© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Die Stimme des Totenkopfes (Acherontia atropos L.).

Von

Heinrich Prell (Tübingen).

Mit 2 Abbildungen im Text.

Im allgemeinen kann man die Schmetterlinge zu denjenigen Insectengruppen rechnen, bei denen die Fähigkeit der Tonerzeugung nur wenig verbreitet ist. Wohl sind bei einigen Schmetterlingen Lauterzeugungen wahrgenommen worden, von den der heimischen Fauna angehörigen Arten sei nur des eigentümlichen Raschelns oder Zischens vieler Nymphaliden, des schrillen Zirptons der Nonne und der Geräusche, welche verschiedene Arctiiden von sich zu geben vermögen, gedacht.

Aber alle diese Laute sind relativ schwach und wenig auffallend, so daß sie gewöhnlich nur dann bemerkt werden, wenn man ihnen besonderes Interesse entgegenbringt. Eine bloße Vermutung ist es vorerst, wenn man aus der weiten Verbreitung tonerzeugender Apparate in anderen Insectengruppen den Schluß zieht, daß es sich auch bei den Schmetterlingen ähnlich verhalte, daß aber die erzeugten Töne jenseits der Wahrnehmbarkeitsgrenze für unser Ohr liegen.

Nur einen Schmetterling weist unsere Fauna auf, der sehr laute Töne von sich gibt und der lange Zeit als einziger stimmbegabter Vertreter der Ordnung angesehen wurde. Es ist dies der größte der einheimischen Schwärmer, der Totenkopf (*Acherontia atropos* L.). Bei ihm ist der Ton so laut, daß er im Verein mit der eigenartigen,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

einem Schädel mit gekreuzten Beinen darunter nicht unähnlichen Zeichnung des Prothorax, dazu geführt hat, dem Falter eine gewisse Rolle im Volksaberglauben zu verschaffen. Sein Auftreten wird als böses Omen betrachtet, und Réaumur (1736) berichtet, „que le peuple de Bretagne est allarmé dans les années où il voit de ces papillons. Il les regarde comme les avant-coureurs de maladies épidémiques et pestilentielles“ (p. 289). Ähnliche Angaben hat auch Rösel überliefert.

Der Wissenschaft ist die Tatsache, daß der Totenkopf zu „schreien“ imstande ist, seit nahezu zwei Jahrhunderten bekannt. Réaumur (1734) scheint der Erste gewesen zu sein, der sich mit der Tonerzeugung des Totenkopfs ernsthaft abgegeben hat. Bei der Auffälligkeit dieser Befähigung gegenüber dem Verhalten anderer Schmetterlinge ist es leicht zu verstehen, daß zahlreiche Forscher ihm folgten und sich bemühten, den Tonapparat des Falters aufzufinden und in seiner Funktion aufzuklären. Es überrascht also nicht, wenn die Stimme des Totenkopfes eine eigene gar nicht so kleine Literatur besitzt.

Überraschend ist es dagegen, daß man, wenn man die neueren Lehrbücher zu Rate zieht, um sich über die Tonerzeugung des Totenkopfs zu informieren, immer noch auf widersprechende und unsichere Angaben stößt. So gibt Prochnow (1912) in seiner zusammenfassenden Darstellung dieser Frage im Schröder'schen Handbuche der Entomologie an, daß der Ton mit Sicherheit durch Luftaustritt aus der Mundöffnung bewirkt werde, daß aber das Wie? seiner Entstehung noch nicht geklärt sei. Und Berlese (1909), der in seinem Werke Gli Insetti zwar seinen eigenen Standpunkt nicht ausdrücklich präzisiert, läßt doch durch die Art der von ihm vorzugsweise berücksichtigten Literatur erkennen, daß ihm irgendeine Form von Stridulation die wahrscheinlichste Entstehungsart des Tones ist.

Diese Sachlage ließ es verlockend erscheinen, die Frage nach der Tonerzeugung des Totenkopfs vom neuem in Angriff zu nehmen und den Versuch zu machen, dies zwar kleine, aber interessante und viel umstrittene Problem einer definitiven Lösung entgegenzuführen.

Da der Totenkopf in der hiesigen Gegend nicht oder wenigstens nur äußerst selten auftritt, war ich auf die Beschaffung des Materials von auswärts angewiesen, und erst in diesem Sommer gelang es mir die nötigen Tiere zu beschaffen, über deren Untersuchung im Folgenden berichtet werden soll.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

I. Die verschiedenen Ansichten über die Tonerzeugung des Totenkopfs.

Beim Zusammentragen der Angaben über die Tonerzeugung des Totenkopfs stellte sich bald heraus, daß die Zahl der darin vertretenen Anschauungen ganz überraschend groß ist. Es erschien daher von einigem Interesse, einen kurzen Überblick über die zahlreichen Wandlungen zu geben, welche die Deutung dieses an sich so einfachen Vorganges im Laufe der Zeit erlebt hat. In einer Reihe von früheren Abhandlungen sind zwar schon derartige Rückblicke gegeben worden, doch berücksichtigen dieselben meist nur eine geringere oder größere Auswahl, so daß eine erneute Zusammenstellung nicht eine bloße Wiederholung bedeutet.

Berücksichtigt wurden im allgemeinen nur diejenigen Arbeiten, welche selbst produktiv oder kritisch sich mit dem Problem befaßt haben, während von der Mehrzahl derjenigen abgesehen werden mußte, welche, wie vorwiegend die systematische Literatur, sich auf die Wiedergabe einer oder mehrerer der vorliegenden Meinungen beschränken. Wenn mir die eine oder andere Angabe entgangen ist, so erklärt sich das durch die außerordentliche Zersplitterung der Literatur in kleinen Zeitschriften oder allgemeinen Werken. In der Anordnung der Literatur soll historisch vorgegangen werden.

Réaumur (1736) ist der Erste, welcher genauere Untersuchungen über die Tonerzeugung des Totenkopfes angestellt hat und darüber Mitteilung macht: Bei sorgfältiger Beobachtung sieht man deutlich eine Bewegung der Palpen, die parallel miteinander sich dem Kopfe nähern und sich davon entfernen. Zieht man den Rüssel mit einer Nadel so weit hervor, daß er nicht mehr zwischen den Palpen liegt, so ist der Falter stumm. Zieht man die beiden Palpen vor, so daß sie den Rüssel nicht mehr berühren, so verstummt der Falter ebenfalls. Zieht man nur einen Palpus fort, so ertönt das Zirpen nur schwächer. Mit der Nadel läßt sich durch Kratzen an den Rüsselrändern kein Ton hervorbringen, „mais apparemment que le papillon ménage mieux le frottement“ (p. 293). Nimmt man eine Rüsselhälfte beiseite, so ertönt das Zirpen weiter, es kann daher nicht ein austretender Luftstrom der Tonerreger sein. „Il est donc certain que c'est et de la trompe et des deux barbes entre lesquelles elle est, que dépend le cri de ce papillon“ (p. 292). „Il me l'a été en même temps de reconnoître qu'il étoit produit par les frottements des tiges barbues contre la trompe“ (p. 291).

Rösel (1755) äußert zu den Réaumur'schen Versuchen: „Ich habe seinen Versuch nicht nachmachen können, weil ich nur einen Papilion dieser Art gehabt, den ich gern aufbehalten wollen, und leichtlich verdorben haben würde, wann ich ihn öfters zum Schreyen beweget hätte;

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

so überzeugend aber des Herrn Réaumur Versuch zu seyn scheinet; so hat mich doch allezeit geduncket, so offt mein Papilion geschrien, ich hätte mehr Bewegung zwischen dem Brust-Stück und dem Hinter-Leib, als zwischen dem Rüssel und seinen Bart-Spizen, wahrgenommen" (p. 16).

Goetze (1778) bemerkt zu der von Degeer übernommenen Anschauung von Réaumur: „Alle, die im vorigen Herbste das Wimmern dieses Vogels genauer untersucht haben, bezeugen das Gegentheil, und versichern, dass er dazu innerlich ein anderes Organ haben müsse" (p. 174).

Rossi (1781) weist durch Ausfüllen des gesamten Raumes zwischen den beiden Palpen mit weichem Wachs nach, daß der Ton nicht durch Reibung des Rüssels gegen dieselben zustande kommt, läßt aber die Frage nach dem tatsächlichen Zustandekommen des Tones offen (p. 183).

Engramelle (1782) berichtet über Versuche von Johet. Dieser hörte den Ton noch nach Resektion des Rüssels und der Palpen, aber nicht mehr nach Entfernung der Tegulae, und ist daher „convaincu que l'air renfermé sous les écailles concaves, chargé avec force par le mouvement des ailes du Sphinx, cause seul le bruit" (p. 85).

Schröter (1785) berichtet: „Wenn ich recht beobachtet habe, so macht er dieses Geräusche mit seinem Saugrüssel, den er stark an seinen Kopf reibt, wie etwa die Grille mit ihren Flügeln tut, wenigstens gab dieser Vogel keinen Laut von sich, wenn ich ihm seinen Saugrüssel mit einer Nadel herauszog und ihn gerade hielt" (p. 77).

Linné (1788) sagt vom Totenkopf: „stridet allidendo palpos ad linguam".

Rossi (1790) kommt zu einem anderen Resultat: „Imago stridet attritu linguae, uti immortalis Rheaumurius observavit, etsi in historia quam de hac Sphinge jam dedimus, dubitatum" (p. 161).

Rossi (1794) prüft seine frühere Ansicht nach und stellt fest, daß der Falter nach Resektion des Rüssels nicht verstummt, sondern daß der Ton schwächer wird und daß von austretender Luft Blasen vor der Schnittwunde gebildet werden. Berührt man nunmehr mit dem Kopf eine Wasserfläche, so hört für die Dauer der Berührung der Ton auf, um nachher wieder zu beginnen. „Unde patet sonitum oriri ab aere per linguam immisso"; „hic autem sonitus amputata lingua forte non cessat, evadito tantum paullo languidior, quod abscissio linguae ad originem imperfecte fit, et intromissio per tubulorum reliquias, et oscula continuatur" (p. 14). Der Ton wird aber nur bei Störungen erzeugt, „nam tum fit quasi necessarius anhelitus, et humoris ad os concursus, qui una cum aere ad eum efficiendum idoneum esse plane intellegitur".

Heuber (1804) bemerkt über die Tonerzeugung nur: „Nous avons reconun que cet effet a lieu sans le concours de la trompe" (p. 300).

Godart (1820) referiert kurz die Anschauungen von Réaumur und Engramelle (Johet) und zitiert wörtlich und vollständig diejenige von Lorey [1]); nach dieser entsteht der Ton durch einen Luftstrom, welcher „s'échappe par une trachée qui existe aux deux côtés de la base de

1) Nach einer Note desselben im Leroux, L'Art entomologique.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

l'abdomen, et qui, dans l'état de repos, se trouve fermée par un faisceau de poils très-fins" (p. 18—19).

Kirby u. Spence (1824) widmen der Lautäußerung nur wenige Worte: „This cry does not appear to be produced by the wings; for when they, as well as the thorax and abdomen, are held down, it becomes still louder" (p. 493).

Passerini (1828) fand nach Duponchel, daß „le cri que fait entendre le Sphinx Atropos sort de l'intérieur de sa tête, c'est à dire d'une cavité qui communique avec le faux conduit de la trompe. et à l'entrée de laquelle sont placées des muscles qui s'abaissent et s'élèvent successivement, de manière que le premier mouvement fait entrer l'air dans cette cavité, et l'autre l'en fait sortir" (p. 333). Seine physiologischen Versuche waren die folgenden. Schneidet man das Abdomen weg, so schreit der Falter weiter. Schneidet man den Rüssel an der Wurzel ab, so wird das Schreien nur schwächer. Es hört aber auf nach Durchschneidung der fraglichen Muskeln oder nach ihren Durchbohrung mit einer Nadel.

Duponchel (1828) ergänzt sein Referat über Passerini durch die Feststellung einer „membrane tendue comme la peau d'un tambour, placée entre les deux yeux, à la base de la trompe, et qu'on ne peut apercevoir en dehors, qu'après avoir enlevé les palpes" (p. 334).

Chavannes (1832) stellte nur einen Versuch an: „Ayant reconnu, sous la base inférieure de la trompe, une membrane qui lui paraissait tendue sur une cavité, il l'a percée, et à l'instant même l'animal a été privé de la faculté de crier. Il en conclut que ce prétendu cri est produit par l'air, et qu'il a son siége dans la tête de l'insecte" (p. 93).

Burmeister (1832) kommt nach Vergleich der verschiedenen Theorieen zu der Ansicht, daß der Ton „vermittelst eines im Kopf befindlichen, besonderen Organes hervorgebracht wird" (p. 515), dessen Mechanismus noch aufzuklären sei.

Rochebrune (1832) teilt verschiedene Versuche über den Stimmapparat des Totenkopfes mit. Während des Schreiens war der Rüssel unbewegt. Ausstrecken des Rüssels, so daß eine Stridulation mit dem Palpus unmöglich war, verhinderte die Tonerzeugung nicht. Verschluß der abdominalen Stigmen mit Wachs hatte keinerlei Wirkung. Am geöffneten Kopf wird die Tätigkeit der Kopfmuskeln bei jedem Schrei sichtbar; nach ihrer Durchtrennung verstummt der Ton. Auf Grund dessen kommt Rochebrune unter Ablehnung der Vermutungen von Réaumur, Lorey und Passerini zu dem Resultat, daß der Ton hervorgebracht wird „par l'action des muscles sur les deux corps cornés dont j'ai parlé" (p. 122). Über diese Chitinkörper sagt er: „l'intérieur de la tête m'offrit, de chaque côté, deux petits corps cornés, transparents, de forme allongée, ayant dans le milieu de leur longueur une forte crête sur la partie convexe" (p. 121). Durch horizontales Einführen einer Nadel unter dem Rüssel glaubt er schließlich nachgewiesen zu haben, „que ces muscles, dans leur mouvement d'ascension et d'abaissement, occupent toute la cavité de la tête, et que leur emploi n'est point de faire entrer et chasser l'air, mais d'agir sur un corps particulier propre à rendre un son" (p. 122).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Er vermutet ferner, daß diese tönenden Chitinkörper nur bei männlichen Faltern vorkommen in Analogie zu den Stimmapparaten der Orthopteren.

