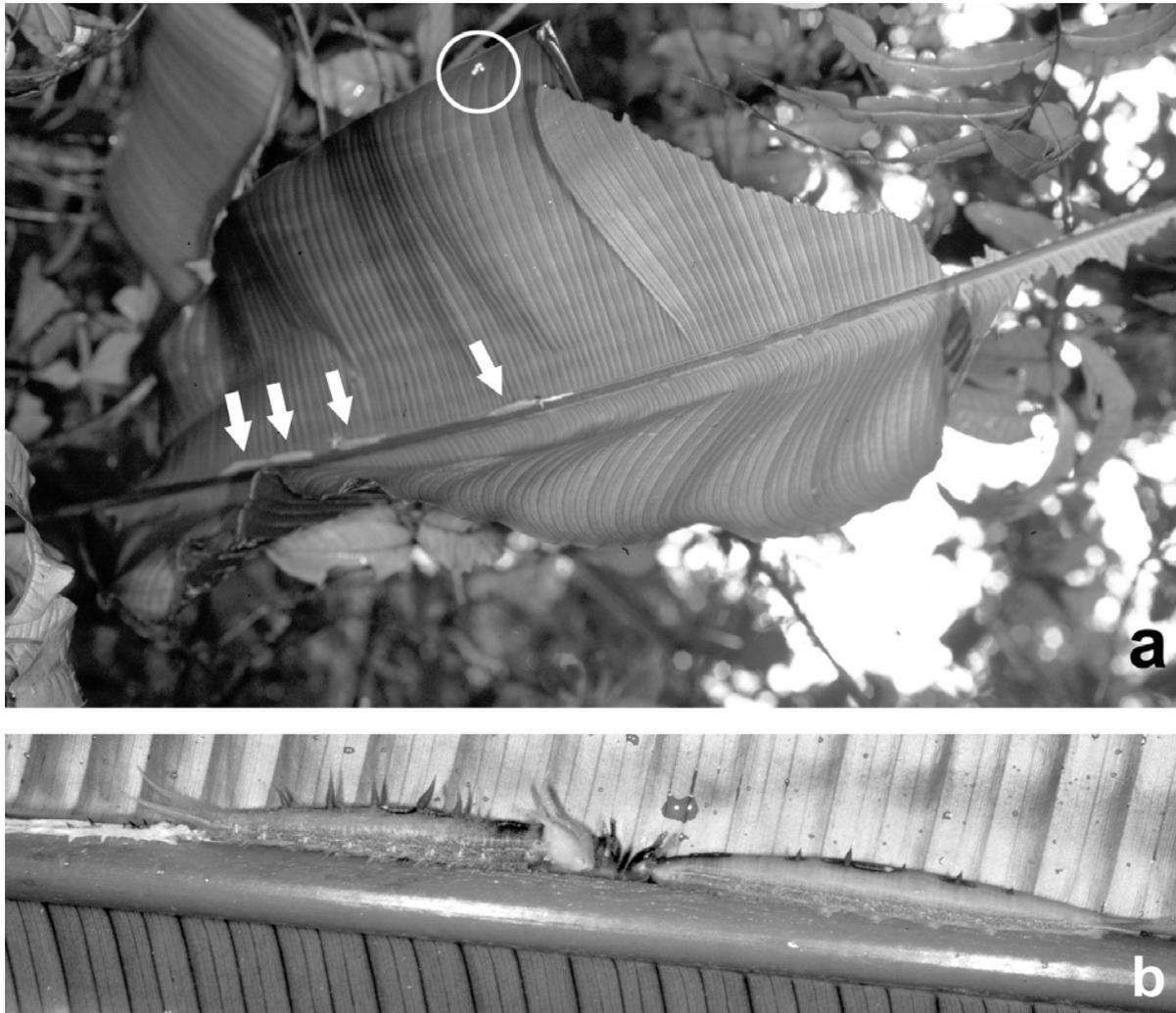


Abb. 7: **(a)** Helikonien-Blatt im Reservat Las Pavas mit 4 Raupen von *Caligo eurilochus sulanus* an der Blattmittelrippe (Pfeile) und einem Gelege (Kreis) am äußeren Rand der Blattspreite. **(b)** Die Raupen häuteten sich zum vorletzten Larvenstadium. Die Raupe links hat ihre Haut verlassen (linker Bildrand), die alte Kopfkapsel liegt vor ihr. Die Raupe rechts steht unmittelbar vor dem Aufreißen der alten Haut (5.3.2002).

Das Gelege bestand aus fünf stecknadelkopfgroßen, runden, von feinen Längsrippen überzogenen Eiern (Abb. 45a) und befand sich am äußeren Rand der Blattspreite. Am Blatt hatten die Raupen deutliche Fraßspuren hinterlassen: Der basale und der apikale Bereich der Blattspreite waren bis auf die Mittelrippe abgefressen worden. Raupen und Gelege wurden eingesammelt und zur Aufzucht in Plastikbehältern gehalten.

Bereits am 7.3. schlüpften Raupen mit einer Körperlänge von 7 mm aus den Eiern (Abb. 45b). Sie waren weiß gefärbt mit zwei roten, dorsolateralen Streifen, die vom Kopf zum Hinterende führten. Die Kopfkapsel zeigte eine hellbraune Färbung und trug noch keine Hörner. Die dorsalen, borstenartigen Gebilde waren noch nicht ausgebildet, während die gabelartigen Fortsätze des Hinterendes sehr deutlich in Erscheinung traten. Die erste Nahrung der Raupen war die eigene Eischale. Erst nach der Häutung zum 2. Stadium nahmen die Raupen die grüne Färbung und das Erscheinungsbild der älteren Raupen an.

Die großen Raupen, die sich bereits am Blatt in Las Pavas gehäutet hatten, nahmen im 4. Stadium eine schwarzbraune Färbung an und häuteten sich am 17.3. zum 5. Raupenstadium (Abb. 45c). Sie akzeptierten als Futter verschiedene Helikonienarten und auch Bananenblätter. Über die drei Thorakalsegmente verlief dorsal eine gelbe Linie, die als dunkler Streifen über die Abdominalsegmente weiterführte, mit einer auffälligen, ovalen Verbreiterung auf dem 4. Abdominalsegment. Die dorsal gelegenen, borstenartigen Gebilde waren nun schwarz gefärbt. Der gesamte Körper war leicht behaart. Die Hörner an der Kopfkapsel waren gelb gefärbt und mit Borsten besetzt. Die Kopfkapsel wies ein gelb-schwarzes Zeichnungsmuster auf (Abb. 8a). Die Raupen fraßen ausschließlich nachts und ruhten tagsüber an der Blattmittelrippe oder an dem Gefäß, in dem die angebotenen Blätter steckten. Anfang April begannen die Raupen bei einer Länge von 13 cm, sehr unruhig zu werden. Sie liefen etwa 2 Tage lang umher und fertigten dann ein Gespinstpolster an. Dazu wählten sie die Blattmittelrippe der Futterpflanzen, die Blattspreite oder die Abdeckung ihres Behälters. Dieses Gespinst diente ihnen als Verankerung für die Entwicklung zur Stürzpuppe. Zunächst hingen die Raupen noch zwei Tage lang unverpuppt mit den Afterfüßen am Gespinst, bevor sie sich am 6.4. zur Puppe häuteten (Abb. 45d).

Die Puppenruhe betrug bei etwa 20°C fünf Wochen. Die kantigen Puppen waren 4,5 cm lang, zunächst grüngelb gefärbt, dorsal leicht behaart, mit einem feinen, dunklen Liniennetz überzogen und trugen lateral ein Paar silbrig-weißer, dreieckiger Flecken am Rand der Flügelscheiden. Im Laufe der Zeit nahmen sie eine bräunliche Färbung an (Abb. 45e). Der erste Falter schlüpfte am 10.5. und ließ seine Flügel aushärten, während er direkt an der Puppeneuvie sitzen blieb (Abb. 45f). Die Flügelzeichnung auf der Unterseite ist bei dieser Art durch eine schwarze Rieselung auf hellgrauen Grund gekennzeichnet. Der Hinterflügel trägt einen riesigen Augenfleck in einem dunkelbraunen Mittelfeld, darüber liegen zwei kleinere Augenflecken. Die Falter saßen stets mit geschlossenen Flügeln und öffneten sie selten, jeweils nur für Sekundenbruchteile. Dann kam die dunkelblau schimmernde Oberseite zum Vorschein (Abb. 45g). Die Vorderflügelgröße lag bei 8 cm. Jeweils in der Dämmerung waren die Falter sehr aktiv und flatterten im Terrarium bis zum Einbruch der völligen Dunkelheit umher. Die Falter ließen sich im Terrarium noch etwa 3 Wochen lang halten und wurden während dieser Zeit mit reifen Bananen gefüttert, an denen sie gern ausgiebig saugten (Abb. 45h).

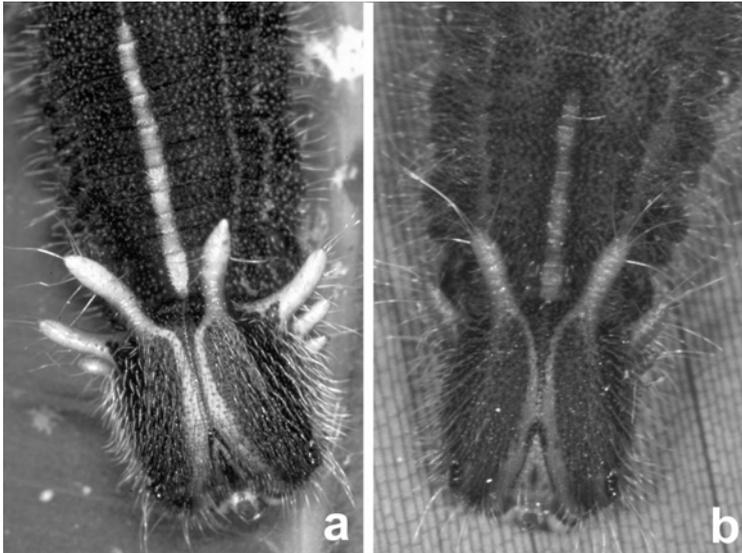


Abb. 8: Kopf und Thorax der Letztlarven von *Caligo eurilochus sulaenus* (a, 18.3.2002) und *Caligo illioneus oberon* (b, 3.3.2002) in der Dorsalansicht. Die Kopfkapseln von *C. eurilochus* weisen eine wesentlich kontrastreichere Musterung auf.

4.4.2. *Caligo illioneus oberon* Butler, 1870

Auf dem Gelände der Villa Decary wurden am 3.3.2002 nach Einbruch der Dunkelheit einzeln lebende Raupen von *Caligo illioneus oberon* (Abb. 46a) an *Heliconia mariae* gefunden. Sie saßen in 2-3 m Höhe über dem Boden an der Unterseite der Blattspreiten dieser großen, staudenartigen Helikonie, die in großer Zahl als Zierpflanze inmitten von Rasenflächen wuchs. Die Blätter zeigten apikal deutliche Fraßspuren und waren teilweise bis auf die Mittelrippe abgenagt. Fast jedes Blatt war mit einer ca. 8 cm langen Raupe besetzt. Die Raupen waren dem letzten Larvenstadium von *C. eurilochus* ähnlich, jedoch in einem wärmeren, nicht ganz so dunklen Brauntönen gefärbt. Zudem wies jedes Abdominalsegment eine charakteristische schwarze Linienzeichnung in Zickzack-Form auf. Die Zeichnung der Kopfkapsel war kontrastarm, das Muster bestand aus braunen und schwarzen Linien. Die langen, inneren Hörner erschienen kaum gebogen (Abb. 8b).

Es gelang, eine Raupe erfolgreich in einem Plastikbehälter bis zum Falter zu züchten. Sie nahm verschiedene Helikonienarten als Futter an und häutete sich am 18.3. an einem Blatt zur Stürzpuppe. Diese Puppe war 3,5 cm lang, gelblich-braun gefärbt und trug lateral ein Paar silbrig-weißer, v-förmiger Flecken am Rand der Flügelscheiden (Abb. 46b). Die Puppenruhe betrug bei ca. 20 °C achtzehn Tage. Am 6.4. schlüpfte der Falter. Der Schlüpfvorgang (Abb. 49) nahm etwa 15 Minuten vom Aurreißen der Nähte der Puppe bis zum vollständigen Aufpumpen der Flügel in Anspruch. *C. illioneus* trägt wie *C. eurilochus* einen großen Augenfleck auf der Hinterflügel-Unterseite (Abb. 46c), der allerdings in einem deutlich längeren, dunkelbraunen Mittelfeld liegt, das vom Vorder- bis zum Hinterrand des Hinterflügels reicht. Die Flügeloberseite ist ebenfalls dunkelblau, allerdings mit zwei dünnen, gelblichen Streifen am Vorderflügel-Außenrand. Auch dieser Falter saugte gern an reifer Banane.

4.4.3 *Caligo atreus dionysos* Fruhstorfer, 1912

Im Gebiet der Villa Decary trat auch *Caligo atreus dionysos* auf. Diese Art ist an einem breiten, gelben Streifen auf der Hinterflügel-Oberseite zu erkennen. Beobachtet wurde ein einzelnes, stark abgeflogenes Exemplar, das am frühen Nachmittag des 4.3.2002 am bewaldeten Abschnitt über dem Bachbett entlangflog und sich regelmäßig mit zusammengeklappten Flügeln und aufwärts gerichtetem Kopf an den Baumstämmen niederließ (Abb. 47). Auch diese Art fiel durch einen sehr großen Augenfleck auf der Hinterflügel-Unterseite auf.

4.4.4 *Opsiphanes quiteria quirinus* Godman & Salvin, 1881

Am Abend des 26.2.2001 wurde in der Nähe des Bachbetts auf dem Gelände der Villa Decary in 1,80 m Höhe an einem Blatt eine Stürzpuppe von *Opsiphanes quiteria quirinus* gefunden. Sie war 3,5 cm lang und von sichelförmig gebogener Form. Kopf und Thorax einschließlich der Flügelscheiden waren graubraun gefärbt, das Abdomen hingegen grün. Kräftige, dunkle, lateral und ventral in Längsrichtung verlaufende Linien sowie ein feines netzartiges Muster erzeugten deutlich den Eindruck von Blattadern. Auch bei dieser Art fiel lateral am Rand der Flügelscheiden ein Paar silbrig-weißer Flecken auf, die in diesem Fall eine einfache ovale Form besaßen. Zusätzlich war ventral am Innenrand der Flügelscheiden ein Paar dunkler Punkte zu erkennen. Am 27.2. schimmerten bereits die gelben Streifen der Vorderflügel-Oberseite des Falters durch die Flügelscheiden (Abb. 48a/b).

Der Falter schlüpfte am nächsten Morgen (Abb. 48c). Charakteristisch für die Art sind der wellige Hinterflügelrand und die großflächige Rieselung mit feinen, dunklen Linien auf der Hinterflügel-Unterseite. Im Gegensatz zu den *Caligo*-Arten ist der Augenfleck in der Mitte der Hinterflügel-Unterseite bei *Opsiphanes* nicht größer als der Fleck am Vorderrand der Hinterflügel. Außerdem fehlt ihm der charakteristische, leuchtend gelbe Ring, der die großen *Caligo*-Augenflecken so wirkungsvoll betont.

Tab. 3: Im Bergland bei Nuevo Arenal gefundene Brassolinae (L₃/L₄/L₅ = 3./4./5. Raupenstadium).

Subspezies	Fundort	Entwicklungsstadium
<i>Caligo eurilochus sulanus</i>	Las Pavas	Gelege, L ₃ /L ₄
<i>Caligo illioneus oberon</i>	Villa Decary	L ₅
<i>Caligo atreus dionysos</i>	Villa Decary	Imago
<i>Opsiphanes quiteria quirinus</i>	Villa Decary	Puppe

FARBTAFELN

(Abb. 9-70)

FARBTAFFEL I

Abb. 9-14: Der "Tigerstreifen"-Komplex von Las Pavas (Teil 1)

- 9 *Dircenna relata* ♂, 8.4.2000
- 10 *Dircenna relata* ♂, 8.4.2000
- 11 *Dircenna relata* ♀ an Vogelkot, 8.4.2000
- 12 *Pteronymia notilla* ♂, 6.4.2000
- 13 *Pteronymia notilla* ♀, 8.4.2000
- 14 *Napeogenes tolosa amara* ♀, 6.4.2000



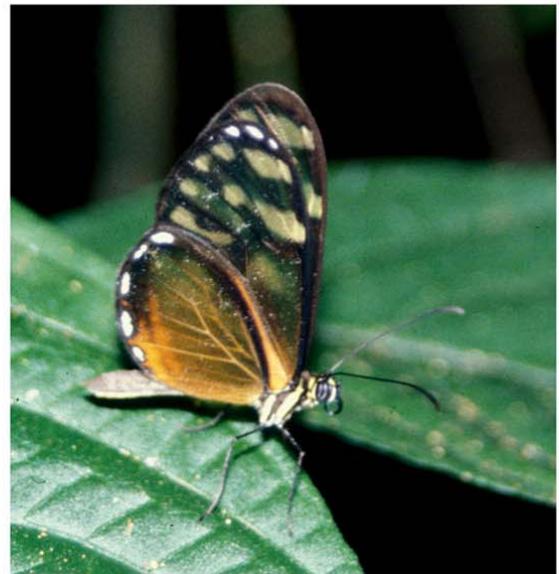
9



10



11



12



13



14



15



16



17



18



19



20

FARBTAFFEL II

Abb. 15-20: Der "Tigerstreifen"-Komplex von Las Pavas (Teil 2)

15 *Godyris zavaleta sorites* ♂, 6.4.2000

16 *Godyris zavaleta sorites* ♀, 8.4.2000

17 *Ithomia heraldica* ♂, 8.4.2000

18 *Ithomia heraldica* ♂, 8.4.2000

19 *Eresia alsina* ♀, 6.4.2000

20 *Eresia alsina* ♀, 6.4.2000

FARBTAFEL III

Abb. 21-23: Der "Tigerstreifen"-Komplex von Las Pavas (Teil 3)

- 21** *Castilia eranitis* ♀, 24.2.2001
- 22** *Dismorphia amphiona praxinoe* ♀, 6.4.2000
- 23** *Dismorphia eunoe desine* ♂, 23.2.2001



21



22



23



24



25



26



27



28



29

FARBTAFFEL IV

Abb. 24-29: Der "Tigerstreifen"-Komplex von Llano Bonito (6.3.2001)

24/25 *Godyris zygia* ♂

26/27 *Eresia eutropia* ♂

28/29 *Tithorea tarricina pinthias* ♀ (Einzelbilder aus einer Video-Aufnahme)

FARBTADEL V

Abb. 30-34: Falter mit "Tigerstreifen"-Muster von Braulio Carillo, Cabo Blanco, Siquirres und der Finca Ecológica

- 30 *Mechanitis lysimnia*, Braulio Carillo, 28.2.2002
- 31 *Napeogenes cranto paedaretus*, Braulio Carillo, 28.2.2002
- 32 *Mechanitis polymnia*, Cabo Blanco, 10.3.2002
- 33 *Mechanitis polymnia*, Siquirres, 19.3.2002
- 34 *Pteronymia fulvescens*, Finca Ecológica, 20.3.2000



30



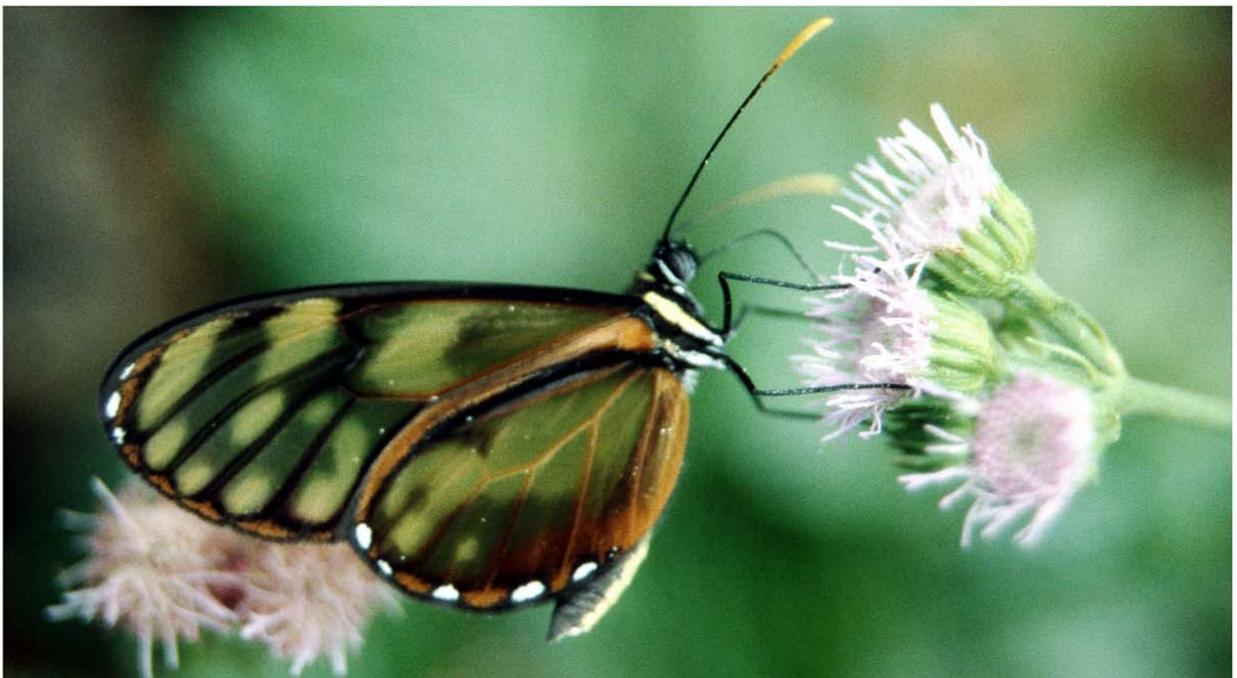
31



32



33



34



FARBTAFFEL VI

Abb. 35: Lichtfleck

- 35** Ein typischer Lichtfleck in Las Pavas. Im Vordergrund sind Teile eines umgestürzten Baumes zu erkennen, der diese Schneise geschlagen hat. Der Lichtfleck war zum Zeitpunkt der Aufnahme (23.2.2001, 12 Uhr) durch ein Männchen von *Dismorphia eunoe desine* besetzt.

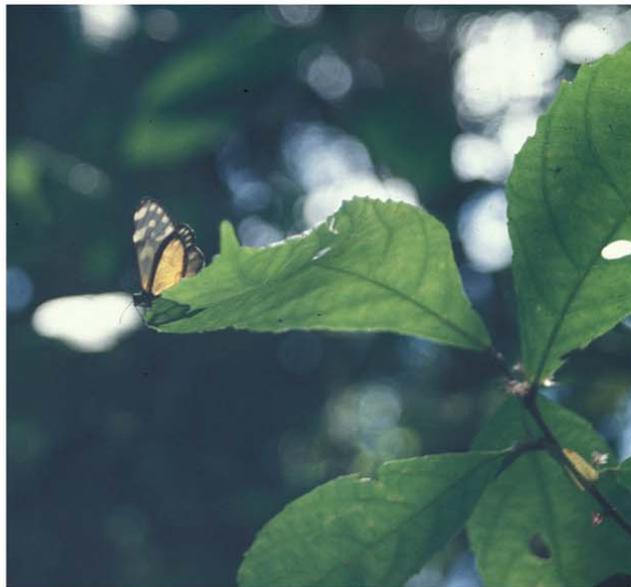
FARBTAFFEL VII

Abb. 36-38: Mannliche Falter mit Tigerstreifen-Muster auf Sitzwarten in Lichtflecken (Las Pavas)

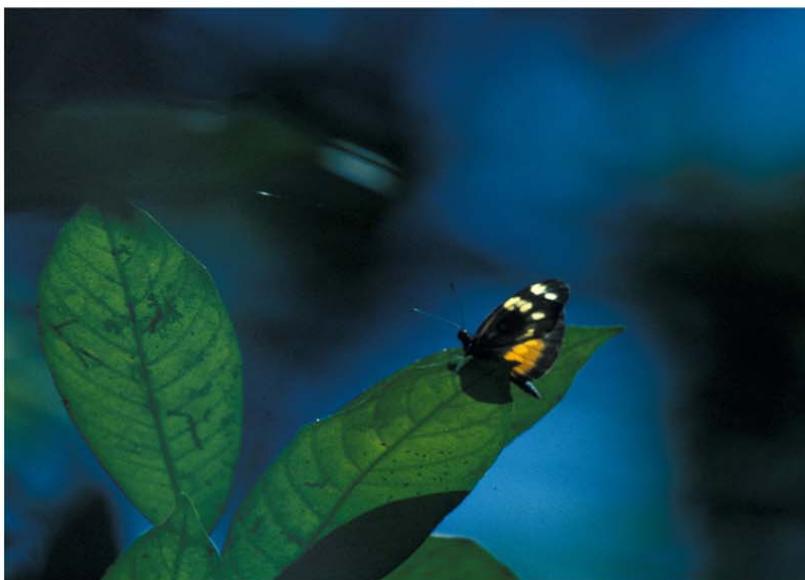
- 36 *Dircenna relata*, 6.4.2000
- 37 *Pteronymia notilla*, 11.4.2000
- 38 *Dismorphia eunoe desine*, 23.2.2001



36



37



38



39



40

FARBTAFFEL VIII

Abb. 39-40: *Dircenna relata*: Interaktionen in Lichtflecken (Llano Bonito, 6.3.2001, Einzelbilder aus Video-Aufnahmen)

- 39** Zwei Männchen umwirbeln sich gegenseitig (Kreis) und schrauben sich dabei in die Höhe.
- 40** Ein Männchen (kleiner Kreis) wird von oben durch ein weiteres Männchen angefliegen, das durch ein drittes Männchen dicht bedrängt wird (großer Kreis).

FARBTAFFEL IX

Abb. 41: Experiment zum Anflug eines Objekts durch *Dircenna relata* im Lichtfleck

41 *Dircenna relata*: Reaktion auf Attrappe im Lichtfleck (Las Pavas, 3.3.2001, a-c: Einzelbilder aus einer Video-Aufnahme)

- (a) Ein Männchen von *D. relata* befindet sich auf seiner Sitzwarte (Kreis) am Rande eines Lichtflecks.
- (b) Ein Stock wird in den Lichtfleck hineingeworfen (großer Kreis; Flugbahn: gelbe gestrichelte Linie). Der Falter ist von der Sitzwarte aus gestartet und fliegt auf den Stock zu (kleiner Kreis; Flugbahn: rote gestrichelte Linie).
- (c) Eine knappe Sekunde später: Der Stock ist zu Boden gefallen. Der Falter (Kreis) schwebt langsam über diese Stelle hinweg.

