©Entomologischer Verein e:V. Frankfurt am Main, download unter www.zobodat.at

Bemerkungen zur Verhaltensweise und Phänologie der Raupen von *Pseudosphinx tetrio* (Linnaeus, 1771) und verwandten Dilophonotini-Genera (Lepidoptera: Sphingidae): wer ahmt wen nach?

Boštjan Dvořák

Dr. Boštjan Dvořák, Babelsberger Straße 9, D-10715 Berlin, Deutschland; bostjan.dvorak@gmx.de

Zusammenfassung: Mit ihren auffälligen Mustern und lebhaften Farbtönen unterscheiden sich die Raupen einiger Gattungen des neotropischen Macroglossinae-Zweiges der Dilophonotini Burmeister, 1878 beträchtlich von denen anderer Sphingidae. Die aufsehenerregende Erscheinung der Raupen von *Pseudosphinx tetrio* (Linnaeus, 1771) geht mit einem ebenso auffälligen Verhalten einher, das Freßgemeinschaften und Wanderzüge mit einschließt, wie sie für eine Reihe der Vertreter der Saturniidae (speziell Hemileucinae, Bunaeinae und andere) und einiger anderer Familien der Lepidoptera typisch sind, aber nicht für Schwärmer; die Tiere scheinen sich zu exponieren und entbehren jeglicher mimetischer Merkmale. Was ließe sich dem Aussehen und Verhalten der Gattungen *Pseudosphinx* Burmeister, 1856, *Isognathus* Felder & Felder, 1862 und *Pachylia* Walker, 1856 entnehmen, wie verhält es sich mit der Warntracht, und welche Rolle spielen die giftigen Futterpflanzen?

On behaviour and phenology of caterpillars of *Pseudosphinx tetrio* (Linnaeus, 1771) and related Dilophonotini genera (Lepidoptera: Sphingidae): who imitates whom?

Abstract: By their striking patterns and variegated colours, the caterpillars of a few genera of the Dilophonotini Burmeister 1878 among the neotropic Macroglossinae branch considerably differ from those of other Sphingidae. The startling appearance of the larvae of *Pseudosphinx tetrio* (Linnaeus, 1771) widely corresponds to an equally striking behaviour, in which feeding communities and wandering processions are included, in a form typical for quite some representatives of the Saturniidae (especially Hemileucinae or Bunaeinae, but also others) and some other families of Lepidoptera, but not for the Sphingidae; the animals seem to expone themselves and miss any kind of mimetic elements. What can be eventually concluded from appearance and behaviour in the genera *Pseudosphinx* Burmeister, 1856, *Isognathus* Felder & Felder, 1862 and *Pachylia* Walker, 1856, what is the matter with the warning signals, and what is the role of poisonous hostplants?

Keywords. Neotropics, Dilophonotini, larval phenology, larval behaviour, larval hostplants, warning signals, Batesian mimicry, Mullerian mimicry, gregarious occurence.

Einleitung

Die buntgestreiften Raupen von *Pseudosphinx tetrio* (Linnaeus, 1771) (Abb. 1–5) fallen auf ihren Futterpflanzen – fast ausschließlich Arten der Gattung *Plumeria* und gelegentlich noch einigen Vertretern von *Himatanthus* und *Alamanda* sowie eventuell weiteren Gattungen der Apocynaceae oder Hundsgiftgewächsen – sowohl in den jungen Stadien als auch als ausgewachsene Tiere auf; das lebhaft schimmernde schwarz-weiß beziehungsweise -gelblich geringelte Rumpfmuster mit rotem Kopf und orangefarbenen Elementen im Vorder- und Hinterbereich sowie an den Klammerfüßen macht sie von weitem sichtbar und ist – im Gegensatz zu denen der Vertreter von *Isognathus* Felder & Felder, 1862 (Abb. 11–13) – invariabel.

Mit dieser auffälligen Erscheinung scheint ein nicht minder auffälliges Verhalten zu korrelieren; die Raupen nehmen keinerlei schützende Positionen ein, sondern führen auch bei fehlender Bedrohung lebhafte Bewegungen aus (unter anderem zucken die Hörner peitschenartig vor und zurück bei jeder Fortbewegung), sammeln sich auf Blättern, Stengeln und Stämmen zu auffälligen Ruheformationen an, und besonders die jungen Raupen bewegen sich, wie manche Aufnahmen und Videos belegen, gelegentlich sogar in geordneten einreihigen Zügen (Abb. 5) fort (Dvořák 2017b), wie dies auch für die überwältigendeMehrzahl der Vertreterinnen der Gattung *Automeris* (Hübner, 1819) und der meisten anderen Gattungen der neotropischen Saturniidae-Unterfamilie Hemileucinae Grote & Robinson, 1866 kennzeichnend ist.

Anders als bei *P. tetrio* werden die meist anders, bei einigen Arten aber auch sehr ähnlich, in fast allen Fällen jedoch sehr bunt, also nicht mimetisch, sondern aposematisch gefärbten Raupen bei der Gattung *Isognathus* (Abb. 11–13) – zumindest als ausgewachsene Tiere – stets nur einzeln gefunden. Das auffällig bunte Farbkleid ohne mimetische Elemente scheint bei diesen beiden Gattungen, im Gegensatz zu den mimetisch gefärbten Raupen der dritten nahe verwandten Gattung *Erinnyis* Hübner, [1819], mehr oder weniger eng mit dem hohen Giftgehalt ihrer Futterpflanzen zusammenzuhängen.