Vallot (1834) schließt sich nach der Diskussion der verschiedenen Deutungen für die Tonerzeugung derjenigen von Johet an, „que l'air renfermé sous les écailles concaves, formant épaulettes, chassé avec force par le mouvement des ailes du sphinx, est la seule cause de ce bruit" (p. 7).

Oken (1836) führt, ohne Réaumur zu zitieren, dessen Versuche an und fährt fort: „Sieht man genau hin, so bemerkt man sehr wohl, wie die Schnurren sich am Rüssel hin und her bewegen, gleich dem Fiedelbogen auf einer Saite. Unter dem Rüssel ist eine gespannte Haut mit zwei kleinen Löchern, welche vielleicht Theil an dem Geschrey haben könnte" (p. 1086).

Wagner (1836) fand: „Die Stimme erfolgt am stärksten bei eingezogenem Rüssel, aber bei der genauesten Beobachtung sieht man durchaus kein Reiben oder Bewegen des Rüssels, es erfolgte die Stimme ebenfalls, nur schwächer, wenn ich den Rüssel aufgerollt hatte und gestreckt hielt, eben so, wenn ich die Palpen, die Spitze des Rüssels, endlich die Hälfte und mehr abgeschnitten hatte; hielt ich beide Rüsselhälften auseinander, oder schnitt ich eine oder alle beide bis an die Basis ab, so erfolgte sie nicht mehr." Bei der Sektion fand er sodann den Speichermagen und Ösophagus mit Luft gefüllt und hielt „es nun für höchst wahrscheinlich oder fast ausgemacht, daß die Stimme durch Ein- und besonders durch Ausstossen von Luft aus der großen Saugblase durch die enge Speiseröhre und vorzüglich durch den Rüssel hervorgebracht wird".

Nordmann (1837) weist die Anschauungen der früheren Autoren zurück und findet als Tonapparat am ersten Hinterleibssegmente unterhalb des Stigmas eine feine Spalte, die von einer Membran überspannt ist (d. h. den abdominalen Duftapparat). Bei heftiger Atmung wird die Membran durch die aus dem Luftloch austretende Luft in Schwingung versetzt; die feine nackte elastische Haut in der Höhlung der Spalte sowie innen anliegende Luftblasen dienen als Resonatoren.

Goureau (1837) faßte einen Totenkopf an der Rüsselbasis, um auf diese Weise gleichzeitig eine Reibung mit den Palpen und den Durchtritt von Luft zu verhindern; da der Falter weiter schrie, glaubt er die Ansichten Réaumur's und Passerini's ablehnen zu müssen. Weiterhin fand er, daß auch Lorey's Deutung falsch sei, da kein Luftloch die Abdominalgruben durchbohre. Dagegen vernahm er einen Ton, wenn er die Wand dieser Grube eindrückte, comme pour la froisser; er glaubt daher, daß ähnlich wie bei den Cicaden „le mécanisme de la stridulation était produit par le muscle dont l'effet était de rendre alternativement concave et convexe l'organe sonore".

Raddon (1838) teilt eine Beobachtung mit, nach welcher eine Puppe kurz vor dem Schlüpfen schon den Ton erzeugte und vermutet, daß derselbe vom Kopf ausgehe.

Dugès (1838) suchte den Tonapparat ursprünglich in der „cavité couverte d'une feuille écailleuse" an den Vorderbeinen, konnte das aber selbst widerlegen (p. 225). Er fand, daß nach Resektion des Rüssels zwar

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

oft, aber nicht stets, Luftblasen austreten, die aber aus den Tracheen der Rüsselhälften stammen. Er bestätigt CARUS' (ohne Literaturnachweis) Befund, daß Wegbiegen der Palpen den Ton nicht behindert. Seine eigene Vermutung, „que les contours de la spire formée par la trompe frottaient les uns contre les autres" (p. 226), widerlegt er durch Ausstrecken des Rüssels. Dagegen verschwindet nach ihm der Ton nach Exstirpation des Rüssels oder Trennung beider Rüsselhälften. Er findet nun in der Fugung die beiden Rüsselhälften zwar vorn glatt, hinten aber sehr fein quergerippt „et leur frottements réciproques sont la vraie cause de ce son" (227).

DUPONCHEL (1839) wiederholte in Gemeinschaft mit AUBÉ, BOISDUVAL, PIERRET und RAMBUR den Versuch von GOUREAU sowie die Aufrollung des Rüssels und fand, daß beides den Ton nicht beeinflußt. Die Tatsache, daß Ton und Entfaltung des abdominalen (Duft-)Organs nicht zusammenfallen, sondern gänzlich unabhängig voneinander sind, widerlegte die Ansichten von LOREY, GOUREAU und eine sehr komplizierte von AUBÉ, nach welcher der Boden der Grube als Resonanzboden, der umgebende Ring als Saite, die gegen denselben beim Entfalten kratzenden Dufthaare als Bogen fungieren sollten. Das war schon deshalb zu erwarten, weil einmal nur die ♂♂ den Apparat besitzen, aber beide Geschlechter schreien können, und ferner auch die ♂♂ nichtschreiender Sphingiden ihn aufweisen. Ein weiterer Versuch legt die Vermutung nahe, daß der Ton durch Stridulation des Prothorax gegen den Mesothorax hervorgebracht werde. Schließlich muß die Frage nach der Art der Tonerzeugung aber offen bleiben.

GOUREAU (1840) verneint die von DUPONCHEL gegebene Erklärung des Tones als Stridulation zwischen Meso- und Prothorax, da derselbe sich nicht künstlich hervorbringen lasse. Die Tonerzeugung in den Abdominalgruben sei zwar vorhanden, spiele aber vermutlich nur bei der Copulation eine Rolle und sei nicht eigentlich die gesuchte Schallquelle. Die von CHABRIER (ohne Literaturangabe) aufgestellte Behauptung, „qui attribue les sons à des cavités sous-alaires dans lesquelles résonne l'air agité par les ailes" (p. 126), wird nach dem anatomischen Befund abgelehnt. Dafür werden zwei neue Theorien vorgebracht, nämlich einmal „que le cri de ce lépidoptère est analogue à celui des diptères et des hyménoptères, . . . lequel est produit par les vibrations du thorax mis en mouvement par les muscles puissants qu'il renferme, et qui donnent l'impulsion aux ailes lorsque leur action est complète", und ferner „que les épaulettes contribuent à la production du son en frottant contre le mésothorax, qui frémit sous elles." So erkläre sich auch die Duplizität des Tones: der scharfe stammt von der Vibration des Thorax her, der andere mehr knisternde von der Reibung der Patagia auf dem Thorax.

ABICOT (1843) lehnt die Theorie von GOUREAU ab, da der Ton nach Abschneiden des Rüssels sofort aufhört.

GHILIANI (1844) beobachtet, daß durch Abschneiden des Kopfes die Tonerzeugung unterbrochen wird. Ebenso hört sie auf, wenn man den ausgestreckten Rüssel dorsalwärts biegt, während sie bei horizontalem oder kaum gebogenem Rüssel fortdauert. Abschneiden der Palpen und kräftiges

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Kneifen des Rüssels in seiner ganzen Länge ist bedeutungslos. Nach dem Eintauchen in Öl ist nur noch ein leichtes dumpfes Geräusch hörbar, das nach dem Absaugen des Öls mit Fließpapier sich verstärkt. Nach Entfernung der Palpen und totaler Resektion des Rüssels wurden über der Mundöffnung plötzlich große Luftblasen sichtbar, deren Auftreten mit dem Schrei zusammenfiel. Einführung einer Nadel in die Mundöffnung verhinderte das Schreien, bis die Nadel wieder entfernt wurde. Aufschlitzen der Kehlhaut verhinderte den Ton nicht, wenn keine Nadel in der Mundhöhle stak. Schließlich stellte Ghiliani noch fest, daß „il y avait production d'un léger bruit pendant l'expiration, et d'un cri plus fort à l'inspiration qui la suit de près". Die mit dem Schrei meist synchron erfolgende Kontraktion der Thoraxmuskulatur scheint ihm nicht in direkter Beziehung zu dem „récipient aérifère (s'il y en a?)" zu stehen. Der Rüssel diene vielleicht nur als Resonanzkasten („tuyau d'orgue") für den Ton, wahrscheinlich trete aber an der Unterseite seiner Basis Luft aus und erzeuge einen Zischlaut. Die anatomischen Verhältnisse sind die gleichen wie bei anderen Schwärmern; vermutlich wird die Luft von einem inneren Rezipienten par une grande trachée aboutissant à l'orifice buccal gegen irgendeine Membran gepreßt, die nach Art eines Stimmbandes den Ton hervorbringt.

Pâris (1846) sah bei einem Falter mit verkrüppeltem, am Ende nicht verschlossenem Rüssel während des Schreiens eine Flüssigkeit austreten; nach Eintrocknen derselben verschwand die Fähigkeit zur Tonerzeugung, obwohl der Falter noch Luft einsog und ausstieß. Bei Faltern, denen der Rüssel in Mandibelhöhe abgeschnitten wurde, fand er, daß der Ton schwächer und weniger scharf (aigu) erklang; nach Eintrocknen der Flüssigkeit vor der Rüsselöffnung verstummte er. Wurde der Rüssel ganz entfernt, so hörte der Ton auf, weil keine Flüssigkeit mehr sichtbar war. Nach seiner Ansicht wird also die Stimme des Totenkopfs „produit dans la spiritrompe par une mucosité que l'insecte aspire et foule alternativement à l'aide de ses palpes et des muscles de la tête" (p. CXIII).

Kirby u. Spence (1858) wiederholen ihre früheren Angaben, gehen aber auch auf die Mitteilung Raddons über zirpende Puppen ein. Wenn tatsächlich der Falter in der Puppenhülle vor dem Schlüpfen imstande ist, sein Geräusch zu erzeugen, so würde das die Anwesenheit eines Stridulationsapparats im Sinne Rösel's beweisen, da die geringe eingeschlossene Luftmenge nicht daran beteiligt sein könne.

Van der Hoeven (1859) fand, daß nach Resektion der Palpen der Ton immer noch eine Zeitlang fortdauerte. Er ist „disposé à admettre que le son se produit d'une manière mécanique, c'est à dire par un frottement rapide de la trompe contre les palpes ou quelques autres parties de la tête", während der Ton verstärkt werde durch eine elastische Membran an der Rüsselbasis, die Luft im Rüssel und die Tracheen in Kopf und Augen. Dugès' Hypothese wird abgelehnt, da die beiden Rüsselhälften nicht gegeneinander beweglich seien. Die geringe Quantität Luft in Kopfhöhle und Kropf vermöge einen Ton nur mit Hilfe einer vibrierenden Membran hervorzubringen, und dann müsse noch festgestellt werden, wie die ausgestoßene Luft ersetzt werde.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

De Roo van Westmaas (1860) wiederholte zunächst den Réaumur-schen Versuch, indem er Rüssel und Palpen möglichst weit vom Kopfe abzog: der Ton wurde zwar schwächer, verstummte aber nicht, ebensowenig nach Exstirpation der Palpen. Stückweise Resektion des Rüssels hatte stufenweises Schwächerwerden, aber kein Verschwinden des Tones zur Folge; aus dem Zentralkanal des Rüssels traten beim Schreien Luftblasen hervor. Bei einem betäubten, schon bewegungsunfähigen Tiere erklang der Ton nach Ausbreiten der Flügel und des Rüssels; zu seiner Erzeugung kann also nur geringer Kraftaufwand erforderlich sein. Zusammenpressen des Rüssels zur Hinderung des Luftstromes brachte den Ton zu sofortigem Aufhören. Den gleichen Erfolg hatte das Verschmieren der Öffnung an der Rüsselspitze mit Fett, nach dessen Entfernung der Ton wieder hervorgebracht wurde. Nach völligem Auspressen der Luft aus dem Abdomen wurde der Ton ausgestoßen. De Roo meint, „que le cri serait occasionné par l'air sortant de la trompe" (p. 124). Unklar bleibt ihm, woher die Luft stammt und ob die geringe Luftmenge der Passerini'schen Höhle ohne eine vibrierende Membran den Ton hervorbringen könne.

Tennent (1861) konnte bei dem der heimischen Art nahe verwandten Schwärmer *A. satanas* von Ceylon während des Schreiens weder eine Bewegung des Thorax gegen das Abdomen noch der Palpen gegen den Rüssel beobachten und referiert die Ansicht von E. L. Layard, nach welcher der Ton von seitlichen Haarbüscheln des Thorax ausgehen soll, welche zwei Öffnungen bedecken. Einer weiteren unbenannten Art fehlt die Fähigkeit zur Tonerzeugung.

Maitland (1862) entfernte mit dem Skalpell die Decke der Kopfkapsel und sah dann während des Geschreies die Kontraktion der Pharyngealmuskeln. „Bij de inplanting van den snuit vormt deze krop een naar boven gekeerde plooi of klepje, dat door de in- en uitstroomende lucht in trilling gebragt hed eigenaardige en bekende geluid vorbrengt" (p. 21). Abschneiden und Verkleben des Rüssels mit Wachs, Durchschneiden der Pharynxdilatatoren oder Anschneiden der Pharyngealhöhle haben Verstummen zur Folge, selbst wenn die Tiere tagelang die Operation überleben.

Johnson (1865) „discovered an aperture under the superior wing, through which (by respiration) it makes its noise"; seine Beschreibung weist auf das abdominale Duftorgan hin.

Newman macht in einer Note zu Johnson's Angabe darauf aufmerksam, daß der darin vermutete Zusammenhang von Tracheenatmung und Tonerzeugung neu sei und der Bestätigung bedürfe.