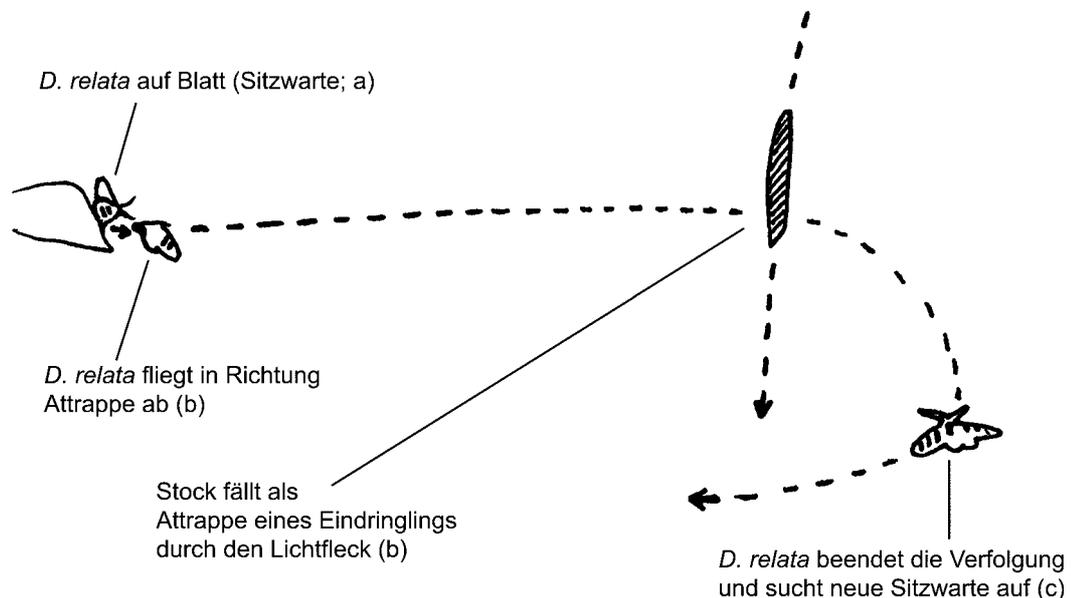
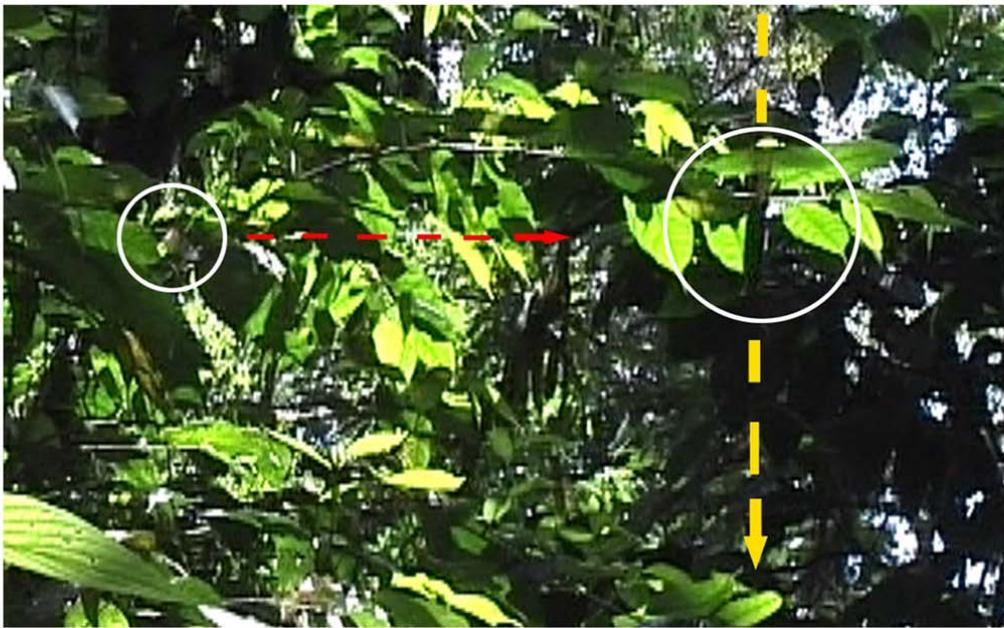


Abb. 41 (d): Reaktion eines Männchens von *Dircenna relata* auf einen Stock, der in seinen Lichtfleck hineingeworfen wurde. Erstellt nach einer Video-Aufnahme im Reservat Las Pavas (Abb. 41 a-c). Der Falter fliegt den durchfallenden Stock direkt an.



a



b



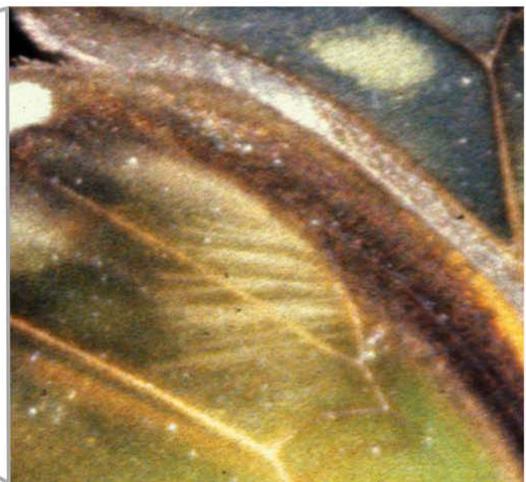
c



42



43



44

FARBTAFFEL X

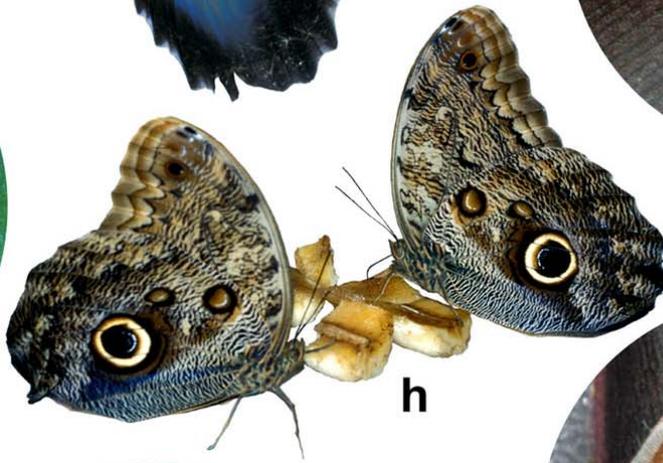
Abb. 42-44: Ithomiinae-Männchen, die ihre Duftschuppen abspreizen. Die Duftschuppen sind rechts jeweils vergrößert abgebildet.

- 42 *Godyris zygia*, Llano Bonito, 6.3.2001
- 43 *Ithomia heraldica*, Llano Bonito, 6.3.2001
- 44 *Pteronymia notilla*, Las Pavas, 11.4.2000

FARBTAFFEL XI

Abb. 45: *Caligo eurilochus sulanus*

- 45** Lebenszyklus von *Caligo eurilochus sulanus*, ermittelt durch Zucht von Raupen und einem Gelege aus Las Pavas
- (a) Gelege an einem Helikonienblatt. Die hellbraunen Kopfkapseln der Erstlarven schimmern bereits durch die Eischale hindurch (5.3.2002).
 - (b) Erstlarven während des Schlüpfens bzw. beim Verzehr der eigenen Eischale unmittelbar danach (7.3.2002)
 - (c) 5. Raupenstadium bei einer Körperlänge von 10 cm (19.3.2002)
 - (d) Raupe unmittelbar vor der Verpuppung (links) und frisch gehäutete Puppe (rechts; 6.4.2002)
 - (e) Puppe unmittelbar vor dem Schlüpfen des Falters. Die dunklen Flügel schimmern bereits durch die Flügelscheiden hindurch (10.5.2002).
 - (f) Frisch geschlüpfter Falter an der Puppenexuvie beim Aushärten der Flügel (10.5.2002)
 - (g) Flügeloberseite
 - (h) Zwei Falter saugen an reifer Banane.





46



47



48



c

FARBTAFFEL XII

Abb. 46-48: Brassolinae der Villa Decary

46 *Caligo illioneus oberon*

(a) 5. Raupenstadium (3.3.2002)

(b) Puppe (19.3.2002)

(c) Imago (6.4.2002)

47 *Caligo atreus dionysos* (4.3.2002)

48 *Opsiphanes quiteria quirinus*

(a) Puppe von ventral (27.2.2001)

(b) Puppe von lateral

(c) Frisch geschlüpfter Falter an der Puppenexuvie beim Aushärten der Flügel
(28.2.2001)

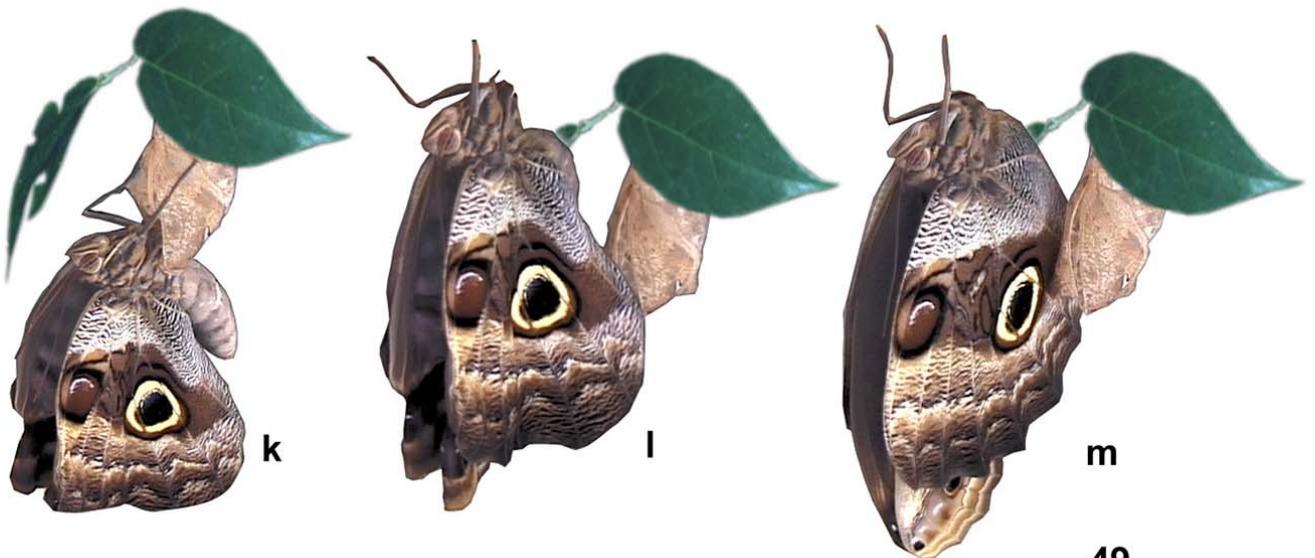
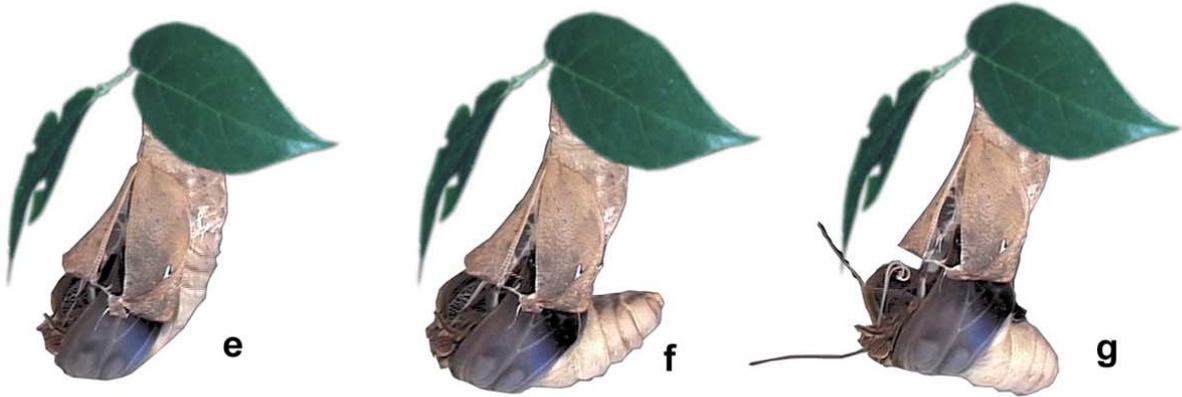
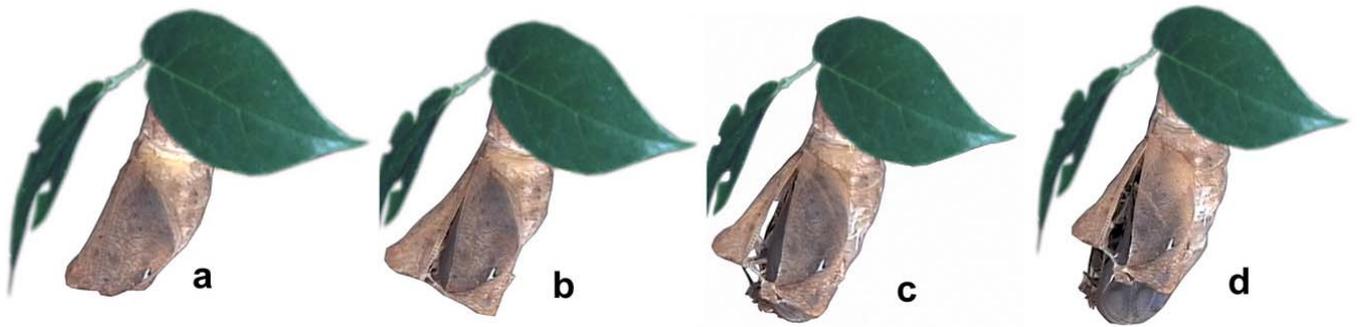
FARBTAFFEL XIII

Abb. 49: *Caligo illioneus oberon* schlüpft.

- 49** Schlüpfvorgang von *Caligo illioneus oberon* (Einzelbilder aus einer Video-Aufnahme, 6.4.2002)
- (a)** Die Puppe unmittelbar vor Beginn des Schlüpfvorgangs. Die dunklen Flügel des Falters schimmern bereits durch die Flügelscheiden hindurch.
- (b)** Die Nähte der Puppe sind dorsal und vor den Flügelscheiden aufgesprungen. Der Falter stemmt mit Beinen, Saugrüssel und Antennen den ventral gelegenen Komplex aus Bein- und Antennenscheiden ab und vergrößert so den Spalt.
- (c) - (f)** Der Falter rutscht aus der Puppenexuvie heraus.
- (g) - (h)** Beine, Antennen und Saugrüssel werden aus der Puppenexuvie herausgezogen und frei ausgestreckt.
- (i) - (m)** Die Flügel werden nach unten geklappt und im hängenden Zustand aufgepumpt, anschließend härten sie aus.

Setzt man (b) als Beginn des Schlüpfvorgangs (Zeitpunkt 0), vergeht folgende Zeit bis

- (c): 56 s,
(d): 1 min 17 s,
(e): 1 min 22 s,
(f): 1 min 23 s,
(g): 1 min 27 s,
(h): 1 min 30 s,
(i): 1 min 34 s,
(j): 3 min 25 s,
(k): 7 min 40 s,
(l): 8 min 14 s,
(m): 14 min 12 s.





FARBTAFFEL XIV

Abb. 50: Der mitteleuropäische ‘‘Lichtflecken-Falter’’ *Pararge aegeria*

- 50** Ein mitteleuropäischer ‘‘Lichtflecken-Falter’’: *Pararge aegeria* (♂) im Naturpark Westensee (Schleswig-Holstein, Norddeutschland, 11.8.1997)
- (a) Lichtfleck im Buchenwald, besetzt von *P. aegeria*
- (b) *P. aegeria*, im Lichtfleck, Flügelunterseite
- (c) *P. aegeria*, im Lichtfleck, Flügeloberseite

FARBTAFFEL XV

Abb. 51-54: Korallenschlangen-Mimikry / Warntracht von *Dendrobates pumilio*

51 *Scolecophis atrocinctus*, Finca Ecológica, 12.3.2000

52 *Rhinobothryum bovallii*, Braulio Carillo, 28.2.2002

53 *Dendrobates pumilio* ♂, Shiroles, 16.3.2002

54 *Dendrobates pumilio* ♂, Siquirres, 19.3.2002



51



52



53



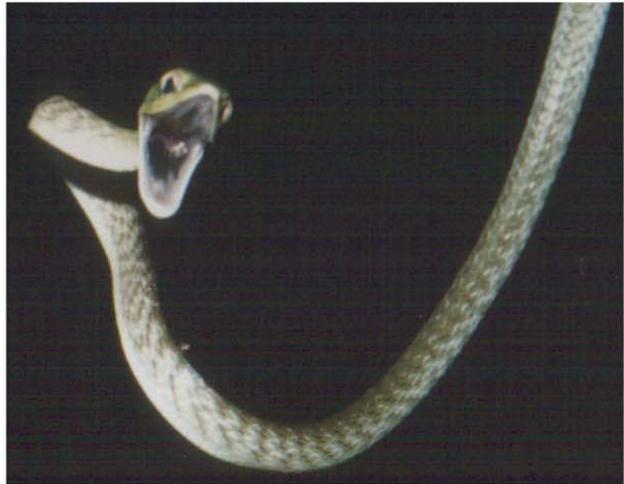
54



55



56

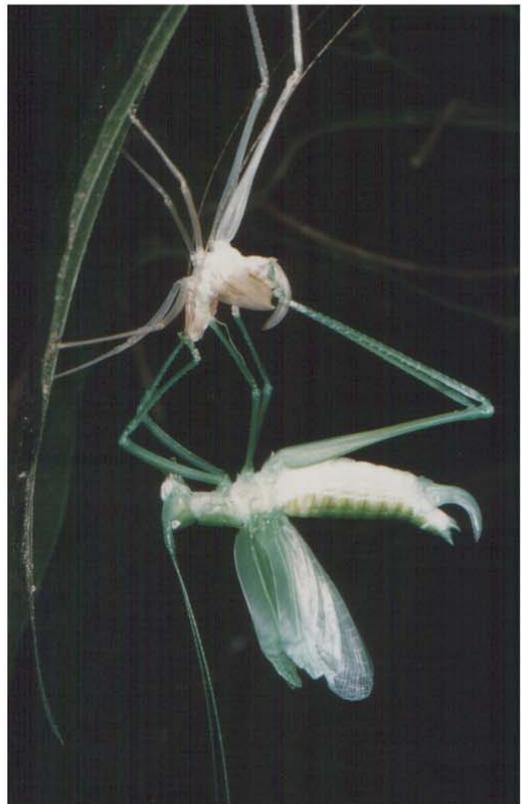


57



58

60



59

FARBTAFFEL XVI

Abb. 55-60: Mimese

- 55** *Bothriechis schlegelii* an einer Brettwurzel im Reservat von Manzanillo, 15.3.2002
- 56** *Oxybelis aeneus* im Nationalpark Corcovado, 9.3.2001
- 57** *Oxybelis brevirostris* mit drohend aufgerissenem Maul, Braulio Carillo, 28.2.2002
- 58** *Agalychnis callidryas*, Villa Decary, 25.2.2001
- 59** Langführschrecke (Ensifera) während der Häutung, Villa Decary, 2.3.2002
- 60** Stabschrecke (Phasmatodea), Villa Decary, 2.3.2002

FARBTAFFEL XVII

Abb. 61-63: Bildbearbeitung für die Multimedia-Veranstaltung: Maskierung; Ganzkuppel-Projektion im Planetarium

- 61** Maskierung eines Blütenstandes von *Heliconia wagneriana*
- (a) Originalfoto (Reservat von Manzanillo, 5.3.2000)
 - (b) Hintergrund geschwärzt
 - (c) Zusätzliche Maske, die durchscheinendes Licht des Diaprojektors im geschwärzten Bereich abdeckt, wenn sie als Dia im Diarahmen über (b) gelegt wird
- 62** Kombination zweier Aufnahmen: Kolibri im Schwirrflug vor rotem Blütenstand
- (a) Originalfoto von *Amazilia tzacatl* (Villa Decary, 2.4.2000)
 - (b) Nach Maskierung beider Motive erscheint der Kolibri in möglichst naturgetreuer Position im Schwirrflug vor dem Blütenstand von *Heliconia wagneriana*.
- 63** Ganzkuppel-Projektion eines Augenflecks auf dem Flügel von *Caligo illioneus* im Planetarium der Fachhochschule Kiel



a



b



c

61

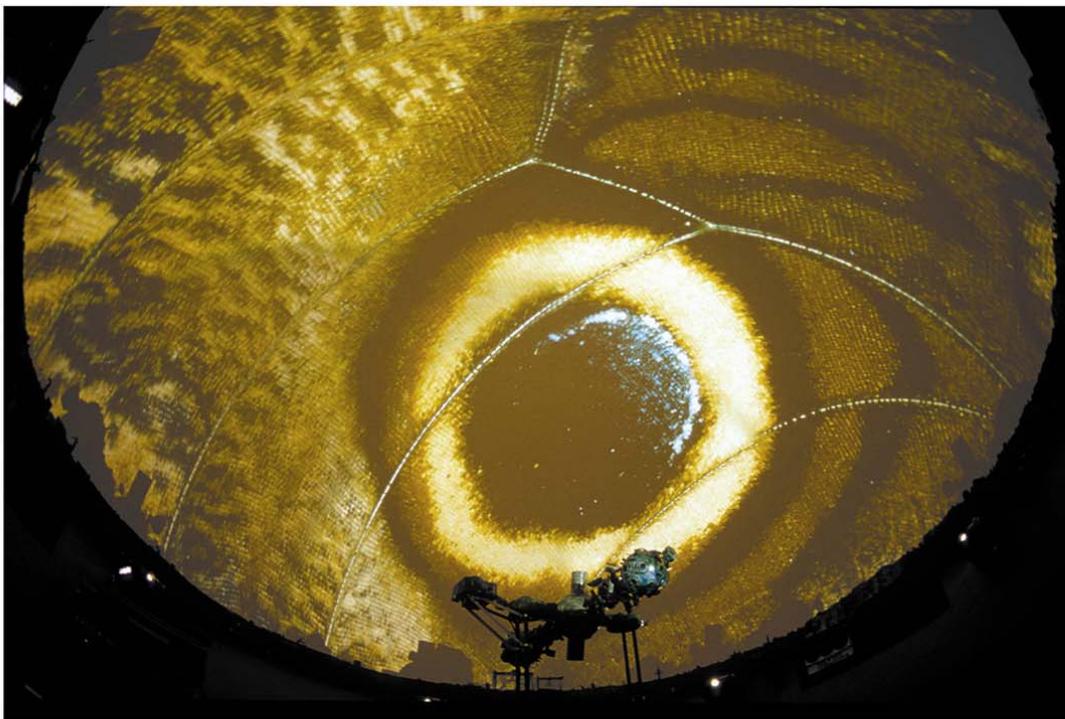


a



b

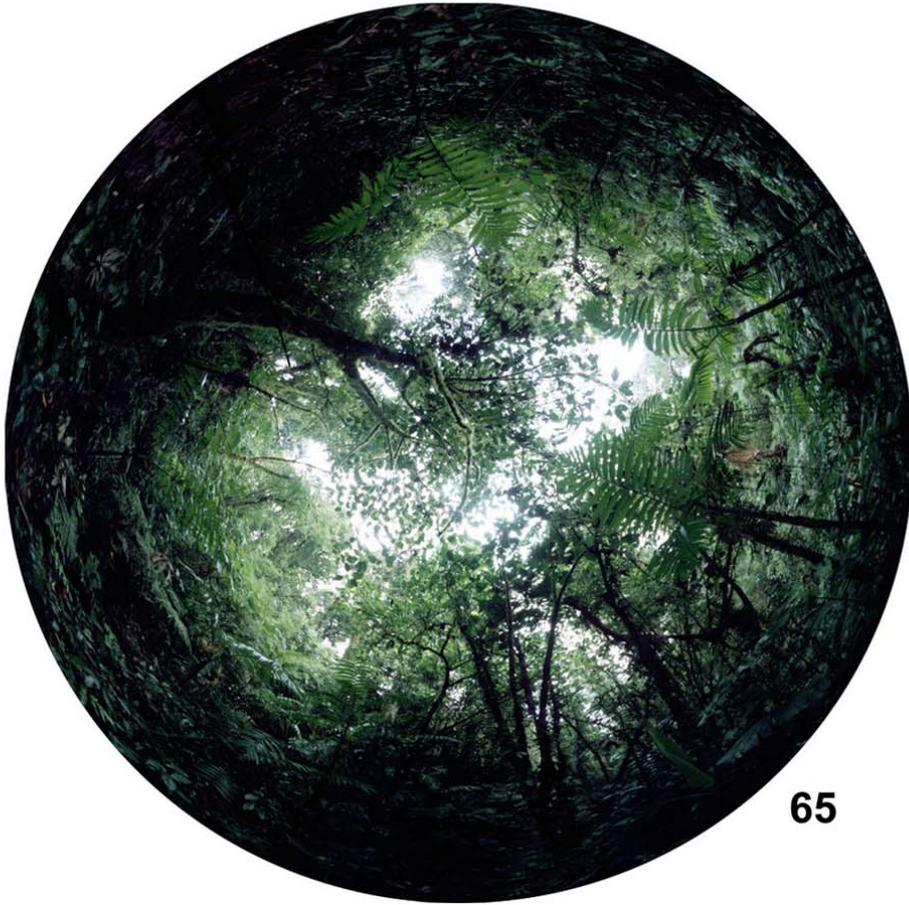
62



63



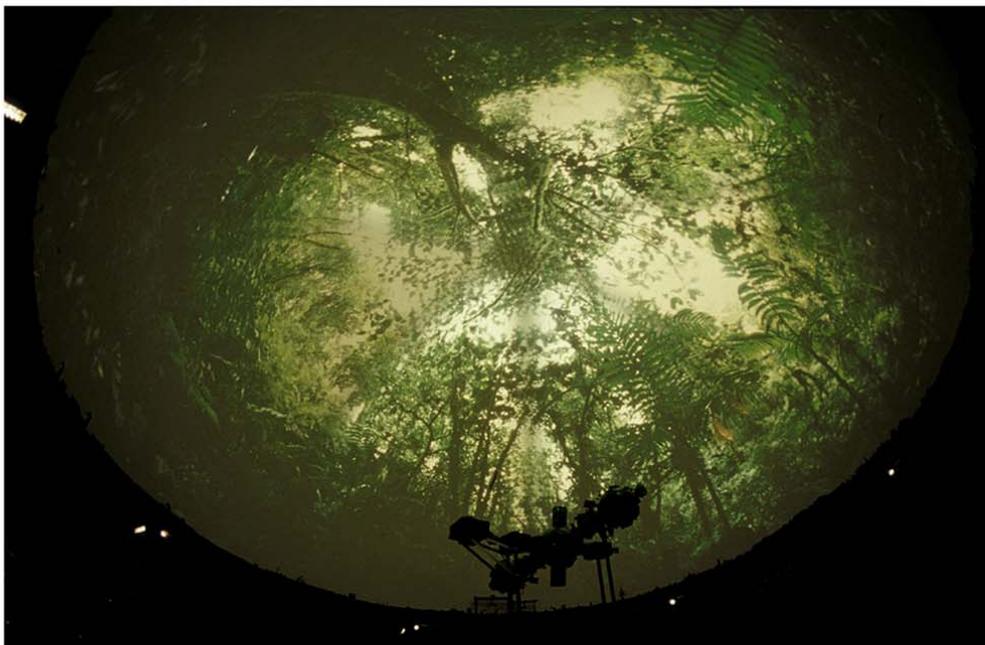
64



65



66



67

FARBTAFFEL XVIII

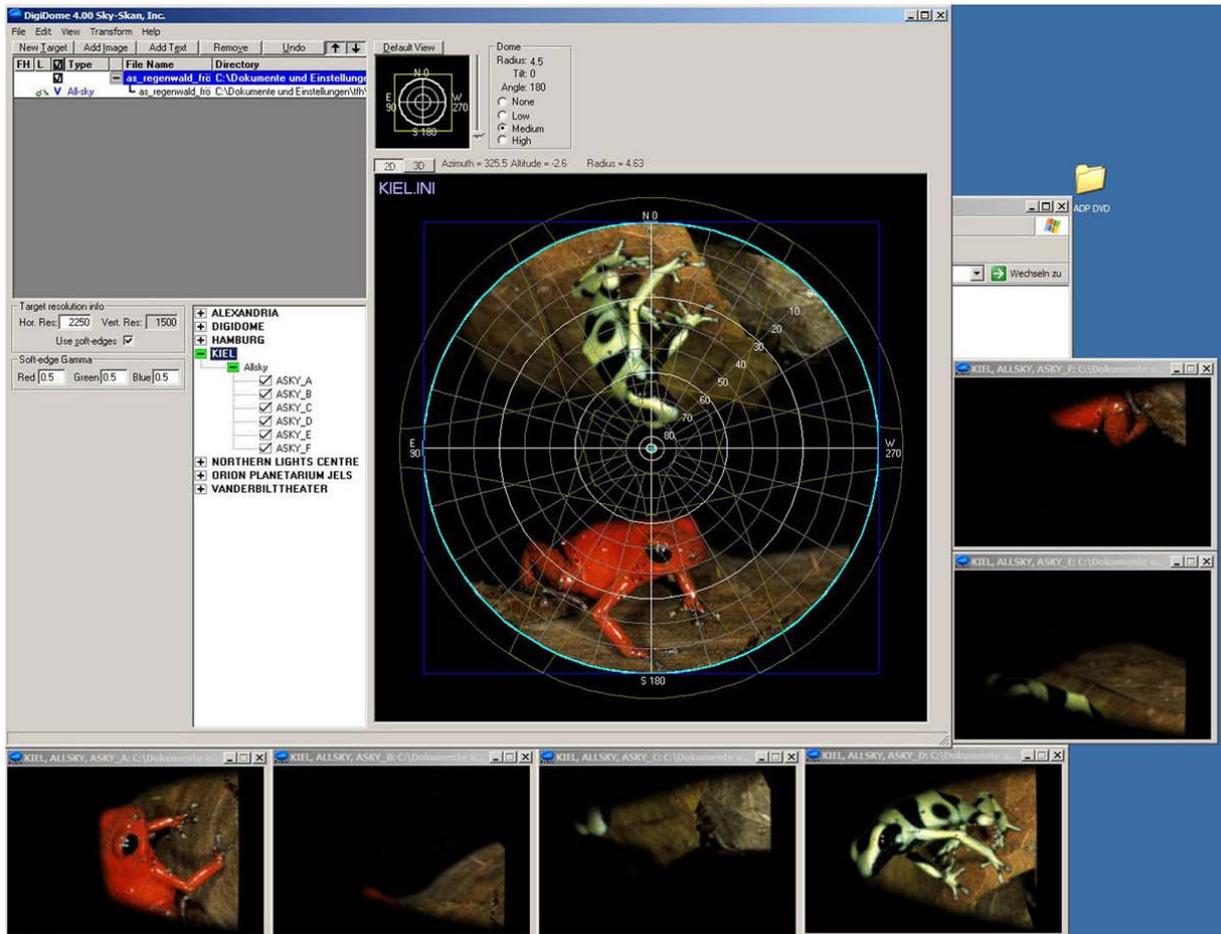
Abb. 64-67: Arbeitsschritte bei der Erstellung einer Ganzkuppel-Diaprojektion des Regenwaldes