Bunte Farben und auffällige Muster werden bei Schmetterlingsraupen traditionell mit Mimikry assoziiert, da zu vermuten ist, daß die Tiere andere, meist gefährlichere Lebewesen nachahmen, das heißt im Laufe der Entwicklung durch selektive Mechanismen infolge der genetischen Vererbung deren Aussehen beziehungsweise einzelne Merkmale davon angenommen haben. In diesem Kontext ist von der Batesschen beziehungsweise der Müllerschen oder Mertensschen Mimikry die Rede – wobei es meist schwierig erscheint, die einzelnen Typen der Mimikry sicher und zuverlässig voneinander zu trennen. Obwohl die anzunehmenden Mimikry-Mechanismen auf gut begründete Vermutungen zurückgehen und naheliegende Überlebensstrategien widerspiegeln, liegen im einzelnen oft immer noch keine zufriedenstellenden Belege für ein funktional wirksames Verteidigungskonzept auf dieser Basis vor.

© Entomologischer Verein Apollo e. V., Frankfurt am Main

©Entomologischer Verein e:V. Frankfurt am Main, download unter www.zobodat.at

Beschreibung einiger Details

Müllersche und Batessche Mimikry

Das nach Bates (1862) benannte Konzept der Verteidigung eines Organismus durch Nachahmung gefährlich(er)er Lebewesen (**Batessche Mimikry**) leuchtet ein und scheint im Tierreich eine bedeutende Rolle zu spielen. Den Beobachtungen Bates' an neotropischen Faltern der Gattung *Dismorphia* und der Ithomiini zufolge – die genießbare Art nahm infolge selektiver Mechanismen, also durch Einwirkung der Prädatoren, nach und nach das Aussehen und Verhalten der für diese ungenießbaren Arten an –, können wir schon im Rahmen der Lepidoptera leicht weitere überzeugende Beispiele hinzufügen: Falter, deren Hinterflügel augenähnliche Muster aufweisen, beziehungsweise Raupen mit ähnlichen Strukturen im Thorakalbereich oder solche, die anderweitig an eine Schlange, Echse, Wespe, Spinne, einen Vogel oder ein anderes größeres oder giftigeres Tier erinnern, das den eventuellen Prädatoren gefährlich werden kann beziehungsweise kein geeignetes Beutetier darstellt. Solche Merkmale belegen offensichtlich einen Abschreckungsmechanismus, dessen Wirksamkeit in einigen Fällen durch Beobachtungen nachgewiesen wurde und für viele andere entsprechend vermutet beziehungsweise vorausgesetzt werden kann (siehe etwa Janzen et al. 2010, Siler & Welton 2010).

Im Fall unserer bunten Raupen wird in der Literatur ebenfalls auf eine solche Verbindung hingewiesen, und zwar scheint es glaubhaft, daß sie mit ihren Mustern das Aussehen der im selben Areal vorkommenden Korallenottern (*Micrurus* spp.; Elapidae) „nachahmen" (Green & McDiarmid 1981, 2005, Brodie 1993, Brodie & Janzen 1995, Brodie & Moore 1995). Eine Vermutung, die angesichts der Gefährlichkeit mancher ihrer Vertreter scheinbar keiner weiteren Begründung bedarf, zumal da es nachgewiesen ist, daß die giftigen, lebensgefährlichen Arten (Abb. 20–22) vielfach von ungiftigen, harmlose(re)n Vertretern der Schlangengattungen *Cemophora* und *Lampropeltis* (Colubridae) nachgeahmt werden (Abb. 17–19). Der Effekt ist – zumindest innerhalb der Schlangen – biologisch ökonomisch, denn aufgrund der ähnlichen Färbung werden, mit entsprechend ausschlaggebenden Abweichungen bei sympatrischer und allopatrischer Verbreitung (Harper & Pfennig 2007, Pfennig 2010), sowohl giftige als auch ungiftige Vertreterinnen von den potentiellen Prädatoren gemieden.

Sind also die Raupen in den Rahmen dieser Wirkung als weitere Nachahmer einzubeziehen und die Gefährlichkeit der Giftschlangen als initiales Motiv zu betrachten?

Bei der **Müllerschen Mimikry** (Müller 1879) profitiert eine Gruppe verwandter oder nicht verwandter, also verschiedener Lebewesen (auch mehrerer Tierordnungen) zugleich von einem Signaleffekt; dasselbe Merkmal kann die Information über verschiedene Arten von Gefährlichkeit an potentielle Prädatoren vermitteln, wobei das Ausgangsmotiv oft nicht klar definierbar, der Effekt beziehungsweise Zusammenhang aber meist offensichtlich ist. So signalisieren bunte Farben in gestreiften Mustern im Tierreich oft Lebensgefahr – sei es, daß diese von der Unverdaulichkeit eines Organismus ausgeht, sei es, daß ein Biß des Tieres tödlich sein kann.

Mit dem entsprechend effektvollen Farbkleid sind immer angreifbare Lebewesen, also potentielle Beutetiere, ausgestattet; das läßt sich bei Wespen, anderen Insekten, darunter manchen Schmetterlingen und insbesondere deren Raupen, Spinnen, vielen Reptilien und Amphibien, einigen Fischarten, Vertretern von Weichtieren und weiteren Tierordnungen beobachten.

Der schwache beziehungsweise problematische Punkt dieses auf verschiedenen Beobachtungen begründeten Konzepts ist die Unkenntnis über seinen genauen Ursprung. Der Effekt kann auf eine geologisch ältere Gegebenheit zurückgehen, von der wir heute wenig wissen, auch wenn sie möglicherweise in allen beobachteten Fällen – konkret bei allen auffällig gestreiften Lebewesen – zumindest in Resten vorhanden, also erhalten ist.

