

Ann. Naturhist. Mus. Wien	92	B	99–112	Wien, 30. Juli 1991
---------------------------	----	---	--------	---------------------

Die Augenmuster auf den Hinterflügeln der Gattung *Smerinthus* (Lepidoptera: Sphingidae) und ihre Evolution

VON STANISLAUS KOMAREK¹⁾

(Mit 18 Figuren)

Manuskript eingelangt am 14. März 1989

Zusammenfassung

Resultate einer Untersuchung der Augenmuster bei den Arten der Gattungen *Smerinthus*, *Paonias* und *Pachysphinx* (Sphingidae), sowie auch einiger Hybriden, werden vorgelegt. Bei den Augenmustern wurde die Beteiligung der „normalen“ Flügelzeichnungskomponenten an deren Entstehung und der Grad ihrer Entwicklung berücksichtigt. Die Augenzeichnungen von verschiedenen Vertretern der Gattungen *Smerinthus* und *Paonias* wurden untereinander verglichen, mit dem Ziel, den möglichen Weg der Evolution dieser Zeichnungen aus dem „normalen“ Flügelmuster zu verfolgen.

Der wahrscheinliche Weg der Entstehung der Augenmuster bei der Gattung *Smerinthus* (aus den ursprünglichen zwei im distalen Hinterflügelbereich liegenden Querbinden und dem dunklen Flügelrandsaum) wird beschrieben und abgebildet. Die Anfangsphasen dieser Entwicklung verliefen mit höchster Wahrscheinlichkeit ohne eine selektive Wirkung der Prädatoren (Kleinvögel), weil die abschreckende Wirkung der Augenzeichnungen erst dann einsetzen kann, wenn sie mindestens zum Teil ihre endgültige Gestalt angenommen haben. Erst nach den Anfangsphasen der Entwicklung, die sozusagen Resultate einer „inneren Dynamik“ des lebenden Systems darstellen müssen, konnte der selektive Druck der Prädatoren ansetzen und eine Vervollkommnung der Augenmuster verursachen.

Diese Problematik wird in der Arbeit eingehend diskutiert.

Abstract

This paper contains results of the research of eye spots from the species of the genera *Smerinthus*, *Paonias* and *Pachysphinx* (Sphingidae), and also of some hybrids. In these eye spots the participation of „normal“ components in the origin of the wing patterns, and the degree of their development were observed. The eye spots of various representatives of the genera *Smerinthus* and *Paonias* were compared with the purpose to trace the progress of evolution of these patterns from „normal“ wing patterns.

The probable course of development of the eye spots in the genus *Smerinthus* (from the original two parallel transverse lines and the dark wing margin in the distal part of the hindwing) is described and figured. The beginning of development passed, with the greatest probability, without the selective pressure of the predators (small birds). The aim, being the warning (or rather intimidative) functions of the eye spots, could function only when they at least partially had acquired their final form. Not before the beginning of this development which must have been, as it were, the result of the „inner dynamics“

¹⁾ Anschrift des Verfassers: Dr. STANISLAUS KOMAREK, Lehrstuhl für Philosophie der Naturwissenschaften der Karls-Universität Prag, Viničná 7, 12000 Prag 2, Tschechoslowakei.

of the living system the selective pressure of predators could begin and gave a reason to the perfection of the eye spot.

This theme is discussed in detail in this paper.

Danksagung

Mein besonderen Dank für die vielseitig wirksame Unterstützung dieses Forschungsvorhabens gilt Herrn Univ.-Prof. Dr. Rupert RIEDL (Universität Wien) und Herrn Univ.-Prof. Dr. Dieter SPERLICH (Universität Tübingen), weiters Frau Prof. Maria MIZZARO und Frau Heidi GRILLITSCH (Universität Wien) für die freundliche Hilfe bei der Anfertigung der Fotodokumentation, Herrn Dr. Martin LÖDL und Herrn Richard IMB (Naturhistorisches Museum Wien) für die Bereitstellung des zahlreichen Materials von Sphingiden, sowie Herrn Mag. Dr. Erich PUCHER (Naturhistorisches Museum Wien) für die sprachliche Revision des Manuskriptes.