- 64** 6 mit einem Fisheye-Objektiv (16 mm Brennweite) im Abstand von je 60° aufgenommene Fotos an einem Standort im Regenwald
- 65** Kreisrunde Vorlage für die Berechnung der Segmente, die später über die Diaprojektoren in der Peripherie des Kuppelraumes projiziert werden. Diese Vorlage wurde aus den Originalaufnahmen von Abb. 64 digital erstellt. Die Mitte des Kreises liegt später im “Zenit”, dem höchsten Punkt in der Kuppel.
- 66** Eines von 6 Segmenten, die über die Diaprojektoren an die Kuppel projiziert werden und aus denen sich die Ganzkuppel-Projektion zusammensetzt. Die Form eines “Tortenstücks” entsteht durch eine *Softedge*-Maske, die die Bereiche abdeckt, die sich sonst mit den Nachbarsegmenten überlappen würden.
- 67** Foto von der Ganzkuppel-Projektion des Regenwaldes im Planetarium der Fachhochschule Kiel. Am unteren Bildrand erkennt man den Sternenprojektor, der in der Mitte des Kuppelraumes steht.

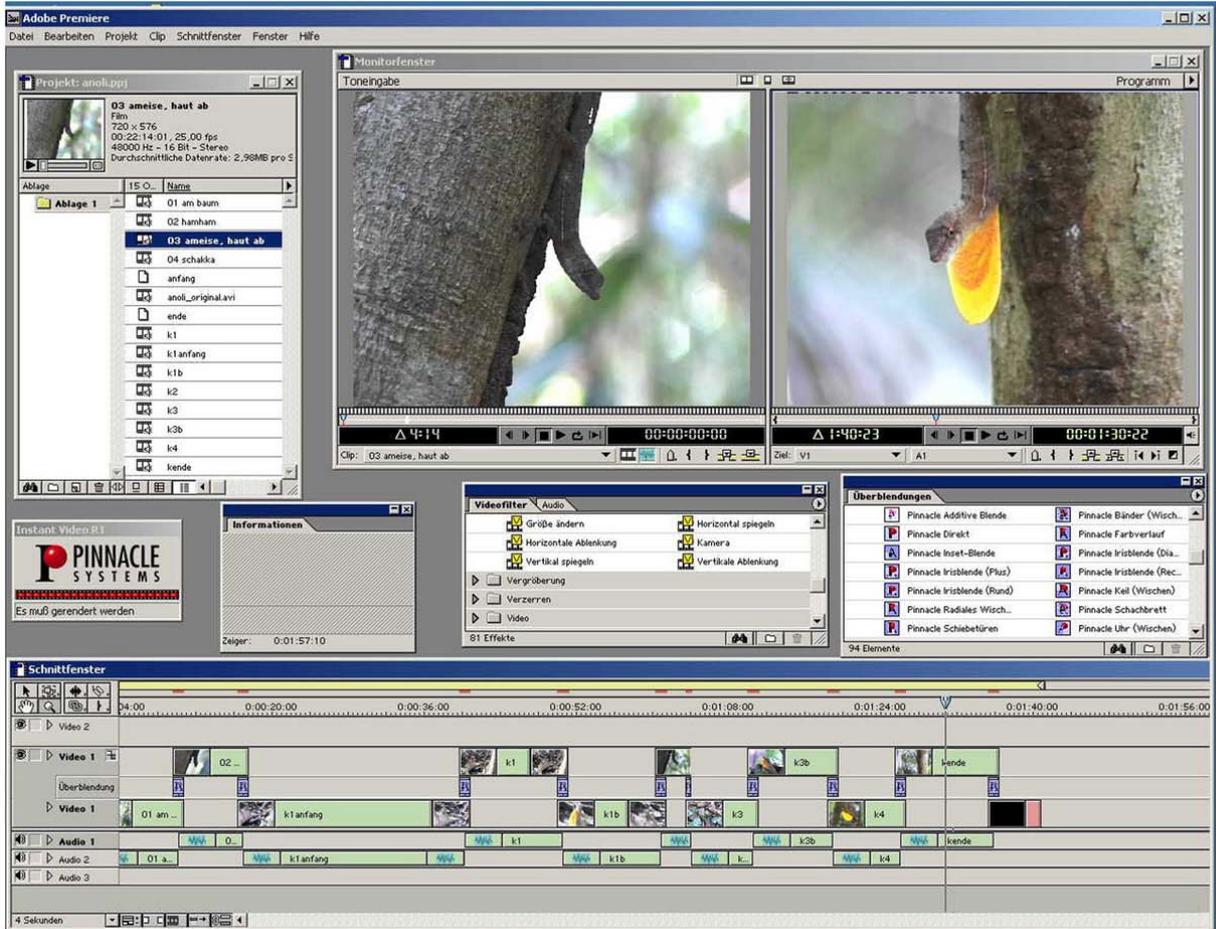
FARBTAFFEL XIX

Abb. 68-69: Bildschirmansichten bei der Arbeit mit den Programmen *DigiDome* und *Adobe Premiere*

- 68** *Digidome*: Eine Ganzkuppel-Projektion wird aus zwei Aufnahmen von *Dendrobates auratus* (im Kreis oben) und *Dendrobates pumilio* (beide fotografiert am 16.3.2002 nahe Shiroles) erstellt (vgl. Abb. 63, 65-67). Rechts und unten werden die Einzelbilder angezeigt, die später über 6 Diaprojektoren projiziert werden können. Die beiden Pfeilgiftfrösche werden an der Kuppel einander gegenüber sitzen.
- 69** *Adobe Premiere*: Ein Video zum Balz- und Imponierverhalten der Saumfingerechse *Norops polylepis* (gefilmt am 10.3.2001 in Puerto Jiménez) von 1:40 min Länge ist geschnitten worden. Oben zwei Einzelbilder aus dem Film, auf denen jeweils ein Männchen an einem Baumstamm zu erkennen ist, rechts mit ausgefahrener Kehlwanne. Unten die Schnittleiste mit den Einzelsequenzen und dazwischen liegenden Blenden.



68



69

Wonders of the Rainforest

Qualified biologist Hannes Petrischak is doing his PhD in zoology at the University of Kiel, Germany. As a part of these studies, he produces a multimedia show about the tropical rainforest for the planetarium ("Media Dome") of the University of Applied Sciences in Kiel.



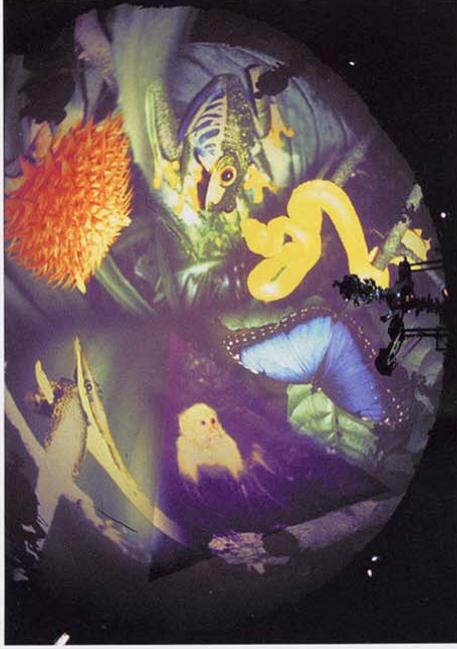
ALLSKY: Costa Rican rainforest in the planetarium of Kiel, Germany.

<http://www.mediendom.fh-kiel.de>

During the past three years many photographs, video and tape recordings have been taken deep inside Costa Rican rainforest. First-run of the show will probably be in September 2003.



Strawberry Poison-dart Frog (Dendrobates pumilio)



Planetarium domes are ideal stages to present the natural dome built by the rainforest's trees.

Visitors will imagine themselves in the rainforest, surrounded by visual and acoustic impressions.



Two Owl Butterflies (Caligo eurilochus) eating banana

ALLSKY: Animals and plants of Costa Rican rainforest in the planetarium of Kiel: White-faced Capuchin (Cebus capucinus), Brown Vine Snake (Oxybelis aeneus), Morpho Butterfly (Morpho peleides), Eyelash Pit Viper (Bothriechis schlegelii), Red-eyed Leaf Frog (Agalychnis callidryas) and a bromeliad flower.



ZEISS

United States & Canada Authorized Distributor
SEILER
 INSTRUMENT

www.seilerinstrument.com
 170 E. Kirkham Ave.
 St. Louis, MO 63119-1791
 314-968-2292 • 800-469-2292

Planetarium Division:
 23 Narbrook Park
 Narberth, PA, 19072-2123
 800-726-8805
 Fax: 610-664-0308
 Cell: 610-766-0673
 E-mail: zeiss@seilerinstrument.com

FARBTAFFEL XX

Abb. 70: *Projections*, Spring 2003

- 70** Ein Bericht über die Multimedia-Veranstaltung "Faszination Regenwald" in *Projections*, Ausgabe *Spring 2003*. *Projections* ist ein Magazin der Firma *Seiler Instrument*, dem Vertreter für *Zeiss*-Planetariumsgeräte in Nordamerika. Unter anderem ist eine Ganzkuppel-Projektion aus dem Planetarium der FH Kiel abgebildet, die aus mehreren Tier- und Pflanzenmotiven kombiniert wurde.

5 Diskussion

5.1 Die “Tigerstreifen”-Komplexe: Müller’sche oder Bates’sche Mimikry?

5.1.1 Vorbemerkungen zur Fragestellung

Um die Positionen zu beurteilen, die die einzelnen Arten innerhalb der Mimikry-Komplexe von Las Pavas, Llano Bonito usw. einnehmen, ist zunächst die grundsätzliche Frage zu klären, wer zu den ungenießbaren Faltern gehört und wer ein schmackhafter Schmetterling ist. So lassen sich die Teilnehmer eines Müller’schen Mimikry-Rings von ihren Bates’schen Nachahmern abgrenzen. Allerdings erscheint es fraglich, ob überhaupt solche klaren Zuordnungen möglich sind. Vor allem in der jüngeren Literatur wird deutlich, dass alle Begriffe, die helfen, ein Mimikry-System zu analysieren, stets innerhalb eines breiten Spektrums interpretiert werden müssen: Ungenießbare Arten müssen nicht in allen Phasen ihrer Entwicklung, nicht einmal innerhalb eines Entwicklungsstadiums, ungenießbar sein. Zudem kann der Grad der Ungenießbarkeit von Individuum zu Individuum variieren. Von einigen Arten ist nichts über ihre “Schmackhaftigkeit” bekannt. Nachahmer können eine Art präzise oder mehrere Arten “schematisch” oder sogar Individuen der eigenen Art imitieren. Im folgenden sollen die unterschiedlichen Perspektiven zu den Mimikry-Phänomenen aus der Literatur heraus erörtert, zusammengeführt und auf die untersuchten Tigerstreifen-Komplexe bezogen werden.

Ihre Ungenießbarkeit zeigen die Ithomiinae der untersuchten “Tigerstreifen”-Komplexe mit einer kontrastreichen Warnfärbung an. Da sich alle Arten, die gemeinsam in einem “Tigerstreifen”-Komplex auftreten, sehr ähnlich sehen und teilweise auch für das geübte Auge nur extrem schwer zu unterscheiden sind (z.B. *Dircenna relata* und *Pteronymia notilla*), benutzen sie mit ihrem Muster dasselbe Warnsignal, um Räuber abzuschrecken. Sie erfüllen damit das Kriterium der Müller’schen Mimikry, das erstmals MÜLLER (1879) an neotropischen Schmetterlingen beschrieb.

Die an diesen Mimikry-Ringen ebenfalls beteiligten Dismorphiinae und Melitaeinae galten bis vor wenigen Jahren als typische Bates’sche Nachahmer. BATES (1862) beschrieb Vertreter der Gattung *Dismorphia* aus Amazonien, von denen er annahm, dass sie genießbar seien, aber kaum gefressen würden, weil sie durch ihr den ungenießbaren Arten ähnliches Aussehen ihre potentiellen Fressfeinde täuschten.

5.1.2 Herkunft der Ungenießbarkeit bei den Ithomiinae und ihrer Schwestergruppe, den Danainae

Die Ungenießbarkeit der Ithomiinae beruht auf chemischen Substanzen, die nicht - wie früher vermutet - aus der Nahrung der Raupen stammen. Diese fressen zwar fast ausschließlich an Solanaceae (Nachtschattengewächsen), die viele Alkaloide enthalten (EHRlich & RAVEN 1964). BROWN (1984) konnte jedoch nachweisen, dass frisch geschlüpfte Ithomiinae von der Seidenspinne *Nephila clavipes* (Araneidae), die auch in Costa Rica sehr häufig ist, gefressen werden. Diese Falter enthalten keine Giftstoffe aus den Solanaceae. Die adulten Ithomiinae nehmen aber über ihre Nahrung Pyrrolizidin-Alkaloide (PAs) auf, die sie für Prädatoren ungenießbar werden lassen. *Nephila clavipes* entfernt solche Falter umgehend aus ihren Netzen. Die PAs werden sowohl mit dem Blütennektar als auch von verrottenden Pflanzenteilen verschiedener Arten von Boraginaceae, Asteraceae und Fabaceae, an denen vor allem

männliche Ithomiinae saugen, aufgenommen. Die Konzentration der PAs in den männlichen Ithomiinae weist eine deutliche Korrelation mit dem Alter der Tiere auf. Die Weibchen suchen selten pflanzliche PA-Quellen auf. Sie erhalten die PAs über die Spermatophoren der Männchen, die eine besonders hohe PA-Konzentration enthalten, und werden auf diese Weise von der ersten Paarung an ungenießbar (BROWN 1984).

Möglicherweise ist die Fähigkeit der Falter, PAs im Körper zu tolerieren und sogar anzureichern, erst die Voraussetzung dafür gewesen, dass die Ithomiinae sich Solanaceae als Futterpflanzen erschließen und deren Alkaloide im Larvenstadium tolerieren konnten (ACKERY 1993). Die Fähigkeit, als Imagines PAs im Körper zu speichern, haben die Ithomiinae gemeinsam mit ihrer Schwestergruppe, den Danainae. Abgestorbene, verrottende Teile von Pflanzen, die PAs enthalten, wirken überaus attraktiv auf Männchen von Ithomiinae und Danainae (PLISKE et al. 1976).

Bei der Gattung *Danaus*, zu der auch der Monarch, *D. plexippus* (Linnaeus, 1758), gehört (Abb. 71a), spielt jedoch noch eine andere Gruppe von Giftstoffen eine wichtige Rolle, nämlich die Herzglykoside (Kardenolide), die ebenso wie die PAs für Vertebraten bitter schmeckend und giftig sind. Die wichtigste Raupen-Futterpflanze des Monarchen ist die Seidenpflanze, *Asclepias curassavica* (Asclepiadaceae). Sie enthält Kardenolide, die von den Raupen aufgenommen und gespeichert werden und zur Ungenießbarkeit der Falter führen. Da die Raupen also in diesem Fall Giftstoffe anreichern können, sind sie im Gegensatz zu den überwiegend kryptischen Raupen der Ithomiinae aposematisch gefärbt (Abb. 71b). Der Gehalt an Kardenoliden in den Futterpflanzen und damit auch in den Raupen und Faltern von *D. plexippus* kann jedoch erheblich schwanken. Die vielfältigen Beziehungen zwischen Asclepiadaceae, dem Gehalt an Herzglykosiden, der Speicherfähigkeit dieser Stoffe durch die Monarchen und der Giftwirkung auf Räuber wurden von verschiedenen Autoren eingehend untersucht (BOPPRÉ 1978, CALVERT et al. 1979, LYNCH & MARTIN 1993, NELSON 1993a, NELSON 1993b, ROTHSCHILD & MARSH 1978, ROTHSCHILD et al. 1970, SCHNEIDER 1993). Einen Überblick über die Mechanismen chemischer Verteidigung bei Schmetterlingen gibt BROWER (1984).

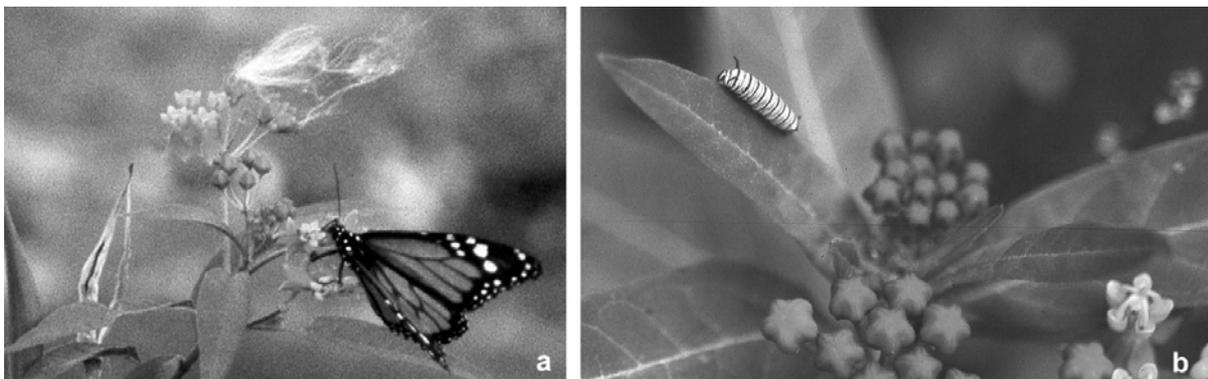


Abb. 71: Monarch (*Danaus plexippus*) an der Seidenpflanze (*Asclepias curassavica*). (a) Imago (Nuevo Arenal, 3.4.2000); (b) Raupe (Monteverde, 26.2.1997).

5.1.3 Müller'sche Mimikry und Automimikry

Nach der Definition von WICKLER (1968) handelt es sich bei Mimikry um eine Signalfälschung. Dabei kopiert der Nachahmer das Signal seines Vorbildes und täuscht somit den Signalempfänger. Im Falle der Müller'schen Mimikry wird der Empfänger jedoch nicht

getäuscht. LUNAU (2000a, 2000b) bezeichnet die Müller'sche Mimikry daher als ein Beispiel für Signalnormierung. Allerdings gibt es zwischen Bates'scher und Müller'scher Mimikry fließende Übergänge. Ein Müller'sches System, das aus einer extrem und einer nur ganz schwach giftigen Art besteht, ist einem Bates'schen System sehr ähnlich (WINHARD 1996). Auch innerhalb der Ithomiinae bestehen deutliche Unterschiede bezüglich des Ausmaßes der Ungenießbarkeit zwischen den Arten (BROWER 1984). Dennoch haben sich alle bisher in Experimenten mit Vögeln auf ihre Ungenießbarkeit getesteten Ithomiinae als vollständig gegen Prädatoren geschützt erwiesen und sind somit "echte" Mitglieder in Müller'schen Mimikry-Ringen (BECCALONI 1997). Innerhalb einer Art können diejenigen Falter, die noch keine PAs im Körper angereichert haben, von der Warnfärbung ihrer ungenießbaren Artgenossen profitieren (Brown 1984). Dieses Phänomen wird als Automimikry bezeichnet und ist in ähnlicher Weise von *Danaus*-Arten bekannt, deren Raupen an Pflanzen mit geringem oder gar keinem Kardenolid-Gehalt aufgewachsen sind (BROWER et al. 1967, BOPPRÉ 1978, GIBSON 1984).

5.1.4 Einordnung der beteiligten Melitaeinae und Dismorphiinae: "quasi-Bates'sche Nachahmer"

Schwieriger als die Beurteilung der Ungenießbarkeit der Ithomiinae ist die Beantwortung der Frage, ob die Dismorphiinae, die in den "Tigerstreifen"-Komplexen in Costa Rica beobachtet wurden, genießbar oder ungenießbar sind. BROWER (1984) betont, dass die verschiedenen Arten der Pieridae untereinander sehr stark in der Genießbarkeit variieren. WINHARD (1996) beobachtete *D. amphiona* in Ecuador in einem Mimikry-Ring, an dem unter anderem zahlreiche Ithomiinae und *Eresia quintilla* (Melitaeinae) beteiligt waren. Durch einen Vergleich der Flugrichtungswechsel pro Sekunde kam er zu dem Ergebnis, dass sich *D. amphiona* den niedrigen Werten der als Vorbilder dienenden Ithomiinae anpasst und ihnen damit auch in der Art zu fliegen ähnlich ist. Bei der Beobachtung des Fluchtverhaltens kam er zu dem Schluss, dass *D. amphiona* zumindest nicht so ungenießbar ist wie das Vorbild *Hypothyris lycaste antonia* (Ithomiinae). Wurde *H. lycaste* aufgeschreckt, flog diese Art ein Stück und ließ sich dann wieder auf einem Blatt in der Nähe nieder, während *D. amphiona* in das Dickicht floh. Dieses vorsichtige Verhalten kann als ein Kennzeichen genießbarer Falter gewertet werden. SRYGLEY & CHAI (1990) konnten an Versuchen mit *Galbula ruficauda* (Galbulidae), einer Vogelart, deren Nahrung zu einem hohen Prozentsatz aus Schmetterlingen besteht, feststellen, dass *Dismorphia amphiona* zu 57 % verschmäht wurde. Diese Ergebnisse wertet BECCALONI (1997) als nicht eindeutig, weil die im Freiland gefangenen Vögel die Falter nach optischen Eindrücken und nicht erst wegen ihres schlechten Geschmacks ablehnten. Möglicherweise hatten die Vögel vorher schon mit ungenießbaren Vorbildern von *D. amphiona* schlechte Erfahrungen gemacht.

Eine ähnliche Unsicherheit bezüglich der Genießbarkeit liegt auch bei den Melitaeinae (*Eresia alsina*, *E. eutropia* und *Castilia eranites*) von Las Pavas und Llano Bonito vor. WINHARD (1996) hält es für wahrscheinlich, dass Vertreter der Gattung *Eresia* für Vögel genießbar sind. Ungenießbarkeit ist aus dieser Unterfamilie bislang nur für die Gattung *Euphydryas* eindeutig nachgewiesen worden (BOWERS 1981). SRYLEY (1994) hingegen hält auch die *Eresia*-Arten für ungenießbar. WINHARD (1996) beschreibt, dass *Eresia lansdorfi*, die dem ungenießbaren *Heliconius erato phyllis* (Heliconiinae) in den Wäldern um die Wasserfälle von Iguazú extrem ähnlich sieht, alle Voraussetzungen für einen Bates'schen Nachahmer erfüllt; z.B. ist *E. lansdorfi* wesentlich seltener als das Vorbild. Die Gattung *Eresia* hat viele sehr unterschiedlich aussehende Arten hervorgebracht, zu denen man in der Regel sympatrische

ungenießbare Vorbilder finden kann. Außerdem sind viele Arten sehr polymorph, so dass oft Unklarheiten bezüglich der Artzugehörigkeit bestehen (WINHARD 1996). Dies trifft auch auf die costaricanischen "Arten" *Eresia alsina*, *E. eutropia* und *E. melaina* zu (DEVRIES 1987).

Nach BECCALONI (1997) ist aus den bisherigen Fraßexperimenten zu schließen, dass alle an Mimikry-Ringen beteiligten Heliconiinae, Melitaeinae und Dismorphiinae zwar wohl ungenießbar, aber längst nicht so ungenießbar wie die Ithomiinae sind. Das bedeutet, dass es Bates'sche Mimikry in Reinform bei neotropischen Schmetterlingen wohl nur sehr selten gibt. In der Regel repräsentieren alle an einem Mimikry-Komplex beteiligten Arten ein breites Genießbarkeitsspektrum. Weniger ungenießbare Arten werden daher als "quasi-Bates'sche Nachahmer" bezeichnet. BECCALONI (1997) stellte bei seinen Untersuchungen in Ecuador außerdem fest, dass bei allen von ihm gefundenen Mimikry-Komplexen die beteiligten Ithomiinae immer die individuenreichsten Arten stellten und alle quasi-Bates'schen Nachahmer sehr viel seltener waren.