Es kann sich andererseits aber auch um verschiedene, voneinander unabhängige Ursprünge handeln, deren Grundfunktionen später zusammenflossen und heute nicht mehr oder nur teilweise rekonstruierbar sind. So sind auch viele Räuber, etwa manche Vögel, Waschbären, Katzen, Lemuren oder Beutelwölfe ähnlich gemustert, und bei Tigern und Zebras scheint die seit langem diskutierte Funktion der Streifen immer noch nicht restlos geklärt zu sein. Zugleich sind Teile einer Müllerschen Mimikry-Gemeinschaft öfter zusätzlich auch als eine Reihe von Einzelfällen der Batesschen Mimikry deutbar, etwa im Fall der Hornissenglasflügler wie *Sesia apiformis* (Clerck, 1759) und Vertreter anderer Gattungen der Familie Sesiidae (Glasflügler) oder, innerhalb der Sphingidae, der Gattung der Hummelschwärmer, *Hemaris* Dalman, 1819, deren Erscheinung eindeutig auf die der entsprechenden Hautflügler (Hymenoptera) zurückgeht.

Bunt quergestreifte (geringelte) Raupen ernähren sich typischerweise von besonders giftigen Gewächsen und sind ungenießbar oder schlecht verdaulich; das gilt für den neotropischen Schwärmer *Pseudosphinx tetrio* genauso wie für den paläarktischen Jakobskrautbär *Tyria jacobaeae* (Linnaeus, 1758). Die Raupen einer langen Reihe anderer Schmetterlingsarten verschiedener Familien weisen verblüffend ähnliche Merkmale auf. Die meisten von ihnen ernähren sich ebenfalls von giftigen Gewächsen; bei denen aber, die auf ungiftigen Pflanzen leben, läßt es sich vermuten, daß ihr Aussehen sich – durch Einwirkung des Beutegreifverhaltens der Prädatoren – in Anlehnung an ein giftiges „Vorbild" entwickelt beziehungsweise erhalten hat, womit wir es, wie innerhalb der Schlangen, mit einem Fall der echten Mimikry im Batesschen Sinne zu tun hätten.

© Entomologischer Verein Apollo e. V., Frankfurt am Main

©Entomologischer Verein e:V. Frankfurt am Main, download unter www.zobodat.at

Raupen und Schlangen

Angesichts des hohen Giftgehalts der Apocynaceae, von deren Vertretern sich die Raupen von *Pseudosphinx* und *Isognathus* ernähren (Apocynaceae-Arten von *Plumeria*, *Himatanthus*, *Alamanda* und einigen weiteren Gattungen) scheint die Annahme plausibel, daß die Tiere durch ihr auffälliges Aussehen direkt mit ihrer Ungenießbarkeit assoziiert werden können und zum Schutz kein externer Gefahrenverweis vonnöten ist. Eine visuelle Mimese und ein entsprechendes schützendes Verhalten scheinen sie deswegen nicht entwickelt zu haben, weil sie aufgrund der Giftigkeit nicht notwendig waren.

Die Verknüpfung mit ähnlichen Mustern bei gefährlichen Giftschlangen erscheint zwar möglich, kann aber im Hinblick auf die Unverdaulichkeit für die meisten Vogelarten und anderen Prädatoren als überflüssig angesehen werden. Als um einiges wahrscheinlicher ist die Möglichkeit zu bewerten, daß die Wirkung umgekehrt verlief und Schlangen Raupen imitieren: das heißt, im Laufe der Entwicklung durch Einwirkung der Selektionsmechanismen ein ihnen ähnliches Aussehen angenommen haben.

Diese Vermutung ließe sich durch zwei Argumente stützen.

- Zum einen sind alle unter dem Sammelbegriff „Korallenschlangen“ bezeichneten Arten als Fleischfresser im Gegensatz zu den besprochenen Raupen und ungeachtet der Gefährlichkeit einiger ihrer Vertreter sehr wohl genießbare Beutetiere, die von Vögeln, anderen Schlangen und Reptilien sowie Säugetieren regelmäßig verzehrt werden.
- Zum anderen treten die Raupen hauptsächlich in einem Biotopteil auf, in dem sich diese Schlangen als Bodenbewohner kaum aufhalten — in den Wipfeln einiger Bäume.

Als nachtaktive Jäger, die sich die meiste Zeit in der Bodenstreu oder unter niedrigem Dickicht aufhalten, sind Schlangen meist nur sichtbar, wenn sie von einem in diesem Biotopteil nach Nahrung stöbernden Prädator aufgedeckt werden. Hierbei scheint ihre bunte Erscheinung die Hauptrolle zu spielen; da sie an unverdauliche Raupen erinnern, die sich an solchen Plätzen unter dem Laub verpuppen und dort als Vorpuppen beziehungsweise herumirrende Raupen aufhalten (und teilweise ansammeln), werden sie nicht aufgelesen, sondern liegengelassen. Ihre Farbe signalisiert also Ungenießbarkeit im Sinne der Müllerschen Mimikry.

Demnach verleihen die Warnfarben den Schlangen einen passiven Schutz und haben für sie als Jäger keinen Nachteil, weil sie nachts beziehungsweise in der Bodenstreu nicht sichtbar sind. Schlangen, die in höher gelegenen Biotopteilen, etwa im Gebüsch oder in Baumkronen jagen (Python, Boas, Mambas, andere Baumschlangen) oder aber auf der Bodenoberfläche unterwegs und somit auch tagsüber sichtbar sind (Vipern, Nattern, Kobras), sind dagegen, ungeachtet ihrer genealogischen Abstammung, ausnahmslos von mimetischen Merkmalen gekennzeichnet, durch die sie sowohl vor Beutetieren als auch vor Prädatoren getarnt sind. Keine ihrer Vertreterinnen ist jedoch ungenießbar und zeigt von sich aus auffällige Warnsignale; diese scheinen dann aufzutreten, wenn es sich um langsame, sich verdeckt haltende Tiere handelt und im selben Biotop ein giftiges, ungenießbares Vorbild besteht.