Einleitung

Ziel dieser Arbeit ist es, die Evolution der Augenmuster auf den Hinterflügeln der Gattung *Smerinthus* (Lepidoptera, Sphingidae) anhand des Vergleiches rezenten Arten und deren Hybriden zu rekonstruieren, sowie die Fragen der natürlichen Auslese durch Prädatoren bei diesen Vorgängen zu diskutieren. Eine ausführliche Literaturübersicht zum Thema der Augenmuster bei Schmetterlingen ist bei KOMAREK (1989) zu finden. Einen allgemeinen Überblick über das Vorkommen und die Deutung von Augenflecken bei verschiedenen Tiergruppen enthalten die Werke von POULTON (1890), PORTSCHINSKY (1891–1897), COTT (1940), WICKLER (1968) und KOENIG (1975). Mit dem Vorkommen und der morphologischen Homologisierung der Augenmuster mit den Bestandteilen des Grundplans der Schmetterlingszeichnung befassen sich neben dem antiquierten Werk von EIMER (1897) die Arbeiten von SÜFFERT (1927, 1929) in sehr präziser Form. Eine detaillierte Studie über die Entwicklung der Flügelzeichnung, darunter auch der Augenflecken, bei der Familie Saturniidae stellt die Arbeit HENKES (1936) dar. Mit der Entwicklungsphysiologie der Entstehung von Augenflecken bei Schmetterlingen beschäftigen sich die Arbeiten von NIJHOUT (1980, 1981) und MAGNUSSEN (1933). Ein Computermodell für die Entstehung der Flügelmuster einiger Tagfalter (darunter auch Arten mit Augenzeichnungen) entwickelten BARD & FRENCH (1984). Die Funktion der Augenmuster wurde in den letzten hundert Jahren oft diskutiert und auch durch einige praktische Experimente geprüft. BLEST (1957 a) befaßte sich mit der Untersuchung von Reaktionen einiger Singvogelarten auf lebende Falter (*Inachis io* L.) und verschiedene Attrappen von Augenmustern. STEINIGER (1938) untersuchte ebenfalls die Beziehung zwischen Kleinvögeln (Meisen) und *Inachis io* L. Die zweite Arbeit von BLEST (1957 b) befaßt sich mit verschiedenen Arten der Zur-Schau-Stellung von aposematischen, bzw. pseudoaposematischen Trachten verschiedener Vertreter von Saturniidae und Sphingidae. Neuere Arbeiten von YOUNG (1979, 1980) beschäftigen sich mit der Evolution der Augenmuster bei einigen südamerikanischen Tagfaltergruppen (Morphinae, Brassolinae, Satyriinae), besonders in Beziehung mit deren tropischen Aktivitäten auf der Erdoberfläche (Ernährung von gärendem Obst). Eine sehr interessante Interpretation der Augenmuster bei Brassolinae als Bestandteil einer Mimese eines Reptilien-, bzw.

Amphibienprofils bringt die Arbeit von STRADLING (1976). Die Hypothese über die ablenkende Funktion kleiner Augenflecken auf den Tagfalterflügeln prüfte SWYNERTON (1926) an künstlich bemalten Individuen der Gattung *Charaxes*. Interessant ist auch die Angabe in der Arbeit EDMUNDS' (1976) über ein nachgewiesenes Vorkommen eines Augennmusters auf den Flügeln des karbonischen Insekts *Protodiamphipnoa*.