So können auch die in Costa Rica beobachteten Melitaeinae und Dismorphiinae als quasi-Bates'sche Nachahmer den jeweils an den "Tigerstreifen"-Komplexen beteiligten Ithomiinae gegenüber gestellt werden (Tab. 4). Es trifft auch hier zu, dass sie an allen Beobachtungsorten seltener als die jeweils individuenreichsten Arten der Ithomiinae auftraten, denn es handelte sich immer um Einzelfunde, während beispielsweise *Dircenna relata* Anfang April 2001 in fast jedem Lichtfleck in Las Pavas zu finden war. Es ist nicht immer einfach zu beurteilen, welche der Ithomiinae aus den Mimikry-Ringen den (quasi-)Bates'schen Nachahmern jeweils als Vorbild dienen. Bei dem "Lichtflecken-Falter" *Dismorphia eunoe* liegt die Vermutung nahe, dass die "Lichtflecken-Ithomiinae" *Dircenna relata* und *Pteronymia notilla* Vorbilder sind. Alle drei Arten zeigen auch eine große Übereinstimmung in der Musterung: orange gefärbte Flächen auf den Hinterflügeln, helle Flecken auf dunklem Grund auf den Vorderflügeln. Hier sind also in jedem Fall große Ähnlichkeiten im Hinblick auf Farbmuster und Verhalten zu verzeichnen (Abb. 9-13, 23, 36-38). Ebenso verhält es sich bei *Godyris zygia* und dem Bates'schen Nachahmer *Eresia eutropia* in Llano Bonito: Beide Arten stimmen in Färbung, Flügelhaltung und Aufenthaltsort vollständig überein (Abb. 24-27).

YOUNG (1973b) beschreibt *E. eutropia* als Bates'schen Nachahmer von *Ithomia heraldica*, die in Llano Bonito ebenfalls gemeinsam mit *G. zygia* und *E. eutropia* beobachtet werden konnte (Abb. 43). Die Bates'schen Nachahmer *Dismorphia amphiona* (Las Pavas, Abb. 22) und *Castilia eranites* (Las Pavas, Llano Bonito, Abb. 21) lassen sich schwer einem bestimmten Vorbild aus dem jeweiligen Müller'schen Mimikry-Ring zuordnen. WINHARD (1996) betrachtet dies auch nicht als unbedingt notwendig, da ein Bates'scher Nachahmer sehr davon profitieren kann, wenn er nicht einem einzelnen, sondern vielen Vertretern eines Müller'schen Rings ähnlich ist. Vögel schenken der ganzen Ähnlichkeitsgruppe kaum noch Beachtung, sobald sie schlechte Erfahrungen gemacht haben. Außerdem scheinen sich manche Falter, wenn sie in Ruhestellung aus der Nähe betrachtet werden, gar nicht so ähnlich zu sein. Im Flug allerdings sind sie kaum voneinander zu unterscheiden (BECCALONI 1997). Da Vögel Schmetterlinge häufig im Flug erbeuten (CHAI & SRYGLEY 1990, WINHARD 1996), erfüllt diese Form der Nachahmung ihren Zweck.

Tab. 4: "Tigerstreifen"-Mimikry an den artenreichen Fundorten Las Pavas, Llano Bonito und Braulio Carillo.

Fundort	Arten des Müller'schen Mimikry-Rings (Ithomiinae)	Quasi-Bates'sche Nachahmer
Las Pavas	<i>Dircenna relata</i> , <i>Pteronymia notilla</i> , <i>Napeogenes tolosa</i> , <i>Godyris zavale-</i> <i>ta</i> , <i>Ithomia heraldica</i>	<i>Dismorphia eunoe</i> , <i>Dismorphia</i> <i>amphiona</i> , <i>Eresia alsina</i> , <i>Castilia</i> <i>eranites</i>
Llano Bonito	<i>Dircenna relata</i> , <i>Godyris zygia</i> , <i>Ithomia heraldica</i> , <i>Tithorea</i> <i>tarricina</i>	<i>Eresia eutropia</i> , <i>Castilia eranites</i>
Braulio Carillo	<i>Ithomia heraldica</i> , <i>Mechanitis</i> <i>lysinnia</i> , <i>Napeogenes cranto</i>	

5.2 Mimikry-Komplexe und die Schichtung des Waldes: Warnung und Tarnung

5.2.1 Sympatrische Mimikry-Komplexe in Costa Rica und anderen Regionen der Neotropis

Zusätzlich zu den "Tigerstreifen"-Komplexen konnten an allen Fundorten in Costa Rica auch transparente Ithomiinae und z.T. deren (quasi-)Bates'sche Nachahmer (*Dismorphia theucharila*) sympatrisch beobachtet werden, die gemeinsam den sogenannten "Transparent"-Komplex bilden.

MALLET & GILBERT (1995) fanden im Nationalpark Corcovado, im Süden Costa Ricas auf der pazifischen Seite gelegen, außer einem "Transparent"-Komplex vier von Heliconiinae dominierte Mimikry-Ringe (Roter, Gelber, Oranger und Tiger-Ring).

PAPAGEORGIS (1975) konnte in drei verschiedenen Regenwäldern in Peru jeweils vier Mimikry-Komplexe finden. Wie bei den vorliegenden Beobachtungen in Costa Rica flog auch in Peru in Bodennähe (bis 2 m Höhe) der "Transparent"-Komplex und darüber (bis 7 m) der "Tigerstreifen"-Komplex. Noch höher flogen weniger artenreiche, von Heliconiinae dominierte Komplexe: der "Rote Komplex" in der unteren, der "Blaue Komplex" in der oberen Wipfelregion und der "Orange Komplex" über den Baumwipfeln.

Ein extremes Beispiel liefern die Untersuchungen von BECCALONI (1997) in Jatun Sacha, Ecuador, am Westrand des Amazonas-Beckens. Er konnte 124 Insektenarten in insgesamt 8 sympatrische, jeweils von Ithomiinae dominierte Mimikry-Komplexe einordnen. Auch BECCALONIS Untersuchungen führten zu dem Ergebnis, dass die Mimikry-Komplexe jeweils bevorzugt in unterschiedlichen Höhen über dem Boden zu finden sind. Dabei zeichnen sich vier dieser Komplexe mit überwiegend kleinen, transparenten Faltern durch niedrige Flughöhen (meist unter 1 m) aus. Die größeren, bunteren Arten sind durch z.T. deutlich größere Flughöhen gekennzeichnet.

Innerhalb des costaricanischen "Transparent"-Komplexes ist *Dismorphia theucharila* (Abb. 4b) eine besonders interessante Art. Da die Genießbarkeit der Gattung *Dismorphia* fraglich ist (siehe oben), sei *D. theucharila* ebenfalls als quasi-Bates'scher Nachahmer bezeichnet. Diese Art ist in Costa Rica im Hinblick auf Verhalten und Farbmuster eine verblüffend ähnliche Kopie der transparenten Ithomiinae. Im Osten Panamas findet man jedoch bereits Übergangsformen zu einer anderen geographischen Rasse, die ein "Tigerstreifen"-Muster zeigt und in Kolumbien in den "Tigerstreifen"-Komplexen zu finden ist (DEVRIES 1987). In Jatun Sacha, Ecuador, fliegt die Art in zwei verschiedenen Farbmorphen, die jeweils einem eigenen Mimikry-Komplex angehören: Die f. *erythroe* ist Bestandteil eines Komplexes aus kleinen,

transparenten Faltern mit orangen Vorderflügel-Spitzen, während f. *leuconoe* in einem Komplex aus kleinen, transparenten Faltern mit breiten, schwarzen Flügelrändern fliegt (BECCALONI 1997). Polymorphismus ist häufig bei Bates'schen Nachahmern, konnte in Ecuador aber auch bei den Ithomiinae nachgewiesen werden (BECCALONI 1997).

5.2.2 Mögliche Ursachen für die Existenz sympatrischer Mimikry-Ringe

Dass an einem Ort mehrere Müller'sche Mimikry-Ringe mit unterschiedlichen Farbmustern existieren, widerspricht grundsätzlich der Theorie der Müller'schen Mimikry. Eigentlich wäre die Herausbildung eines einzigen Signals, das sich die Prädatoren merken müssen, um Falter sofort als ungenießbar zu erkennen, die logische Fortsetzung des Gedankens, dass alle beteiligten Falter in einem Müller'schen Mimikry-Ring davon profitieren, eine gemeinsame Warntracht zu besitzen (PAPAGEORGIS 1975, BECCALONI 1997).

Die Gründe für die Existenz unterschiedlicher sympatrischer Mimikry-Ringe sind in der vertikalen Gliederung des Waldes in Mikrohabitate zu suchen. Wegen ihrer erheblichen Unterschiede im Mikroklima und in der Struktur werden Kronenregion und Unterholz von vielen waldbewohnenden Tieren als unterschiedliche Lebensräume genutzt. Zahlreiche Säugetiere, Vögel, Reptilien und Arthropoden verbringen ihr ganzes Leben in einer bestimmten Höhenzone. Im Gegensatz zur heißen, trockenen und windigen Kronenregion ist der bodennahe Lebensraum ständig feucht, dunkel und windstill (TERBORGH 1993).

Die durchsichtigen Flügel der Mitglieder des "Transparent"-Komplexes in den dunklen, bodennahen Waldbereichen lassen den Hintergrund durchscheinen und die Falter damit fast unsichtbar werden. Die Falter des "Tigerstreifen"-Komplexes zeigen auf ihren Flügeln viele helle Zeichnungselemente auf dunklem Grund, die dem häufigeren Lichteinfall in den Flugzonen zwischen 2 und 7 m entsprechen und die Tiere im Hell-Dunkel-Muster dieser Höhenstufe nicht auffallen lassen.

PAPAGEORGIS (1975) konnte tatsächlich nachweisen, dass es einen klaren Zusammenhang zwischen dem Muster von Licht und Schatten innerhalb der Höhenstufen des Waldes und dem Farbmuster der Mimikry-Komplexe gibt: Die Schmetterlinge der Mimikry-Komplexe, die noch weiter oben fliegen, weisen ein Farbmuster aus harten Hell-Dunkel-Kontrasten auf, die die kontrastreichen Lichtverhältnisse der Kronenregionen widerspiegeln und Prädatoren verwirren. Somit beruht die Vielfalt sympatrischer Mimikry-Komplexe darauf, dass es auch für ungenießbare Schmetterlinge zunächst besser ist, nicht aufzufallen und möglichst übersehen zu werden. Werden sie doch entdeckt, zeigt ihr spezielles, einprägsames Farbmuster Ungenießbarkeit an. TURNER (1984) zweifelt diese These an, da die Warntracht ungenießbare Falter ja gerade auffälliger machen soll, ohne jedoch eine alternative Erklärung für die Existenz sympatrischer Mimikry-Ringe anzubieten.

SUCHANTKE (1982) bezeichnet die Wiedergabe von Licht- und Schattenverhältnissen auf den Flügeln der Schmetterlinge als "Biotoptracht", die typisch für tropische Lebensräume ist: Nicht die Zugehörigkeit zu einer Verwandtschaftsgruppe, sondern die Lichtverhältnisse innerhalb eines Waldes bestimmen das Aussehen eines Falters und führen zu gattungs- und familienübergreifenden Ähnlichkeitsgruppen. Den Gegensatz dazu bildet die "Gattungstracht" der gemäßigten Breiten.

BECCALONI (1997) begründet die unterschiedlichen Flughöhen der Mimikry-Komplexe mit der Anpassung an die Vegetation, also die Futterpflanzen der Raupen. MALLET & GILBERT (1995) fanden heraus, dass die Angehörigen eines Mimikry-Komplexes in ihren Höhenstufen meist gemeinsam übernachten und dabei ganz besonders anfällig gegen den Fraßdruck von

Vögeln sind, die ebenfalls in bestimmten Höhenstufen jagen. Einheitliche Warnmuster wenden sich also jeweils gegen bestimmte Vogelarten.

5.2.3 Argumente für die “Tarnung vor der Warnung” am Beispiel des “Transparent”-Komplexes

Der “Transparent”-Komplex spricht ganz besonders deutlich für die “Tarnung vor der Warnung”: Die transparenten Ithomiinae wie *Ithomia patilla* (Abb. 4a) sind ungenießbar, weisen jedoch keine kontrastreiche Signalfärbung auf. Außerdem wird Transparenz als Prinzip der Tarnung in geringer Höhe über dem Waldboden auch von Satyrinae wie *Cithaeris menander* (Abb. 4c) genutzt und bildet hier eine Art somatolytischer Hintergrundtracht (KOEPCKE 1980). Da *C. menander* aber nicht in direkter Vergesellschaftung mit transparenten Ithomiinae fliegt, deutlich größer ist, keine dunklen Flügelränder und keinen weißen Streifen auf den Vorderflügeln besitzt, erhält ein Fressfeind nicht das Signal der Ungenießbarkeit, das ihm von den Mitgliedern des “Transparent”-Komplexes durch ihre charakteristische Flügelform, -zeichnung und ihr Verhalten übermittelt wird, falls er sie entdeckt. Somit ist Transparenz in erster Linie ein Tarnungsprinzip. Die Durchsichtigkeit der Falter des “Transparent”-Komplexes wird im Sonnenschein durch die bläulichen Lichtreflexionen an den Flügeln unwirksam.

Die Evolution von gleichen Farbmustern bei nicht nahe verwandten Arten unter den gleichen Umweltbedingungen wie im Falle der transparenten Ithomiinae, Dismorphiinae und Satyrinae ist ein klassischer Fall von Konvergenz (MASTERS 2000a).

Vorteile gegenüber einer reinen Warnfärbung könnte die zusätzliche Tarnung möglicherweise gegenüber unerfahrenen Prädatoren bieten, die mit den Warnsignalen eines Mimikry-Rings noch nicht so vertraut sind. Außerdem könnten die Falter, die noch keine PAs angereichert haben (vgl. die Diskussion oben zur Automimikry) und weniger ungenießbare Falter innerhalb eines Mimikry-Komplexes durch die Tarnung zusätzlich geschützt sein. MASTERS (2000b) konnte in Monteverde tatsächlich nachweisen, dass zu bestimmten Jahreszeiten, wenn viele Ithomiinae frisch geschlüpft sind und die Pflanzen, deren Blütennektar PAs enthält, noch nicht blühen, die chemische Verteidigung der Falter unzureichend ist.

Viele Schmetterlinge, die nicht ungenießbar sind, weisen eine krytische Flügelzeichnung auf, die ihnen als Primärschutz dient. Falls sie entdeckt werden, übernehmen beispielsweise vom Kopf der Tiere ablenkende Augenflecken (wie auf den Hinterflügeln von *C. menander*) die Funktion eines Sekundärschutzes (KOEPCKE 1980). In ähnlicher Weise könnte Tarnung durch Somatolyse bei den Mimikry-Komplexen einen Primärschutz darstellen; in diesem Falle ist der Aposematismus ein Sekundärschutz.

5.3 “Lichtflecken-Falter” im Tiger-Gewand: Schmetterlinge verteidigen Territorien

5.3.1 *Perching* und territoriales Verhalten

Die drei einander extrem ähnlichen Arten *Dircenna relata*, *Pteronymia notilla* (Ithomiinae) und *Dismorphia eunoe* (Dismorphiinae) exponieren sich in den Lichtflecken der Regenwälder auf Blättern in mehreren Metern Höhe über dem Boden und fliegen von dort aus andere Falter an. Dieses Verhalten zeigen sie, sobald die Sonne morgens hoch genug am Himmel steht, dass sich Lichtflecken bilden können. Dieses Verhalten ist als *perching* zu deuten. Es handelt sich um eine Strategie zur Partnerfindung (*mate-locating behavior*), bei der die

Männchen Sitzwarten an artspezifischen, günstig gelegenen Punkten in ihrem Lebensraum einnehmen und prüfen, ob es sich bei vorbeifliegenden Objekten um Weibchen handelt (SCOTT 1974). Die zweite bei Schmetterlingen bekannte Form des *mate-locating behavior* bezeichnet SCOTT (1974) als *patrolling*, bei dem Männchen kontinuierlich durch die Landschaft fliegen und die Umgebung nach Weibchen absuchen.

Die Männchen von *D. relata*, *P. notilla* und *D. eunoe* fliegen andere vorbeifliegende Objekte von ihren Sitzwarten aus sofort an und inspizieren sie. Alle artfremden Schmetterlinge oder andere Insekten werden nach dem Anflug gelegentlich kurz verfolgt und dann schnell ignoriert. Nur bei Männchen der eigenen Art erfolgt das heftige gegenseitige Umflattern in Form spiralförmiger Umwirbelungen, bei denen sich die Männchen hoch in die Wipfelregion schrauben und von denen nur ein Männchen zum Lichtfleck zurückkehrt (Abb. 3, 39, 40). Ein ganz ähnliches Verhalten ist von dem einzigen europäischen "Lichtflecken-Falter", *Pararge aegeria* Linnaeus 1758, dem Waldbrettspiel, bekannt (Abb. 50). Treffen die Männchen von *P. aegeria* bei ihren Anflügen auf Weibchen der eigenen Art, folgt ein arttypisches Balzverhalten (DAVIES 1978).

Das Waldbrettspiel exponiert sich ebenfalls auf der Vegetation (Blättern, Ästen) in etwa 1 m Höhe über dem Boden (DAVIES 1978; Abb. 50b). Es tritt in vielen waldreichen Naturräumen von Westeuropa bis Innerasien auf (EBERT 1991b). Seine Biologie ist durch DAVIES (1978), SHREEVE (1984, 1987) sowie WICKMANN & WIKLUND (1983) gut dokumentiert, so dass die Beobachtungen an den "Lichtflecken-Faltern" in Costa Rica mit den Ergebnissen der Arbeiten über *P. aegeria* verglichen und auf der Grundlage dieses Vergleiches analysiert werden können.

Lichtflecken in dunklen Wäldern sind gegenüber der Umgebung deutlich abgegrenzte und auffällige Plätze. Damit bieten sie ideale Bedingungen für das *perching* als Strategie zur Partnerfindung, aber auch für die Verteidigung als Revier. Die heftigen Interaktionen zwischen den Männchen von *D. relata* legen die Vermutung nahe, dass es sich um territoriale Auseinandersetzungen handelt, bei denen die Falter um den "Besitz" des Lichtfleckes kämpfen.

Die bisherigen Arbeiten zu territorialem Verhalten bei Tagfaltern beziehen sich fast ausschließlich auf Arten der gemäßigten Breiten. Während SCOTT (1974) Schmetterlingen die Fähigkeit zu territorialem Verhalten unter anderem aufgrund ihrer geringen Größe im Vergleich zu territorialen Wirbeltieren abspricht und das Anfliegen aller anderen Objekte als reines Testen auf der Suche nach Weibchen interpretiert, belegen zahlreiche weitere Studien, dass Territorialität eindeutig zum Verhalten vieler Tagfalter gehört, die *perching* betreiben (z.B. BAKER 1972, DAVIES 1978, DENNIS & WILLIAMS 1987, DREISIG 1995, LEDERHOUSE 1982, WICKMANN 1985, WICKMANN & WIKLUND 1983).

Sehr häufig suchen die Männchen zum *perching* herausgehobene Landmarken auf. So werden beispielsweise beim *hilltopping* Hügelkuppen in der offenen Landschaft als Plätze für die Partnerfindung gewählt (SCOTT 1968). Das Tagpfauenauge (*Inachis io*) und der Kleine Fuchs (*Aglais urticae*; beide Nymphalinae) wählen sonnenbeschienene Standorte an Hecken oder Baumreihen als Reviere für die Partnerfindung aus. Die Wahrscheinlichkeit ist groß, dass Weibchen auf dem Weg zur Eiablage dort hindurchfliegen (BAKER 1972). Der Begriff Revier oder Territorium ist hier im Sinne eines begrenzten Gebietes zu verstehen, das von einem Individuum besetzt und gegen die Nutzung durch andere Individuen der eigenen oder auch anderer Arten verteidigt wird (BAKER 1972).

Bei *D. relata* wurden immer wieder frei in den höheren Baumregionen fliegende Männchen beobachtet, die gezielt in die Lichtflecken eindringen (Abb. 3). Dieses *patrolling* wurde auch bei den Besitzern von Lichtflecken ausgelöst, wenn die Sonne weiter wanderte, so dass "ihr" Fleck in den Schatten geriet, und ebenso bei Bewölkung. Dies ist gleichzeitig ein Nachweis, dass der Lichteinfall der entscheidende Standortfaktor in den Lichtflecken ist und nicht

andere Faktoren wie beispielsweise Nahrungspflanzen. Sobald die Männchen bei dieser Form des *patrolling* in den Lichtfleck eines anderen Männchens eindringen, kommt es zum Wettkampf in Form der spiralförmigen Umwirbelungen.

DAVIES (1978) bewertet derartige Interaktionen zwischen den Männchen von *P. aegeria* ebenfalls als Wettkämpfe, aus denen der ursprüngliche Besitzer des jeweiligen Lichtfleckes stets als Sieger hervorgeht. Ein Teil der Population von *P. aegeria* betreibt nämlich *patrolling* in der Wipfelregion. Diese Falter lassen sich jedoch in freien Lichtflecken sofort nieder. Sind die Lichtflecken besetzt, fliegen die Falter nach den beschriebenen Interaktionen weiter. WICKMANN & WIKLUND (1983) konnten nachweisen, dass es zu besonders heftigen und lang andauernden Auseinandersetzungen bei Männchen von *P. aegeria* kommt, wenn der Besitzer eines Lichtfleckes durch die Paarung mit einem Weibchen eine Zeitlang außerhalb des Lichtfleckes gebunden ist, während dieser Zeit ein anderes Männchen den scheinbar verlassenen Lichtfleck in Besitz nimmt und der ursprüngliche Besitzer dann zurückkehrt: Beide halten sich nun für den Besitzer, der Wettkampf dauert lange, und gelegentlich gewinnt der ursprüngliche Besitzer "seinen" Lichtfleck zurück. Dieses Verhalten ist ein eindeutiger Beweis dafür, dass es sich bei den Interaktionen in den Lichtflecken tatsächlich um territoriale Auseinandersetzungen handelt. Dass sich die Männchen kämpfender Schmetterlinge in Spiralen aufwärts bewegen, liegt daran, dass jeder Falter versucht, eine erhöhte Position hinter dem Rivalen einzunehmen, um ihn von dort aus abzudrängen (BAKER 1972). Die Lichtflecken werden von den Männchen verteidigt, weil die Paarungschancen der Besitzer von Lichtflecken größer sind als die anderer Männchen (DAVIES 1978, WICKMANN & WIKLUND 1983). Die Weibchen suchen nämlich ebenfalls gezielt Lichtflecken auf.

5.3.2 Die Funktionen der Farbmuster

Ein sehr auffälliges Phänomen bei den costaricanischen Lichtfleck-Faltern war, dass sie "ihre" Lichtflecken am Vormittag energisch verteidigten, am frühen Nachmittag (zwischen 13 und 14 Uhr) jedoch regelmäßig verließen. Die Nachttemperaturen liegen in Costa Rica in den entsprechenden Bergregionen auf etwa 1000 m Höhe bei nur 15 °C, während die durchschnittlichen Tageshöchsttemperaturen etwa 25 °C betragen (COEN 1983). Somit haben die Falter, die sich nach der kühlen Nacht vormittags im Sonnenschein aufheizen können, einen klaren Vorteil gegenüber denen, die keine Lichtflecken besetzt halten. Das *perching* ist aus thermobiologischen Gründen also vormittags das geeignete Verhalten zur Partnerfindung. Die dunklen Zeichnungselemente auf den Flügeln von allen drei costaricanischen Lichtfleckfaltern ermöglichen eine hohe Absorptionsrate des Sonnenlichts (vgl. CLENCH 1966). Somit liegt es nahe, dass die costaricanischen Lichtfleckfalter sich vormittags in den Lichtflecken sonnen, um ihre Körpertemperatur auf ein hohes Niveau zu bringen.

Tatsächlich konnte bei *P. aegeria* nachgewiesen werden, dass es einen klaren Zusammenhang zwischen der Lufttemperatur und dem Aufenthalt der Falter in den Lichtflecken gibt (SHREEVE 1984, 1987): Bei niedrigen Temperaturen suchen die Tiere Lichtflecken auf, um sich ausgiebig zu sonnen. Steigen die Temperaturen an, verlassen viele Falter die Lichtflecken und wechseln vom *perching* zum *patrolling*. *P. aegeria* benötigt für Paarungsaktivitäten eine hohe Temperatur im Thorax zwischen 32 bis 34,5 °C.

Alle costaricanischen Lichtfleck-Falter zeigen ein ähnliches Muster von hellen Flecken auf dunklem Grund, durch das sie in ihrer Umgebung nicht auffallen, wie die Einzelbilder aus den Video-Aufnahmen (Abb. 41) deutlich zeigen. Die Konturen der Falter werden durch das Farbmuster in ihrem von Licht und Schatten durchmischten Lebensraum nahezu vollständig aufgelöst. Dazu trägt bei den beteiligten Ithomiinae auch die Semitransparenz der Flügel

stark bei. Aus größerer Entfernung kann man die Tiere kaum wahrnehmen. Das Farbmuster von *P. aegeria* (ebenfalls helle Flecken auf dunklem Grund) wird in gleicher Weise als ausgezeichnete Tarnung gedeutet (z.B. KOLLIGS 2003).

Im Unterschied zu *P. aegeria*, dessen Heimat die gemäßigten Breiten sind, besitzen die Ithomiinae und *D. eunoe* als quasi-Bates'scher Nachahmer jedoch zugleich eine aposematische "Tigerstreifen"-Tracht, die Prädatoren vor ihrer Ungenießbarkeit warnt und die Falter schützt, wenn sie doch entdeckt werden. Insofern fügen sie sich perfekt in das weiter oben diskutierte Modell der Biotoptracht ein. Der doppelte Schutz ist gerade für die "Lichtflecken-Falter" sehr sinnvoll, da sie sich auf ihren Sitzwarten und bei ihren territorialen Wettkampf-Flügen auch für potentielle Prädatoren stark exponieren.

Die Attrappenversuche mit den in die Lichtflecken hineingeworfenen Stöcken zeigen, dass ein Objekt, das von den "Lichtflecken-Faltern" angefliegen wird, keine Ähnlichkeit mit einem Schmetterling haben muss: weder in der Form noch in der Farbe, Größe oder Art der Bewegung. Zu ähnlichen Ergebnissen kamen TINBERGEN et al. (1942), die die Balz von *Hipparchia semele* Linnaeus, 1758 (Ockerbindiger Samtfalter, Rostbinde; Nymphalidae: Satyrinae) untersuchten. Um zu testen, wie ein Objekt aussehen muss, damit es von Männchen von *H. semele* angefliegen wird, wurden mit einer Art Angel verschieden geformte und gefärbte Modelle angeboten. Es stellte sich heraus, dass die Falter besonders gut auf große, dunkle, sich drehend oder "tanzend" bewegende Attrappen reagierten. Die Form spielte keine Rolle. Wichtig war, dass die Tiere ein dunkles, sich irgendwie bewegendes Objekt als Silhouette gegen den Himmel wahrnahmen. Auch *H. semele* betreibt *perching* und verteidigt sonnenexponierte, sandige Flächen in offenen Landschaften territorial gegen Eindringlinge (DREISIG 1995).