Die auf der Tödlichkeit des Bißgiftes basierende Gefährlichkeit der Schlangen kann somit — allgemein — keineswegs proportional zu einer bunten Erscheinung korreliert werden, die wir als „Warnmechanismus“ ansehen können, während dies bei der auf der allgemeinen Giftigkeit basierenden Ungenießbarkeit der Beutetiere allerdings möglich ist.

Giftige und damit ungenießbare „Modelle“ können — sofern es sich tatsächlich um eine Abhängigkeit und nicht eher einen Paralleleffekt handelt — durchaus Raupen alter Familien der Lepidoptera oder andere Insekten gewesen sein; Brodie & Moore (1995) gehen mit Hilfe von Experimenten sogar der Frage nach, ob das Streifenmuster giftiger Schlangen primär von ebenfalls ungenießbaren Tausendfüßern (Myriapoda) ausgegangen sein könnte, was sich in ihrer Studie allerdings nicht bestätigen oder eindeutig klären ließ. Manchen Aufnahmen ist zu entnehmen, daß das gestreifte Muster einiger Schlangen, zum Beispiel *Oligodon purpurascens,* sogar Reihen ziehender Raupen mimt.

Die Raupen von *Pachylia syces* (Hübner, 1819)

Im Gegensatz zu *Pseudosphinx* Burmeister, 1856 und *Isognathus* sind die Raupen der Gattung *Pachylia* Walker, 1856 von mimetischen Merkmalen gekennzeichnet und auf ihren Futterpflanzen — verschiedenen Arten von Feigenbäumen — außerordentlich gut getarnt (Abb. 14); sie leben einzeln in den Wipfeln der Baumkronen und bewegen sich sehr wenig.

Die Raupen der drei verwandten Arten *P. ficus* (Linnaeus, 1758), *P. syces* und *P. darceta* Druce, 1881 sind sich sehr ähnlich und verfließen in Form und Farbe ausgezeichnet mit dem Laub der Futterbäume. Da sie sich, wie die Raupen fast aller Schwärmer, auf dem Boden verpuppen, kriechen sie als ausgewachsene Tiere in der Endphase von den Stämmen herunter; dabei verändert sich ihr Farbkleid. Die Raupen der Art *P. syces* erstrahlen dann in einem neuen, schwarz-weiß geringelten Muster mit roter Kopfkapsel (Abb. 15 und 16). Ihre neue Erscheinung ist nicht mehr mimetisch und entspricht nicht den erwarteten tarnenden Umständen auf dem laubbedeckten Boden, sondern einer offensichtlichen Mimikry mit Warnzeichen.

Hängt diese Warntracht der Präpuppen von den am Boden lebenden Korallenschlangen ab oder mit den ebenfalls dort liegenden und sich ebenso verpuppenden giftigen Raupen von *Pseudosphinx tetrio* zusammen?

© Entomologischer Verein Apollo e. V., Frankfurt am Main

©Entomologischer Verein e:V. Frankfurt am Main, download unter www.zobodat.at

Da es sich um ein Farbkleid handelt, das im Bodenbereich wirkt, wäre beides möglich und sinnvoll. Es ist jedoch aufgrund der oben skizzierten Unverdaulichkeit der giftigen Raupe naheliegend, daß diese nachgeahmt wird, die Prädatoren also die giftige Art meiden und liegen lassen und auch die Individuen einer anderen, ungiftigen Art um so bessere Überlebenschancen hatten, je ähnlicher sie dieser aussahen. Zu dieser Vermutung fügt sich der Umstand, daß die Vorpuppen von *P. syces* nicht die für die Schlangen typischen roten oder orangefarbenen Elemente aufweisen, sondern nur schwarzweiß geringelt sind, also genauso aussehen, wie jene der bereits geschrumpften und verblaßten Raupen von *P. tetrio* und/oder einiger Arten von *Isognathus*.

Andere Raupen mit ähnlichem Muster/Verhalten

Vergleichbare Farbmuster, entweder in ähnlicher Kombination oder sogar identischer Zeichnung, kommen bei Raupen verschiedener Schmetterlingsfamilien der Neotropis und anderer Kontinente vor. Interessanterweise treten junge Raupen der neotropischen Spinnerart *Arsenura* cf. *armida* (Cramer, 1779) (Saturniidae, Arsenurinae), die ebenfalls gesellig leben und ausgeprägte Freß- und Ruhegemeinschaften bilden (Abb. 8), in einem schwarz-weiß beziehungsweise schwarz-gelblich geringelten Muster mit rötlichen Extremitäten auf, das sich von dem der Raupen von *P. tetrio* kaum unterscheidet. Große Ansammlungen dieser mit langen schwarzen Fortsätzen ausgestatteten Räupchen (L_1-L_3) sehen denen der besprochenen Schwärmerart mit peitschenförmigen Analhörnchen verblüffend ähnlich aus; ausgewachsen erinnern sie mit ihren geschwungen gezeichneten, wasserartig schimmernden, auf den Segmenten quadratisch verteilten Mustern (Abb. 7) dagegen stark an Raupen der *Isognathus*-Arten, insbesondere *I. caricae* (Linnaeus, 1758), auch wenn sie wesentlich flacher geformt und von bläulichweißer Grundfarbe sind. Diese offensichtlichen Ähnlichkeiten scheinen auf Spuren größerer Zusammenhänge hinzudeuten, die jedoch bei jetzigem Kenntnisstand nicht definierbar sind und zur Klärung weiterer Beobachtungen beziehungsweise Überlegungen bedürfen.