Newman (1865) erklärt den Ton durch Stridulation: „at every movement the posterior polished edge of the thoracic mass seems to be rubbed against the anterior edge of the abdominal mass" (p. 284).

Taylor (1865) lehnt die Ansicht von Johnson ab, da nur das ♂ den fraglichen Apparat besitze, das ♀ aber ebenfalls schreien könne, und deutet den Apparat richtig als Duftorgan.

Preston (1865) gibt eine ziemlich unklare Deutung. „On killing one . . ., the pen . . . struck against what seemed to me to be a very strong

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

muscle, and on moving it up and down I produced a sound exactly similar to the squeak" (p. 4).

Newman unterstützt diese Ansicht in einer Note und teilt mit, daß Johnson's Angabe unrichtig sei.

Girard (1866) erwähnt, daß der Falter „fait entendre un cri aigu et plaintif, sortant probablement de la base de la trompe" (p. 234).

Capronnier (1866) stellt den Kopf als Ausgangsort des Tones fest, da einem Falter mit verkrüppelten Palpen und Rüssel die Fähigkeit zur Tonerzeugung abging.

Landois (1867) band einem Totenkopf das Abdomen samt dem Saugmagen ab, um einen Luftstrom im Sinne Wagner's auszuschalten; der Falter piepte weiter. Bei totaler Exstirpation der Palpen verstummte der Falter, ebenso bei Auseinanderbiegung der Rüsselhälften durch Festpressung der Palpen. Die Riefen der Palpenbasis sind beim ♂ feiner, und dessen Stimme ist auch höher. „Dadurch wäre denn wohl unumstößlich nachgewiesen, daß der Saugmagen keinen Anteil an der Tonerzeugung habe."

In einer kurzen Mitteilung ohne Literaturberücksichtigung entdeckt S. (1871), daß der Ton durch Reiben des Rüssels gegen die Palpen zustande komme.

Moseley (1872) beobachtete, daß ein Flüssigkeitstropfen an der Rüsselspitze bei jedem Schrei eine große Luftblase bildete, welche zwischen den Schreien kollabierte, und schloß daraus, daß der Ton durch Luftbewegung erzeugt werde. Nach Abbinden der Rüsselspitze verstummte der Falter, konnte aber nach Resektion des abgebundenen Stückes wieder schreien: „there can be no doubt that the sound is produced by expiration through the proboscis" (p. 153). Als Tonapparat dient die schmale Öffnung zwischen der „sharp edge", in welcher der Boden der Passerini-schen Höhle (Pharynx) vorne endet, und dem dorsalen Basalteil des Rüssels; die Luft entstammt nicht aus dem Kropf, sondern zirkuliert nur zwischen dem Rüssel und dem Pharynx.

Laboulbène (1873) bringt durch den Druck einer Nadel den Duftapparat am Abdomen zur Entfaltung und hört dabei einen der gesuchten Stimme ähnlichen Klang. „Celui-ci me paraît donc dû à la contraction des muscles ridant, en contractant, la peau sèche de la rigole, et peut-être aussi au froissement qui en résulte sur la membrane scarieuse du premier par rapport à celle du deuxième segment" (p. 540). Er lehnt ab, das Stimmorgan an der Putzschuppe der Vordertibie gesucht zu haben, wie Girard angegeben hatte (p. 541).

Girard (1873) vermutet und beweist später, daß auch weibliche Totenköpfe schreien, während das Duftorgan nur männlichen Tieren zukomme und daher als Tonquelle nicht angenommen werden könne.

Landois (1874) sucht die Wagner'sche Anschauung zu stützen. Er blies einen Falter durch den Rüssel auf und erzeugte beim Ausdrücken einen kontinuierlichen Ton; unter Wasser sah er dabei aus der Spalte in der Mitte der Vorderfläche Luft austreten. Das Gleiche fand er bei piependen nicht aufgeblasenen Faltern. Resektion, Verklebung oder Auseinanderbiegung der Rüsselhälften hat Verstummung zur Folge. Kurze Schreie werden durch geringe Luftmengen im Vorderdarm auch nach Aus-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

schaltung des Speichermagens ausgestoßen. „Der Ton kommt in ähnlicher Weise zu Stande, als wenn man die Luft stark durch eine Längsspalte eines Strohhalmes zwängt, welcher an einem Ende durch einen Halmknoten geschlossen ist.“

ROCHEBRUNE (1875) beansprucht für seinen Vater die Priorität, vor LABOULBÈNE das Stimmorgan am Abdomen (im Duftapparat) entdeckt zu haben.

GIRARD (1875) weist nach, daß der ältere ROCHEBRUNE das Stimmorgan am Kopfe gesucht hat.

REUTER (1876) läßt den Ton durch Reibung der gerippten Palpenbasis gegen eine Längsleiste an der Rüsselbasis entstehen.

SWINTON (1877) gibt nach einer Zusammenstellung der bisherigen Ergebnisse einen genaueren Bericht über die Anschauung von LANDOIS 1867, welcher er sich anschließt. Er ergänzt dieselbe durch die Beobachtung: „that, in ‚good squeakers' I have invariably found a portion of the hair at the outer edge of the basal joint of the palpi worn, and that the sound of the file may, in some slight measure, be re-produced after the death of the insect, by a gentle friction“ (p. 219). Zugleich erkennt er den paarigen Haarbüschel an der Basis des Abdomens als Duftorgan, das ohne jede Beziehung zur Tonerzeugung ist.

KRÜGER (1877) referiert LANDOIS' Ansicht und gibt für eine Reihe anderer heimischer Schwärmer eine Tonerzeugung an.

PAGENSTECHER (1878) referiert die RÉAUMUR'sche und die WAGNERsche Ansicht, schließt sich dabei der ersteren an und betrachtet die PASSERINI'sche Höhle nur als Resonanzkasten.

GRÜTZNER (1879) lehnt die WAGNER-MOSELEY'schen Ansichten zugunsten der RÉAUMUR-LANDOIS'schen Stridulationstheorie ab.

SWINTON (1881) referiert die Mitteilung LABOULBÈNE's und gibt an, er fände „a much more suitable structure for its (sc. cry) production in the hinder pieces of the mesosternum, which on their inner surface are distinctly limaform“, ohne jedoch Versuche darüber angestellt zu haben.

ANDERSON (1885) ist „certain that it is by the proboscis that the squeaking is produced“ (p. 325).

ANDERSON (1886) zweifelt nicht, daß der Ton durch Reibung des Rüssels gegen die Palpen entstehe, hält aber für möglich, daß auch die Reibung gewisser Thoraxstücke daran beteiligt sei. Beim Herunterdrücken des Rüssels hört der Ton auf.

PEARCE (1886) beobachtete an einer herausgeschälten Puppe, „that the extended tongue was raised in the middle in the form of a bow, and divided at the same time from the mouth nearly to the lip, and then being quickly depressed and closed, the sound appeared to be produced by the junction of the two tubes. I think that the sound made by the imago is produced in a similar manner with the tongue rolled“ (p. 44).

HAASE (1887) schließt sich in einem zusammenfassenden Vortrage einer Anschauung von SWINTON (ohne Literaturangabe) an. „Der Genannte fand erst vor wenigen Jahren in der Mundhöhle des Schwärmers, als er den Rüssel weit abwärts drückte, ein herabhängendes Segel, das beim

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Erklingen des Tones stark vibrierte, ähnlich den Kehlkopfbändern der höheren Tiere (p. 114).

Reuter (1888) bestätigt und erweitert die Angaben von O. M. Reuter.

Redlich (1889), welcher ohne Benutzung der Literatur vorging, gibt über die Quelle des Tones an: „Die Hervorbringung des Tones . . . erfolgt ähnlich, wie von uns mittels Zunge und Oberzähne der Konsonant s stoßweise als scharfer Zischlaut hervorgebracht wird.“ Über den Entstehungsort kommt er zu folgendem Ergebnis: „Durch Aneinanderpressen der beiden, sich nach innen einbiegenden convexen Flächen des Rüssels wird auf dessen oberer Seite eine feine Rinne gebildet, welche direkt unter der Oberlippe in den Mund führt. Der obere, die kleinen Kiefern tragende hornige Mundtheil liegt sehr fest und luftdicht auf dem Rüssel auf. In Folge dieser Constellation entsteht nun, durch Rinne und Oberlippe gebildet, eine kleine Schallöffnung, welche, sobald eine geringe Luftmenge mit einer gewissen Gewalt hindurchströmt, das Instrument zur Erzeugung des bekannten vibrierenden, halb pfeifenden, halb zirpenden Tones wird“ (p. 131). Seine angeführten Versuche sind: Einführung einer feinen Nadel ca. $^1/_4$ cm tief in die Schallöffnung verhindert den Ton, nach Entfernung der Nadel erklingt er wieder, wird durch die Nadel die Oberlippe zerstört, so bleibt der Falter stumm. Verschluß der Schallöffnung mit Öl bewirkt Verstummen, doch bilden sich hierbei sofort ununterbrochen kleine Luftblasen. Nach Einklemmen einer Nadel zwischen Rüssel und „aufliegenden hornigen Mundtheil in der Gegend des Oberkiefers“ hört gleichfalls jede Tonerzeugung auf. Die Stimme bleibt erhalten, wenn man den Rüssel an beliebiger Stelle mit einem Faden unterbindet oder bis nahe der Einmündung in den Mund abschneidet.

Kolbe (1891) kommt nach einem Referat verschiedener Theorien, insbesondere derjenigen Reuter's und Redlich's, zu der Ansicht, daß die Untersuchungen über die Tonerzeugung des Totenkopfes „noch nicht als völlig abgeschlossen gelten können“ (p. 198).

Roth (1892) stellte durch Entfernung der Beine von hinten nach vorn fest, „at det berodde på framhöfternas rörelser i sina ledhålor“ (p. 250).

Heylaerts (1893) will, nach Bertkau, „den von *A. atropos* hervorgebrachten Ton auf das Ausströmen der Luft aus den Stigmen“ zurückführen.

Rudow (1896) läßt den Ton beim Totenkopf und anderen Schwärmern (er schreibt irrtümlich Spinnern, obwohl er nur Sphingiden angeführt hat) so entstehen, „daß die Zunge sich an ihrer Scheide reibt, wenn sie rasch vorgeschoben und eingezogen wird“ (p. 79).

Voelschow (1897) hält die Lautäußerung für eine echte „Stimme“, da sie „mit den Mundwerkzeugen wenigstens zum Teil hervorgebracht wird“, (p. 146), behandelt den Stimmapparat aber nicht weiter.

Schenkling-Prévôt (1897) wiederholt nur wörtlich, bis auf einige belanglose Änderungen, die Ausführungen von Kolbe, ohne diesen zu zitieren.

v. Aigner-Abafi (1899) gibt unter Anführung vielfach unrichtiger Literaturangaben eine Übersicht über die verschiedenen Anschauungen und stellt eine neue auf. „Der Ton kommt vom Munde her, entsteht jedoch

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

nicht infolge der durch den Rüssel ausströmenden Luft, sondern durch die Reibung der beiden Hälften des Rüssels. Die beiden gleichen Teile des Rüssels sind nämlich derart konstruiert, daß jeder derselben mit je einem konkaven und einem konvexen Falz versehen ist, welche, ineinandergefügt, den Rüssel vollständig verschließen und ihn dadurch zum Aufsaugen der Nahrung geeignet machen. Das Chitin der Falze ist jedoch ganz glatt und das Aneinanderreiben erzeugt einen Ton, ebenso wie wenn die Zinken der Gabel auf einem glatten Teller abgleiten" (p. 355). „Auch an dem toten Tier stellte ich Versuche an, allein infolge Einfließens von Luft wurde kein Ton vernehmbar" (p. 356). „An der Puppe beobachtete jüngst ST. BORDAN in Puj (Ungarn), daß dieselbe 5—6 Tage vor dem Schlüpfen des Falters einen ebenso starken Laut hören lasse, wie der entwickelte Falter. Die Tatsache, daß die Puppe kurz vor dem Schlüpfen des Falters einen dem Ton dieses ähnlichen vernehmen läßt, also zu einer Zeit, wo vom Ein- und Ausströmen der Luft noch keine Rede sein kann, zeugt für die Richtigkeit meiner obenerwähnten Beobachtung" (p. 356).

DONISTHORPE (1900) teilt mit, daß POULTON mittels des Stethoskops die Lage des Stimmapparats festgestellt habe. „The noise is produced by air blown into the proboscis from a cavity in the head, which opens by a fine aperture into its base." Deshalb ertönt es auch nach Entfernung des Rüssels schwach weiter.

CHAPMAN (1901) beobachtete, daß das Vorderteil des Ösophagus erweitert sei und vermutet, daß diese sackförmige Erweiterung gewöhnlich zur Erzielung eines „sucking vacuum" zur Honigaufnahme diene, „its method of action being the alternate turgescence and exhaustion of the tracheal spaces above and also around it, produced probably by the abdominal movements". „It seemed to me, that the air either drawn into or expelled from this sac, through the valvular opening at the base of the proboscis, was the cause of the cry. I entirely failed, however, to obtain a view of this opening or chink during vocalisation, and so I am unable to feel absolutely sure that this is really a vocal organ" (p. 128).