5.3.3 Abschließende Bemerkungen

Dircenna relata, *Pteronymia notilla* und *Dismorphia eunoe* sind Beispiele dafür, dass sich das in gemäßigten Breiten häufig zu beobachtende *perching* von männlichen Schmetterlingen in Verbindung mit der territorialen Verteidigung geeigneter Landmarken - in diesem Fall der Lichtflecken - konvergent auch in den Tropen entwickelt hat. Bisher liegen nur wenige Einzelbeobachtungen ähnlichen Verhaltens in Costa Rica zu Vertretern der Riodinidae und Hesperiiidae vor (ALCOCK 1988). Die Vertreter des "Tigerstreifen"-Komplexes (Ithomiinae und quasi-Bates'sche Nachahmer) sind dadurch, dass sie ohnehin hauptsächlich in den mittleren, vom Wechsel von Licht und Schatten geprägten Höhen des Waldes fliegen und eine daran angepasste Färbung besitzen, für das beschriebene Verhalten präadaptiert. Da sie Teil eines Mimikry-Komplexes sind, sind sie außerdem trotz ihrer auffälligen Flugmanöver gegen Prädatoren bestmöglich geschützt. Ein großer Unterschied zu den gemäßigten Breiten besteht darin, dass sich mehrere Arten die Lichtflecken im Wald untereinander aufteilen müssen, was nicht nur zu intra-, sondern auch interspezifischen Wettkämpfen wie zwischen *D. relata* und *P. notilla* führt. In der Folge muss die unterlegene Art (*P. notilla*) die ungünstigeren, niedrigeren Sitzwarten einnehmen. Auch in den Lichtflecken zeigt sich also der größere Artenreichtum tropischer Wälder.

5.4 Duftschuppen der Ithomiinae: Chemische Kommunikation bei ungenießbaren Faltern

5.4.1 Androkonien und die Funktionen der Pheromone

Ithomia heraldica und *Godyris zygia* wurden in Llano Bonito mit gespreizten Duftschuppen an einer Stelle beobachtet, an der viele Ithomiinae des "Tigerstreifen"- und des "Transparent"-Komplexes in einem Umkreis von nur wenigen Metern auf den Blättern im Unterholz anzutreffen waren. Solche Versammlungen von Ithomiinae werden nach HABER (1978, zitiert nach BOPPRÉ 1984) durch Duftstoffe stimuliert, die über die Duftschuppen verströmt werden. Diese Duftstoffe sind Pheromone, die sowohl Männchen als auch Weibchen der Ithomiinae anlocken. Sie wirken nicht nur auf Falter der eigenen Art attraktiv, sondern auch auf verwandte Arten. Daraus ergeben sich zwei Vorteile: Die Versammlungsorte können aufgrund ihrer hohen Attraktivität als Paarungsplätze mehrerer Arten der Ithomiinae dienen, und der Schutz durch Müller'sche Mimikry wird bei Anwesenheit zahlreicher ungenießbarer Falter verstärkt.

Die Strukturen bei männlichen Schmetterlingen, die Pheromone entlassen, werden als Androkonien bezeichnet. Es handelt sich in der Regel um speziell ausgebildete Schuppen, die mit Drüsen in Verbindung stehen. Sie treten in unterschiedlicher Form und an unterschiedlichen Körperbereichen bei zahlreichen Tagfaltern auf und werden artspezifisch in bestimmten Phasen der Balz eingesetzt (BOPPRÉ 1984). Die Danainae als Schwestergruppe der Ithomiinae besitzen abdominale Haarbürsten, die ausgestülpt werden können (*hairpencils*), während die Ithomiinae die beschriebenen Fransen (*fringes*) am Vorderrand der Hinterflügel aufrichten (Abb. 6, 42-44). Die chemische Grundlage der Pheromone bei beiden Unterfamilien bilden die Pyrrolizidin-Alkaloide, die von den Imagines aufgenommen werden, wenn sie an bestimmten Pflanzen saugen. So wird z.B. das für viele Danainae wichtige Pheromon Danaidon von den Faltern aus den Alkaloiden synthetisiert (BOPPRÉ 1978, 1984, PLISKE et al. 1976, SCHNEIDER 1993).

PLISKE (1975) konnte bei einigen Arten der Ithomiinae in den Duftschuppen ein Lacton nachweisen, das sich ebenfalls von den PAs ableiten lässt und auf Männchen der eigenen und anderer Ithomiinae-Arten, die ebenfalls dieses Lacton produzieren, als Repellent wirkt. Er konnte beobachten, dass einzelne Männchen von *Pteronymia nubivaga* in einem Nebelwald auf 1100m Höhe in Venezuela Männchen anderer Ithomiinae-Arten im Flug verfolgten. Ein auf diese Weise bedrängtes Männchen von *Hymenitis andromica* spreizte im Flug die Hinterflügel ab und richtete seine Duftschuppen auf, woraufhin *P. nubivaga* die Verfolgung sofort abbrach. Bei *Mechanitis*- und *Methona*-Arten wurden die Duftschuppen während des Balzfluges eingesetzt. Über die Duftschuppen werden also einerseits abwehrende Duftstoffe entlassen, die auch interspezifisch wirken (Allomone), andererseits Sexualpheromone, die während der Balz eingesetzt werden. Diese Ergebnisse widersprechen scheinbar denen von HABER, dass die Duftstoffe auch auf fremde Männchen attraktiv wirken können (BOPPRÉ 1984). Legt man jedoch die vorliegenden Beobachtungen zu Grunde, dass Arten wie *Godyris zygia* und *Ithomia heraldica* die Pheromone an Aggregationsplätzen wie in Llano Bonito freisetzen und offensichtlich kein territoriales Verhalten zeigen, während *Pteronymia notilla* mit aufgerichteten Duftschuppen Lichtflecken als Territorien verteidigt (Abb. 44, in Las Pavas), ist es durchaus nachvollziehbar, dass der Einsatz der Pheromone und ihre Wirkung auf andere Männchen je nach Verhaltensmuster der Art sehr unterschiedlich sein kann. Dass durch die Wirkung der Pheromone auch Interaktionen zwischen Männchen abgebrochen werden, erklärt möglicherweise, warum *D. relata* die Männchen von *P. notilla* nicht vollständig aus den Lichtflecken vertreibt.

5.4.2 Pheromone und Mimikry

Die doppelte Funktion der PAs als chemischer Schutz gegen Prädatoren und als Grundlage für die Biosynthese von Pheromonen wirft die Frage auf, ob es einen Zusammenhang zwischen den Pheromonen und der Entstehung von Mimikry gibt. BOPPRÉ (1984) weist darauf hin, dass manche Arten der Danainae ihre Duftschuppenorgane ausstülpen, wenn sie gefangen werden. Der freigesetzte Geruch könnte ein zusätzliches aposematisches Signal für Prädatoren sein. Das wäre auch bei den Ithomiinae vorstellbar. Möglicherweise haben die PAs bei der Synthese von Pheromonen eine herausragende Rolle erhalten, nachdem im Laufe der Evolution Bates'sche Nachahmer auftraten. Die PAs verhinderten, dass es zu Balzhandlungen zwischen Vorbildern und Nachahmern kam (BOPPRÉ 1984). Innerhalb der Danainae scheint die Speziation vor allem die verschiedenen ausgebildeten Androkonien-Systeme beeinflusst zu haben, während äußere, visuelle Merkmale aufgrund der Vorteile der Müller'schen Mimikry kaum verändert wurden (BOPPRÉ 1978). Die chemischen Signale der Ithomiinae scheinen aufgrund der großen äußeren Ähnlichkeit der Falter in Müller'schen Mimikry-Ringen optische Signale bei inter- und intraspezifischen Interaktionen zu ersetzen (PLISKE 1975). Es ist evident, dass sich im Fall der Ithomiinae wie auch der Danainae chemische Verteidigung gegen Prädatoren, chemische Kommunikation (inter- und intraspezifisch) und Mimikry in erstaunlicher Komplexität gemeinsam entwickelt haben.

5.5 Die Funktion der Warntracht bei der Nahrungsaufnahme der Ithomiinae

5.5.1 Vogelkot als wichtige Ressource für die Reproduktion

Dass die Weibchen mehrerer Ithomiinae-Arten sowohl aus dem "Transparent"- als auch dem "Tigerstreifen"-Komplex häufig dabei zu beobachten sind, wie sie an Vogelkot saugen, hängt mit den begrenzten Eiweißressourcen zusammen, die Schmetterlingen normalerweise für die Produktion der Eier zur Verfügung stehen. Normalerweise ist die Zahl der Eier, die ein Weibchen legen kann, durch die Menge der Stickstoffverbindungen begrenzt, die das Tier während seiner Larvalentwicklung mit der Nahrung aufgenommen hat. Einige Arten der Ithomiinae leben aber vier Monate lang und setzen während dieser Zeit immer wieder Eigelege ab. Möglich wird das dadurch, dass sie von Vogelkot - oder auch, wie beobachtet, von toten Insekten - Urinsäuren oder nur teilweise zersetzte Proteine aufnehmen und sie als Quelle essentieller Nährstoffe für die Eiproduktion nutzen (RAY & ANDREWS 1980).

RAY & ANDREWS (1980) konnten sogar beobachten, dass drei verschiedene Arten von Ithomiinae (*Mechanitis polymnia*, Abb. 32; *Mechanitis lysimnia*, Abb. 30; *Melinaea lilis*) gezielt Treiberameisen (*Eciton burchelli*, Formicidae) folgen, um am frischen Kot der Ameisenvögel (Formicariidae) zu saugen. Diese Vögel begleiten Treiberameisen, um flüchtende Insekten zu erbeuten. Wenn die Falter dem Geruch der Ameisen folgen, erschließen sie sich damit also eine vorhersagbare Quelle für Vogelkot, der dann nach optischen Eindrücken gesucht wird. Die Ithomiinae testen gezielt helle Flecken auf Blättern usw. Durch ihre Warnfärbung sind die Ithomiinae vor den Attacken der Vögel geschützt.

5.5.2 Ein Vergleich mit den Heliconiinae

Ein vergleichbares Verhalten zur Gewinnung von Stickstoffverbindungen für die Eiproduktion zeigen auch Weibchen der Gattung *Heliconius* (Nymphalidae: Heliconiinae): Bei ausgiebigen Blütenbesuchen z.B. an *Lantana camara* (Verbenaceae) nehmen sie gezielt Pollen mit dem Rüssel auf, formen daraus eine Masse (Abb. 72) und lösen Aminosäuren heraus. Auch *Heliconius*-Weibchen werden über vier Monate alt und legen während dieser Zeit täglich Eier ab (GILBERT 1972).



Abb. 72: *Heliconius sara fulgidus* Stichel, 1906 mit einer großen Pollenladung am Saugrüssel (Siquirres, 19.3.2002). Die Falter sammeln Pollen von Blüten der Gattungen *Hamelia*, *Palicourea*, *Lantana* und *Psiguria* und sind auf der atlantischen Seite Costa Ricas in einen Müller'schen Mimikry-Ring mit *Heliconius cydno* und *H. sapho* eingebunden. Die Raupen ernähren sich von *Passiflora auriculata* (DEVRIES 1987).

5.5.3 Die Bedeutung der Warntracht

Während Schmetterlingsweibchen normalerweise nur wenige Tage bis Wochen leben und ihre gesamten Eier kurz nach der Paarung ablegen, haben sich also einige Ithomiinae und Heliconiinae zusätzlich zur normalen Nektar-Nahrung Stickstoffquellen erschlossen. Das Saugen am Vogelkot nimmt wie die Aufnahme großer Pollenmengen allerdings immer mehrere Minuten in Anspruch. In dieser Zeit könnten die Tiere für Attacken von potentiellen Prädatoren recht anfällig sein, wenn sie keine aposematische Tracht hätten. Die mehrmonatige Lebensdauer mit lebenslanger Eiproduktion erfordert ebenfalls einen besonderen Schutz gegen Räuber. Wie die Ithomiinae sind auch die *Heliconius*-Arten ungenießbar und kontrastreich gefärbt. Die Ungenießbarkeit basiert auf cyanogenen Glykosiden, die wahrscheinlich von den Raupen aus den Futterpflanzen (Passifloraceae) gewonnen und im Körper angereichert werden (BROWER 1984).

5.6 Mimese und sekundärer Schutz bei den Brassolinae

5.6.1 Die Augenflecken der *Caligo*-Arten: Wessen Augen werden imitiert?

Die Augenflecken auf den Flügelunterseiten der *Caligo*-Arten (Nymphalidae: Brassolinae) zählen zu den detailgetreuesten Imitationen von Augen im Tierreich: Eine dunkle “Pupille” wird von einer hellen “Iris” umgeben. Zusätzlich ist ein heller “Lichtreflex” auf der “Hornhaut” erkennbar (vgl. LUNAU 2002a).

LUNAU (2002a) deutet den Augenfleck als Nachahmung eines Eulenauges. Wenn man den Falter mit aufgeklappten Flügeln von unten betrachtet, erhält man tatsächlich den Eindruck eines Eulengesichtes mit zwei großen, runden Augen. Deshalb werden die *Caligo*-Arten auch als Eulenfalter bezeichnet. Die schwarze Rieselung auf dunklem Grund deutet LUNAU sogar als Nachbildung eines Gefieders. Das Problem an dieser Interpretation ist jedoch, dass die Falter, die den Tag über ruhen und in der Regel nur in der Dämmerung aktiv sind, die Flügel immer geschlossen halten, während sie an der Vegetation sitzen. Potentielle Prädatoren nehmen nur ein “Auge” wahr, sie schauen nie in das “Gesicht” einer Eule. Die natürliche Situation zeigt Abb. 47: Die Falter sitzen tagsüber meist mit dem Kopf nach oben an Baumstämmen.

Eine andere Deutung, die auch die arborealen Ruheplätze der Falter einbezieht, liefert STRADLING (1976): Die Augenflecken könnten die Augen baumbewohnender Frösche (*Hyla sp.*) nachbilden. Die dunkle Zone, die den Augenfleck umgibt, repräsentiert demnach das gesamte Kopfprofil des Frosches. Der kleinere Augenfleck in der Costalregion der Hinterflügel entspreche dem Tympanum. Doch solche Baumfrösche sind nachtaktiv. Nachts sind Augenimitationen zur Abschreckung von Prädatoren aber wenig sinnvoll.

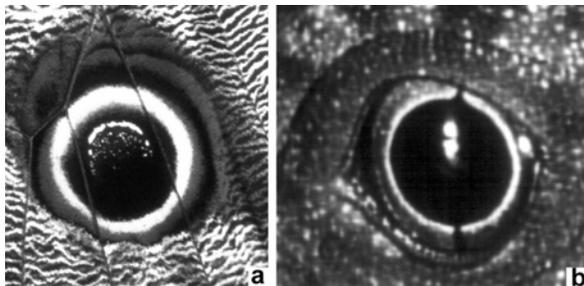


Abb. 73: Vergleich eines Augenflecks von *Caligo eurilochus* (a) mit einem Auge einer Saumfingerechse, *Norops sp.* (b); Iguanidae; Puerto Jiménez, 10.3.2001).

Ein direkter Vergleich (Abb. 73) zeigt, dass aufgrund der hellen “Iris” um die dunkle “Pupille” auch die Augen tagaktiver Reptilien gute Vorbilder für die Augenflecken sein können. Allerdings ist es fraglich, ob hier überhaupt die Augen eines ganz bestimmten Wirbeltiertaxons imitiert werden oder ob die abschreckende Wirkung auf Fressfeinde einfach allgemein durch den Anblick eines “großen Wirbeltierauges” erreicht wird.

Die Rieselung fast der gesamten Flügelunterseiten der *Caligo*-Arten ergibt eine hervorragende Tarnung auf der Baumrinde. KOEPCKE (1980) deutet sie folgerichtig als Rindenmimese und sieht in dieser Tarnung den Primärschutz. Der große Augenfleck wirkt als abschreckender Sekundärschutz bei der Betrachtung aus der Nähe.

SUCHANTKE (1982) bezieht in sein Modell von der Biotoptracht nicht nur Mimikry-Komplexe, sondern auch dunkle, bodennah fliegende Falter, hauptsächlich Satyrinae, mit ein. Auch bei den *Caligo*-Arten dominieren auf Ober- und Unterseite gedämpfte Farben, die folglich erwarten lassen, dass diese Tiere in dunklen Unterholzbereichen fliegen. DEVRIES (1988) hat die Verteilung derjenigen Falter, die an reifen Früchten saugen, auf die Baumkronen- und Unterholzbereiche während ihrer Nahrungsaufnahme im costaricanischen Tieflandregenwald von

La Selva untersucht. Alle nachgewiesenen *Caligo*-Arten (*C. eurilochus*, *C. atreus* und *C. illioneus*) ließen sich ausschließlich im Unterholzbereich mit Früchten anlocken. Die dunkle Färbung steht auch im Einklang mit der Dämmerungsaktivität der Falter, die die tarnende Wirkung verstärkt.

5.6.2 Tarnungsprinzipien bei den Raupen und Puppen der Brassolinae

Bei allen Arten der Unterfamilie Brassolinae, die nahe verwandt mit den Satyrinae sind, gibt es keine Anzeichen für irgendeine Form von Ungenießbarkeit. Abgesehen von der Schreckwirkung der großen Augenflecken bei *Caligo* ist Tarnung bei diesen Tieren die einzige Möglichkeit, sich vor Prädatoren zu schützen. Das gilt natürlich ganz besonders für die Präimaginalstadien, die keine Möglichkeit zur Flucht haben. Folgende Phänomene wurden unter diesem Gesichtspunkt beobachtet:

Eiablage auf der Blattunterseite (Caligo eurilochus). Das Eiablage ist auf der Unterseite der großen Blätter relativ gut vor den Blicken von Fressfeinden, vor allem aber vor Witterungseinflüssen geschützt.

Grüne Färbung der Jungraupen (C. eurilochus). Die hellgrüne Farbe der Raupen im 2. und 3. Entwicklungsstadium ist eine hervorragende Tarnung auf den grünen Blättern.

Aufenthalt an der Blattmittelrippe (C. eurilochus). Wenn die grünen Raupen sich parallel an die Blattmittelrippe anschmiegen (Abb. 7), heben sie sich strukturell kaum hervor. Die Raupen wurden hier während der Häutung beobachtet. In dieser Phase sind sie besonders empfindlich, da sie sich nicht fortbewegen können und z.B. eine Entfernung von der Unterlage im Normalfall nicht überleben. Somit muss die Tarnung in dieser Zeit besonders gut sein, zumal die Raupen über längere Zeit an einer Stelle verharren.

Dunkelbraune Färbung älterer Raupen (C. eurilochus und C. illioneus). Vom 4. Stadium an erreichen die Raupen eine Größe, in der sie sich nicht mehr so gut an der Blattmittelrippe verbergen können. Sie ziehen sich tagsüber nun meist an den Scheinstamm ihrer Futterpflanzen zurück und sind mit ihrer braunen Färbung zwischen den braunen Blattscheiden und Resten abgestorbener Blätter ausgezeichnet getarnt.

Nächtliche Raupenaktivität (C. eurilochus und C. illioneus). Tagsüber verraten meist nur die Fraßspuren am Blatt die Anwesenheit von Raupen. Erst nach Einbruch der Dunkelheit sind sie auf den Blattspreiten zu finden.

Blattmimese der Puppen (C. eurilochus und Opsiphanes quiteria). Die grüne bis braune Färbung der Puppen ergibt in Kombination mit einer dunklen Zeichnung sich verästelnder Linien eine perfekte Blattmimese. Bezeichnenderweise wurde der einzige Puppenfund im Freiland (*Opsiphanes quiteria*) nachts gemacht. Aufgrund etwas anderer Reflexionseigenschaften der Insektenoberfläche im Vergleich zur Vegetation werden viele "unsichtbare" Tiere erst bei gezielter Betrachtung der vom Taschenlampenlicht angeleuchteten Objekte auf nächtlichen Wanderungen sichtbar. Die Puppe von *C. illioneus* besitzt keine deutliche Imitation von Blattadern.

Wechselnde Färbung der Puppen (C. eurilochus). Die anfangs grüngelbe Färbung der Puppen veränderte sich bis zum Ende der Puppenruhe in ein dunkleres Braungelb. Damit passte sie sich exakt der wechselnden Färbung des im Laufe dieser Zeit vertrocknenden Blattes an, an dem sie hing. MALO & WILLIS (1961) beschreiben sogar, dass die Färbung der Puppen von vornherein variabel ist, je nach Hintergrund, vor dem die Verpuppung erfolgt.

Aufgrund der Tarnungsstrategien können manche Brassolinae sehr große Populationen entwickeln, wenn Futterpflanzen in ausreichender Menge zur Verfügung stehen. So ist *Caligo eurilochus* als mitunter massenhaft auftretender Schädling in Bananenplantagen bekannt. Die

großen braunen Raupen werden in Ecuador als “la vaquita negra” bezeichnet (MALO & WILLIS 1961). Allerdings wurden dort auch 8 verschiedene Arten von Parasitoiden (Hymenoptera und Diptera) nachgewiesen, die die Größe der Populationen von *C. eurilochus* regulieren können (MALO & WILLIS 1961).

5.7 Warnung, Tarnung, Täuschung: Vergleiche mit anderen Tiergruppen

5.7.1 Korallenschlangen-Mimikry

5.7.1.1 Beispiele für die “Korallentracht” bei Schlangen

Das bei den Schmetterlingen beschriebene Tigerstreifenmuster, das Prädatoren abschrecken soll, tritt in ähnlicher Form bei Schlangen auf. Auf einem Waldweg der Finca Ecológica wurde am 12.3.2000 ein Exemplar von *Scolecophis atrocinctus* (Schlegel, 1837) gefunden (Abb. 51). Die Schlange sonnte sich dort und verkroch sich, als sie sich gestört fühlte, zügig in der Bodenvegetation. Das Farbmuster dieser Schlange war auffällig bunt und kontrastreich: Schwarze und zweifarbige Ringe wechselten einander ab; die zweifarbigen Ringe bestanden aus leuchtendem Hellrot (dorsal) und Creme-Weiß (lateral).

Unter dem feuchten Laub der Bodenstreu wurde in Braulio Carillo am 28.2.2002 *Rhinobothryum bovallii* Andersson, 1916 entdeckt (Abb. 52). Sie trug ebenfalls ein kontrastreiches Farbmuster aus Ringen in der Abfolge Schwarz - Weiß - Rot. Die roten Ringe waren zusätzlich mit schwarzen Flecken durchsetzt. Die Schlange machte zunächst keine Fluchtversuche, verkroch sich aber, als sie nicht weiter behelligt wurde.

Beide Arten gehören der Familie Colubridae (Echte Nattern) an. KÖHLER (2001) bezeichnet *S. atrocinctus* als tagaktiven Bodenbewohner der pazifischen Trockenregionen (Feucht- und Trockenwald) Mittelamerikas, der sich von Insekten und Spinnentieren ernährt. Es wird eine Verbreitung bis in Höhen von 700 m NN angegeben, die aber durch den vorliegenden Fund revidiert werden muss: Die Finca Ecológica liegt auf 1300 m NN.

R. bovallii ist nach KÖHLER (2001) ein selten gefundener, nachtaktiver Baumbewohner des Regenwaldes, dessen Beutespektrum überwiegend aus arborikolen Kleinsäugetern besteht. Der Fund belegt, dass zum Lebensraum der Art zumindest als Versteck am Tage auch der Bodenbereich zählt, der von vielen tagaktiven Prädatoren (Vögeln und Säugetieren, s.u.) nach Beute durchsucht wird.

Die auffällige Färbung der Schlangen ist eine Wartracht, die ausschließlich bei Schlangen in den warmen Regionen der neuen Welt bei zahlreichen, z.T. nicht näher miteinander verwandten Gattungen auftritt und nach den giftigsten Vertretern mit diesem Farbmuster, den Korallenschlangen der Gattung *Micrurus* (Elapidae), auch als “Korallentracht” bezeichnet wird (MERTENS 1956).

5.7.1.2 Bates’sche oder Mertens’sche Mimikry?

Der Annahme, dass es sich bei den Schlangen mit einer Korallentracht um einen Müller’schen Mimikry-Ring aus giftigen Elapiden und daran “angehängte” Bates’sche Nachahmer aus der Familie der Colubridae handelt, hält MERTENS (1956) folgende Argumente entgegen: In großen Teilen des Verbreitungsgebietes, z.B. in Brasilien, beträgt der Anteil der Elapiden weniger als 20 % aller Schlangen mit Korallentracht. Das widerspricht der Theorie der Bates’schen Mimikry, nach der die Vorbilder häufiger als die Nachahmer sein müssen.

Außerdem überlebt ein Fressfeind in der Regel den Biss einer *Micrurus* nicht, so dass es keinen Lerneffekt geben kann, der den Nachahmern zugute käme. Andererseits besitzen zahlreiche Colubriden ein schwaches Gift, das zwar für Prädatoren nicht tödlich, aber sehr unangenehm ist. MERTENS (1956) schlug deshalb diese schwach giftigen Arten als Vorbilder sowohl für die tödlich giftigen als auch für die ungiftigen Schlangen mit Korallentracht vor. Sie übernahmen diese Funktion von den *Micrurus*-Arten, nachdem diese im Laufe der Evolution zu giftig geworden waren, um als Vorbilder in Frage zu kommen. Diese Form von Mimikry bezeichnet WICKLER (1968) als "Mertens'sche Mimikry".

GREENE & MCDIARMID (1981) zeigen jedoch mehrere Möglichkeiten auf, wie *Micrurus*-Arten doch als Vorbilder dienen können: Nicht alle Bisse von *Micrurus*, insbesondere von kleinen Tieren, enden tödlich; Prädatoren, die in Gruppen jagen, können die Giftigkeit der *Micrurus*-Arten durch Beobachtung tödlicher Begegnungen von Artgenossen mit diesen Schlangen kennen lernen; eine angeborene Abneigung gegenüber der Korallentracht könnte eine Rolle spielen. Außerdem belegen GREENE & MCDIARMID (1981), dass Colubriden der Gattung *Pliocercus* sich in verschiedenen geographischen Gebieten in ihrem Farbmuster den jeweils sympatrisch vorkommenden *Micrurus*-Arten angeglichen haben - ein deutlicher Hinweis darauf, dass *Micrurus* als Vorbild dient. SMITH (1977) wies an jungen, naiven Bentevis (*Pitangus sulphuratus*, Tyrannidae) eine angeborene Vermeidung des Korallenschlangen-Musters nach: Die fast in der gesamten Neotropis häufigen Vögel, zu deren natürlicher Beute auch kleine Reptilien zählen, pickten ohne Scheu nach verschiedenartig bemalten Holzstöckchen. Waren diese jedoch mit einer Abfolge von schwarzen, gelben und roten Ringen bemalt, wurden sie nicht bepickt, sondern lösten Alarmrufe aus. Sollte eine angeborene Scheu vor der Korallentracht bei potentiellen Räubern verbreitet auftreten, könnten *Micrurus*-Arten sogar dann Vorbilder für Bates'sche Nachahmer sein, wenn sie seltener als die Nachahmer sind. Bei Versuchen mit Nasenbären (*Nasua narica*, Procyonidae), in Costa Rica sehr häufigen Tieren, die auch Schlangen erbeuten, stellten BECKERS et al. (1996) jedoch keine Scheu vor lebenden Korallenschlangen fest.