Schwarz-weiß-kombinierte Muster kommen – breit gezeichnet oder schmal schraffiert – bei Raupen mehrerer Familien der Lepidoptera vor, nicht zuletzt bei den bekannten Danainae, die sich entsprechend auch von in der Regel giftigen Gewächsen der Asclepiadaceae und Apocynaceae ernähren; *Isognathus leachii* (Swainson, 1823) (Abb. 11) und eine andere, bisher erst durch wenige Aufnahmen dokumentierte *Isognathus*-Art (Abb. 12) weisen ein schwarz-weißes Muster auf, ebenso wie eine bisher nicht klar zuzuweisende Schwärmerart, die bis vor kurzem wohl irrtümlich mit *Manduca albiplaga* (Walker, 1856) in Verbindung gebracht wurde (Abb. 9), aber wahrscheinlich den Macroglossinae zuzuordnen ist (Dvořák 2015b).

Leuchtend rote Färbung der Kopfkapsel und Extremitäten wie bei *Pseudosphinx* und *Isognathus* sowie ein (zumindest ansatzweise beobachtbares) geselliges Verhalten kommen auch bei *Hyles* Hübner, 1819, einer vermeintlich aus der Neotropis stammenden Gattung, vor und sind auch hier gut mit Pflanzengiften assoziierbar; bei *H. nicea* (de Prunner, 1798) aber ist das Grundmuster schwarz-weiß gebändert.

Überraschend ähnliche Muster wie die Raupen von *Pseudosphinx* und *Arsenura* weisen schließlich jene der Altweltgattung *Asota* Hübner, 1819 (Erebidae) auf, insbesondere der im tropischen Asien weit verbreiteten Art *Asota plana* Walker, 1854, die ebenfalls gesellig auftreten und sich in großen Freßgemeinschaften vom Laub verschiedener Feigenarten ernähren (Abb. 10).

Der Umstand, daß wir weltweit Raupen mit ähnlichen Farbmustern und Verhaltensweisen antreffen, die sich vorwiegend von giftigen, teilweise aber auch von ungiftigen, aber kompakten Pflanzen ernähren, könnte darauf hinweisen, daß es sich bei sogenannten „Warnfarben“ um ein älteres Konzept handelt, das verhältnismäßig ursprünglich ist und sich bei Arten, die in einer engen Bindung an hochgiftige Gewächse leben, besser und öfter erhalten konnte, weil bei ihnen die Mimese, ein später nach und nach aufkommendes Schutzkonzept, nicht vonnöten war.

Geht es beim schwarz-weiß geringelten Muster – im Hinblick darauf, daß es auch bei vielen Prädatoren und anderen Tiergruppen vorkommt – möglicherweise primär um so etwas wie ein Lockmuster, dessen Funktion bei Beutetieren dem in Dvořák (2015a) skizzierten, am beobachteten Verhältnis zwischen dem japanischen Eichenspinner *Antheraea yamamai* (Guérin-Méneville,

---

Tafel 1: Skizzen einiger Raupen- und Schlangenarten. – **Abb. 1–6:** ***Pseudosphinx tetrio*. 1–3:** L_3-, L_4- und L_5-Raupen beim Ruhen auf Stengeln und Blättern von *Plumeria alba* (Apocynaceae). **4:** Eiräupchen beim Abnagen der Blattepidermis. **5:** Zug von L_2-Raupen. **6:** Eine Vorpuppe. – **Abb. 7–8:** ***Arsenura* cf. *armida*** (Saturniidae: Arsenurinae). **7:** Auf einem Stamm ruhende ausgewachsene Raupen. **8:** Sich auf Blättern von *Pachira quinata* (Malvaceae) häutende L_2-Raupen. – **Abb. 9:** Darunter eine ausgewachsene Raupe der noch nicht zugeordneten, bisher teilweise (und wohl unkorrekt) mit ***Manduca albiplaga*** (Sphingidae: Sphinginae) assoziierten Schwärmerart auf einer nicht bestimmten Pflanzenart. – **Abb. 10:** Die asiatische Art ***Asota plana*** (Noctuoidea: Aganainae: Erebidae), ruhende L_4-Raupen auf dem Blatt einer Feigenart (Moraceae). – **Abb. 11–13:** Raupen von ***Isognathus*. 11:** L_4-Raupe von ***Isognathus leachii*** auf einem *Alamanda*-Blatt (Apocynaceae); **12:** Raupe einer noch nicht klar bestimmbaren Art dieser Gattung; **13:** darunter am Stengel eine Raupe von ***I. caricae*.** – **Abb. 14–16:** Raupen von ***Pachylia syces*. 14:** eine im Feigenlaub getarnte so gut wie ausgewachsene Raupe in Tarnpose. **15:** darunter ein zum Boden kriechendes Exemplar in der farblichen Übergangsform. **16:** ganz unten die gestreifte Vorpuppe. – **Abb. 17–22:** Verschiedene Schlangen. – **Abb. 17–18:** Über den beiden Vorpuppen die ähnlich gemusterte, nicht giftige Kettennatter ***Lampropeltis getula;*** links in Bewegung. – **Abb. 19:** darüber eine ***L. triangulum*** (beides Colubridae). – **Abb. 20–22:** Die meistgenannten „Modelle“ (alle drei Elapidae): **Abb. 20:** Die giftige Korallenotter ***Micrurus fulvius*. 21:** Die ebenfalls giftige ***M. mipartitus*** (am Stamm) sowie **22: *M. lemniscatus*.** *M. mipartitus* und *M. lemniscatus* sind zwei der Arten, die an ruhende (geknäuelt) beziehungsweise ziehende (ausgestreckt) Raupen von *P. tetrio* erinnern. – Alle Arten bis auf *Asota plana*, die die orientalische Region bewohnt, neotropisch; von diesen die Lepidoptera bis auf *Arsenura* cf. *armida* (Saturniidae) alle Mitglieder des Dilophonotini-Zweiges der Unterfamilie Macroglossinae innerhalb der Sphingidae.