COBELLI (1902) fand, daß man während des Zirpens bei starker Vergrößerung ein leichtes Zittern des Rüssels sieht. Zieht man den Rüssel vor und hält ihn ausgestreckt, so zirpt der Falter weiter, wenn auch leiser. Nach totaler Exstirpation der Palpen dauert das Zirpen an. Trennung der beiden Rüsselhälften hat sofortiges Verstummen zur Folge; läßt man den Falter seinen Rüssel wieder zusammenfügen, so kann er wieder zirpen. Wird der Falter unter Wasser getaucht, so zirpt er weiter, ohne daß Luftblasen aus dem Rüssel entweichen. Bläst man mit dem Munde durch den Rüssel den Falter auf und preßt durch Druck auf das Abdomen die Luft gleichmäßig heraus, so wird das Zirpen nicht kontinuierlich, sondern bleibt intermittierend. Exstirpiert man den Rüssel (allein), so ist der Falter stumm. Mikrotomschnitte durch den Rüssel „presentano dei peli, specialmente alla metà inferiore, che forse potrebbe più o meno produire uno sfregamento e forse un leggero susurro nei movimenti della proboscide." Hiernach kommt er zu dem Resultat: „Dagli esperimenti esporti io credo di poter asserire con tutta sicurezza, che le

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

stridulazioni dell' *Acherontia atropos* L. sono prodotte esclusivamente dallo sfregamento ritmico delle due metà della proboscide l'una sull' altra e precisamente dai relativi incastri superiore ed inferiore" (p. 574).

Tutt lehnt Cobelli's Ansicht vollkommen ab zugunsten der Luftströmungstheorie, obwohl „no one, certainly, has yet succeeded in seeing the vibrating opening during vocalisation" (p. 24).

Gillmer (1903) referiert die Versuche und Ergebnisse von Cobelli und weist dabei auf die Angaben von anderen Autoren hin, welche den Ton durch Luftströmung zustande kommen lassen. „Die Amputation des Rüssels ist eine grausame Operation, und Cobelli kann sie so gründlich vorgenommen haben, daß er die Stimmöffnung, welche möglicherweise auch durch die Blutung dicht verschlossen gewesen ist, zerstörte." — Aus diesem Grunde glaubt er, „dass es unmöglich ist, Cobelli's Schlußresultate früher anzunehmen, bevor er nicht weiteres Beweismaterial zu ihren Gunsten anführt" (p. 95).

Japha (1905) referiert die wichtigsten Ansichten über den Tonapparat, ohne selbst Stellung dazu zu nehmen.

Prochnow (1907) kommt nach Diskussion der Literatur zu dem Resultat, daß der Ton im Inneren des Kopfes entstände, und vermutet auch, einen Stimmapparat gefunden zu haben. „Entfernt man nämlich den Rüssel, so ist unterhalb seiner Basis eine weiße, ziemlich feste Haut freigelegt, und wenn man diese abpräpariert, so sieht man eine kleine Höhlung, die unmittelbar darunter liegt, in der ein, der die Höhlung bedeckenden Haut etwa paralleles, ziemlich dünnes Häutchen ausgespannt ist, das wahrscheinlich vornehmlich als Stimmhaut funktioniert, indem es durch die aus der Luftblase im Abdomen herausgepresste und durch die Höhlung streichende Luft in tönende Vibration versetzt wird" (p. 147).

Stephan (1912) schließt sich im wesentlichen der von Prochnow vertretenen Anschauung an, hält aber „die Frage der Lautäusserung von *Acherontia*" für „noch nicht allseitig befriedigend gelöst" (p. 118). Nach einer Mitteilung Fruhstorfer's (ohne Literaturangabe) können auch die südasiatischen Arten *Ach. satanas* Boisd. und *styx* Ww. Töne erzeugen.

Prochnow (1912) wiederholt seine früheren Angaben.

Eckstein (1915) vertritt die Réaumur'sche Stridulationstheorie.

Heymons (1915) schließt sich im wesentlichen Prochnow an, ohne jedoch die Frage damit für sicher entschieden zu halten.

Im Anschluß an die Zitate der verschiedenen Literaturangaben sei im folgenden noch eine kurze übersichtliche Zusammenstellung nach der Art der Auffassung gegeben.

A. Der Ton entsteht am Abdomen:

durch Luftaustritt aus dem abdominalen Duftorgan (Lorey-Godart, 1820; Nordmann, 1837; Johnson, 1865),

durch Kratzen der Dufthaare am Rande der Grube (Aubé-Duponchel, 1839; ? Layard-Tennent, 1861),

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

durch Bewegung der Grubenwand nach Art der Trommeln bei Cicaden (Goureau, 1837; ? Laboulbène, 1873),
durch Stridulation zwischen Abdomen und Thorax (Rösel, 1755; Kirby u. Spence, 1858; Newman, 1865).

B. Der Ton entsteht am Thorax:

beim Flug in den subalaren Höhlen (Chabrier-Goureau, 1840),
beim Flug durch Luftbewegung unter den Patagia (Johet-Engramelle, 1782; Vallot, 1834),
durch Vibration der Thoraxwände infolge von Muskelzug (Goureau, 1840; ? Preston, 1865),
durch Stridulation zwischen Pro- und Mesothorax (Duponchel, 1839),
durch Stridulation zwischen Patagia u. Mesothorax (Goureau, 1840),
durch Stridulation zwischen Thorax und Kopf (ungenannter Autor, 1765, nach Aignfr [1])),
unter Beteiligung des Mesosternums (Swinton, 1881),
unter Beteiligung der Putzschuppe [2]) an den Vordertibien (Dugès, 1838; ? Laboulbène-Girard, 1873),
durch Reibung der Vorderhüften in ihren Gelenkgruben (Roth, 1892).

C. Der Ton entsteht am Kopfe:

durch Reibung des Rüssels gegen den Kopf (Schröter, 1785; van der Hoeven, 1859),
durch Reibung der Palpen gegen den Rüssel (Réaumur, 1736, Linné, 1788; Rossi, 1790; Oken, 1836; van der Hoeven, 1859; Landois,

---

1) Aigner teilt mit: „Andere schrieben den Ton der Reibung des Kopfes mit dem Thorax zu, und bemerkten zugleich, daß der Falter auch dann zirpe, wenn er ruhig sitze, ohne daß irgend eine äußere Bewegung sichtbar wäre“ (p. 290). Als Beleg hierfür zitiert er „Nerland: „Insecta“, III, 1765, 87“. Dieses Werk war bibliographisch nicht festzustellen. Um die niederländische Ausgabe von Rösel's Insectenbelustigungen handelt es sich jedenfalls nicht, da diese nur eine Übersetzung der Rösel'schen Angaben enthalten; ebenso kommt auch das Insectenwerk von Sepp (1762—1836) nicht in Betracht.

2) Nach Kathariner, Fr., Das Schienenblättchen der Schwärmer, in: Ill. Zeitschr. Entomol., Vol. 4, 1899, p. 113—115, 161—164 soll dieses schuppenartige Chitingebilde ein Duftorgan sein. Durch Betupfen des Fühlers mit Wasser kann man sich jedoch leicht davon überzeugen, daß es einen Putzapparat darstellt, wie schon Dahl (1884, Diss.) annahm und Berlese (1909) es beschreibt: der Falter zieht den benetzten Fühler zwischen Schuppe und Tibia durch und streift so die Flüssigkeit ab.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

1867, p. 1871; Reuter, 1876; Swinton, 1877; Pagenstecher, 1878; Anderson, 1886; ? Rudow, 1896; Eckstein, 1915),
durch Reibung der Rüsselspiralen gegeneinander (Dugès, 1838),
durch Reibung beider Rüsselhälften gegeneinander (Dugès, 1838; Pearce, 1886), Aigner-Abafi, 1899; Cobelli, 1902;
durch Vibration der Tentoriums infolge von Muskelzug (Rochebrune, 1832),
durch Flüssigkeitsbewegung im Rüssel (Pâris, 1864),
durch Entlangstreichen von Luft im Rüssel und Ösophagus (Rossi, 1794; Wagner, 1836),
durch Austritt von Luft an der Rüsselspitze (de Roo van Westmaas, 1860),
durch Austritt von Luft zwischen beiden Rüsselhälften (Landois, 1874),
durch Vibration der Kehlhaut (Duponchel, 1828; Chavannes, 1832),
durch Vibration eines besonderen Stimmbandes (Ghiliani, 1844; Prochnow, 1907),
beim Durchtritt von Luft zwischen Rüsseldecke und Oberlippe (Redlich, 1889),
beim Durchtritt von Luft zwischen Rüsseldecke und aufgebogenem Rand des Pharynxbodens (Moseley, 1872),
beim Durchtritt von Luft durch die Mundöffnung (Rossi, 1794; Chapman, 1901),
durch Vibration des aufgebogenen Vorderrandes des Pharynxbodens (Maitland, 1862),
durch Vibration des Epipharynx (? Swinton-Haase, 1887).

II. Eigene Untersuchungen.

Zur Untersuchung wurden Puppen aus Wien bezogen und im hiesigen Zoologischen Institut auf feuchtem Moos zum Ausschlüpfen gebracht. Die Falter bewahrte ich in einem mit Drahtgaze bespannten Zuchtkasten oder unter einer weiten Glasglocke auf. So war es möglich, sie durchschnittlich etwa 10 Tage bei voller Frische am Leben zu erhalten. Merkwürdigerweise verweigerten sie während dieser Zeit aber jede Nahrungsaufnahme. Während man bei Tagfaltern nur mit einer Nadel den Rüssel aufzurollen und in eine dünne Zucker- oder Honiglösung oder reinem Honig einzutauschen braucht, um sie zu sofortigem lebhaftem Saugen zu veranlassen, versagte diese Methode bei den Totenköpfen gänzlich. Auch eine nachts

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ihnen zur Verfügung gestellte Schale mit Honigwasser ließ am Morgen keine Verringerung ihres Inhalts erkennen. Ebensowenig konnte man bei der Sektion im Kropf nennenswerte aufgespeicherte Flüssigkeitsmengen antreffen. Welche Gründe für dieses sicher nicht normale Verhalten verantwortlich zu machen sind, entzieht sich meiner Beurteilung; auffällig ist es deshalb, weil der Totenkopf ja als verrufener Honigräuber bekannt ist. Eine Folge dieser Nahrungsverweigerung war, daß die Falter wegen Verdunstungsverlustes während der letzten Tage der Untersuchung zum Teil allmählich etwas schlapp wurden. In einem Fall konnte ich durch Infusion von physiologischer Kochsalzlösung mittels Injektionsspritze einen Falter wieder zu stärkerer Lebenstätigkeit anregen.

Von den Puppen habe ich niemals einen Ton gehört, obwohl ich dieselben zweimal zufällig direkt vor dem Ausschlüpfen eines Falters kontrolliert habe. Sowie die Falter der Puppe entschlüpft waren, noch vor der Entfaltung ihrer Flügel, ließen sie auf jede größere Berührung hin ihren charakteristischen Ruf ertönen. Derselbe ist sehr kurz und wird je nach Belieben des Tieres mehr oder weniger rasch und häufig hintereinander wiederholt. Bei den einzelnen Individuen klingt er gewöhnlich recht ungleich, so daß man die einzelnen Falter im Kasten geradezu nach ihrer Stimme auseinanderhalten kann. Irgendein Zusammenhang dieser Verschiedenheiten, sei es mit dem Geschlecht, sei es mit der Größe des betreffenden Falters, scheint nicht zu bestehen. Das fällt besonders auf beim Vergleich mit Orthopteren oder Coleopteren, deren Töne, abgesehen von etwaigem Geschlechtsdimorphismus, innerhalb der Art ziemlich konstant zu sein pflegen und nur entsprechend der Größe der Individuen geringen Schwankungen unterliegen. Die Verschiedenheit des Tones ist auch wohl der Grund dafür, daß er mit sehr vielen verschiedenen Lauten verglichen wurde und daß die verschiedenen Autoren durcheinander von piepen, schreien, flöten, zirpen u. a. m. sprechen.

Stets läßt der Schrei verschiedene Komponenten unterscheiden, einmal eine laute kratzende etwas länger dauernde, welche den Hauptton bildete, und dann eine schwache kürzere mehr pfeifende als Nebenlaut. Zueinander liegen diese beiden Komponenten gewöhnlich so, daß auf die rauhe die weiche folgt. Manchmal, wenn man einen Falter längere Zeit belästigt und er vielmals hintereinander schreit, kann man bemerken, daß die weiche Komponente hinter der rauhen wegfällt und erst vor der nächsten rauhen vor-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

geschaltet ist oder daß die weiche Komponente in zwei Perioden nach dem einen und vor dem nächsten Kratzton gleichsam zerschnitten ist. Eine Teilung der rauhen Komponente hörte ich dagegen nie. Ebenso fällt nie eine der Komponenten ganz aus.

Die Tonstärke ist sehr verschieden. Bei Individuen mit schriller Stimme hört man den Schrei auf mehrere Meter Entfernung, etwa ebenso wie beim Walker (*Polyphylla fullo* L.). Ist die Stimme tiefer, so verliert sie an Hörbarkeit, und schließlich kann es vorkommen, daß man bei einem Falter nur ein dumpfes Kratzen oder Fauchen wahrnimmt. Bloß einem meiner Falter war es mir trotz aller Bemühung nicht möglich einen Ton zu entlocken; ob er nicht schreien konnte oder nicht wollte, ließ sich nicht entscheiden, morphologische Abweichungen konnte ich jedenfalls bei ihm nicht feststellen.

Die Untersuchung der Tonerzeugung kann nun am lebenden Objekt auf zwei verschiedenen Wegen erfolgen, indem man entweder das unversehrte Tier während des Schreiens sorgfältig beobachtet oder indem man an einem Falter verschiedene Teile exstirpiert und die Folgen dieser Schädigung auf die Schreifähigkeit prüft. Die Untersuchung abgetöteter Exemplare auf etwa vorhandene zur Tonerzeugung geeignete Organe ist ziemlich aussichtslos und kann nur zur Ergänzung der direkten Beobachtungen dienen.

Da *Acherontia atropos* trotz ihrer Größe ein recht empfindliches Tier ist, ist es unzweckmäßig, sich hauptsächlich auf operative Versuche zu beschränken. Aus diesem Grunde wurde nur die Abtragung der Epicranialdecke mehrmals vorgenommen, um die Vorgänge im Kopfinneren verfolgen zu können. Dagegen wurde ganz davon abgesehen, die zu untersuchenden Falter ihrer Mundteile mehr oder weniger zu berauben. Das war auch deshalb wünschenswert, weil in Anbetracht des relativ geringen zur Verfügung stehenden Materials, das noch zu anderen Untersuchungen dienen sollte, eine gewisse Sparsamkeit geboten war und Operationen meist den baldigen Tod des betreffenden Falters zur Folge haben.