Rhinobothryum bovallii ist eine Trugnatter, die zu den schwach giftigen Mitgliedern des Mimikry-Rings zu rechnen ist (WICKLER 1968). Ihre fehlende Fluchtreaktion ist ein deutliches Zeichen dafür, dass sie sich auf ihre Warnfärbung verlässt, wenn sie in der Laubstreu aufgespürt wird. Über *Scolecophis atrocinctus* sind keine Angaben bezüglich der Giftigkeit zu finden. Ihre schnelle Flucht könnte jedoch darauf hinweisen, dass sie ein echter Bates'scher Nachahmer ist. WINHARD (1996) wertet auffälliges Fluchtverhalten bei Schmetterlingen jedenfalls als Zeichen für geringere Ungenießbarkeit.

5.7.1.3 Parallelen zum "Tigerstreifen"-Komplex der Schmetterlinge

Der Mimikry-Komplex der Korallenschlangen ähnelt prinzipiell dem Tigerstreifen-Komplex der Schmetterlinge in mancher Hinsicht. Das Warnsignal basiert auf einer ähnlichen Farbkombination, und in beiden Komplexen gibt es ein ähnlich breites Spektrum unterschiedlich stark ungenießbarer bzw. giftiger Arten mit fließenden Übergängen zwischen Bates'scher und Müller'scher Mimikry. In beiden Fällen zählen Vögel zu den wichtigsten Fressfeinden und damit den Haupt-Adressaten von Warnfärbung und Mimikry. Ein wichtiger Unterschied besteht jedoch in der tödlichen Gefahr, die von manchen Korallenschlangen für die Prädatoren ausgeht und in der zumindest teilweise angeborenen Scheu von Prädatoren vor dem Warnmuster dieser Tiere.

5.7.2 *Dendrobates pumilio* (Anura: Dendrobatidae)

5.7.2.1 Die Warntracht

Eines der auffälligsten und bekanntesten Beispiele für Warnfärbung innerhalb der Amphibien Costa Ricas ist das tagaktive Erdbeerfröschen, *Dendrobates pumilio* Schmidt, 1857. Bei den vorliegenden Untersuchungen in den Jahren 2000-2002 wurde *D. pumilio* in größerer Zahl stets im Tiefland und den niedrigen Höhenstufen (bis 600 m) auf der karibischen Seite gefunden (Villa Decary, Braulio Carillo, Siquirres, Tortuguero und Shiroles). Dabei konnte sowohl zwischen als auch innerhalb der Populationen eine extreme Variabilität festgestellt werden: Von einer einheitlichen, tiefroten Färbung (Abb. 53) bis zu einem hellen Orange als Grundfärbung mit zahlreichen länglichen, schwarzen Flecken auf dem gesamten Körper (Abb. 54) konnten alle möglichen Zwischenformen beobachtet werden. Auch die Färbung der Beine variierte sehr stark: Abb. 53 zeigt einen Frosch, dessen Zehen dunkelbraun gefärbt sind, während die Beine ansonsten ähnlich wie der Körper eine überwiegend leuchtend rote Färbung aufweisen. Die Hinterbeine des Männchens auf Abb. 54 sind hingegen vollständig schwarz-blau gemustert. Die Vorderbeine sind zweifarbig: der obere Teil orange-schwarz wie der Körper, die untere Hälfte blau-schwarz wie die Hinterbeine. Aufgrund der blauen Färbung der Beine, die in vielen Farbvarianten auftritt, trägt *D. pumilio* neben der Bezeichnung *strawberry poison-dart frog* auch den englischen Namen *blue-jeans frog* (vgl. LEENDERS 2001).

5.7.2.2 Herkunft und Wirkung des Giftes

Wie bei den meisten Vertretern der Familie Dendrobatidae (Pfeilgiftfrösche) enthalten die Hautsekrete von *D. pumilio* Nervengifte. Die Nahrung von *D. pumilio* besteht zu etwa 86 % aus Ameisen. Diese weisen eine hohe Konzentration an Alkaloiden auf, die wichtige Komponenten der Nervengifte sind. Pfeilgiftfrösche verlieren ihre Giftigkeit, wenn sie in Gefangenschaft gehalten werden und keine Ameisen als Nahrung erhalten (LEENDERS 2001).

Das Gift von *D. pumilio* gilt nicht als gefährlich für Menschen. MYERS & DALY (1976) isolierten aus der Haut von *D. pumilio* die so genannten Pumiliotoxine, die im Vergleich zu den Batrachotoxinen der *Phyllobates*-Arten schwache Gifte darstellen. Die Giftmenge eines einzigen Frosches der südamerikanischen Dendrobatiden-Art *Phyllobates terribilis* reicht aus, um 10 erwachsene Menschen zu töten (LEENDERS 2001). Die Chocó-Indianer Westkolumbiens präparierten Pfeilspitzen mit den tödlichen *Phyllobates*-Sekreten, was der Familie Dendrobatidae die Bezeichnung Pfeilgiftfrösche (*poison-dart frogs*) einbrachte (MYERS & DALY 1976).

5.7.2.3 Territoriales Verhalten

Auf dem Gelände der Villa Decary saßen Männchen von *D. pumilio* stets einzeln an der Basis dicker Baumstämme oder großer Helikonienstauden in der näheren Umgebung eines kleinen Baches. Anfang April 2000 waren sie tagsüber regelmäßig an ihren lauten Rufen zu erkennen, ein schnelles, oft minutenlanges *Geckgeckgeckgeck*... Die einzelnen Männchen waren jeden Tag immer wieder an derselben Stelle zu hören, was die Vermutung nahe legte, dass sie ein Territorium besetzt hielten. Näherte man sich ihrer Warte, verstummte ihr

Ruf, sobald man nur noch wenige Meter entfernt war. Die Frösche waren nicht zu sehen; sie hatten sich offenbar in ein Versteck zurückgezogen.

Mit folgendem Versuch gelang es jedoch, die quakenden Frösche zu beobachten: Mit dem Mikrofon der Videokamera wurde aus größerer Entfernung das Rufen eines Männchens aufgenommen. Anschließend wurde ihm sein eigenes Rufen über den Lautsprecher vorgespielt. Zu diesem Zweck wurde die Kamera direkt an die Basis des Baumstammes gelegt, an dem er sich versteckt hielt. Daraufhin kam der Frosch zwischen den feuchten Blättern der Laubstreu hervor, begann sofort höchst erregt mit pulsierender Schallblase gegen den vermeintlichen Rivalen anzurufen, den Vorderkörper mit gestreckten Vorderbeinen angehoben (Abb. 74). Zielstrebig näherte er sich der Kamera und kletterte schließlich sogar daran hoch. Sogar nach Einbruch der Dunkelheit ließ er sich auf diese Weise noch aus seinem Versteck locken, zu einer Tageszeit, in der *D. pumilio* eigentlich seine Aktivität längst eingestellt hat.



Abb. 74: Ein rufendes Männchen von *Dendrobates pumilio* (Villa Decary, 10.4.2000).

Nach CRUMP (1983) verteidigen die Männchen von *D. pumilio* ihre Reviere gegen eindringende fremde Männchen durch eine Kombination aus Rufen und regelrechten Ringkämpfen. Die beobachtete Reaktion des Frosches auf das vorgespielte eigene Rufen kann also als Revierverteidigung gewertet werden. Nach LEENDERS (2001) haben die Reviere eine Größe von 5-30 m² und beinhalten einen geeigneten, feuchten Platz auf dem Erdboden zur Ablage des Laichs, der später von den Männchen bewacht wird, und wassergefüllte Blatttrichter, in die die weiblichen Frösche später die Kaulquappen tragen. Die Weibchen werden von den Männchen durch das Rufen herbeigelockt.

5.7.2.4 Parallelen zu Farbmuster und Verhalten von *Dircenna relata* (Ithomiinae)

Zwischen dem territorialen Verhalten des Schmetterlings *Dircenna relata* (Ithomiinae) und des Pfeilgiftfrosches *Dendrobates pumilio* lassen sich durchaus Parallelen erkennen: Beide besitzen eine Warntracht, die für sie von besonderer Bedeutung ist, weil sie sich beide stark exponieren: *D. relata* auf der Vegetation in den Lichtflecken, *D. pumilio* durch sein Rufen, das - im Gegensatz zu den meisten anderen tropischen Fröschen - tagsüber erfolgt. Beide besitzen eine chemische Verteidigung gegenüber Prädatoren, die auf Alkaloiden beruht, die über die Nahrung der erwachsenen Tiere aufgenommen werden. Beide nutzen zusätzlich einen Schutz, der darauf abzielt, dass sie möglichst gar nicht erst entdeckt werden: *D. relata* durch die Biotoptracht, *D. pumilio* durch die Verstecke an seiner Warte. Beide reagieren auf bestimmte einfache Reize, die für sie als Auslöser zur aktiven Verteidigung ihres Reviers

fungieren und mit denen sie sich im Experiment leicht täuschen ließen: *D. relata* reagiert auf fliegende Objekte, *D. pumilio* auf das Rufen anderer Männchen.

5.7.3 Biotoptracht bei Vögeln

Da die Mimikry-Komplexe der Schmetterlinge sich innerhalb des Waldes in den verschiedenen Höhenstufen über dem Erdboden verteilen und auf ihren Flügeln die Licht- und Schattenverhältnisse des Waldes repräsentieren, liegt es nahe, dass dies auch bei anderen Tiergruppen der Fall ist, die in verschiedenfarbigen Kleidern auftreten. Vögel lassen sich in dieser Hinsicht sehr gut mit den Schmetterlingen vergleichen. Tatsächlich fällt im Regenwald auf, dass man die bekannten, bunten Vögel wie den Hellroten Ara (*Ara macao*, Psittacidae, Abb. 75), den Regenbogen-Tukan (*Ramphastos sulphuratus*, Ramphastidae) oder den Quetzal (*Pharomachrus mocinno*, Trogonidae) in Bodennähe nur selten zu Gesicht bekommt. Sie halten sich bevorzugt hoch oben in den Baumkronen auf und sind nur aufgrund ihrer auffälligen Rufe zu lokalisieren. In den Wipfelregionen mit den harten Hell-Dunkel-Kontrasten sind sie dann ebenso wie die dort fliegenden bunten Schmetterlinge trotz ihrer leuchtenden Farben schwer zu sehen. Direkt am dunklen Waldboden rascheln viele dunkelbraune und -graue Vögel in der Laubstreu. Dazu zählen vor allem Drosseln (Turdidae). In den mittleren Höhenstufen, in denen der "Tigerstreifen"-Komplex der Schmetterlinge fliegt und in denen ein mäßiger Lichteinfall zu verzeichnen ist, dominieren meist grün oder rostrot gefärbte Arten, z.B. Kolibris (Trochilidae) oder der Motmot (*Momotus momota*, Momotidae).



Abb. 75: Ein Hellroter Ara (*Ara macao*, Psittacidae) spreizt sein Gefieder. Dieser große Papagei ernährt sich von Nüssen und anderen Früchten in der Wipfelregion der Bäume (STILES & SKUTCH 1989). Obwohl er leuchtend bunt gefärbt ist, kann man ihn im Bereich harter Hell-Dunkel-Kontraste oft nur schwer ausfindig machen (Puerto Jiménez, 8.3.2001).

KOEPCKE (1961) hat in Nordperu die Avifauna eines Bergregenwaldes am westlichen Andenabhang charakterisiert und dabei die typischen Vögel des Waldbodens (z.B. *Catharus fusca-ter*, Turdidae), der Strauchschicht (z.B. *Bissonia matthewsi*, Trochilidae) und der Wipfelregion (z.B. *Pharomachrus pavoninus auriceps*, Trogonidae) aufgelistet. Aus dieser Zusammenstellung ergibt sich exakt das bei den Schmetterlingen beobachtete Phänomen der Biotoptracht. SUCHANTKE (1982) hat die Schmetterlinge und die Vögel der verschiedenen Schichten ausgewählter peruanischer Wälder gegenübergestellt und dabei große Übereinstimmungen in den Trachten beider Tiergruppen festgestellt.

5.7.4 Beispiele für Rinden-, Ast- und Blattmimese bei verschiedenen Tiergruppen

Die Rindenmimese, die durch die großflächige Rieselung auf der Unterseite der *Caligo*-Flügel erreicht wird, ist bei vielen Tieren in Costa Rica zu beobachten, die an Baumstämmen zu finden sind. Wahre Meister der Tarnung sind in dieser Beziehung einige Schlangen. Bei ihnen ist die Tarnung nicht nur Schutz gegen Prädatoren, sondern zugleich eine Strategie zum Beutefang: Schlegels Lanzenotter, *Bothriechis schlegelii* (Viperidae), verharrt mit der Strategie des *sit-and-wait* oft tagelang regungslos in der Vegetation, bis sich ein kleines Wirbeltier nähert (LEENDERS 2001). Ihr Gift ist auch für Menschen gefährlich. Diese nachtaktive, arboresale Lanzenotter ist in der Färbung höchst variabel. Am 15.3.2002 wurde im Reservat von Manzanillo (an der südlichen Karibikküste Costa Ricas) an einer Brettwurzel in ca. 1 m Höhe über dem Boden ein graues Exemplar gefunden, das mit seinen grünen und schwarzen Zeichnungselementen optisch fast vollständig mit der Baumrinde verschmolzen war (Abb. 55).

Ast- bzw. Lianenmimese betreiben die tagaktiven Spitznattern der Gattung *Oxybelis* (Colubridae). Die oberseits braun, unterseits gelblich gefärbte *Oxybelis aeneus* konnte in verschiedenen Wäldern des karibischen Tieflandes bei der Fortbewegung durchs Geäst beobachtet werden: Ihr schlanker, astförmiger Körper (Abb. 56) wiegt sich dabei vor und zurück wie eine Liane, die im Wind schaukelt. Fühlt sich *O. aeneus* gestört, verharrt sie zunächst regungslos, verschwindet dann aber meist blitzschnell im dichten Gewirr der Äste. Wird die Schlange ergriffen, reißt sie bedrohlich ihr Maul auf und präsentiert den dunkelvioletten Rachen (Abb. 57). Mit ihrem schwachen Gift und den weit hinten gelegenen Zähnen (LEENDERS 2001) kann diese Schlange größeren Räubern nicht gefährlich werden, so dass hier als Sekundärschutz ein ähnlicher "Bluff" eingesetzt wird wie bei den großen "Wirbeltieraugen" auf den Flügeln der *Caligo*-Falter.

Die bei den Raupen der Brassolinae beobachtete Strategie, sich mit grüner bzw. brauner Färbung an ihren Pflanzen zu tarnen und nur nachts aktiv zu sein, und die Blattmimese der Puppen einiger Brassolinae-Arten sind ebenfalls in verschiedenen Tiergruppen weit verbreitet, wie hier an einigen Beispielen kurz gezeigt werden soll:

Der Rotaugen-Laubfrosch, *Agalychnis callidryas* (Hylidae), kann sich auf einem grünen Blatt mit geschlossenen Augen und unter den Körper gezogenen Beinen unsichtbar machen (Abb. 58). Erst bei nächtlichen Beobachtungen auf dem Gelände der Vill Decary konnte häufiger die Farbenpracht des Tieres bewundert werden. Die roten Augen und Füße sowie die blaugelben Streifen seitlich am Körper werden erst im Taschenlampenlicht sichtbar. Nach LEENDERS (2001) wird *A. callidryas* von verschiedenen Prädatoren gefressen, obwohl die Hautsekrete dieser Art ein schwaches Gift enthalten. Unklar bleibt die Funktion der bunten Farben auf der Unterseite der nachtaktiven Tiere. Vielleicht stellen sie einen Sekundärschutz in Form einer Warnfärbung dar.

Eine echte Blattmimese ist bei vielen Langfühlerschrecken (Ensifera) zu verzeichnen. Abb. 59 zeigt eine Ensifere mit typischen grünen Vorderflügeln, auf denen sogar eine Blattmittlerippe angedeutet ist, während der nächtlichen Häutung. Die Flügel sind noch nicht ausgehärtet. In ähnlicher Perfektion tarnen sich viele Vertreter der Phasmatodea (Stabschrecken). Sie ahmen in der Regel kleine Äste nach, können sich aber auch - wie die grünen Raupen des 3. Stadiums von *Caligo eurilochus* - ausgezeichnet an den Mittelrippen der Blätter ihrer Futterpflanzen verbergen (Abb. 60).

6 Die multimediale Darstellung im “Mediendom”

6.1 Einführung: Vom Planetarium zum Mediendom - von der Astronomie zur Biologie

Das erste Projektionsplanetarium, gebaut von der Firma *Carl Zeiss* (Jena), ist am 7.5.1925 im Deutschen Museum in München eröffnet worden. Seither sind in fast allen größeren Städten weltweit Planetarien errichtet worden, deren technische Möglichkeiten sich ständig weiter entwickeln (MEIER 1992):

Das Grundprinzip des Planetariums besteht darin, den Sternenhimmel an eine geschlossene Kuppel zu projizieren. Der Projektor befindet sich in der Mitte des Raumes. Von dort aus wird über ein System aus Licht, Linsen und Blenden die Illusion des Sternenhimmels erzeugt, ergänzt durch Sonne, Mond und Planeten. Da der Projektor computergesteuert um verschiedene Achsen gedreht werden kann, lassen sich Tages- und Jahreslauf sowie der Sternenhimmel verschiedener geographischer Breiten darstellen.

Die Abbildung des Sternenhimmels ist nach und nach durch weitere Projektionstechniken ergänzt worden. Zusatzprojektoren sind an der Peripherie der Kuppel, also direkt unter dem Horizont, installiert worden. Über Dia- und Videoprojektoren werden seither Planetendetails, rotierende Galaxien u.ä. eingeblendet. Durch das übergangslose Aneinanderfügen von Dias aus mehreren Projektoren lassen sich Panoramen am Horizont oder auch Ganzkuppel-Projektionen erzeugen, die den Betrachter virtuell an jeden beliebigen Ort versetzen können. Mittlerweile ist die technische Entwicklung so weit fortgeschritten, dass einige große Planetarien (z.B. das Hayden Planetarium in New York) die gesamte Kuppel digital mit einem bewegten Bild ausfüllen können. Somit kann sogar der Sternenhimmel digital produziert werden.

Die ganzheitliche Wirkung von Musik und Bild, Video und Computersimulation - die “multimediale” Präsentation - ermöglicht nun auch die Darstellung ganz anderer wissenschaftlicher Inhalte. So ist beispielsweise am Planetarium von Pittsburgh eine interaktive Veranstaltung unter dem Titel *Journey into the Living Cell* entstanden, in der die Zuschauer sich auf eine virtuelle Reise von außerhalb einer Zellmembran in das Zellinnere begeben (DIESLER 1998). Sie beruht im wesentlichen auf Computeranimationen.

Die Entwicklung vom klassischen Planetarium zur “digitalen Bühne” wird zurzeit auch an der Fachhochschule Kiel vollzogen. Von 1969 bis 2002 wurden öffentliche Veranstaltungen zur Astronomie in einem Kuppelraum von 6m Durchmesser angeboten (PETRISCHAK 1999). Der Zeiss-Kleinplanetariumsprojektor wurde nach und nach um diverse weitere Projektionstechniken ergänzt. Beispielsweise wurde 1997 die Ganzkuppel-Projektion über 6 Diaprojektoren eingeführt. Eine wichtige Zielgruppe des Planetariums waren stets Schulklassen, denn vielfältige visuelle Darstellungsmöglichkeiten ermöglichen ein schnelleres und nachhaltiges Lernen komplexer Zusammenhänge (PETRISCHAK & THOMAS 2002).

Für September 2003 ist nun die Eröffnung eines neuen Kuppelraumes mit einem Durchmesser von 9 m geplant, der mit digitaler Projektionstechnik ausgestattet wird. In ihm werden ca. 70 Zuschauer Platz finden. Um deutlich zu machen, dass hier nicht mehr nur astronomische Inhalte vermittelt werden sollen, ist die Bezeichnung “Planetarium” durch “Mediendom” ersetzt worden. Der Mediendom soll unter anderem dem Transfer wissenschaftlicher Thematiken an die breite Öffentlichkeit im Sinne eines *public understanding of science* dienen. Als ein Forum einer “Wissenschaft für alle” kann er die Funktion eines Dialoges zwischen Wissenschaft und Gesellschaft ausfüllen. Das Konzept des Mediendoms ist im Internet unter der Adresse <http://www.mediendom.de> zu finden.

Eine erste Veranstaltung unter diesem Konzept soll die multimediale Darstellung der Tier- und Pflanzenwelt des Regenwaldes Costa Ricas sein. Der Wald, der einen natürlichen “Dom”

bildet, eignet sich zur naturgetreuen Wiedergabe in einer Kuppel ganz besonders (vgl. Abb. 65, 67). Die Überlebensstrategien der Tiere des Regenwaldes, die zum großen Teil auf optischer Wirkung beruhen, wie sie etwa durch Warnung und Tarnung erzielt wird, lassen sich hervorragend visualisieren. Darüber hinaus erzeugen Vögel, Insekten und Amphibien eine beeindruckende Geräuschkulisse, die über Lautsprecher eingespielt werden kann. So können Besucher die "Faszination Regenwald" unmittelbar erleben und die biologischen Zusammenhänge erfahren. Das Bild- und Tonmaterial für diese Veranstaltung wurde während der Reisen nach Costa Rica im Rahmen der vorliegenden Arbeit erstellt.

6.2 Der Ablauf der Veranstaltung

Im folgenden soll der Ablauf der Veranstaltung, gegliedert in einzelne Sequenzen, unter Nennung der wesentlichen jeweils eingesetzten Medien skizziert werden. Nach der Einstiegssequenz und dem Erlebnis der scheinbaren "Eintönigkeit" des Regenwaldes werden erste Begegnungen mit Affen und Ameisen präsentiert. Den roten Faden bilden dann Farben und Muster, die für Tiere eine wesentliche Bedeutung haben: Vom Rot der Blüten, das Kolibris anlockt, über Warnung, Mimikry, Tarnung und Mimese bei verschiedenen Tiergruppen wie Schmetterlingen und Schlangen bis hin zu den Schillerfarben der Morpho-Falter und den orangefarbenen Kehlwammen der Saumfingerechsen (*Norops sp.*), die eine Funktion in der intraspezifischen Kommunikation haben. Zusätzlich zu den optischen werden auch zahlreiche akustische Signale (z.B. von Zikaden, Brüllaffen und Tanzvögeln) vorgestellt. Der Ablauf orientiert sich tageszeitlich an der Reihenfolge Tag - Nacht - Morgendämmerung - Tag. Zum Abschluss werden Bedeutung und Gefährdung des Regenwaldes erläutert. Die Dauer der Veranstaltung beträgt ca. 90 Minuten. Bei einer abendfüllenden Präsentation bietet es sich an, vor dem "Sonnenuntergang" (Sequenz X) eine Pause einzufügen. Die Veranstaltung ist modular aufgebaut, so dass sie bei Bedarf in einer kürzeren Version gezeigt werden kann, für die einzelne Sequenzen (z.B. die Ameisen) herausgenommen werden können.

I Das "Raumschiff Erde" und die Ankunft im Regenwald

Der Einstieg in die Darstellung des Regenwaldes erfolgt aus einer Perspektive, wie sie die Besucher eines Planetariums im klassischen Sinne erwarten: Eine Computeranimation führt durch das karge, kalte und lebensfeindliche Weltall. In unserem Planetensystem taucht - nachdem der Mond durch das Blickfeld gezogen ist - die Erde als leuchtend blauer Planet auf. Das "Raumschiff Erde" ist der einzige Planet im Universum, von dem sicher bekannt ist, dass er Leben beheimatet. Auf diesen Planeten führt nun der Flug zu. Die virtuelle Landung erfolgt in Costa Rica. Diese Sequenz endet mit einer 360°-Projektion des Regenwaldes (vgl. Abb. 67). Die Besucher sind mitten im tropischen Regenwald angekommen.

II Das Grün des Waldes - und Regen im Regenwald

Der erste Einblick in den Regenwald zeigt eine rundherum grüne Welt. Einige mächtige Bäume ragen hoch hinauf und stützen sich mit mächtigen Brettwurzeln. Tiere sind zunächst nicht zu sehen. Allerdings gibt es eine eindringliche Geräuschkulisse aus Insekten- und Vogellauten, die über die Lautsprecher des Mediendoms aus nahezu allen Richtungen eingespielt werden können. Es beginnt zu regnen. Zunächst hört man nur ein Rauschen. Über die Video-Projektion wird dann ein heftiger Regenguss gezeigt. Die Unterschiede von Tiefland- und Bergwald werden erläutert und epiphytische Bromelien vorgestellt.

III Kapuzineraffen

Plötzlich kommt Bewegung in den Wald, es knackt und raschelt im Geäst: Eine Gruppe Kapuzineraffen (*Cebus capucinus*, Cebidae) taucht auf. In den Wald werden Fotos dieser Affen projiziert. Eine Videosequenz zeigt die Affen bei der Nahrungssuche, bei der die Rosetten der Bromelien zerlegt und Rindenstücke von Bäumen abgerissen werden. Immer wieder kommt es zu Rangeleien zwischen halbwüchsigen Mitgliedern der Gruppe, die sich mit gefletschten Zähnen gegenseitig androhen. Eine Affenmutter trägt ein winziges Neugeborenes auf dem Rücken.

IV Ameisen

Aber nicht nur in den Bäumen ist Bewegung auszumachen, sondern auch am Boden: Blattschneiderameisen (*Atta sp.*, Formicidae) bilden z.T. mehrere hundert Meter lange Straßen, die von den Bäumen hinab über den Waldboden bis zu ihren großen, unterirdischen Bauten führen, in denen die Blätter als Substrat für die Pilzgärten dienen. Makrofotografische Aufnahmen zeigen, wie die Ameisen mit ihren Mandibeln Stücke aus grünen Blättern heraus-schneiden und wie sie sie die Baumstämme hinuntertragen. Kleine Arbeiterinnen lassen sich auf den Blattstückchen mittragen, um parasitische Fliegen abzuwehren.

Ein Videofilm zeigt die dramatischen Ereignisse beim Vordringen von Treiberameisen (*Ecton sp.*, Formicidae): Sämtliche bodenbewohnende Insekten kommen unter der Laubstreu hervor und flüchten in wilder Hast. Viele können den Ameisen nicht entkommen, werden zerlegt und abtransportiert. Vögel begleiten die Treiberameisen und erbeuten flüchtende Kleintiere.

V Kolibriblüten und Kolibris

Die ersten auffälligen Farbsignale, die der Betrachter im Regenwald wahrnimmt, sind rote Blüten bzw. Blütenstände, z.B. von Passionsblumen, Helikonien (Abb. 61) und Bromelien. Sie locken mit ihrer Farbe Kolibris (Trochilidae) an, die im Schwirrflug vor den Blüten schweben (vgl. Abb. 62). Fotos von roten Blüten und verschiedenen Kolibris werden eingeblendet. Ein Videofilm zeigt den Schwirrflug der Kolibris vor den Blüten. Ihre erstaunlichen physiologischen Leistungen (z.B. 60 Flügelschläge pro Sekunde) werden erläutert. Eine weitere Filmsequenz zeigt den sorgfältigen Nestbau eines Kolibri-Weibchens in einer Astgabel.