© Entomologischer Verein Apollo e. V., Frankfurt am Main

©Entomologischer Verein e:V. Frankfurt am Main, download unter www.zobodat.at

© Entomologischer Verein Apollo e. V., Frankfurt am Main

©Entomologischer Verein e:V. Frankfurt am Main, download unter www.zobodat.at

1861) und dem Eichelhäher *Garrulus glandarius* vorgestellten Konzept der lokalen Häufung und territorialen Markierung entspricht?

Gute Sichtbarkeit oder sogar Auffälligkeit war demnach ursprünglich von Vorteil, weil sie die Bindung eines Hauptprädators und damit automatisch den Schutz vor Nebenprädatoren bewirkte; wenn später der Schutz vor mobilen Nebenprädatoren und damit die Mimese an Bedeutung gewann, erhielt sich das ursprünglichere Konzept bei Arten, die sich nur nach einem spezialisierten Hauptprädator richteten und aufgrund ihrer Ungenießbarkeit für andere nicht gefährdet waren — weswegen solche Arten heute fast immer auf besonders giftigen Gewächsen leben und meist immer noch in besonders ausgeprägten Aggregationen auftreten.

Die Wirkung der Pflanzengifte scheint dabei (später) ein sehr ursprüngliches Objekt der farblichen Signalisierung beziehungsweise Assoziierung von Gefahren darzustellen; sie kann unter anderem auch darauf gestützt werden, daß in Regionen, in denen ebenfalls entsprechend gezeichnete Raupenarten vorkommen, sich aber von ungiftigen oder weniger giftigen Pflanzen ernähren, die entsprechend gezeichneten Schlangen weitgehend fehlen oder nur schwach vertreten sind.

Im Gegensatz zur neotropischen Region weist die orientalische weniger toxische Vertreter der Apocynaceae auf; entsprechend gefärbte Korallenschlangen, die sich in der Neotropis einer großen Vielfalt erfreuen, sind in Asien trotz eines durch die Inseln stark gegliederten Areals auf wenige Gattungen (*Calliophis, Hemibungarus*) und Arten beschränkt. Neben Raupen von *Asota plana* sind unter solchen mit einem Farbmuster, das dem von *Pseudosphix tetrio* entspricht, noch die Raupen einiger Vertreter von *Bracca* Hübner, [1820] (Geometridae) und *Agarista* Leach, 1814 (Noctuoidea, Agaristinae) zu nennen; es handelt sich um Arten, die als Falter teilweise ebenfalls auffällige Muster aufweisen (Holloway 1991, 1993).

Bei *Bracca* werfen Siler & Welton (2010), die von einer Schlangenmimikry ausgehen (Brown 2006), welche im gemeinsamen Biotop mit der philippinischen Natternart *Hemibungarus calligaster* auf dem südlichen Luzon (Leviton 1963) hinsichtlich der überzeugend beweisbaren Korrelation durchaus glaubhaft erscheint, auch die Frage nach der Giftigkeit ihrer Futterpflanzen auf; diese scheint jedoch bis heute nicht hinreichend geklärt zu sein. Jayson Rocha, der mich während einer von Vasja Mihelčič geleiteten Filmexpedition von „Inbetween Media“ im März 2016 begleitete, dokumentierte im Lauf des folgenden Sommers insgesamt drei Funde dieser Raupenart am Fuße des Mt.-Banahaw-Massivs (Luzon), von denen sich zwei Tiere auf dem Laub von *Tabaernemontana*-Pflanzen (Apocynaceae) befanden und eines auf einem Kaffestrauch (*Coffea* sp.; Rubiaceae), alle im Waldunterwuchs, ohne jedoch Fraßspuren zu bemerken. Ich selbst bekam am 10. III. 2014 am Hang des Mt.-Makiling-Vulkans (Luzon) ein Exemplar dieser beziehungsweise einer sehr ähnlichen Art zu Gesicht, wie es am Wipfeltrieb eines mir unbekannten Strauches mit großem, kompaktem Laub nagte.

Bunte Muster, Mimese und Mimikry

Die Deutung bunter Farbmuster, wie sie bei recht vielen potentiellen Beutetieren auftreten, ist komplex und verlangt — da sie offensichtlich mit der Gefährlichkeit und Giftigkeit zusammenhängen, aber nur schwer erkennen lassen, in welcher Weise — weiterer systematischer Beobachtungen und Überlegungen.

Die bei Pfennig (2010) beschriebenen, in umfangreichen Studien durchgeführten Versuche, die die Zurückhaltung der Prädatoren bei entsprechenden Mustermotiven der Korallenschlangen (und ihrer Mimen) belegen, zeigen den offensichtlichen Zusammenhang, lassen aber, da es sich um Ergebnisse auf der Grundlage ausgelegter Fallen handelt, nicht erkennen, ob die Scheu der Jäger auf der Angst vor einem Gegenangriff oder auf der zu erwartenden Unverdaulichkeit des Organismus begründet ist. Es darf im Hinblick auf die zweite mögliche Deutung nicht außer Acht gelassen werden, daß es zahlreiche andere, ebenso giftige oder noch giftigere Schlangenarten anderer Gattungen gibt, die nicht durch bunte Farbmuster gekennzeichnet sind.