Noch in anderer Beziehung stehen der operativen Untersuchungsmethode Bedenken entgegen. Voll beweisend ist dieselbe natürlich dann, wenn ein Falter nach irgendeiner Operation noch Laute von sich geben kann. In diesem Fall kann der tonerzeugende Apparat nicht an den exstirpierten Organen gelegen haben. Wenn aber nach der Operation das Tier stumm bleibt, so kann dies geschehen einmal, weil der Falter nicht mehr schreien „will“; und es kommt auch bei unverletzten Stücken häufig vor, daß sie einige Zeit lang, viel-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

leicht infolge von Ermüdung, still bleiben, um dann wieder wie vorher zu schreien. Sodann kann durch die Operation der Falter derart geschädigt sein, daß er den tonerzeugenden Apparat nicht mehr in Bewegung setzen kann. Ferner kann durch die Operation der tonerzeugende Apparat selbst durch eine unbeabsichtigte Nebenwirkung außer Funktion gesetzt werden, etwa durch Verschmieren eines Raspelapparats mit Hämolymphe. Schließlich kann natürlich auch die Entfernung des tonerzeugenden Apparats selbst oder eines Teiles desselben die Ursache für das Verstummen bilden. Eindeutig und direkt verwertbar sind also negative Resultate bei Operationsversuchen in keinem Falle.

So konnte ich mich darauf beschränken, durch einige einfache Versuche die Zahl der überhaupt in Frage kommenden Möglichkeiten einzuengen, um dann schließlich dem tatsächlichen Verhalten durch direkte Beobachtung nachzugehen.

Während der Versuche wurden die Falter gewöhnlich mit der linken Hand gehalten und mit der rechten an ihnen manipuliert. Nur wenn beide Hände frei bleiben mußten, wurden der Falter in ein Glasröhrchen gesteckt, dessen Weite möglichst genau der Dicke des Thorax entsprach und dessen Ende mit einem übergestülpten Kork verschlossen war; dieser besaß in seiner Mitte ein Loch, durch welches der Falter gerade seinen Kopf durchstecken konnte und so in ausgezeichnete Lage für die genaue Betrachtung brachte.

Die Besprechung der Versuche erfolgt am besten im Anschluß an die Diskussion der verschiedenen Theorien.

Die Entstehung des Tones an Thorax oder Abdomen.

Schon durch bloßes Abhören des Tones kann man sich bei einiger Sorgfalt davon überzeugen, daß derselbe vom Kopfe herkommt. Sperrt man den Falter, wie beschrieben, in ein enges Glasrohr, so daß nur sein Kopf hervorsieht, so bleibt sein Geschrei demgemäß auch völlig unbeeinflußt. Beweisend dafür, daß das Abdomen an der Tonerzeugung nicht beteiligt ist, ist ferner die Tatsache, daß das Abschneiden des Abdomens den Ton nicht verändert, während Dekapitation sofortiges Verstummen veranlaßt. Und schließlich einwandfrei beweisend dafür, daß der Kopf in sich die Quelle des Tones birgt, ist es, wenn ein abgeschnittener Kopf für sich allein noch imstande ist, zu schreien. Dies konnte ich in einem Falle sehr schön beobachten, als ich einem lebhaft schreienden Falter mit einem kurzen Scherenschnitt den Kopf abgetrennt hatte; beim Anfassen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ließ der isolierte Kopf noch dreimal in unveränderter Weise seine Stimme ertönen.

Daß überhaupt so viele Autoren an Thorax und Abdomen die Quelle des Tones suchten, liegt vor allem daran, daß gleichzeitig mit der Tonerzeugung fast stets Schreckbewegungen gemacht werden und daß häufig die männlichen Individuen dabei ihren Duftapparat entfalten. Dann liegt es natürlich nahe, Tonerzeugung und Begleiterscheinungen in ursächlichen Zusammenhang zu bringen. Man kann sich aber leicht davon überzeugen, daß dieser Parallelismus keineswegs ein notwendiger, vielmehr oft nicht vorhanden ist. Auch die Methode, nach kurzer Orientierung am lebenden Objekte nachher am abgetöteten Tier nach einer Lokalität zu suchen, wo ein Ton erzeugt werden könnte, ohne sich aber von der tatsächlichen Entstehung daselbst zu überzeugen, die „Suche nach Reibzeugen", hat zu verschiedenen Mißdeutungen geführt.

Man kann also weiterhin von der Voraussetzung ausgehen, daß die Tonerzeugung weder am Thorax noch am Abdomen stattfindet, sondern daß ihr Sitz im Kopf zu suchen ist.

Die Entstehung des Tones durch Vibration des cephalen Entoskelets.

In ähnlicher Weise, wie Goureau den Ton durch Muskelwirkung auf die Wände des Thorax zu erklären sucht, läßt Rochebrune Chitingräten im Kopfe durch Muskelzug in Schwingung versetzt werden und so den Ton nach Art der gezupften Saite entstehen. Nach seiner Beschreibung zu urteilen, bezieht sich das auf das Tentorium. Dies ist aber so kräftig gebaut, daß von ihm kaum angenommen werden, es ließe sich etwa durch die Kontraktion relativ schwacher Muskeln anzupfen. Und obendrein inserieren die in Frage kommenden Muskeln distal an der beweglichen Basis des Rüssels, so daß ihnen schon deshalb eine bedeutendere Zugwirkung auf das Tentorium nicht zukommen kann.

Eine Vibration des Tentoriums kommt also nicht als Ursache des Tones in Frage.

Die Entstehung der Tones durch Reibung des Rüssels gegen seine Umgebung.

Eine Berührung des Rüssels mit der Kopfkapsel oder den Palpen läßt sich leicht dadurch verhindern, daß man den Rüssel aus seiner normalen Lage bringt. Zieht man den Rüssel vorsichtig mit

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

einer Nadel hervor und streckt ihn schließlich gerade, so wird der Ton zwar in seiner Klangfarbe nicht unwesentlich verändert, er wird schwächer und höher, die Tonerzeugung als solche wird aber davon nicht betroffen. Wichtig ist es bei diesem Versuche, daß man den Rüssel schräg nach unten hervorzieht. Drückt man ihn gleichzeitig nach oben, so läßt die Stärke des Tones sofort nach und, je nach den einzelnen Faltern früher oder später, hört der Ton bei fortgesetzter Dorsalbiegung des Rüssels ganz auf. Möglicherweise ist es so zu erklären, daß Réaumur zu einem abweichenden Resultate kam; vielleicht hat er, um jegliche Reibung mit den Palpen auszuschließen, den Rüssel übermäßig aufwärts gezogen. Es kann der Einwurf gemacht werden, daß bei geringerer Hochbiegung des Rüssels seine Basis noch mit den Palpen in Berührung stände. Führt man aber zwischen Palpen und Rüsselbasis ein feines Kollodiumhäutchen ein, das man sich leicht durch Ausgießen von ätherischer Kollodiumlösung auf einem Objektträger herstellen kann, so hat das keinen Einfluß auf die Stimme. Schließlich vermochte auch einer meiner Falter, dessen Palpen verkrüppelt und nach hinten gegen den Thorax gerichtet waren, ebensogut zu zirpen wie normale.

Diese weitverbreitete Deutungsweise entspricht demnach ebenfalls nicht den Tatsachen.

Die Entstehung des Tones durch Reibung der beiden Rüsselhälften gegeneinander.

Über die Brauchbarkeit der hierher gehörigen Theorien kann man sich leicht Gewißheit verschaffen. Die beiden Rüsselhälften lassen sich durch das Dazwischenschieben einer dünnen Nadel ohne weiteres voneinander trennen. Klappt man nun eine der beiden Hälften zur Seite, so wird der Ton zwar merklich schwächer, verstummt aber nicht. Drückt man die Rüsselhälfte kräftig nach oben, so wird der Ton, wie bei den früheren Versuchen, meist sofort unterbrochen. Zieht man beide Rüsselhälften zur Seite, so wird der Ton sehr schwach und bei starker Auseinanderbiegung mehr zischend, ohne jedoch aufzuhören. Legt man ein Kollodiumhäutchen zwischen beide Rüsselhälften, so daß sie völlig voneinander geschieden bleiben, und klappt sie dann wieder zusammen, so wird auch der Ton wieder lauter. Verschiebt man am toten oder ermüdeten Tier die beiden Hälften des Rüssels gegeneinander, was sich leicht durch einen Druck von der Seite gegen den Rüssel bewerkstelligen läßt, so kommt

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

keinerlei Ton zustande. Betrachtet man schließlich selbst bei sehr starker Vergrößerung die Dorsalfläche des Rüssels während des Schreiens, so sieht man nicht die geringste Bewegung beider Hälften gegeneinander, die als Stridulationsbewegung gedeutet werden könnte. Die von Aigner als Beweis für seine Theorie angeführte Tatsache, daß Falter noch in der Puppenhülle schreien konnten, kann ebenfalls als Gegenbeweis benutzt werden, da das pupale Skelet unter normalen Verhältnissen wie ein Futteral das imaginale umscheidet, so seine direkte Berührung verhindernd.

Somit kann auch von dieser Gruppe von Deutungen vollkommen abgesehen werden.

Die Entstehung des Tones durch Flüssigkeitsbewegung im Rüssel.

Trennt man bei einem normalen, unversehrten Falter die beiden Hälften des Rüssels, so findet man den zwischen ihnen befindlichen Kanal stets leer. Wenn Pâris nach partieller Resektion des Rüssels fand, daß sein Inneres mit einer Flüssigkeit erfüllt war, die beim Schreien hin und her bewegt wurde, so sah er nur die Hämolymphe, die aus den Schnittwunden herausgetreten war. Nach deren Eintrocknen verstummte der Falter nicht wegen Flüssigkeitsmangels im Rüssel, sondern weil durch die eintrocknende Hämolymphe seine Mundöffnung teilweise verklebt war.

Flüssigkeitsbewegung im Rüssel kann also nicht als Ursache des Tones in Anspruch genommen werden.

Die Entstehung des Tones durch Vibration des Rüssels.

Durch die Versuche über die stridulatorische Tätigkeit des Rüssels sind gleichzeitig die Hilfsmittel zur Beurteilung der vorliegenden Gruppe von Anschauungen gegeben. Wenn durch die Trennung der beiden Rüsselhälften voneinander die Tonerzeugung nicht beeinflußt wird, so kann der Ton nicht durch Luftaustritt zwischen beiden Rüsselhälften entstehen. Der Befund Landois', daß der Falter bei Trennung der beiden Rüsselhälften verstumme, dürfte nur auf ungünstige Lagerung der Rüsselhälften, dorsalwärts gepreßt, zurückzuführen sein. Auch das Entlangstreichen der Luft im Rüssel kann nicht mehr herangezogen werden (Wagner). Außerdem fallen all die Theorien weg, welche das Vorhandensein einer „Schallöffnung" zwischen Rüsselbasis und Kopfkapsel voraussetzen, da durch die

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Trennung der Rüsselhälften diese Schallöffnung so verändert und erweitert würde, daß an eine Tonerzeugung in derselben gar nicht mehr zu denken wäre.

Also auch durch passive Bewegungen des Rüssels unter dem Einfluß eines Luftstromes kann die Entstehung des Tones nicht erklärt werden.

Bei dieser Gelegenheit sei schon kurz der Lokalität gedacht, der die für die Tonerzeugung nach der vorliegenden und den nachfolgenden Theorien erforderliche Luft entstammt. Die Vermutung, daß im Munde Tracheenöffnungen gelegen seien (Ghiliani, 1844), beruht selbstverständlich auf einem Irrtum. Aber auch aus dem Kropf kann die Luft nicht stammen, wie Wagner zuerst annahm. Denn der Versuch, daß die Falter auch noch nach Resektion des Abdomens, also damit auch nach Entfernung des Saugmagens, noch schreien können, ist von zu vielen Beobachtern erfolgreich angestellt worden und läßt sich jederzeit aufs neue bestätigen. Ebenso können Falter mit prall honiggefülltem Kropf nach Aigner noch sehr gut schreien. Endlich konnte ich selbst feststellen, daß gelegentlich auch ein abgeschnittener Kopf für sich allein noch den Ton in normaler Weise hervorzubringen imstande ist. Wenn Landois beim Zusammendrücken des Abdomens künstlich aufgeblasener Falter und gleichzeitigem Schreien derselben unter Wasser Luftblasen hervorperlen sah, so bedeutet das keinen Widerspruch. Auch daß Landois' bei nicht aufgeblasenen Faltern, während er auf das Abdomen drückte und der Falter schrie, Luft aus dem Rüssel austreten sah, ist keineswegs bindend. Es ist auch hier nicht angängig, ohne weiteres zwei Vorgänge nur deshalb für miteinander zusammenhängend zu erklären, weil sie synchron verlaufen. Denn selbstverständlich muß etwaige Luft im Kropfe auf den Druck hin den Körper durch den Mund verlassen. Ein direkter Zusammenhang zwischen der im Kropfe enthaltenen Luft und der Stimme besteht also nicht. Des weiteren wird jedoch auf diesen Punkt noch einmal zurückzukommen sein.

Daß überhaupt Luft auch ohne künstliche Aufblähung im Kropf enthalten ist, kann nicht überraschen. Denn schon bei früherer Gelegenheit[1]) konnte ich zeigen, daß bei Schmetterlingen Luft in

---

1) Prell, H., Die Beteiligung des Darmes an der Entfaltung der Flügel bei Schmetterlingen, in: Z. wiss. Ins.-Biol., Vol. 10, 1914, p. 345 bis 349.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

den Kropf aufgenommen wird, um die Entfaltung der Flügel zu ermöglichen, da das Tracheensystem allein der hierfür erforderlichen Volumenvermehrung bei weitem nicht gewachsen ist. Mehrere Tage nach dem Schlüpfen fand ich bei meinen Totenköpfen, die während des besten Schreiens abgetötet wurden, keine oder in einem Fall nur eine Spur von Luft im Kropf, da diese, wie bei den seinerzeit untersuchten Vanessen, jedenfalls mit der Zeit ausgestoßen werden wird.