VI Schmetterlinge

Das "Tigerstreifen"-Muster der Schmetterlinge wird als Warnfärbung vorgestellt. Ringsherum werden Makroaufnahmen von Faltern dieses Mimikry-Komplexes aufgeblendet, die die große Ähnlichkeit der Tiere und damit das Phänomen der Mimikry anschaulich illustrieren. Müller'sche und Bates'sche bzw. "quasi-Bates'sche" Mimikry werden erläutert, Interaktionen von Schmetterlingen beschrieben. Vertreter des "Transparent"-Komplexes werden unter Erklärung der Biotoptracht gezeigt. Ein leuchtend blauer Morpho (Computeranimation nach fotografischer Vorlage) fliegt durch den Wald. Die Entstehung von Schillerfarben wird erklärt. Der Lebenszyklus von *Caligo eurilochus* wird mit Makroaufnahmen illustriert. Die verschiedenen Tarnungsmechanismen der Raupen und Puppen der Brassolinae und die Funktion der Augenzeichnung auf den Flügeln der *Caligo*-Falter werden dargestellt. Eine Überblend-Sequenz aus Einzelbildern zeigt einen schlüpfenden Falter (*Caligo illioneus*, vgl. Abb. 49).

In diesem Abschnitt werden einige Ganzkuppel-Projektionen verschiedener Schmetterlinge (Ithomiinae, Morphinae) und der Augenzeichnung von *Caligo illioneus* (Abb. 63) aufgeblendet.

VII Saumfingerechsen (*Norops sp.*)

Eine Ganzkuppelprojektion zeigt, wie eine Saumfingerechse (*Norops sp.*, Iguanidae) einen blauen Schmetterling frisst. In einem Video setzen *Norops*-Männchen, die ansonsten auf Baumrinde hervorragend getarnt sind, ihre leuchtend orange gefärbte Kehlwamme als auffälliges Farbsignal bei der Balz ein (vgl. Abb. 69).

VIII Schlangen

In mehreren Ganzkuppel-Projektionen werden Schlangen mit verschiedenen Tarnmustern aufgeblendet (Lanzenottern: *Bothriechis schlegelii* und *Porthidium nasutum*, Viperidae; Spitznattern: *Oxybelis aeneus*, *Oxybelis brevirostris*, Colubridae). Die Giftwirkung der Lanzenottern wird thematisiert (dazu Einblenden eines Fotos, das die Folgen eines Bisses beim Menschen zeigt). Anhand einer Ganzkuppel-Projektion von der Trugnatter *Rhinobothryum bovallii* wird auf Korallenschlangenmimikry eingegangen.

IX Pfeilgiftfrösche

Eine Ganzkuppel-Projektion präsentiert die Pfeilgiftfrösche *Dendrobates auratus* und *Dendrobates pumilio* (Dendrobatidae, vgl. Abb. 68). Die Funktion der Warnfärbung im Zusammenhang mit den Nervengiften wird erläutert. Ein Video zeigt ein rufendes Männchen von *D. pumilio* in seinem Territorium.

X “Sonnenuntergang” und Sternenhimmel

Es folgt die Dämmerung. Zum ohrenbetäubenden Gesang der Zikaden wird eine Regenwald-Ganzkuppel-Projektion langsam abgedimmt. Es erscheint der Sternenhimmel über Costa Rica. Die wichtigsten Sternbilder des südlichen Himmels (Schiff, Zentaur, Kreuz des Südens, Skorpion) werden kurz demonstriert.

XI Nachtaktive Tiere

Viele perfekt getarnte Insekten (Mantodea, Phasmatodea, Ensifera) sind nachtaktiv. Zikaden, Heuschrecken und Spinnen häuten sich nachts. Laubfrösche wie der Rotaugenlaubfrosch, *Agalychnis callidryas* (Hylidae), die tagsüber nicht zu entdecken sind, sitzen im Geäst und öffnen ihre Augen. Gürteltiere verlassen ihre Bauten. Die freigestellten Makro-Aufnahmen der nachtaktiven Tiere werden in der Dunkelheit aufgeblendet.

XII Brüllaffen

Die Morgendämmerung und das Brüllen der Brüllaffen (*Alouatta palliata*, Cebidae) setzen ein. Ein Video zeigt eine Brüllaffen-Familie bei ihrer Nahrungsaufnahme: Sie lassen sich kopfüber von einem Ast herabhängen, nur mit dem Greifschwanz gesichert, und ziehen Zweige heran, von denen sie das Laub abreißen und fressen. Das unterschiedliche Temperament von Kapuziner- und Brüllaffen im Zusammenhang mit der unterschiedlichen Nahrung wird erläutert.

XIII Vögel

Die vielfältige Vogelwelt Costa Ricas wird anhand von morgendlichen Ton-Aufnahmen und einigen mit Tele-Objektiven angefertigten Aufnahmen gezeigt (Tyrannen, Aras, Reiher). Die Biotoptracht der Vögel wird erläutert.

Mit Hilfe eines Videos wird der Balztanz der Weißhalz-Pipras (*Manacus candei*, Pipridae) vorgeführt: Kreisrunde Flächen am Boden sind durch die Vögel von der Laubstreu befreit worden. Die Männchen springen wenige Meter darüber im Geäst umher und erzeugen mit den Flügeln laute Knack-Geräusche. Damit werden Weibchen angelockt, die dann mittanzen.

XIV Gefährdung

Zum Abschluss werden die besonderen Eigenschaften des Ökosystems Regenwald (z.B. im Hinblick auf die Stoffkreisläufe) und die Ursachen der Artenvielfalt erörtert. Die Folgen seiner Zerstörung durch den Menschen werden durch die Gegenüberstellung von Aufnahmen bewaldeter und abgeholzter Landschaften demonstriert. Die Bedeutung von Schutzgebieten wird am Beispiel Costa Ricas erklärt. Den Ausklang bildet eine bunte Ganzkuppel-Projektion mit Regenwald-Tieren (vgl. Abb. 70).

6.3. Material und Arbeitsschritte bei der Aufbereitung zur Präsentation

6.3.1 Allgemeine Vorbemerkungen

In der Veranstaltung werden sehr unterschiedliche Medien eingesetzt. Die wesentlichen Techniken bei der Materialbeschaffung in Costa Rica waren Fotografie im Makro- und Normalbereich, 360°-Aufnahmen der Landschaft mit Fisheye-Objektiven, Aufnahmen mit der Videokamera und Tonaufnahmen mit dem DAT-Recorder. Für die Präsentation mussten diese Materialien nun digital bearbeitet werden, um den speziellen Anforderungen gerecht zu werden, die sich aus der Kuppelform der Projektionsfläche ergeben, und um später in eine Programmierung für den gesamten Ablauf der Veranstaltung eingebunden zu werden. Im folgenden sollen die Arbeitsschritte für die Erstellung von drei verschiedenartigen, häufig eingesetzten Projektionen dargestellt werden: Maskierung von Einzelmotiven, Produktion von "Ganzkuppel"-Projektionen und Aufarbeitung der Videoaufnahmen.

6.3.2 Die Maskierung von Einzelmotiven

Um die Motive, die auf Diafilm gebannt wurden, digital bearbeiten zu können, müssen die Dias in sehr hoher Auflösung eingescannt werden (2700 Pixel/Inch). Diese hohe Auflösung führt zwar zu gewaltigen Dateigrößen (knapp 30 MB im TIFF-Format), ist aber notwendig, da die Motive später auf eine sehr große Fläche projiziert werden.

Die Illusion, an einen fremden Ort versetzt zu sein, entsteht für den Betrachter im Kuppelraum nicht zuletzt dadurch, dass der Raum keine Ecken und keine festgelegte Richtungsorientierung aufweist und somit ringsherum räumliche Tiefe simuliert werden kann. Diese Illusion wird gestört, wenn rechteckige Bildfelder eingeblendet werden. Aus diesem Grund werden die Ränder der Bilder mit so genannten *Softedge*-Masken, die weiche Übergänge liefern, abgedunkelt. Noch besser ist es, ausgewählte Motive vollständig zu maskieren. Dabei wird ein Tier oder eine Pflanze freigestellt und der Hintergrund geschwärzt (Abb. 61). Diese Bearbeitungen können mit dem Programm *Adobe Photoshop* vorgenommen werden: Die Umrisslinie eines Motivs wird als Pfad angelegt und anschließend als Auswahl definiert. Dann wird die Auswahl umgekehrt, so dass sie den restlichen Bereich des Bildes umfasst. Diese Fläche wird mit Schwarz gefüllt. Nun ist das Motiv maskiert (Abb. 61b). Bei der Dia-Projektion fällt aber immer noch etwas Licht durch den schwarzen Bereich des Dias, so dass um das Motiv herum ein rechteckiges, graues Feld sichtbar wird. Diesen Effekt kann man dadurch vermeiden, dass man über das Dia in denselben Rahmen noch ein weiteres Dia als zusätzliche Maske legt. Diese zusätzliche Maske ist ein schwarzes Bild, in dem der Bereich des Motivs weiß ausgespart bleibt (Abb. 61c). Nun scheint das Tier oder die Pflanze bei der Projektion wirklich frei im Raum zu stehen.

Motive, die in der beschriebenen Weise freigestellt worden sind, lassen sich natürlich kombinieren. Ein Kolibri, der vor einem uninteressanten Hintergrund im Schwirrfly aufgenommen wurde (Abb. 62a), kann vor einer Blüte schweben (Abb. 62b), und ein Affe kann auf einen Ast in der Ganzkuppel-Projektion eines Waldes gesetzt werden.

6.3.3 Die Produktion von “Ganzkuppel-Projektionen”

Eine Ganzkuppel-Diaprojektion (auch als All-Sky bezeichnet) deckt die gesamte Fläche der Kuppel mit einem Motiv ab. Der Betrachter im Kuppelraum befindet sich so im Mittelpunkt der Szenerie. Grundsätzlich gibt es zwei verschiedene Sorten von Vorlagen für Ganzkuppel-Projektionen:

1. Mit einem Fisheye-Objektiv (16 mm Brennweite) werden an einem geeigneten Standort 6 Dia-Aufnahmen von einer Landschaft im Abstand von je 60° angefertigt. Dies geschah beispielsweise in den Regen- und Nebelwäldern von Cahuita und Monteverde in Costa Rica (Abb. 64).

Diese Aufnahmen werden dann mit sehr hoher Auflösung eingescannt. Anschließend erfolgt eine digitale Bearbeitung, in deren Verlauf die sechs Bilder zu einem kreisrunden Gesamtmotiv zusammengefügt werden (Abb. 65).

Aus diesem Kreisbild berechnet dann eine spezielle Software (*DigiDome* von der Firma *Sky-Skan*) nach den Parametern der Kuppel (Größe der Kuppel, Art und Anordnung der Projektoren) 6 neue Bilder. Darauf wird nun jeweils eine *Softedge*-Maske gerechnet, so dass sich 6 “tortenstückartige” Vorlagen für die Diaprojektion ergeben (Abb. 66).

Die später ausbelichteten Dias fügen sich bei der Projektion an die Kuppel nahtlos zu einem Gesamtmotiv “Regenwald” zusammen (Abb. 67).

2. Ein kreisrunder Ausschnitt aus einem einzelnen Bild wird als Vorlage für die Berechnung einer Ganzkuppel-Projektion ausgewählt, oder mehrere verschiedene Motive werden zu einer kreisrunden Vorlage zusammengesetzt. Diese Art der Ganzkuppel-Projektion wird eingesetzt, um Details sehr groß darstellen zu können. Auf diese Weise wird eine starke ästhetische bzw. emotionale Wirkung erzeugt.

So kann ein prächtiger Schmetterling die gesamte Kuppel ausfüllen. Bei der Ganzkuppel-Projektion eines Augenflecks auf dem Flügel eines *Caligo*-Falters wird für den Betrachter sogar die Textur, die durch die Schuppen auf dem Flügel entsteht, sichtbar (Abb. 63). Die Pfeilgiftfrösche *Dendrobates auratus* und *D. pumilio* können einander in der Kuppel gegenübergestellt werden (Abb. 68).

Um die Wirkung der Motive zu überprüfen, wurden viele Ganzkuppel-Projektionen aus Costa Rica bereits im Planetarium der Fachhochschule Kiel getestet (Abb. 63, 67, 70).

Die beschriebene Erstellung und Ausbelichtung von Dias aus einer kreisrunden Vorlage gilt natürlich nur für die Projektion über Diaprojektoren. Werden zu diesem Zweck Videoprojektoren eingesetzt (wie für den Mediendom geplant), kann die digitale Vorlage direkt projiziert werden.

6.3.4 Videoaufnahmen und Videoschnitt

Die Videoaufnahmen wurden mit einem digitalen Camcorder angefertigt. In der Regel erfolgte die Aufnahme aus freier Hand, weil der Bewegung von Tieren mit einem Stativ meist nicht gefolgt werden konnte. Prinzipiell ist es wichtig, Tiere möglichst aus nächster Nähe aufzunehmen, da bei starkem Zoom die Auflösung des Bildes so sehr herabgesetzt ist, dass die Aufnahmen für die Projektion auf eine große Fläche nicht mehr verwendet werden können.

Die Tanzvögel (Weißhalspipras, *Manacus candei*) ließen sich als einzige der anvisierten Tiere auch mit größter Geduld nicht aus freier Hand filmen, da sie ihren Balztanz beendeten, sobald man in ihre Nähe kam. In diesem Fall wurde die Kamera in der Nähe des Balzplatzes auf ein Stativ gestellt, auf den Balzplatz gerichtet und nach Starten der Aufnahme allein gelassen. Auf diese Weise konnte das Balzverhalten aufgezeichnet werden.

Für die Bearbeitung der auf Mini-DV-Kassetten gespeicherten Videoaufnahmen aus Costa Rica wurde in der vorliegenden Arbeit das Programm *Adobe Premiere* verwendet (Abb. 69). Aus dem z.T. mehrere Stunden umfassenden Rohmaterial zu den jeweils gefilmten Tieren wurden einzelne Filme mit einer Länge von jeweils 0:40 bis 3:13 Minuten geschnitten.

Bei der Auswahl der Szenen innerhalb eines solchen kleinen Filmes wurde darauf geachtet, dass charakteristische, an Bewegungen gebundene Verhaltensweisen im Mittelpunkt standen. Für die Schnitte wurden meist weiche Blenden eingesetzt, die nur wenig von den eigentlichen Bildinhalten ablenkten. An Anfang und Ende jedes einzelnen Filmes wurde ein schwarzes Standbild gesetzt, um ihn später im abgedunkelten Kuppelraum störungsfrei ein- und ausblenden zu können.

Ein gestalterisches Problem sind die rechteckigen Bildfelder der Videoprojektoren beim Abspielen eines Filmes. Sie widersprechen der Raumwirkung der runden Kuppel. Mit einer ovalen Bildmaske, die die Ecken des Bildausschnittes weich abdunkelt, fügt sich die Videoprojektion besser in die Kuppel ein.

6.4 Perspektiven

Die Premiere der Veranstaltung "Faszination Regenwald" wird zur Eröffnung des Medienoms (voraussichtlich im September 2003) stattfinden. Diese neuartige Produktion soll einen Impuls für Planetarien in Europa geben, sich Themenfeldern über die Astronomie hinaus zu öffnen und die Erkenntnisse unterschiedlicher wissenschaftlicher Gebiete an die Öffentlichkeit zu vermitteln.

In den USA sind erste Schritte in diese Richtung bereits unternommen worden, z.B. mit der Veranstaltung *Journey into the Living Cell* in Pittsburgh (DIESLER 1998). Die Veranstaltung über den Regenwald soll in einer englischsprachigen Version auch amerikanischen Planetarien zur Aufführung angeboten werden. Ein reich bebildeter Ausblick darauf ist unter dem Titel *Wonders of the Rainforest* bereits in *Projections* (Ausgabe *Spring 2003*) erschienen, einem Magazin der Firma *Seiler Instrument* (Abb. 70). Dieses Unternehmen vermarktet *Zeiss*-Planetariumsprojektoren in Nordamerika. Somit besteht durchaus das Potential, den Regenwald als Veranstaltungsthema in Planetarien zu etablieren.

7 Zusammenfassung

In der vorliegenden Arbeit werden die Schmetterlings-Arten des "Tigerstreifen"-Komplexes von verschiedenen Beobachtungsorten in den Regenwäldern Costa Ricas vorgestellt:

- Reservat Las Pavas: *Dircenna relata*, *Pteronymia notilla*, *Napeogenes tolosa*, *Godyris zavaleta*, *Ithomia heraldica* (Nymphalidae: Ithomiinae); *Eresia alsina*, *Castilia eranites* (Nymphalidae: Melitaeinae); *Dismorphia amphiona*, *Dismorphia eunoe* (Pieridae: Dismorphiinae).
- Llano Bonito: *D. relata*, *Godyris zygia*, *I. heraldica*, *Tithorea tarricina* (Ithomiinae); *Eresia eutropia*, *C. eranites* (Melitaeinae).
- Braulio Carillo: *I. heraldica*, *Mechanitis lysimnia*, *Napeogenes cranto* (Ithomiinae).
- Reservat Cabo Blanco und Siquirres: *Mechanitis polymnia* (Ithomiinae).
- Finca Ecológica: *Pteronymia fulvescens* (Ithomiinae).

Die Arten der Melitaeinae und Dismorphiinae traten als "quasi-Bates'sche Nachahmer" der dominierenden Ithomiinae auf. Die Ithomiinae selbst bildeten Müller'sche Mimikry-Ringe.

Die "Tigerstreifen"-Falter konzentrierten sich oft an feuchten und unterholzreichen Plätzen, die entweder stark beschattet oder durch ein Mosaik aus schattigen und besonnten Abschnitten gekennzeichnet waren, in einer Höhe von 1-7m über dem Boden.

Zusätzlich traten an allen Beobachtungsorten Ithomiinae des "Transparent"-Komplexes in Erscheinung, und zwar an schattigen Stellen in sehr geringen Höhen über dem Boden (bis 2m). Die Wiedergabe von Licht- und Schattenverhältnissen auf den Flügeln der Schmetterlinge ("Biotoptracht") wird als eine Form von Tarnung gedeutet.

Das in gemäßigten Breiten zu beobachtende *perching* von männlichen Schmetterlingen der Art *Pararge aegeria* (Nymphalidae: Satyrinae) in Verbindung mit der territorialen Verteidigung von Lichtflecken im Wald hat sich konvergent auch in den Tropen entwickelt: Die Männchen einiger "Tigerstreifen"-Falter (*D. relata*, *P. notilla*, *D. eunoe*) inspizierten durch rasanten Anflug sehr unspezifisch alle durch ihre Reviere hindurchfliegenden Objekte. Mit anderen Männchen der eigenen Art erfolgten heftige Wettkämpfe.

Die Vertreter des "Tigerstreifen"-Komplexes sind durch ihre an den Wechsel von Licht und Schatten angepasste Musterung (Biotoptracht) und ihre Warnfärbung für dieses Verhalten, bei dem sie sich stark exponieren, präadaptiert.

Anders als in den gemäßigten Breiten verhielten sich mehrere Arten in den Lichtflecken territorial, was auch zu interspezifischen Auseinandersetzungen führte.

Bei einigen Ithomiinae-Männchen konnte der Einsatz von Duftschuppen (Androkonien) beobachtet werden, die am Vorderrand der Hinterflügel aufgerichtet waren. Die jeweilige Funktion der Pheromone, die abwehrend oder attraktiv auf artfremde Männchen wirken können, scheint im Zusammenhang damit zu stehen, ob eine Art ein territoriales Verhalten zeigt. Ihre Warnfärbung schützt die Weibchen verschiedener Ithomiinae beim zeitintensiven Saugen an Vogelkot und toten Insekten, wenn sie Stickstoffverbindungen für die Eiproduktion aufnehmen. Ähnlich verhält es sich bei den ebenfalls aposematisch gefärbten Heliconiinae (Nymphalidae), deren Weibchen Stickstoffverbindungen aus Pollennahrung gewinnen.

Mimese tritt als Primärschutz bei den verschiedenen Entwicklungsstadien der Brassoliniinae (Nymphalidae) auf. Einige Präimaginalstadien von *Caligo eurilochus*, *Caligo illioneus* und *Opsiphanes quiteria* werden beschrieben, die Tarnungsstrategien der Raupen und die Blattmimese der Puppen erläutert. Die großen Augenflecken auf den Flügeln der *Caligo*-Arten werden als Sekundärschutz für den Fall gedeutet, dass die Falter trotz ihrer Rindenmimese entdeckt werden. Ein direkter fotografischer Vergleich zeigt, dass die Augen tagaktiver Reptilien gute Vorbilder für die Augenflecken sein könnten.

Vergleiche mit anderen Tiergruppen führten zu folgenden Ergebnissen:

Der Mimikry-Komplex der Korallenschlangen ähnelt dem Tigerstreifen-Komplex der Schmetterlinge aufgrund einer ähnlichen Farbkombination als Warnsignal und eines ähnlich breiten Spektrums unterschiedlich stark ungenießbarer bzw. giftiger Arten mit fließenden Übergängen zwischen Bates'scher und Müller'scher Mimikry. Ein wichtiger Unterschied besteht in der tödlichen Gefahr, die von manchen Korallenschlangen für die Prädatoren ausgeht.

Zwischen dem territorialen Verhalten mancher Ithomiinae und des Pfeilgiftfrosches *Dendrobates pumilio* (Dendrobatidae) lassen sich Parallelen erkennen: Eine Warntracht ist für sie von besonderer Bedeutung, weil sie sich stark exponieren. Ihre chemische Verteidigung beruht auf Alkaloiden, die über die Nahrung aufgenommen werden. Beide nutzen zusätzlich einen Schutz, der darauf abzielt, dass sie gar nicht erst entdeckt werden. Sie reagieren auf bestimmte einfache Reize, die für sie als Auslöser zur aktiven Verteidigung ihres Reviers fungieren und mit denen sie sich im Experiment leicht täuschen lassen.

Auch Vögel zeigen eine Biotoptracht: In den Wipfelregionen mit den harten Hell-Dunkel-Kontrasten halten sich kontrastreich gefärbte Arten auf, die dann ebenso wie die dort fliegenden bunten Schmetterlinge trotz ihrer leuchtenden Farben schwer zu sehen sind. Am dunklen Waldboden leben viele dunkelbraune und -graue Vögel. In den mittleren Höhenstufen, in denen der "Tigerstreifen"-Komplex der Schmetterlinge fliegt und in denen ein mäßiger Lichteinfall zu verzeichnen ist, dominieren meist grün oder rostrot gefärbte Arten.

Rindenmimese wird am Beispiel von Schlegels Lanzenotter, *Bothriechis schlegelii* (Viperidae), gezeigt. Astmimese ist bei den Spitznattern der Gattung *Oxybelis* (Colubridae) zu beobachten. Ihr Drohverhalten mit aufgerissenem Maul ist ein Sekundärschutz. Nächtliche Aktivität und Blattmimese weisen z.B. der Rotaugen-Laubfrosch, *Agalychnis callidryas* (Hylidae), viele Langfühlerschrecken (Ensifera) und Stabschrecken (Phasmatodea) auf.

Im Rahmen dieser Arbeit wurde ein Konzept für eine multimediale Veranstaltung unter dem Titel "Faszination Regenwald" im Mediendom, einer konzeptionellen Fortentwicklung des Planetariums der Fachhochschule Kiel, erstellt. Sie soll unter dem Stichwort *public understanding of science* wissenschaftliche Erkenntnisse über den Regenwald der Öffentlichkeit vermitteln und kann grundsätzlich in jedem Planetarium mit entsprechender technischer Ausstattung aufgeführt werden.

Für die Veranstaltung wurden Foto-, Video- und Tonaufnahmen in Costa Rica angefertigt und anschließend digital bearbeitet. Für die speziellen Anforderungen einer Planetariumskuppel wurden beispielsweise 360°-Projektionen produziert.

Der inhaltliche Schwerpunkt liegt auf den verschiedenen Funktionen von Farbmustern im Zusammenhang mit Lebensweise und Verhalten der Tiere.

Ziel ist es, den Besuchern biologische Zusammenhänge zu veranschaulichen, Faszination für den Regenwald zu wecken und die Öffentlichkeit auch für die Gefährdung dieses wertvollen Lebensraumes zu sensibilisieren.

Summary

Analysis of colour patterns and behaviour of rainforest animals of Costa Rica based on studies on butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae: Ithomiinae, Brassolinae) and their multi-medial presentation in the „Media Dome“

The butterflies of the “tiger-stripe” complex from different observation areas in the Costa Rican rainforest are presented in this study:

- Preserve Las Pavas: *Dircenna relata*, *Pteronymia notilla*, *Napeogenes tolosa*, *Godyris zavaleta*, *Ithomia heraldica* (Nymphalidae: Ithomiinae); *Eresia alsina*, *Castilia eranites* (Nymphalidae: Melitaeinae); *Dismorphia amphiona*, *Dismorphia eunoe* (Pieridae: Dismorphiinae).
- Llano Bonito: *D. relata*, *Godyris zygia*, *I. heraldica*, *Tithorea tarricina* (Ithomiinae); *Eresia eutropia*, *C. eranites* (Melitaeinae).
- Braulio Carillo: *I. heraldica*, *Mechanitis lysimnia*, *Napeogenes cranto* (Ithomiinae).
- Preserve Cabo Blanco and Siquirres: *Mechanitis polymnia* (Ithomiinae).
- Finca Ecológica: *Pteronymia fulvescens* (Ithomiinae).

The species of the subfamilies Melitaeinae and Dismorphiinae occurred as quasi-Batesian mimics of the Ithomiinae, which themselves formed Müllerian mimicry rings.

The “tiger-stripe” butterflies were often concentrated in damp areas about 1-7 m above the ground and dominated by underbrush which was either in the shade or in a mosaic of sunny and shady patches.

In addition, Ithomiinae of the “transparent” complex occurred in all study areas and were concentrated in shady locations directly above the ground (up to 2 m). The patterns of light and dark found on the butterflies’ wings (“biotope colouration”) are interpreted as being a kind of camouflage, helping them blend into their environment with its mosaic of sun and shade.

The *perching* behaviour of the male butterflies of the temperate species *Pararge aegeria* (Nymphalidae: Satyrinae) has also developed in the tropics convergent to the territorial defence of light gaps in the forest: The males of some “tiger-stripe” butterflies (*D. relata*, *P. notilla*, *D. eunoe*) inspected every object which flew through their territories by rapidly flying towards it. They fought bitterly with other males of their own species which encroached on their territory.

With their biotope and warning colouration, the representatives of the “tiger-stripe” complex are pre-adapted for this behaviour (through which they are quite exposed). In contrast to the situation in more temperate areas, many species living in tropical light gaps are territorial; interspecific clashes are common occurrences.

It was observed that several of the ithomiine males used scent scales (androconia) which were located on the front edge of the back wings. The function of each of the pheromones, which can act either as attractants or repellents for males of other species, seems to be dependant on whether the species displays territorial behaviour or not.

Ithomiine females, which spend considerable time feeding on bird faeces and dead insects (both are sources of nitrogen for egg production), receive some protection from predators through their warning colours. A similar situation is found in the female Heliconiinae (Nymphalidae), which use pollen as a source of nitrogen and are also aposematically coloured.