Anders verhält es sich offensichtlich bei konkreten „Warnmotiven“ wie den weltweit verbreiteten Augenmustern, in denen sich bei einer beachtlichen Menge verschiedener Raupenarten tatsächlich die Augen verschiedener Reptiliengattungen wiedererkennen lassen; diese konkreteren Signale sind gewöhnlich eng an einen weiteren Mechanismus gekoppelt, der mit instinktivem Reaktionsautomatismus der Prädatoren zusammenhängt: den Überraschungseffekt, bei welchem aufgrund der potentiellen tödlichen Bedrohung eine Fluchtreaktion erfolgt, bevor die Proportion, Entfernung und Wahrscheinlichkeit beurteilt werden können (Janzen et al. 2010).

Nach dieser Reaktionshandlung befindet sich der Prädator in einem anderen Aufmerksamkeitszustand, und das Beutetier kann erneut eine mimetische Haltung einnehmen, in der es nur schwierig entdeckt werden kann. Elemente der Mimese und der Mimikry scheinen erst durch eine solche Kombination beziehungsweise gegenseitige Verknüpfung wirklich effizient zu sein. Hierbei scheinen sich aus einfachen, regelmäßigen Mustern, die gleichmäßig über die Segmente verteilt waren und als rein geometrische Motive in bunten Farben der besseren Sichtbarkeit dienten (dieses Konzept kennen wir heute noch bei allen Vertretern der Gattung *Hyles*, aber auch noch einigen Arten von *Theretra* Hübner, 1819, zum Beispiel *T. oldenlandiae* (Fabricius, 1775), oder *Xylophanes*, Hübner, [1819], zum Beispiel *X. tersa* (Linnaeus, 1771)) nach und nach differenzierte Muster zu entwickeln, bei denen das runde geometrische Motiv auf den meisten Segmenten allmählich kleiner wird (*Deilephila* Laspeyres, 1809) und schließlich verschwindet (*Hippotion* Hübner 1819, die meisten Arten von *Theretra*), während es auf den vorderen Segmenten immer größer

© Entomologischer Verein Apollo e. V., Frankfurt am Main

©Entomologischer Verein e:V. Frankfurt am Main, download unter www.zobodat.at

wird und in Form einiger weniger oder eines einzigen Paares immer mehr den Augen eines Wirbeltieres gleicht (zum Beispiel *Daphnis* Hübner, [1819]).

Die Entwicklung scheint also von einem allgemein bunten, kontrastreich hervorgehobenen und daher gut erkennbaren Körper in Richtung einer doppelten Ausprägung zu tendieren: einer immer intensiveren mimetischen Anpassung an die Umwelt, die mit der zunehmend kryptischen Lebensweise einhergeht, die zugleich mit einer auf dem Überraschungseffekt basierenden, effektvollen Mimikry kombiniert ist. Eine solche scheint bei den Raupen der Sphinginae noch nicht vorzukommen, ist aber für die der meisten Macroglossinae typisch (vergleiche Dvořák 2017a).

Dies ergibt ein System der Warnung und Tarnung, wie es schon aus einer an den Saturniinae durchgeführten Studie von Oberprieler & Nässig (1994) hervorgeht; typischerweise zeigen die Arten mit dem entsprechenden Muster auch zwei verschiedene, gut ausgeprägte Körperhaltungen, eine tarnende und eine warnende, wie zum Beispiel die Raupen der Gattung *Daphnis*. Bei besonders bunt gefärbten Tieren wie den Vertretern von *Pseudosphinx* und *Isognathus,* aber auch *Hyles,* ist dagegen keinerlei ausgeprägte Pose zu erkennen; sie sind diesbezüglich also eher „archaisch".

Die sogenannten „warnenden" Farben scheinen Teil eines deutlich älteren Überlebensmechanismus zu sein, der dem „mimenden" Konzept (Mimese und Mimikry) vorausgeht und oft auch mit einer geselligen Lebensweise einhergeht. Zu dieser Annahme fügt sich der Umstand, daß auch unter den Vertretern jener Gattungen, deren Mehrheit deutlich vom doppelten „mimischen" Konzept geprägt ist (zum Beispiel *Theretra, Xylophanes*) gerade diejenigen ein teilweise geselliges Verhalten beziehungsweise Gruppenauftreten aufweisen, die kein differenziertes Muster zeigen (zum Beispiel *Theretra oldenlandiae* oder *Xylophanes tersa*). Bei den Raupen eines Teils der neotropischen Dilophonotini scheint sich innerhalb der Familie Sphingidae – aufgrund der besonders giftigen Futterpflanzen, die bis zuletzt keinen mimetischen Mechanismus erforderlich machten – eine besonders alte, „vormimische" Lebensweise in ihrer ursprünglichen Form erhalten zu haben.

Dank

Wolfgang A. Nässig, Frankfurt am Main, danke ich für aufmerksame Mitgestaltung mit ergänzenden Bemerkungen und Kommentaren.

Literatur

Bates, H. W. (1862): XXXII. Contributions to an insect fauna of the Amazon Valley, Lepidoptera, Heliconiidae. – Transactions of the Linnean Society, London, **23** (3): 495–566, pls. LV–LVI.

Brodie, E. D. (1993): Differential avoidance of coral snake banded patterns by free-ranging avian predators in Costa Rica. – Evolution, Medford, MA, USA, **47:** 227–235.

——, & Janzen, F. J. (1995): Experimental studies of coral snake mimicry: generalized avoidance of ringed snake patterns by free-ranging avian predators. – Functional Ecology, London, **9:** 186–190.

——, & Moore, A. J. (1995): Experimental studies of coral snake mimicry: do snakes mimic millipedes? – Animal Behaviour, Worcester, MA, USA, **49:** 534–536.