Die Angaben über die Funktion und Entwicklung der Augennmuster bei der Familie Sphingidae sind dagegen in der Literatur wesentlich spärlicher. Am häufigsten wird in diesem Zusammenhang die Zur-Schau-Stellung der Augenflecken bei *Smerinthus ocellata* L. beschrieben und aus dem Aspekt der Abschreckungsfunktion (STANDFUSS 1894, 1906; WEISMANN, 1904; JAPHA, 1909; WICKLER, 1968) oder der vergleichenden Ethologie (BLEST, 1957 b) diskutiert. Über den an sich wichtigsten Aspekt dieses Verhaltensmusters bei *Smerinthus ocellata* L., d. h. über die Reaktionen der Kleinvögel auf lebende Exemplare dieser Art, handelt anhand von Experimenten an Käfigvögeln die Arbeit von STANDFUSS (1906). Weitere Angaben zu diesem Thema enthält das Buch TIENBERGENS (1958). Versuche, in denen er tote Exemplare der Gattung *Paonias* verschiedenen nordamerikanischen Singvögeln anbot, führe MORTON JONES (1932, 1934) durch. Die Existenz einer Stufenreihe der Augennmusterentwicklung beobachtete STANDFUSS (1894) bei den paläarktischen Vertretern der Gattung *Smerinthus*. In der Arbeit taucht auch die Vermutung auf, daß es sich um eine Entwicklungsreihe handeln könnte. Mit dem Vergleich der Flügelmuster einiger (auch außereuropäischer) Arten der Familie Sphingidae befaßt sich die Arbeit van BEMMELENS (1918/19), in der auch am Rande die Problematik der Entstehung der Augennmuster bei der Gattung *Smerinthus* erwähnt wird. Diese Thematik wird auch in PORTSCHINSKY'S Arbeit (1891) behandelt. Außer diesen drei antiquierten Arbeiten gibt es keine weitere Studie, die die Evolution der Augennmuster bei Sphingidae eingehender behandelte. Die einzige Arbeit, die sich mit der Entwicklungsphysiologie der Augennmuster bei einer Sphingidenart (*S. ocellata* L.) beschäftigt, ist die von MAGNUSSEN (1933). Diese Autorin verfolgte Veränderungen an dieser Zeichnung nach verschiedenen operativen Eingriffen an den Imaginalscheiben.

Material und Methode

Als Material für diese Studie dienten Exemplare der Gattung *Smerinthus*, der verwandten Gattungen *Paonias* und *Pachysphinx*, sowie auch einiger Hybriden aus der umfangreichen Sammlung des Naturhistorischen Museums in Wien. Diese Exemplare wurden in der Graphik-Abteilung des Institutes für Zoologie der Universität Wien fotografisch dokumentiert. Insgesamt wurden 7 Arten der Gattung *Smerinthus* in Betracht gezogen, und zwar:

Smerinthus kindermanni LEDERER, 1852

Smerinthus caecus MENETRIES, 1857

Smerinthus jamaicensis DRURY, 1773

Smerinthus saliceti BOISDUVAL, 1875

Smerinthus cerisyi KIRBY, 1837

Smerinthus ocellata LINNAEUS, 1758

Smerinthus planus WALKER, 1856

Die restlichen zwei Arten, die wegen ihrer Seltenheit als Original Exemplare nicht zur Verfügung standen (*Smerinthus szechuanus* CLARK, 1938 und *Smerinthus tokyonis* MATSUMURA, 1921) wurden anhand der genauen Abbildungen in D'ABRERAS Werk (1986) untersucht. Wegen der großen Ähnlichkeit des Augenzeichnungstyps dieser zwei Arten mit einigen der vorhandenen entstand keine Lücke beim Vergleich verschiedener bei dieser Gattung vorkommender Augenfleckenformen. Von der Gattung *Paonias*, wo alle drei Arten den gleichen Typ der Augenzeichnung aufweisen, wurden zwei Arten an Original Exemplaren untersucht, und zwar:

Paonias excaecata J. E. SMITH, 1797

Paonias myops J. E. SMITH, 1797

Die letzte Art (*Paonias astylus* DRURY, 1773) wurde ebenfalls dem Werk D'ABRERAS (1986) entnommen. Als Beispiel einer verwandten Gattung ohne Augenzeichnung wurde die Gattung *Pachysphinx* mit ihrem Vertreter *Pachysphinx modesta* HARRIS, 1839 gewählt.