Mimesis is the primary protection mechanism of the different developmental stages of the Brassolinae (Nymphalidae). Some of the pre-imaginal stages of *Caligo eurilochus*, *Caligo*

illioneus and *Opsiphanes quiteria* are described here, and the camouflage strategies of the caterpillars as well as the leaf mimesis of the pupae are elucidated. The large eye-spots on the wings of the *Caligo* species are interpreted as being a secondary protection for situations in which the butterflies are discovered despite their bark mimesis. A direct comparison of photographs indicates that the eyes of some diurnal reptiles could have served as an evolutionary model for the eye-spots of the *Caligo* butterflies.

Comparisons with other animal groups lead to the following conclusions:

The mimicry complex of the coral snakes is not unlike the butterflies' "tiger-stripe" complex because of the similar warning colour combination and similarly wide spectrum of unpalatable or venomous species with fluid distinctions between the types of mimicry described by Bates and Müller. An important difference lies in the mortal danger which potential predators of the coral snakes are exposed to.

Parallels can also be drawn between the territorial behaviour of some ithomiine species and that of the poison-dart frog *Dendrobates pumilio* (Dendrobatidae): Warning colouration is very important for these species, because they are heavily exposed through their behaviour. Their chemical defences are based on alkaloids which are taken up with food. Both also make use of a type of protection that helps keep them from being discovered in the first place. They react to certain stimuli which trigger the active defence of their territories and with which they could easily be fooled in experiments.

Some birds also possess biotope colouration: Species with sharply contrasting markings are often found in treetops where contrasts between light and dark are strong. Similarly, the butterflies which inhabit the same biotope also display contrasting patterns and are difficult to see despite their vivid colours. Many dark brown and grey birds inhabit the dark forest floor; in the areas in between where the lighting is moderate and the butterflies of the "tiger-stripe" complex are often found, the birds are usually green or rust-red.

One example of bark mimesis can be found in the eyelash palm-pitviper, *Bothriechis schlegelii* (Viperidae); branch mimesis can be observed in the vine snakes of the genus *Oxybelis* (Colubridae). Their open-mouthed threats represent a type of secondary protection. Nocturnal activity and leaf mimesis are demonstrated by e.g. the red-eyed tree frog (*Agalychnis callidryas*, Hylidae), many species of Ensifera and Phasmatodea.

Within the framework of this study a concept for a multi-medial presentation with the title "Wonders of the Rainforest" has been developed for the Media Dome. The Media Dome is a conceptional development of the planetarium of the University of Applied Sciences in Kiel, Germany. The presentation should offer the public scientific discoveries about the rainforest under the motto "*public understanding of science*" and can be shown in any planetarium with the required technical equipment.

Photo, video and sound recordings were made in Costa Rica and digitally edited for the presentation. For example, 360° projections were produced for the special requirements of a planetarium dome.

The main focus of the subject matter is on the varying functions of the colour patterns with regards to the lifestyles and behaviour of the animals.

The goal is to make biological interrelations clear to the visitors, to wake interest in the rainforest and to sensitise the public to the particular dangers that this valuable environment faces.

8 Literaturverzeichnis

- ACKERY, P.R. (1993): Host plant exploitation by aposematic nymphalid butterflies: Pre-adaptation versus stepwise sequestration. Science Series Natural History Museum of Los Angeles County 38: 79-82.
- ALCOCK, J. (1988): The mating system of three territorial butterflies in Costa Rica. Journal of Research on the Lepidoptera 26: 89-97.
- BAKER, R.R. (1972): Territorial behaviour of the nymphalid butterflies, *Aglais urticae* (L.) and *Inachis io* (L.). The Journal of Animal Ecology 41: 453-469.
- BATES, H.W. (1862): Contributions to an insect fauna of the Amazon Valley. Lepidoptera: Heliconidae. The Transactions of the Linnean Society of London 23: 495-566.
- BECCALONI, G.W. (1997): Ecology, natural history and behaviour of ithomiine butterflies and their mimics in Ecuador. Tropical Lepidoptera 8 (2): 103-124.
- BECKERS, G.J.L., T.A.A.M. LEENDERS & H. STRIJBOSCH (1996): Coral snake mimicry: live snakes not avoided by a mammalian predator. Oecologia 106: 461-463.
- BOPPRÉ, M. (1978): Chemical communication, plant relationships, and mimicry in the evolution of danaid butterflies. Entomologia experimentalis et applicata 24: 64-77.
- BOPPRÉ, M. (1984): Chemically mediated interactions between butterflies. Symposium of the Royal Entomological Society of London 11 (Paperback-Reprint Princeton 1989): 259-275.
- BROWER, J.V.Z. (1958): Experimental studies of mimicry in some north American butterflies. Part III. *Danaus gilippus berenice* and *Limenitis archippus floridensis*. Evolution 12: 273-285.
- BROWER, L.P. (1984): Chemical defence in butterflies. Symposium of the Royal Entomological Society of London 11 (Paperback-Reprint Princeton 1989): 109-134.
- BROWER, L.P., J.V.Z. BROWER & J.M. CORVING (1967): Plant poisons in a terrestrial food chain. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA 57: 893.
- BROWN, K.S. (1984): Adult-obtained pyrrolizidine alkaloids defend ithomiine butterflies against a spider predator. Nature 309: 707-709.
- CALVERT, W.H., L.E. HEDRICK & L.P. BROWER (1979): Mortality of the monarch butterfly (*Danaus plexippus* L.): Avian predation at five overwintering sites in Mexico. Science 204: 847-851.

- CHAI, P. & R.B. SRYGLEY (1990): Predation and the flight, morphology, and temperature of neotropical rain-forest butterflies. *The American Naturalist* 135: 748-765.
- CLENCH, H.K. (1966): Behavioral thermoregulation in butterflies. *Ecology* 47 (6): 1021-1034.
- COEN, E. (1983): Climate. In: JANZEN, D.H. (Hrsg.): *Costa Rican natural history*. University of Chicago Press, Chicago, 35-46.
- CRUMP, M.L. (1983): *Dendrobates granuliferus* and *Dendrobates pumilio* (Ranita Roja, Rana Venenosa, Poison Dart Frogs). In: JANZEN, D.H. (Hrsg.): *Costa Rican natural history*. University of Chicago Press, Chicago, 396-398.
- DAVIES, N.B. (1978): Territorial defence in the speckled wood butterfly (*Pararge aegeria*): The resident always wins. *Animal Behaviour* 26: 138-147.
- DENNIS, R.L.H. (1987) & W.R. WILLIAMS: Mate location behavior of the large skipper butterfly *Ochlodes venata*: Flexible strategies and spatial components. *Journal of the Lepidopterists' Society* 41 (1): 45-64.
- DEVRIES, P.J. (1987): The butterflies of Costa Rica and their natural history: Papilionidae, Pieridae, Nymphalidae. Princeton University Press, Princeton, 327 S.
- DEVRIES, P.J. (1988): Stratification of fruit-feeding nymphalid butterflies in a Costa Rican rainforest. *Journal of Research on the Lepidoptera* 26: 98-108.
- DEVRIES, P.J. (1997): The butterflies of Costa Rica and their natural history. Volume II: Riodinidae. Princeton University Press, Princeton, 288 S.
- DIESLER, P. (1998): Interaktives Planetarium - Reise ins Gehirn. *Chip Magazin* 2/98: 204-207.
- DREISIG, H. (1995): Thermoregulation and flight activity in territorial male graylings, *Hipparchia semele* (Satyridae), and large skippers, *Ochlodes venata* (Hesperiidae). *Oecologia* 101: 169-176.
- EBERT, G. (Hrsg.) (1991 a): *Die Schmetterlinge Baden-Württembergs*, Bd. 1. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart, 552 S.
- EBERT, G. (Hrsg.) (1991 b): *Die Schmetterlinge Baden-Württembergs*, Bd. 2. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart, 535 S.
- EHRlich, P.R. & P.H. RAVEN (1964): Butterflies and plants: A study in Coevolution. *Evolution* 18: 586-608.
- FOX, R.M. (1968): Ithomiidae (Lepidoptera: Nymphaloidea) of Central America. *Transactions of the American Entomological Society* 94: 155-208.
- GIBSON, D.O. (1984): How is automimicry maintained? Symposium of the Royal Entomological Society of London 11 (Paperback-Reprint Princeton 1989): 163-165.

- GILBERT, L.E. (1972): Pollen feeding and reproductive biology of *Heliconius* butterflies. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA 69 (6): 1403-1407.
- GREEN, H.W. & R.W. McDIARMID (1981): Coral snake mimikry: Does it occur? Science 213: 1207-1212.
- HABER, W. (1978): Evolutionary ecology of tropical mimetic butterflies (Lepidoptera: Ithomiinae). Ph.D. Dissertation, University of Minnesota
- HARTSHORN (1983): Plants - Introduction. In: JANZEN, D.H. (Hrsg.): Costa Rican natural history. University of Chicago Press, Chicago, 118-157.
- JANZEN, D.H. (Hrsg.) (1983): Costa Rican natural history. University of Chicago Press, Chicago, 816 S.
- KÖHLER, G. (2001): Reptilien und Amphibien Mittelamerikas. Bd. 2: Schlangen. Verlag Herpeton, Offenbach, 174 S.
- KOEPCKE, H.-W. (1961): Synökologische Studien an der Westseite der peruanischen Anden. Bonner Geographische Abhandlungen 29: 1-320.
- KOEPCKE, J. (1980): Artspezifische Muster der Tarnfärbung aas- und kotfressender Tag-schmetterlinge im tropischen Regenwald von Peru. Diplomarbeit Universität Kiel, 96 S.
- KOLLIGS, D. (2003): Schmetterlinge Schleswig-Holsteins - Atlas der Tagfalter, Dickkopffalter und Widderchen. Wachholtz Verlag, Neumünster, 212 S.
- LAMAS, G. (1979): Los Dismorphiinae (Pieridae) de Mexico, America Central y las Antillas. Revista de la Sociedad Mexicana de Lepidopterología 5 (1): 3-37.
- LAMAS, G. (1999): Nymphalidae II: Ithomiinae. In: BAUER, E. & T. FRANKENBACH (Hrsg.): Schmetterlinge der Erde, Tagfalter, Verlag Goecke & Evers, Keltern, Teil 3, 17 S. + 16 Farbtafeln.
- LANTING, F. (2000): Jungles. Benedikt Taschen Verlag, Köln, 260 S.
- LEDERHOUSE, R.C. (1982): Territorial defense and lek behavior of the black swallowtail butterfly, *Papilio polyxenes*. Behavioral Ecology and Sociobiology 10: 109-118.
- LEENDERS, T. (2001): A guide to amphibians and reptiles of Costa Rica. Zona Tropical, Miami, 305 S.
- LUNAU, K. (2002 a): Warnen, Tarnen, Täuschen. Mimikry und andere Überlebensstrategien in der Natur. Wissenschaftliche Buchgesellschaft, Darmstadt, 184 S.
- LUNAU, K. (2002 b): Automimikry - Innerartliche Signalfälschung. Naturwissenschaftliche Rundschau 55 (1): 5-14.

- LYNCH, S.P. & R.A. MARTIN (1993): Milkweed host plant utilization and cardenolide sequestration by monarch butterflies in Louisiana and Texas. *Science Series Natural History Museum of Los Angeles County* 38: 107-123.
- MALLET, J. & L.E. GILBERT (1995): Why are there so many mimicry rings? Correlation between habitat, behaviour and mimicry in *Heliconius* butterflies. *Biological journal of the Linnean Society* 55: 159-180.
- MALO, F. & E.R. WILLIS (1961): Life history and biological control of *Caligo eurilochus*, a pest of banana. *Journal of Economic Entomology* 54 (3): 530-536.
- MASTERS, A.R. (2000 a): Transparent butterflies. In: NADKARNI, N.M. & N.T. WHEELWRIGHT (Hrsg.): *Monteverde. Ecology and conservation of a tropical cloud forest*. Oxford University Press, New York, 120-121.
- MASTERS, A.R. (2000 b): Variable chemical defense and mimicry. In: NADKARNI, N.M. & N.T. WHEELWRIGHT (Hrsg.): *Monteverde. Ecology and conservation of a tropical cloud forest*. Oxford University Press, New York, 121-122.
- MEIER, L. (1992): *Der Himmel auf Erden - Die Welt der Planetarien*. Verlag J.A. Barth, Leipzig, 160 S.
- MERTENS, R. (1956): Das Problem der Mimikry bei Korallenschlangen. *Zoologische Jahrbücher Abteilung für Systematik, Ökologie und Geographie der Tiere* 84: 541-576.
- MÜLLER, F. (1879): *Ituna* und *Thyridia*. Ein merkwürdiges Beispiel von Mimicry bei Schmetterlingen. *Kosmos* 5: 100-108.
- MYERS, C.W. & J.W. DALY (1976): Preliminary evaluation of skin toxins and vocalizations in taxonomic and evolutionary studies of poison-dart frogs (Dendrobatidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 157: 173-262.
- NELSON, C.J. (1993 a): A model for cardenolide and cardenolide glycoside storage by the monarch butterfly. *Science Series Natural History Museum of Los Angeles County* 38: 83-90.
- NELSON, C.J. (1993 b): Sequestration and storage of cardenolides and cardenolide glycosides by *Danaus plexippus plexippus* and *D. chrysippus petilia* when reared on *Asclepias fruticosa*: With a review of some factors that influence sequestration. *Science Series Natural History Museum of Los Angeles County* 38: 91-105.
- PAPAGEORGIS, C. (1975): Mimicry in neotropical butterflies. Why are there so many different wing-coloration complexes in one place? *American Scientist* 63: 522-532.
- PETRISCHAK, H. (1999): 30 Jahre Sterne und mehr an der Ostsee - Die bewegte Geschichte des Planetariums der Fachhochschule Kiel. *Sterne und Weltraum* 38 (11): 1008-1009.
- PETRISCHAK, H & B. THOMAS (2002): Das Planetarium als "Fliegendes Klassenzimmer". *Astronomie + Raumfahrt im Unterricht* 39 (3): 34-36.

- PLISKE, T.E. (1975): Courtship behavior and use of chemical communication by males of certain species of ithomiine butterflies. *Annals of the Entomological Society of America* 68: 935-942.
- PLISKE, T.E., J.A. EDGAR & C.C.J. CULVENOR (1976): The chemical basis of attraction of ithomiine butterflies to plants containing pyrrolizidine alkaloids. *Journal of Chemical Ecology* 2 (3): 255-262.
- RAY, T.S. & ANDREWS, C.C. (1980): Antbutterflies: Butterflies that follow army ants to feed on antbird droppings. *Science* 210: 1147-1148.
- RICHLING, I. (2001): New species of Helicinidae from Costa Rica (Mollusca: Neritopsina). *Schriften zur Malakozoologie* 17: 1-8.
- RICHLING, I. (2002): Classification of the Helicinidae: Review of morphological characters based on a revision of the Costa Rican species and application on the arrangement of the Central American mainland taxa (Mollusca: Gastropoda: Neritopsina). Dissertation Universität Kiel, 179 S.
- ROTHSCHILD, M. & N. MARSH (1978): Some peculiar aspects of danaid/plant relationships. *Entomologia experimentalis et applicata* 24: 437-450.
- ROTHSCHILD, M., T. REICHSTEIN, J. VON EUW, R. APLIN & R.R.M. HARMAN (1970): Toxic Lepidoptera. *Toxicon* 8: 293-299.
- SCHNEIDER, D. (1993): Danaine butterflies: A didactic story about chemical ecology. *Science Series Natural History Museum of Los Angeles County* 38: 19-28.
- SCOTT, J.A. (1968): Hilltopping as a mating mechanism to aid the survival of low density species. *Journal of Research on the Lepidoptera* 7 (4): 191-204.
- SCOTT, J.A. (1974): Mate-locating behavior of butterflies. *The American Midland Naturalist* 91: 103-117.
- SHREEVE, T.G. (1984): Habitat selection, mate location, and microclimatic constraints on the activity of the speckled wood butterfly *Pararge aegeria*. *Oikos* 42: 371-377.
- SHREEVE, T.G. (1987): The mate location behavior of the speckled wood butterfly, *Pararge aegeria*, and the effect of phenotypic differences in hind-wing spotting. *Animal Behaviour* 35: 682-690.
- SMART, P. (1995): *Enzyklopädie der Schmetterlinge*. Gondrom Verlag, Bindlach, 279 S.
- SMITH, S.M. (1977): Coral-snake pattern recognition and stimulus generalisation by naive great kiskadees (Aves: Tyrannidae). *Nature* 265: 535-536.
- STANLEY, S.M. (1994): *Historische Geologie*. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, 632 S.

- STILES, F.G. & A.F. SKUTCH (1989): A guide to the birds of Costa Rica. Cornell University Press, Ithaca, 511 S.
- SRYGLEY, R.B. & P. CHAI (1990): Predation and the elevation of thoracic temperature in brightly colored neotropical butterflies. *The American Naturalist* 135: 766-787.
- STRADLING, D.J. (1976): The nature of the mimetic patterns of the brassolid genera, *Caligo* and *Eryphanis*. *Ecological Entomology* 1: 135-138.
- SUCHANTKE, A. (1982): Der Kontinent der Kolibris: Landschaften und Lebensformen in den Tropen Südamerikas. Verlag Freies Geistesleben, Stuttgart, 444 S.
- TERBORGH, J. (1993): Lebensraum Regenwald: Zentrum biologischer Vielfalt. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, 253 S.
- TINBERGEN, N., B.J.D. MEEUSE, L.K. BOEREMA & W.W. VAROSSIEAU (1942): Die Balz des Samtfalters, *Eumenis* (= *Satyrus*) *semele* (L.). *Zeitschrift für Tierpsychologie* 5: 182-226.
- TURNER, J.R.G. (1984): Mimicry: The palatability spectrum and its consequences. Symposium of the Royal Entomological Society of London 11 (Paperback-Reprint Princeton 1989): 141-161.
- VANE-WRIGHT, R.I. & P.R. ACKERY (Hrsg.) (1984): The biology of butterflies. Symposium of the Royal Entomological Society of London 11 (Paperback-Reprint Princeton 1989), 429 S.
- WICKLER, W. (1968): Mimikry - Nachahmung und Täuschung in der Natur. Kindler Verlag, München, 256 S.
- WICKMANN, P.-O. (1985 a): Territorial defence and mating success in males of the small heath butterfly, *Coenonympha pamphilus* L. (Lepidoptera: Satyridae). *Animal Behaviour* 33: 1162-1168.
- WICKMANN, P.-O. (1985 b): The influence of temperature on the territorial and mate locating behaviour of the small heath butterfly, *Coenonympha pamphilus* (L.) (Lepidoptera: Satyridae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 16: 233-238.
- WICKMANN, P.-O. & C. WICKLUND (1983): Territorial defence and its seasonal decline in the speckled wood butterfly (*Pararge aegeria*). *Animal Behaviour* 31: 1206-1216.
- WINHARD, W. (1996): Konvergente Farbmusterentwicklungen bei Tagfaltern. Freilanduntersuchungen in Asien, Afrika und Südamerika. *Spixiana*, Supplement 21, 192 S.
- YOUNG, A.M. (1973 a): The life cycle of *Dircenna relata* (Ithomiidae) in Costa Rica. *Journal of the Lepidopterists' Society* 27 (4): 258- 267.
- YOUNG, A.M. (1973 b): Notes on the biology of *Phyciodes* (*Eresia*) *eutropia* in a Costa Rican mountain forest. *New York Entomological Society* 81: 87-100.

YOUNG, A.M. (1974 a): On the biology of *Godyris zavaleta caesiopicta* (Lepidoptera: Nymphalidae: Ithomiinae). Entomological News 85: 227-238.

YOUNG, A.M. (1974 b): Notes on the biology of *Pteronymia notilla* (Ithomiidae) in a Costa Rican mountain forest. Journal of the Lepidopterists' Society 28 (3): 257-268.

9 Alphabetisches Abbildungsverzeichnis der Tiere und Pflanzen

<u>Name</u>	<u>Abbildungs-Nummer</u>
<i>Agalychnis callidryas</i>	58, 70
<i>Amazilia tzacatl</i>	62
<i>Ara macao</i>	75
<i>Asclepias curassavica</i>	71
<i>Bothriechis schlegelii</i>	55, 70
Bromeliaceae	70
<i>Caligo atreus</i>	47
<i>Caligo eurilochus</i>	7, 8, 45, 70, 73
<i>Caligo illioneus</i>	8, 46, 49, 63
<i>Castilia eranites</i>	21
<i>Cebus capucinus</i>	70
<i>Cithaerias menander</i>	4
<i>Danaus plexippus</i>	71
<i>Dendrobates auratus</i>	68
<i>Dendrobates pumilio</i>	53, 54, 68, 70, 74
<i>Dircenna relata</i>	3, 9-11, 36, 39-41
<i>Dismorphia amphiona</i>	22
<i>Dismorphia eunoe</i>	23, 28
<i>Dismorphia theucharila</i>	4
Ensifera	59
<i>Eresia alsina</i>	19, 20
<i>Eresia eutropia</i>	26, 27
<i>Godyris zavaleta</i>	15, 16
<i>Godyris zygia</i>	6, 24, 25, 42
<i>Heliconia wagneriana</i>	61, 62
<i>Heliconius sara</i>	72
<i>Ithomia heraldica</i>	17, 18, 43
<i>Ithomia patilla</i>	4, 5
<i>Mechanitis lysimnia</i>	30
<i>Mechanitis polymnia</i>	32, 33
<i>Morpho peleides</i>	70
<i>Napeogenes cranto</i>	31
<i>Napeogenes tolosa</i>	14
<i>Norops polylepis</i>	69
<i>Norops sp.</i>	73
<i>Opsiphanes quiteria</i>	48
<i>Oxybelis aeneus</i>	56, 70
<i>Oxybelis brevirostris</i>	57
<i>Pararge aegeria</i>	50
Phasmatodea	60
<i>Pteronymia fulvescens</i>	34
<i>Pteronymia notilla</i>	12, 13, 37, 44
<i>Rhinobothryum bovallii</i>	52
<i>Scolecophis atrocinctus</i>	51
<i>Tithorea tarricina</i>	28, 29

Danksagung

PD Dr. Wolfgang Böckeler hat diese Arbeit betreut. Sein stets offenes Ohr für alle ungewöhnlichen Ideen und für alle Schwierigkeiten sowie seine vielen hilfreichen Hinweise haben mir immer wieder neue Impulse gegeben. Die gemeinsamen Reisen nach Costa Rica sind mir zu unvergesslichen und prägenden Erlebnissen geworden.

Bei den Reisen und beim Verfassen der Dissertation konnte ich von vielen wichtigen Hinweisen von Dr. Ira Richling profitieren.

Am Gelingen der Arbeiten in Costa Rica war Jan Michels wesentlich beteiligt. Sein Engagement, seine Geduld und sein freundschaftliches Interesse an diesen Untersuchungen gingen weit über seine Verpflichtungen als wissenschaftliche Hilfskraft hinaus. Gleiches gilt für Tim Florian Horn, ohne dessen Einsatz und technisches Verständnis die Aufarbeitung des Materials zur Multimedia-Veranstaltung kaum realisierbar gewesen wäre.

Eduard Thomas hat als wissenschaftlicher Leiter des Planetariums der Fachhochschule Kiel - und zukünftig des Mediendoms - wesentlichen Anteil daran, dass die Idee, eine Veranstaltung über den Regenwald für den Mediendom zu entwickeln, im Rahmen dieser Arbeit verwirklicht werden konnte. Stets sorgte er dafür, dass ich für die technischen Tätigkeiten personelle und finanzielle Unterstützung fand.

Prof. Dr. K. Böttger hat durch seine zahlreichen Vorträge und eine gemeinsame Argentinien-Reise entscheidend zu meiner Begeisterung für Lateinamerika beigetragen. Für den Verlauf dieser Arbeit gab er wichtige Anregungen. Er war immer offen für Fragen und Diskussionen.

Frau Prof. Dr. M. Klocke ermöglichte durch die Bereitstellung umfangreicher Projektmittel die Zusammenstellung einer geeigneten technischen Ausrüstung für die Foto-, Video- und Tonaufnahmen in Costa Rica.

Der Förderverein Kieler Planetarium e.V. trug ebenfalls zur Zusammenstellung der technischen Ausrüstung bei und übernahm die Versicherungsprämien. Hierbei war Christian Hempe ein stets hilfsbereiter Ansprechpartner.

Im Rahmen von HiWi-Verträgen bzw. von Projekten im FH-Studiengang Multimedia Production trugen Kenan Bromann, Malte Kruber, Inken Petersen, Christof Althoff und Petra Doose zur Aufarbeitung des Materials für die Multimedia-Veranstaltung bei. Jürgen Rienow erstellte Computeranimationen.

Die Christian-Albrechts-Universität und die Fachhochschule Kiel stellten Mittel für HiWi- und Werkverträge zur Verfügung.

Die Studienstiftung des deutschen Volkes ermöglichte die Arbeit durch ein Promotionsstipendium.

Meine Eltern, Großeltern und Schwiegereltern verfolgten meine Arbeit mit Interesse und unterstützten mich, wo immer es möglich war.

Allen sei herzlich für den erwähnten Einsatz gedankt. Mein größter Dank gilt aber meiner Frau Simone, die mich immer in jeder Hinsicht ermutigt und unterstützt hat und sich als Betriebswirtin im Laufe der Jahre aus Interesse an meiner Arbeit ein durchaus beachtliches Verständnis für die Biologie angeeignet hat.

Lebenslauf

Persönliche Daten

Hannes Petrischak
geboren am 16.9.1973 in Kiel
verheiratet
Staatsangehörigkeit: deutsch

Schulbildung

1980 – 1984 Grundschole Flintbek
1984 – 1993 Kieler Gelehrtenschule; Abitur: 19.6.1993

Hochschulausbildung

WS 1993/94 – WS 1998/99 Studium der Biologie an der Universität Kiel
(Hauptfach: Zoologie;
Nebenfächer: Limnologie, Botanik, Geologie)

März – September 1998 Diplomarbeit:
“Untersuchungen zur Lebensweise von *Cataclysta
lemnata* L. (Pyralidae, Lepidoptera, Insecta)”

4. Oktober 1998 Diplom (mit Auszeichnung)

Januar 1999 Beginn der Studien zur Dissertation

Stipendien

November 1993 – September 1998 Stipendium der Studienstiftung des deutschen Volkes

Januar 2000 – Dezember 2002 Promotionsstipendium der Studienstiftung des
deutschen Volkes

Lehraufträge

WS 1999/2000 und SS 2002 Basisveranstaltung: Anatomisch-Morphologische
Übungen für Fortgeschrittene am Zoologischen Institut
der Universität Kiel

SS 1999 – WS 2001/2002 Lehrtätigkeit im Planetarium der Fachhochschule Kiel

SS 2001 und WS 2001/2002 Projektbetreuung im Studiengang
Multimedia Production der Fachhochschule Kiel

Erklärung

Ich erkläre, dass diese Dissertation - abgesehen von der Beratung durch den Betreuer - nach Inhalt und Form meine eigene Arbeit ist. Sie hat bislang noch keiner anderen Stelle im Rahmen eines Prüfungsverfahrens vorgelegen und ist bisher weder veröffentlicht noch zur Veröffentlichung eingereicht worden.

Kiel,

Referent/in:

Korreferent/in:

Tag der mündlichen Prüfung:

Zum Druck genehmigt: Kiel,

Der Dekan