Die im Kropfe enthaltene Luft spielt also bei der Tonerzeugung keine Rolle, vielmehr kommt nur die geringe im Pharynx befindliche Luftmenge in Betracht.

Die Entstehung des Tones durch Vibration dünner Membranen.

Mehrfach ist der Versuch gemacht worden, den Ton durch Schwingungen einer besonderen, als Stimmband dienenden Membran im Kopfe zu erklären. Vorausgreifend ist dem entgegenzusetzen, daß es mir nicht gelungen ist, das fragliche Stimmband weder im Macerationspräparat noch auf Schnitten zu identifizieren. Erschwert wird das besonders dadurch, daß es vielfach nicht für nötig gehalten wird, die beobachteten Einzelheiten mit den normalen Verhältnissen am Schmetterlingskörper in Beziehung zu bringen, sondern daß die Autoren sich lediglich damit begnügen, irgend etwas festzustellen und die gefundenen anatomischen Bildungen zu benennen. So wird dadurch, daß das Vorhandensein einer „Saugblase“ im Abdomen besonders hervorgehoben wird, leicht der Anschein erweckt, als ob es sich dabei um ein spezifisches Organ des Totenkopfes handle, während dieser Darmanhang als „Kropf“ oder Speichermagen wohl allen Schmetterlingen zukommt. Auch die „Passerini'sche Höhle“, die in der Litteratur über den Totenkopf eine beträchtliche Rolle spielt, ist augenscheinlich weiter nichts als die für gewöhnlich Pharynx genannte Anfangserweiterung des Vorderdarmes; denn andere „Höhlen“, welche mit der Außenwelt in direkter Verbindung stehen, birgt der Kopf nicht. In gleicher Weise dürften die als Tonquelle beschriebenen ausgespannten Häutchen auf irgendwelche auch sonst vorkommende Bildungen zurückzuführen sein, wobei aber die Frage offen bleibt, um welche es sich handelt. Irgend etwas, was an die Stimmbänder der Vertebraten erinnert, ist jedenfalls nicht vorhanden. Wie die dünne Ventralhaut des Kopfes, welche ebenfalls als schwingende Membran in Anspruch genommen wurde,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

durch einen Luftstrom in Bewegung gesetzt werden könnte, ist nicht recht ersichtlich.

Auch von diesen Anschauungen kann also als unbefriedigend Abstand genommen werden.

Die Entstehung des Tones durch rhythmische Unterbrechung eines Luftstromes.

Nachdem die Teilnahme der Mundwerkzeuge, insbesondere des Rüssels, an der Tonerzeugung abgelehnt werden konnte, brauchte bei der weiteren Beobachtung auf sie keinerlei Rücksicht mehr genommen werden. Der zu untersuchende Falter wurde nun schräg nach oben so gehalten, daß die Mundöffnung nahezu horizontal lag, und dann die beiden Rüsselhälften durch eine leichte Pinzette auseinandergesperrt. Bei günstigem Lichteinfall kann man dann die Vorgänge an der Mundöffnung sehr leicht überblicken. Bringt man nun den Falter durch vorsichtiges Drücken zum Schreien, so sieht man jedesmal mehr oder weniger ausgiebig vor der Mundöffnung etwas schaumige Flüssigkeit hervortreten und wieder verschwinden. Diese Flüssigkeit tritt aber nicht während des Schreies hervor, sondern gewöhnlich nach demselben. Man kann dabei sehen, daß ihr Auftreten zeitlich zusammenfällt mit dem schwächeren Nachlaut des eigentlichen Schreies. Während des Schreies wird etwaige vor der Mundöffnung befindliche Flüssigkeit sofort aufgesogen.

Trägt man durch einen Horizontalschnitt mit dem Rasiermesser bei einem recht lebhaften Falter die Decke der Kopfkapsel zwischen den Augen ab, so kann man auch die Vorgänge im Inneren ganz gut verfolgen. Man sieht fast den ganzen vorderen Teil der Kopfkapsel erfüllt von dem dicken muskelüberzogenen Pharynx; von ihm gehen, abgesehen von anderen weniger auffälligen, zwei kräftige Muskelbündel schräg nach hinten und außen, die als Dilatatoren des Pharynx fungieren. Schreit nun der Falter, so kontrahieren sich die Pharyngodilatatoren, und gleichzeitig wölbt sich unter ihrem Zuge die Pharynxdecke empor, um dann sofort wieder niederzusinken. Dieses abwechselnde Spiel von Erweiterung und Kollabieren des Pharynx kann man bei jedem Schrei deutlich beobachten. Zeitlich fällt die Erweiterung mit der lauteren, der Kollaps mit der schwächeren Komponente des Schreies, dem Nachlaute, zusammen.

Um nun erörtern zu können, ob Einrichtungen womöglich spezifischer Natur sich am *Acherontia*-Kopfe finden, durch welche die

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Tonerzeugung ermöglicht wird, ist es erforderlich, sich etwas über den Bau desselben zu orientieren. Dies geschah zunächst am aufpräparierten Kopfe und am Macerationspräparat. Außerdem wurde ein in Celloidin eingebetteter Kopf in eine sagittale Schnittserie zerlegt, nach dem für diesen Zweck etwas veränderten Seydel'schen

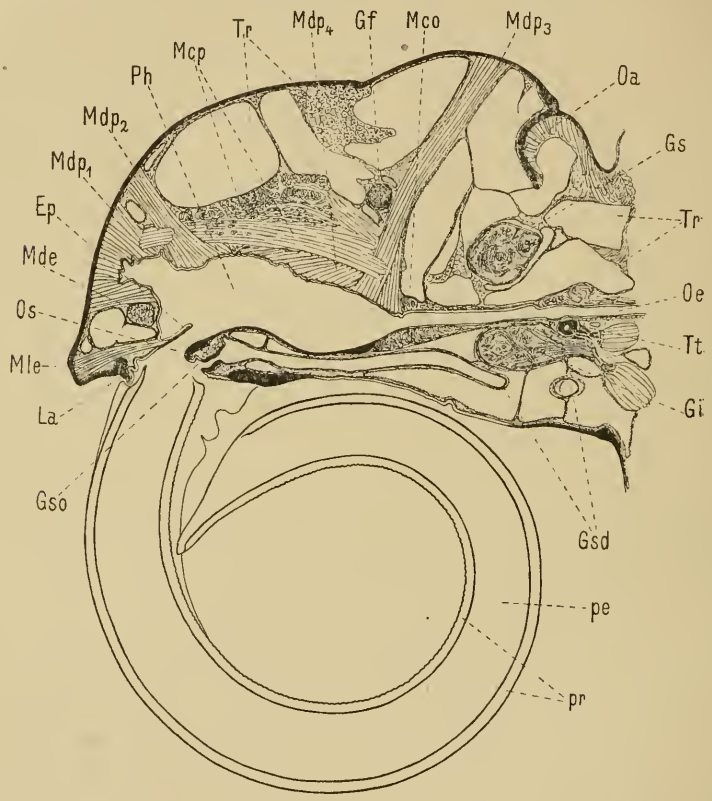

Fig. A. Längsschnitt durch den Kopf von *Acherontia atropos* L.

Der Schnitt ist gegen die mediane Sagittalebene ein wenig geneigt; er ist nach benachbarten Schnitten wenig, der Umriß des Rüssels nach dem Totalpräparat größtenteils ergänzt; Schuppen und Haare sind weggelassen.

Ep Epipharynx. *Gf* Frontalganglion. *Gi* Unterschlundganglion. *Gs* Oberschlundganglion. *Gsd* Ausführgang der Speicheldrüse. *Gso* Mündung der Speicheldrüse. *La* Oberlippe. *Mco* M. constrictor oesophagi. *Mcp*$_1$ u. *Mcp*$_2$ M. constrictor pharyngis. *Mdp*$_1$ u. *Mdp*$_2$ Mm. dilatatores pharyngis anteriores. *Mdp*$_3$ M. dilatator pharyngis posterior medialis (angeschnitten). *Mdp*$_4$ M. dilatator pharyngis posterior lateralis (angeschnitten). *Mde* M. depressor epipharyngis. *Mle* M. levator epipharyngis. *Oa* Occipitalapodem (mit ansitzendem Jugularmuskel). *Oe* Ösophagus. *Os* Mundöffnung. *Ph* Pharyngealhöhle. *Pe* Hohlraum des Rüssels. *Pr* Doppelwand des Rüssels. *Tr* Tracheenstämme und -erweiterungen, teilweise tangential. *Tt* Tentorium.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Gelatineverfahren aufgeklebt und mit Delafield'schem Hämatoxylin und Orange G gefärbt.

Für die vorliegende Frage kommen naturgemäß besonders die der Medianebene genäherten Schnitte in Frage, und auf diese kann sich die Besprechung in der Hauptsache beschränken.

Auf dem Übersichtsbilde (Fig. A), welches nach den benachbarten Schnitten sowie nach dem Totalpräparat etwas ergänzt ist, erkennt man gut, wie der kurze und dicke Rüssel ziemlich fest mit der Kopfkapsel dadurch verbunden ist, daß die Oberlippe in eine Furche auf der Rüsseloberseite eingreift. Die Dorsalseite der Oberlippe ist dick und fest chitinisiert, die Ventralseite ist dünner und weich, erst in der Höhe der Mundöffnung verdickt sie sich wieder zu einem kräftigen Epipharyngealsclerit. Dieser erscheint im Sagittalschnitt als schmale weit vorspringende Chitinduplikatur, welche ventral verdickt, dorsal weich ist. Das Totalpräparat (Fig. B) zeigt

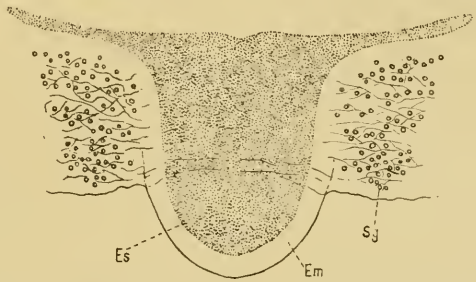

Fig. B. Munddach von der Ventralseite gesehen.
Es Epipharyngealsclerit. *Em* weicher Randteil des Epipharynx.
Sg Geschmacksorgane.

bei der Aufsicht auf den Epipharyngealsclerit, daß derselbe eine etwa parabolisch zugerundete Platte ist, die seitlich in zwei kurze Fortsätze ausgezogen ist. Sie liegt vollständig frei in dem dünnen Chitin des Munddaches und ist daher sehr geeignet, durch passende Bewegung den Mund zu öffnen oder zu verschließen. Ein feiner Rand dünneren Chitins dürfte die Dichtung des Verschlusses wesentlich unterstützen. Hinter dem Epipharynx liegt eine starke Erweiterung des Vorderdarmes, der Pharynx, den ich für identisch mit der „Passerini'schen Höhle" der Autoren halte. Seine chitinige Auskleidung ist auf der Unterseite sehr kräftig, im Schnitt etwa die Dicke des Epicraniums erreichend, im Totalpräparat als starre gelbbraune Platte hervortretend. Dorsal ist die Wand des Pharynx dünn chitinisiert und weich, bei kollabierter Pharyngealhöhle vielfach ge-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

fältelt. Kurz hinter dem Caudalrande der ventralen Stützplatte verengert sich der Pharynx zu dem schlanken, von einer dünnen Chitinmembran ausgekleideten Ösophagus. Im Medianschnitte fällt unter der Basis des Pharynx noch eine dünnwandige Spalte auf, welche den Eindruck erwecken könnte, als ob unter dem Vorderdarme noch eine weitere Höhle gelegen sei. Der Vergleich mit den anschließenden Schnitten zeigt, daß es sich nur um den längsgetroffenen unpaaren Ausführungsgang der Speicheldrüsen handelt. Derselbe ist ein dünnes Chitinrohr und mündet ventral von dem verdickten Vorderrande der Pharyngealplatte mit einem besonderen, aus starren Chitinteilen gebildeten Verschlußmechanismus. Von Muskeln treten besonders die längsgetroffenen Bündel der Pharynxheber hervor, welche in mehreren Partien (Mdp_1 u. Mdp_2) vorn am Epicranium entspringen und auf der Dorsalseite des Pharynx inserieren. Die für die Tonerzeugung wichtigeren Bündel (Mdp_3 u. Mdp_4), welche lateral bis fast zur Mitte vom hinteren Teile des Epicraniums in zwei Partien entspringen, sind nur angeschnitten. Die Decke des Pharynx überziehen, sich überkreuzend und vielfach durchflechtend, die constrictorischen Pharynxmuskeln. Am Übergang des Pharynx in den Ösophagus wird dieser von einem kleinen Ringmuskel umgeben. Ebenso findet sich an der Mundöffnung ein Ringmuskel; vom Epipharynx zum Clypeus verläuft ein zur Gruppe der Pharynxheber gehöriger Muskel. Starke Tracheenstämme umgeben blasenartig erweitert die genannten Organe und füllen den Raum zwischen ihnen, dem Zentralnervensystem und der Kopfkapsel größtenteils aus, auf diese Weise beträchtliche Verschiebungen der einzelnen Teile gegeneinander, wie sie bei einer starken Bewegung des Pharynx in Frage kommen, außerordentlich erleichternd.

Die beschriebenen Verhältnisse stimmen im wesentlichen überein mit denjenigen, welche für andere Schmetterlinge angegeben werden (Berlese, fig. 417 u. 495 für *Protoparce*, fig. 593 für *Pieris*). Auffällig ist nur die verhältnismäßig viel stärkere Entwicklung des Epipharynx, der bei *Acherontia* als großes Segel vom Munddache herabhängt, während er bei jenen nur als kleine Falte sich findet; ob, wie aus den Abbildungen hervorzugehen scheint, bei schwacher Ausbildung des Epipharynx auch dessen Heber fehlt, mag dahingestellt bleiben.