Außerdem wurden auch vier künstlich erzielte Hybriden der Gattung *Smerinthus* mit anderen Gattungen (*Laothoe*, *Paonias*) oder innerhalb der Gattung *Smerinthus* untersucht. Diese Hybriden wurden hier unter den üblichen Bezeichnungen angeführt, obwohl diese nicht den internationalen nomenklatorischen Regeln entsprechen. Diese Namen können hier aber wegen ihrer Geläufigkeit in den bisherigen Publikationen nicht ausgelassen werden. Es handelt sich um folgende Hybriden:

hybr. hybridus STEPH. (*Smerinthus ocellata* L. ♂ × *Laothoe populi* L. ♀)

hybr. neopaleartica STDF. (*S. ocellata* L. ♂ × *Paonias excaecata* J. E. SMITH ♀)

hybr. wormsbacheri JOHN (*Paonias myops* J. E. SMITH ♂ × *S. ocellata* L. ♀)

hybr. platei STDF. (*S. ocellata* L. ♂ × *S. jamaicensis* DRURY ♀)

Die Stufen der Entwicklung der Augenmuster (bzw. ihrer Vorstufen) wurden bei jeder Art unter Berücksichtigung möglichst großer Variationsbreite untersucht und untereinander verglichen. Aufgrund dieser Resultate wurden dann Aussagen und Hypothesen über die Entstehung und Entwicklung dieser Musterformen bei der Gattung *Smerinthus* aufgestellt, wobei den Ursachen einer solchen Entwicklung ebenfalls Aufmerksamkeit gewidmet wurde.

Ergebnisse

Die beiden Arten der nordamerikanischen Gattung *Pachysphinx* zeigen auf den Hinterflügeln im distalen Bereich eine kontrastreiche Kombination von zwei dunklen Querbinden und hellen Zwischenräumen, die bei verschiedenen Individuen stark variieren (Fig. 1 – Hinterflügel von *Pachysphinx modesta* HARR.). Diese Zeichnung, die bei mehreren Gattungen des Tribus Smerinthini vorkommt (in Andeutungen auch bei der Art *Laothoe populi* L.), unterscheidet sich von jener bei *Smerinthus kindermanni* LED. nicht wesentlich.

Bei der Gattung *Smerinthus* kommen die Augenflecken bei verschiedenen Vertretern in sehr unterschiedlicher Form vor, von solchen, die eigentlich nicht als Augenzeichnungen bezeichnet werden können, bis zu solchen, die ein perfektes Augenbild darstellen. Es folgt eine eingehendere Beschreibung dieser Muster bei allen Arten der obengenannten Gattung:

Smerinthus kindermanni LED. (Vorder- und Mittelasien in mehreren Unterarten) weist im inneren distalen Bereich der Hinterflügel eine Zeichnung auf, die an jene bei verwandten Gattungen mehr erinnert als an die Augenmuster von anderen *Smerinthus*-Arten. Diese Zeichnung besteht aus zwei dunklen Querbinden und einem dunklen Flügelrandsaum. Zwischen diesen dunklen Zonen und manchmal auch oberhalb der proximalsten Querbinde liegen hellbläuliche Zonen. Die Zeichnung ist bei verschiedenen Individuen äußerst variabel, bei einigen Exemplaren verlaufen die beiden Querlinien fast parallel zum Flügelrand (Fig. 2), bei anderen sind sie auf beiden Enden nach unten zum Flügelrand mehr oder weniger gekrümmt, wodurch schon die Andeutung einer Augenzeichnung mit eingeschlossenen blauen Partien entstehen kann (Fig. 3). Die Hinterflügel dieser Art sind auf der ganzen Fläche einfarbig rot, ohne eine bei allen anderen Arten vorkommende Aufhellung ins Ockergelbe in einer ziemlich breiten Randzone.

Smerinthus caecus MEN. (Ostasien) trägt auf den Hinterflügeln schon eine deutliche Augenzeichnung (Fig. 4). Ihre Form ist aber nicht ausgesprochen rund. Die schwarze Umrandung grenzt unmittelbar an den Flügelrand. Die proximale Querlinie hat sich schon vollkommen in den gewölbten proximalen Teil des Augenflecks verwandelt. Die distale bildet den schwarzen Querstrich, der die eingeschlossenen blauen Flächen voneinander trennt. Bei einigen untersuchten Exemplaren (wie bei dem abgebildeten) war noch die blaue Schattierung oberhalb des Augenflecks merkbar. Eine ähnliche Form des Augenmusters hat auch die Art *Smerinthus szechuanus* CLARK (China) (D'ABRERA 1986).