Brown, R. M. (2006): A case of suspected coral snake (*Hemibungarus calligaster*) mimicry by lepidopteran larvae (*Bracca* sp.) from Luzon Island, Philippines. – Raffles Bulletin of Zoology, Singapur, **54** (2): 225–227.

Dvořák, B. (2015a): Beobachtungen zur Eiablagestrategie von Nachtpfauenaugen oder Pfauenspinnern (Lepidoptera: Saturniidae) im Hinblick auf das Territorialverhalten einiger Singvogelarten (Aves: Passeri). – Nachrichten des Entomologischen Vereins Apollo, Frankfurt am Main, N.F. **36** (2/3): 65–76.

—— (2015b): Einige Bemerkungen zu den Präimaginalstadien des neotropischen Schwärmers *Manduca albiplaga* (Walker, 1856) (Lepidoptera: Sphingidae). – Entomologische Zeitschrift, Schwanfeld, **125** (2): 121–125.

—— (2016): Verbreitung der Acherontiini-Genera im Lichte der Verpuppungsweise: Die Vertreter von *Coelonia* und *Megacorma* als Nichtwanderer (Lepidoptera: Sphingidae). – Nachrichten des Entomologischen Vereins Apollo, Frankfurt am Main, N.F. **37** (2/3): 109–116.

—— (2017a): Tarn- und Warnverhalten bei *Amphimoea walkeri* (Boisduval, 1875) und anderen Cocytiina (Lepidoptera; Sphingidae). – Entomologische Zeitschrift, Schwanfeld, **127** (2): 121–125.

—— (2017b): Geselliges Verhalten der Raupen von *Pseudosphinx tetrio* (Linnaeus, 1771) (Lepidoptera: Sphingidae). – Entomologische Zeitschrift, Schwanfeld, **127** (4): 237–240.

Greene, H. W., & McDiarmid, R. W. (1981): Coral snake mimicry: Does it occur? – Science, Washington D.C., **213:** 1207–1212.

——, & —— (2005): Wallace and Savage: heroes, theories and venomous snake mimicry. – S. 190–208 *in:* Donnelly, M. A., Crother, B. I., Guyer, C., Wake, M. A., & White, M. E. (Hrsg.), Ecology and evolution in the tropics: A herpetological perspective. – Chicago, Ill. (University of Chicago Press), 584 S.

Harper, G. R., & Pfennig, D. R. (2007): Mimicry on the edge: Why do mimics vary in resemblance to their model in different parts of their geographic range? – Proceedings of the Royal Society, London, **B 274:** 1955–1961.

Holloway, J. D. (1991): Patterns of moth speciation in the Indo-Australian archipelago. – S. 340–372 *in:* Dudley, E. C., (Hrsg.), The unity of evolutionary biology. – Proceedings of the IVth International Congress of Systematics and Evolutionary Biology. – Portland, Oregon (Dioscorides Pr.), 1160 S.

—— (1993/1994): The moths of Borneo, family Geometridae, subfamily Ennominae. – Malayan Nature Journal, Kuala Lumpur, **47:** 1–309.

Janzen, D. H., Hallwachs, W., & Burns, J. (2010): A tropical horde of counterfeit predator eyes. – Proceedings of the National Academy of Sciences (USA), Washington, **107:** 11659–11665. – (URL: www.pnas.org/ content/ 107/ 26/ 11659.full; last visited 2. viii. 2017.)

Leviton, A. E. (1963): Contributions to a review of Philippine snakes, III. The genera *Maticora* and *Calliophis*. – Philippine Journal of Science, Manila, **92:** 523–550.

Müller, F. (1879): *Ituna* and *Thyridia:* a remarkable case of mimicry in butterflies. – Proceedings of the Entomological Society of London, **1879:** 20–29.

© Entomologischer Verein Apollo e. V., Frankfurt am Main

©Entomologischer Verein e:V. Frankfurt am Main, download unter www.zobodat.at

Oberprieler, R. O., & Nässig, W. A. (1994): Tarn- oder Warntrachten – ein Vergleich larvaler und imaginarer Strategien bei Saturniinen (Lepidoptera: Saturniidae). – Nachrichten des Entomologischen Vereins Apollo, Frankfurt am Main, N.F. **15** (3): 267–303.

Pfennig, D. W. (2010, unveröff.): Life imitating life: Evolution and development of mimicry. – Batesian mimicry in snakes: A review of recent field experiments. – Research in the David Pfennig Lab. – (URL: labs.bio.unc.edu/ pfennig/ LabSite/ Research_files/Summary_of_Field_Experiments.pdf; last visited: 2. viii. 2017.)

Siler, C. D., & Welton, L. J. (2010): Geographic variation in Philippine mimicry system: Hypothesized widespread coral snake (*Hemibungarus calligaster*) mimicry by lepidopteran larvae (*Bracca* sp.) on Luzon Island, Philippines. – Herpetological Review, Clovis, CA, USA, **41** (4): 427–430.

Eingegangen: 19. vi. 2017

© Entomologischer Verein Apollo e. V., Frankfurt am Main, April 2018 ISSN 0723-9912

© Entomologischer Verein Apollo e. V., Frankfurt am Main

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Nachrichten des Entomologischen Vereins Apollo

Jahr/Year: 2017

Band/Volume: 38

Autor(en)/Author(s): Dvorak Bostjan

Artikel/Article: Bemerkungen zur Verhaltensweise und Phänologie der Raupen von Pseudosphinx tetrio (Linnaeus, 1771) und verwandten Dilophonotini-Genera (Lepidoptera: Sphingidae): wer ahmt wen nach? 183-190