Die Funktion des gesamten pharyngealen Mechanismus ist leicht ersichtlich. Werden die Heber des Pharynxdaches (*Mdp*) kontrahiert, so vergrößert sich das Volumen des Pharynx ganz be-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

trächtlich. Durch Verschluß des Ösophagus (*Mco*) wird die so erzielte Saugwirkung auf die Mundöffnung (*Os*) beschränkt, und der Falter ist imstande, durch den dicht anschließenden Rüssel Flüssigkeiten in die Pharyngealhöhle aufzusaugen. Kontrahiert er nunmehr den Senker des Epipharynx (*Mde*), so verschließt der Epipharynx die Mundöffnung, und bei einer Zusammenpressung des Pharynxdaches (*Mcp*) wird der Inhalt des Pharynx durch die geöffnete Mündung des Ösophagus in den Ösophagus und weiter in den Speichermagen befördert.

Ebenso kann der Falter auch aus dem Darmtracte Stoffe durch den Mund herauspressen, was insbesondere für Luft, die beim Ausschlüpfen oder beim Saugakte aufgenommen wurde, in Frage kommt. Nach Verschluß der Mundöffnung (*Mde*) wird dann durch Erweiterung der Pharynxhöhle (*Mdp*) der Darminhalt vorgesogen. Wenn nun der Ösophagus abgesperrt wird (*Mco*), so würde durch den Innendruck bei der Zusammenziehung der Pharyngoconstrictoren (*Mcp*) der Epipharynx wieder vor die Mundöffnung gepreßt werden und den Ausweg versperren; dem wirkt der Heber des Epipharynx (*Mle*) entgegen, welcher ihn zurückzieht und so die Mundöffnung passierbar erhält.

Macht der Falter derartige Saugbewegungen, ohne daß eine Nahrungsflüssigkeit in den Rüssel aufgenommen werden kann, so ist es naturgemäß Luft, welche durch die Mundöffnung streicht. Durch den eintretenden Luftstrom wird der Epipharynx aufwärts gepreßt, durch den Depressormuskel abwärts gedrückt. Bei geeigneter Kräfteverteilung zwischen der Tätigkeit des Pharynxerweiterers (*Mdp*) und des Epipharynxsenkers (*Mde*) wird nun leicht der Fall eintreten, daß abwechselnd die eine oder die andere Kraftwirkung überwiegt; dabei würde also der Epipharynx derart bewegt, daß er bald die Mundöffnung verschließt, bald wieder freigibt. Und diese rhythmische Unterbrechung des eintretenden Luftstromes ist es, welche, wie bei der Seebeck'schen Sirene, die Schallwellen erzeugt.

Wenn dagegen der Falter Luft ausstoßen will, so muß der Epipharynx durch seinen Heber dauernd hochgehalten werden, da er sonst dem austretenden Luftstrome den Weg versperren würde. Dabei kann der Epipharynx so hoch gehalten werden, daß die Luft nur zischend herausfährt, oder er kann durch die vorbeistreichende Luft noch etwas getroffen werden und durch die Wechselwirkung seiner Elastizität und des Luftdruckes in Schwingung versetzt werden. Auch so würden Schallwellen entstehen können, doch wäre

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

anzunehmen, daß dieselben schwächer sein würden; und das hat die direkte Beobachtung ja auch ergeben.

Eine Vorstellung, wie der Tonapparat des Totenkopfs arbeitet, gewinnt man am leichtesten durch einen Versuch, den man jederzeit an sich selbst leicht wiederholen kann.

Läßt man bei sonst geschlossenem Munde zwischen den Lippen eine enge Spalte frei und läßt durch diese die Atemluft passieren, so entsteht bei Aspiration wie bei Exspiration, insbesondere wenn die Lippen etwas angefeuchtet sind, ein schriller zischender Klang, der große Ähnlichkeit mit dem nur etwas rauheren Schrei des Totenkopfes hat. An Stelle der Aspiration, also Thoraxerweiterung, kann man zweckmäßig bei sistierter Atmung oder bei Abschluß der Mundhöhle gegen den Pharynx eine Erweiterung der Mundhöhle durch Depression des Mundbodens treten lassen, also eine gewöhnliche Saugbewegung machen; der Effekt bleibt der gleiche. Hält man schließlich noch eine Hand geschlossen horizontal mit Daumen und Zeigefinger gegen die Oberlippe gedrückt und die andere daran anschließend, also Daumen und Zeigefinger gegen den kleinen Finger der oberen Hand gepreßt, so vor den Mund, daß eine Art von Schalltrichter gebildet wird, so hört man bei jeder Depression, weniger bei der Elevation des Mundbodens, überraschend laute Töne, die je nach der Geschwindigkeit der Bewegung und der Spaltbreite sowie nach der Stellung der beiden Hände stärker oder schwächer werden.

Genau nach dem gleichen Prinzip entsteht der Ton beim Totenkopfe. Die Spalte zwischen den beiden Lippen entspricht hier dem Spalt zwischen dem Vorderrande des Pharynxbodens und dem Epipharynx. Die Mundhöhle vertritt die Pharyngealhöhle, die vorgehaltenen Hände den Saugrüssel. Der Ton wird im Versuche durch die Wechselwirkung zwischen innerem Unterdruck und der Elastizität bzw. der Anspannung der Lippenränder erzeugt, wie dort durch das abwechselnde Überwiegen von Epipharynxspannung und Saugwirkung. Die Feuchtigkeit dient in beiden Fällen nur zur Vervollständigung des Verschlusses.

Der Versuch zeigt auch sehr schön, wie kleine Veränderungen am Tonapparate schon von beträchtlichem Einflusse auf die Art des Tones sein können. Das gleiche gilt natürlich auch für den Stimmapparat des Totenkopfs. Kleine morphologisch bedeutungslose Verschiedenheiten am Bau der Mundöffnung und des Epipharynx können die Fähigkeit zur Tonerzeugung beträchtlich herabsetzen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

oder gar völlig unterbinden. Einem der von mir gezogenen Falter ging die Fähigkeit zu schreien ab, obwohl irgendein anatomischer Grund dafür nicht aufzufinden war. Auch geringe Verschiedenheiten in der Form und der Haltung des Rüssels müssen zu verschiedenen Raumverhältnissen des Schalltrichters führen, und so auch zur Erzeugung verschiedener Töne, wie man das einmal beim allmählichen Aufrollen des Rüssels an demselben Tiere beobachten kann und wie es wohl auch weitgehend für die Ungleichheit der Stimmen verschiedener Falter verantwortlich zu machen ist.

Die Ausstoßung der aufgenommenen Luft erfolgt mehr oder weniger gewaltsam zwischen den einzelnen Schreien, und der hierdurch bedingte Nachklang des Schreies ist demgemäß mehr oder weniger hörbar. Es ist nun selbstverständlich, daß man den an sich kurzen Nachklang verlängern kann, wenn man mehr Luft durch den Mund heraustreten läßt. So gelang es Landois, durch künstliche Aufblähung eines Falters und nachheriges Ausdrücken der Luft einen andauernden kontinuierlichen Ton zu erzielen, den ich danach für einen künstlich ausgedehnten Exspirationston, nicht für ein Äquivalent des Haupttones halte, wie Landois, es meinte. Dieser Versuch glückt aber nur dann, wenn der Falter, vielleicht wegen Mattigkeit, keine Inspirationsbewegung macht. Wenn von Cobelli der Landois'sche Versuch nicht wiederholt werden konnte, so dürfte das daran liegen, daß der Falter während der Kompression seines luftgefüllten Speichermagens noch Inspirationsbewegungen versuchte und so den Ton von Zeit zu Zeit unterbrach: ob Cobelli dabei den unterbrochenen Exspirationston oder die einzelnen Inspirationstöne hörte, läßt sich aus seiner Beschreibung nicht mit Sicherheit ermitteln, doch scheint das letztere der Fall zu sein.

Als Ergebnis der bisherigen Betrachtungen ergibt sich nunmehr das Folgende:

Der Laut, welchen der Totenkopf von sich geben kann, ist eine echte Stimmäußerung. Er entsteht bei einer dem Saugakte entsprechenden Tätigkeit des Pharynx durch rhythmische Unterbrechung eines Luftstromes, der zwischen Außenwelt und Pharynxhöhle kursiert. Die Luft wird durch den engen Spalt zwischen Epipharynx und Pharynxboden hindurchgesogen und dabei durch eine der Funktion der Zunge in einer Zungenpfeife vergleichbare Bewegung des Epipharynx

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

in tönende Schwingungen versetzt. Der Rüssel ist nur als Schallverstärker beteiligt.

Schließlich wäre noch den Gründen nachzugehen, weshalb von unseren heimischen Schmetterlingen allein der Totenkopf zu einer Tonerzeugung befähigt ist. Die anatomische Untersuchung hat in dieser Richtung nur einen Anhaltspunkt gegeben, nämlich den etwas abweichenden Bau des Epipharynx, und es ist sehr wohl möglich, daß gerade die bedeutendere Größe des Epipharynx als anatomische Vorbedingung für die Schreifähigkeit in Frage kommt. Immerhin ist mit der Möglichkeit zu rechnen, daß auch noch andere Faktoren dabei eine Rolle spielen. Vielleicht kann der Vergleich mit ausländischen, ebenfalls stimmbegabten Schwärmern, wie *Amphonyx* (Japha, 1905), hierüber Aufklärung geben.

Erwähnt sei, daß auch von anderen einheimischen Schwärmern angegeben wird, daß sie gelegentlich der Stimme des Totenkopfs ähnliche Töne erzeugen können, so von *Prot. convolvuli* L. (Krüger, 1877; Rudow, 1896); *Sph. ligustri* L. (Krüger, 1877; Demaison, 1888; Rudow, 1896; ter Haar, 1902); *Sph. pinastri* L. (Krüger, 1877); *Sm. populi* L. (Cowl, 1901); *Dil. tiliae* L. (Krüger, 1877), *Choer. elpenor* L. (Krüger, 1877); *Deil. euphorbiae* L. (Krüger, 1877); *D. nerii* L. (Huwe nach Schenkling-Prévot, 1897).

Die Zuverlässigkeit dieser doch recht spärlichen Angaben vorausgesetzt, bieten sie nur geringes Interesse; denn es läßt sich nicht mehr feststellen, ob zufällige anatomische Abweichungen im Bau des Mundes die Grundlage für diese besondere Begabung boten. Nur die Angabe Huwe's, daß bloß frischgeschlüpfte Oleanderschwärmer schreien könnten, läßt die Vermutung zu, daß zu einer Zeit, wo das Chitin noch nicht völlig erhärtet ist, unter dem Einflusse von Saugbewegungen Verhältnisse zustande kommen können, welche die Tonerzeugung ermöglichen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Literaturverzeichnis.

ABICOT, Lettre rélative à la stridulation du Sphinx atropos, in: Ann. Soc. entomol. France (2), 1843, Vol. 1, Bull., p. L.

v. AIGNER-ABAFI, L., Acherontia atropos L., III. Die Stimme, in: Ill. Ztschr. Entomol., Vol. 4, 1899, p. 289—290, 337—338, 355—356.

—, Az Acherontia hangja, in: Rovartani Lapok, Vol. 7, köt., H. 7, 1900, p. 133—137. (Mir nicht zugänglich.)

ANDERSON, J., Sound-producing larvae, in: Entomologist, Vol. 18, 1885, p. 324—325.

—, Stridulation of Acherontia atropos, ibid., Vol. 19, 1886, p. 248—249.

B[ENNET], A. W., The sound produced by the Death's Head Moth, in: Amer. Natural., Vol. 7, 1873, p. 173—174. (Ref. v. MOSELEY.)

BERLESE, A., Gli Insetti, Vol. 1, Milano 1909, p. 704—705.

BORDAN, ST., . . ., in: Rovartani Lapok, Vol. 4, 1897, p. 179. (Zit. nach AIGNER; mir nicht zugänglich.)

BURMEISTER, H., Handbuch der Entomologie, Vol. 1, Abschn. 3, Kap. 5, Von den Lauten und der Stimme, welche gewisse Kerfe hören lassen, Berlin 1832, p. 506—515 (514—515).

—, Des sons que produisent certains Insectes, in: Rev. entomol., Vol. 1, Strasbourg 1833, p. 161—174 (172—174). (Übersetzung von BURMEISTER, 1832.)

CAPRONNIER, J.-B., Observations sur l'Acherontia atropos, in: Ann. Soc. entomol. Belg., Vol. 10, 1866, CR., p. XVI—XVII.

CHAPMAN, T. A., The cry of Acherontia atropos, in: Entomol. Record, Vol. 13, 1901, p. 127—128.

CHAVANNES, AUG. [Opinion sur le cri du Sphinx Atropos], in: Act. Soc. helv. Sc. nat., 17. Sess., Genève 1832, p. 93—94.

COBELLI, R., Le stridulazioni dell' Acherontia atropos L., in: Verh. zool.-bot. Ges. Wien, Vol. 52, 1902, p. 572—574.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Cowe, E. M., Stridulation of Smerinthus populi, in: Entomol. Record, Vol. 13, 1901, p. 164.

Degeer, K., Abhandlungen zur Geschichte der Insekten, aus dem Französ. übersetzt und mit Anmerk. herausgeg. von J. A. E. Götze, Vol. 2, 1, Nürnberg 1778, p. 174.

Donisthorpe, H., The cry of Acherontia atropos, in: Entomol. Record, Vol. 12, 1900, p. 350.

Dugès, A., Traité de physiologie comparée, Vol. 2, Paris 1838, p. 225 bis 227.

Dunning, J. W. [The sound produced by Acherontia Atropos], in: Trans. entomol. Soc. London, 1872, Proc., p. XXVIII. (Ref. über Moseley.)