Smerinthus jamaicensis DRURY (Nordamerika) zeigt eine ähnliche Augenzeichnung wie *S. caecus* MEN., jedoch grenzt die schwarze Umrandung des Augenflecks nicht unmittelbar an den Flügelrand, sondern ist mit diesem nur durch einen schwarzen Strich (Teil der distalen Querbinde) verbunden. So befindet sich der ganze Augenfleck weiter proximal auf der Flügelfläche und der distale Teil dieser Zeichnung, der ursprünglich den schwarzen Flügelrandsaum darstellte, löst sich vom Flügelrand ab (ähnlich ist die Situation bei allen folgenden Arten). Die Augenflecken dieser Art sind sonst ziemlich stark seitlich abgeflacht (Fig. 5), die eingeschlossenen blauen Flächen können in einigen Fällen von recht verschiedener Größe sein.

Smerinthus saliceti BOISD. (Arizona, Mexiko) trägt eine leicht ovale Augenzeichnung, bei der der schwarze Querstrich nicht gerade, sondern mehr oder weniger in einer V- oder Pfeilform zum Vorschein kommt (Fig. 6). Bei allen untersuchten Exemplaren war auch die blaue Schattierung oberhalb des Augenflecks merkbar. Diese Art ist, entgegen der Behauptung einiger Autoren, eine *Species bona* (HODGES 1971).

Smerinthus cerisyi KIRBY (Nordamerika) zeigt eine ähnliche Zeichnung wie die vorige Art, mit dem Unterschied, daß der schwarze Querstrich nicht mehr durchgehend, sondern auf beiden Enden aufgelöst ist, sodaß von ihm nur der mittlere Teil als eine dreieckige oder runde Pupille bleibt, die im Vergleich mit den folgenden Arten aber noch recht unscharf ist (Fig. 7). Diese Art ist in der Zeichnung individuell wie geographisch ziemlich variabel. Eine ähnliche Form des Augennusters trägt auch *Smerinthus tokyonis* MATS. (Japan) (D'ABRERA 1986).

Smerinthus ocellata L. (Europa bis Mittelasien), die am besten bekannte Art der Gattung, zeigt eine typisch augenförmige Augenzeichnung, rund und mit runder Pupille, deren Größe beträchtlich variieren kann (Fig. 8 und 9).

Smerinthus planus WALK. (Ostasien) trägt die größte und kontrastreichste Augenzeichnung der ganzen Gattung (Fig. 10). Die Pupille ist sehr groß, die kräftige, schwarze, äußere Umrandung ziemlich variabel.

Die Gattung *Paonias* (Nordamerika) zeigt bei allen drei Arten den gleichen Typ der Augenflecken, und zwar eine runde Zeichnung mit schwarzer Umrandung und blauer Füllung, jedoch ohne Pupille. Fig. 11. zeigt den Hinterflügel von *Paonias myops* J. E. SMITH, Fig. 12 von *Paonias excaecata* J. E. SMITH. Die Situation bei *Paonias astylus* DRURY ist die gleiche (D'ABRERA 1986).

Bei den Hybriden zeigen sich einige Details der Vererbung bei den Augennustern. Bei dem hybr. hybridus STEPH. (*S. ocellata* L. ♂ × *L. populi* L. ♀) trägt die Mehrzahl der Exemplare eine verwaschene Andeutung des Augennusters (Fig. 13), eine kleinere Anzahl trägt aber auch der Gattung *Pachysphinx* nicht unähnliche Querbindenmuster (Fig. 14). Interessante Resultate bringt die Kreuzung von zwei Arten der Gattung *Smerinthus* mit unterschiedlichen Typen der Augenzeichnung, wie bei hybr. platei STDF. (*S. ocellata* L. ♂ × *S. jamaicensis* DRURY ♀) (Fig. 15). Die Augenzeichnung ähnelt bei ihnen derjenigen von *S. jamaicensis* DRURY, der schwarze Querstrich ist aber sehr stark verdickt, sodaß die distal eingeschlossene blaue Fläche fast verschwunden ist. Verwunderlicherweise sehen auch die Augenflecken bei hybr. neopaleartica STDF. (*S. ocellata* L. ♂ × *P. excaecata* J. E. SMITH ♀) sehr ähnlich aus. Der hybr. wormsbacheri JOHN (*P. myops* J. E. SMITH ♂ × *S. ocellata* L. ♀) zeigt im Grunde eine ähnliche Augenzeichnung, die distale blaue Fläche ist jedoch vollkommen verschwunden, statt dessen ist der distale Teil der schwarzen Umrandung, der mit dem schwarzen Querstrich zusammengelassen ist, besonders breit (Fig. 17).