Duponchel, Compte rendu des expériences faites chez M. Duponchel par plusieurs membres de la Société à l'effet de découvrir l'organe du cri dans le Sphinx à tête de mort (Acherontia Atropos), in: Ann. Soc. entomol. France, Vol. 8, 1839, p. 59—65.

Eckstein, K., Die Schmetterlinge Deutschlands, Vol. 2, 1915.

Edwards, H., Notes on noises made by Lepidoptera, in: Insect Life; U. S. Dep. of Agriculture, Period. Bull., Vol. 2, Washington 1889 bis 1890, p. 11—15.

[Engramelle], Papillons d'Europe, peints d'après nature [par Ernst, décrits par Engramelle], Sec. Part., Vol. 3, Paris 1782, p. 84—85.

Ghiliani, V., Renseignements sur la stridulation du Sphinx Atropos, in: Ann. Soc. entomol. France (2), 1844, Vol. 2, Bull., p. LXXII—LXXV.

Gillmer, M., Etwas über die Stimme des Totenkopfes (Literatur-Bericht), in: Entomol. Ztschr., Jg. 16, 1902—1903, p. 94—95.

Girard, M., Les métamorphoses des Insectes, Paris 1866, p. 234.

— [Notes sur le cri du Sphinx (Acherontia) Atropos], in: Ann. Soc. entomol. France (5), Vol. 3, 1873, Bull., p. CXCIII et CCXXI.

— [Note sur l'organe producteur du cri du Sphinx (Acherontia) atropos], in: Pet. Nouv. Entomol., Vol. 1, 1875, p. 476.

Godart, J.-B., Histoire naturelle des Lepidoptères ou papillons de France, Vol. 3, Crépusculaires, Paris 1821, p. 17—19.

Goureau, Essai sur la stridulation des Insectes, in: Ann. Soc. entomol. France, Vol. 6, 1837 p. 31—72.

—, Notes sur la stridulation du Sphinx atropos, ibid., Vol. 9, 1840, p. 125—128.

Grützner, P., Physiologie der Stimme und Sprache, in: Hermann, L., Handb. Physiol., Vol. 1, Teil 2, 1879, p. 153.

ter Haar, D., Sphinx ligustri kan somtijds geluid voortbrengen, in: Entomol. Ber. uitgegev. door d. Nederl. entomol. Vereen., No. 7, 1902, p. 42—43.

Haase, E., Die Töne der Schmetterlinge (Vortrag, ref. von H. Steinert), in: Corresp.-Bl. entomol. Ver. Iris Dresden, Vol. 1, 1884—1888, p. 113—114.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

HEYLAERTS, in: Versl. 47. Zomerverg. Ned. entomol. Vereen., 1893, p. XXVII (mir nicht zugänglich, zitiert nach Ref. von BERTKAU, in: Arch. Naturg., Jg. 60, Bd. 2, p. 165).

HEYMONS, R., Vielfüssler, Insecten und Spinnentiere, in: BREHM's Tierleben, 4. Aufl., Vol. 2, 1915, p. 284.

VAN DER HOEVEN, J., Quelques mots sur le cri que fait entendre le Sphinx (Acherontia) Atropos, in: Tijdschr. Entomol. Nederl. Vereen., Vol. 2, 1859, p. 117—122.

HUBER, Nouvelles Observations sur les Abeilles, Vol. 2, Genève 1804, p. 300.

JAPHA, A., Über tonerzeugende Schmetterlinge, in: Schrift. phys.-ökon. Ges. Königsberg i. Pr., Jg. 46 (1905), 1906, p. 132—136.

JOHNSON, E. A., On the mode in which Acherontia Atropos makes its noise, in: Entomologist, Vol. 2, 1864—1865, p. 325.

KIRBY, W. und W. SPENCE, Einleitung in die Entomologie (übersetzt von OKEN nach der 3. Aufl.), Vol. 2, Stuttgart 1824, p. 438—439.

—, An Introduction to Entomology, 7. ed., London 1858, p. 493.

KOLBE, H. J., Die Stimme des Todtenkopfschmetterlings, Acherontia atropos, in: Naturw. Wochenschr., Vol. 6, 1891, p. 197—198.

KRÜGER, R., Über die Lautäusserungen und Tonapparate der Insekten, in: 7. Jahresber. naturw. Ver. Magdeburg, 1877, p. 107—121.

LABOULBÈNE, ALEX., Observations sur le bruit particulier ou cri du Sphinx atropos, et sur un organe situé à l'articulation de la jambe et de la cuisse chez cet insecte Lépidoptère, in: Ann. Soc. entomol. France (5), Vol. 3, 1873, p. 537—541.

— [Remarque à un article: On Stridulation in the genus Acherontia par M. A.-H. SWINTON], ibid. (5), Vol. 7, 1877, Bull., p. LV (Bibliogr. Note zu SWINTON, 1877).

LANDOIS, H., Die Ton- und Stimmapparate der Insekten in anatomisch-physiologischer und akustischer Beziehung, in: Z. wiss. Zool., Vol. 17, 1867, p. 105—186 (159—162).

—, Thierstimmen, Freiburg i. Br. 1874 (p. 89—92).

LINNÉ, C., Systema naturae, ed. 13, Vol. 1, Pars 5, Lipsiae 1788, p. 2378.

MAITLANT, R. T., Over het geluid van Acherontia Atropos, in: Tijdschr. Entomol., Vol. 5, 1862, p. 20—21.

MOSELEY, H. N., On the sound made by the Death Head Moth Acherontia atropos, in: Nature, Vol. 6, 1872, p. 151—153.

MUÓR, F., On the stridulating organ of a Sphingid from Larat, in: Proc. Hawaii entomol. Soc., Vol. 2, 1909, p. 12—13. (Mir nicht zugänglich.)

NEWMAN, E., Life-history of Acherontia Atropos (Death's-head Hawk-moth), in: Entomologist, Vol. 2, 1864—1865, p. 280—285.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

v. Nordmann, A., Bericht an die Kaiserliche Akademie der Wissenschaften über die Entdeckung des Stimmapparats bei dem Todtenkopfschwärmer (Sphinx oder Acherontia Atropos), in: Bull. sc. Acad. Sc. St. Pétersbourg, Vol. 3, 1838, p. 164—168.

— [Note sur le siège de l'organe de la voix du papillon à tête du mort] ibid., p. 164—193.

—, Über die Entdeckung des Stimmapparats bei dem Todtenkopfschwärmer (Sphinx atropos), in: Neue Notizen Geb. Natur- Heilkunde (Froriep), Vol. 5, 1838, p. 231. (Ref. nach Nordmann, in: Bull. sc. Acad. Pétersbourg, 1838.)

—, Stimmapparat bey Sphinx atropos, in: Isis (Oken), Jg. 1839, p. 641 bis 643. (Ref. nach Nordmann, ibid.)

—, Papillon à tête du mort, in: L'institut, Vol. 6, Paris 1838, p. 351 bis 352. (Übersetzung von Nordmann.)

Oken, Allgemeine Naturgeschichte, Vol. 5, Abth. 3, Stuttgart 1836, p. 1086.

Pagenstecher, H. A., Allgemeine Zoologie, Theil 3, Berlin 1878, p. 138—139.

Pâris, Note sur le cri particulier du Sphinx Atropos, in: Ann. Soc. entomol. France (2a), Vol. 4, 1846, Bull., p. CXII—CXIII.

Passerini, C., Note sur le cri du Sphinx tête de mort (Extrait d'une Lettre de M. Duponchel), in: Ann. Sc. nat., Vol. 13, 1828, p. 332—334.

—, Bemerkung über das Schreien des Sphinx Atropos (aus einem Briefe des Herrn Duponchel), in: Ztschr. organ. Phys. (Heusinger's), Vol. 2, 1828, p. 442—443. (Übersetzung von Passerini, in: Ann. Sc. nat., 1828).

—, Bemerkung über das Geschrey von Sphinx atropos, in: Isis (Oken), Jg. 1830, p. 206. (Ref. nach Passerini, in: Ann. Sc. nat., 1828.)

—, Bemerkung über das Schreien des Sphinx atropos. Auszug eines Briefs Hrn. Duponchels vom 21. Febr. 1828, in: Entomol. Arch. (Thon), Vol. 2, 2, 1830, p. 62—63. (Übersetzung von Passerini, in: Ann. Sc. nat. 1828.)

Pearce, W. T., Stridulation of pupae of Acherontia atropos, in: Entomologist, Vol. 19, 1886, p. 44.

Preston, T. A., The mode in which Acherontia atropos makes its noise ibid., Vol. 3, 1866—1867, p. 4.

Prochnow, O., Die Lautapparate der Insekten, in: Intern. entomol. Ztschr. Guben, Jg. I, 1907, Berlin 1908, p. 139—147.

—, Die Organe zur Lautäusserung, in: Schröder, Chr., Handb. Entomol., Jena 1912, Vol. 1, p. 61—75.

Raddon, W. [The noise produced by Acherontia atropos], in: Trans. entomol. Soc. London, Vol. 2, 1837—1840, Proc., p. LXXVI.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

DE RÉAUMUR, M., Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes, Vol. 1, Mém. 7, Paris 1734, p. 294—295; Vol. 2, Mém. 7, Paris 1736, p. 289—293.

REDLICH, H., Acherontia atropos und seine Stimme, in: Entomol. Ztschr., Jg. 3, 1889—1890, p. 130—131.

REUTER, E., Über den „Basalfleck" auf den Palpen der Schmetterlinge, in: Zool. Anz., Jg. 11, 1888, p. 500—503.

REUTER, O. M., Om stridulationsförmågan hos Lepidoptera (1875), in: Med. Soc. Fauna Flora Fennica, Vol. 1, 1876, p. 133—134.

—, Stridulationsfähigkeit der Falter, in: Deutsch. entomol. Ztschr., Jg. 20, Heft 3 (Entomol. Monatsbl., Jg. 1), 1876, p. 53—54.

—, On sounds produced by Lepidoptera, in: Entomol. monthl. Mag., Vol. 13, 1877, p. 229—230 (übers. von A. TR. ROCHEBRUNE).

DE ROCHEBRUNE, A. TREMEAN, Observations sur le cri du Sphinx Atropos ou Tête de Mort, in: Act. Soc. Linn. Bordeaux, Vol. 5, 1832, p. 120—122.

DE ROCHEBRUNE, T., Rectification [relative au cri du Sphinx (Acherontia) atropos], in: Pet. Nouv. Entomol., Vol. 1: 1875, p. 472.

DE ROO VAN WESTMAAS, E. A., Quelques observations sur le cri que fait entendre le Sphinx (Acherontia) Atropos, in: Tijdschr. Entomol. Nederl. Vereen., 1860, D. III, p. 120—124.

RÖSEL VON ROSENHOF, A. J., Insecten-Belustigung, Th. 3, 1. u. 2. Suppl.-Tab., Nürnberg 1755, p. 16.

—, De natuurlyke Historie der Insecten, Vol. 3, Haarlem en Amsterdam 1764—1768, p. 16.

ROSSI, P., Sulla Farfalla a testa di morto (Sphynx Atropos LINN.), Opuscoli scelti, Vol. 5, 1782, p. 173—188.

ROSSIUS, P., Fauna etrusca. Vol. 2, Liburni 1790, p. 161.

ROSSI, P., Mantissa Insectorum, Vol. 2, Pisis 1794, p. 13—14.

ROTH, C. D. E., Om stridulationen hos Acherontia atropos LIN., in: Entomol. Tidskr., Jg. 13, 1892, p. 250.

RUDOW, Die Töne, welche Insekten hervorbringen, in: Insektenbörse, Jg. 13, 1896, p. 79—81.

S., J., Du cri du Sphinx atropos, in: Feuill. jeun. Natural., II. Ann., 1872, p. 13.

S(CHENKLING)-P(RÉVÔT). Entomologische Mitteilungen, 2, in: Insektenbörse, Jg. 14, 1897, p. 16.

—, Die Stimme von Acherontia atropos, ibid., Jg. 14, 1897, p. 196.

SCHRÖTER, J. S., Zweites Schreiben an den Hrn. Hofr. SCHREBER über die Todtenkopfsraupe bey Weimar, in: Naturforscher, 1785, Stk. XXI, p. 66—83.

SNELLEN VAN VOLLENHOVEN, S. C. [Over het geluid bij Acherontia atropos], in: Tijdschr. Entomol., Jg. 11 (2), Vol. 3, p. 12—13. (Ref. über LANDOIS, 1867.)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Stephan, J., Tonerzeugende Schmetterlinge, in: Natur, Vol. 3, 1912, p. 117—119.

Swinton, A. H., On stridulation in the genus Acherontia, in: Entomol. monthl. Mag., Vol. 13, 1876—1877, p. 217—220.

—, On the stridulation of Acherontia, ibid., Vol. 17, 1880—1881, p. 238.

Taylor, W. H., Acherontia atropos and its power of squeeking, in: Entomologist, Vol. 3, 1866—1867, p. 3—4.

Tennent, J. E., Natural history of Ceylon, London 1861, p. 427.

[Tutt, J. W., The cry of Acherontia atropos], Krit. Ref. über Cobelli, 1903, in: Entomologist's Record, Vol. 15, 1903, p. 24.

Vallot, J. (Sur le cri du Sphinx Atropos), in: Institut, Vol. 2, 1834, p. 7.

Voelschow, A., Beobachtungen über tonerzeugende Schmetterlinge, Puppen und Raupen, in: Entomol. Jahrb., Jg. 7, 1897, p. 146—149.

Wagner, R., Vergleichend-Anatomische Bemerkungen, 1. Ueber die eigentümliche Stimme des Todtenkopfes (Sphinx s. Acherontia Atropos) und deren Ursprung, in: Arch. Anat. Physiol., 1836, p. 60—62.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Systematik, Geographie und Biologie der Tiere

Jahr/Year: 1920

Band/Volume: 42

Autor(en)/Author(s): Prell Heinrich

Artikel/Article: Die Stimme des Totenkopfes (Acherontia atropos L.). 235-272