Anhand dieser Angaben über rezente Arten (über ausgestorbene und deren Zeichnung ist nichts bekannt) ist ein möglicher Weg der Entstehung von Augennustern verhältnismäßig gut rekonstruierbar. Die Augenzeichnungen, bzw. die Ansätze zu diesen, sind ziemlich problemlos in eine Reihe zu ordnen, die, mindestens in groben Zügen, auch den Vorgang der Evolution illustrieren kann. Die Voraussetzungen, unter denen eine solche Rekonstruktion erfolgen kann, sind folgende:

1. Die Augennuster stellen ein abgeleitetes, sekundäres Muster dar, während das Querbindenmuster ein archaisches, ursprüngliches darstellt.
2. Die rezent vorhandenen „inkompletten“ Augennuster sind weder bloße

Abweichungen vom „Grundplan“ der kompletten Augenzeichnung noch bloße Reduktionsstufen; sie sind mehrheitlich Etappen in der Entwicklung zum „kompletten“ Augennmuster.

Die erste Voraussetzung findet eine starke Bestätigung im verhältnismäßig sehr seltenen Vorkommen kompletter Augennmuster bei den Spthingiden und auch bei sonstigen Schmetterlingen, während das Querbindenmuster bei allen diesen Gruppen sehr häufig ist (weitere Argumente und Indizien dafür stehen bei SÜFFERT 1927 und 1929). Die zweite Voraussetzung liegt praktisch jeder vergleichend morphologischen Arbeit zugrunde, wenn sie aufgrund des Vergleichs rezenter Vertreter einer Gruppe ohne ausreichende paläontologische Belege auf die Evolution einer Struktur bei dieser Gruppe schließen will. Solche Überlegungen stellen natürlich nur eine Hypothese und keinen zwingenden Beweis dar. Doch ist im allgemeinen keine Überlegung zur Evolution ganz frei von spekulativen Annahmen, selbst dann nicht, wenn reichlich Fossilmaterial bekannt ist.

Diesen möglichen Weg der Entstehung von Augennmustern bei den Gattungen *Smerinthus* und *Paonias* zeigt die Fig. 18. Die Nr. 1 stellt eine hypothetische Vorstufe dar, die aus zwei Querbinden im distalen Bereich des Hinterflügels und dem dunklen Flügelrandsaum besteht. Ähnlich ist z. B. die Situation bei der Gattung *Platysphinx* und manchen anderen Gattungen des Tribus Smerinthini. Bei diesen mehr oder weniger parallel laufenden, dunklen Zonen kommt es dann zur Krümmung (Nr. 2, ungefähr die Situation beim rezenten *S. kindermanni* LED.) und der Formung einer mehr oder weniger runden Zeichnung. Die proximale Querlinie (a) bildet dabei den oberen, und der Flügelrandsaum (c) den unteren gebogenen Teil dieser Zeichnung und aus der distalen Querlinie (b) entsteht der dunkle Querstrich. Diesem Stadium (Nr. 3) entspricht ungefähr die Situation bei *S. caecus* MEN. Ähnlich sind die Verhältnisse auch bei *S. jamaicensis* DRURY und *S. szechuanus* CLARK. Im nächsten Stadium (Nr. 4) beginnt sich der dunkle Querstrich in der Mitte zu verbreitern (oder V-förmig abzuwinkeln), um sich gleichzeitig an den Berührungstellen mit der dunklen Umrandung allmählich aufzulösen, sodaß in der Augenzeichnung eine Pupille entsteht. Diesem Stadium entsprechen (der Reihe nach, nach dem Grad der bisher durchgemachten Veränderungen) *S. cerisyi* KIRBY, *S. saliceti* BOISD. und *S. tokyonis* MATS. Das letzte Stadium (Nr. 5), von den Arten *S. ocellata* L. und *S. planus* WALK. repräsentiert, stellt eine vollkommene Augenzeichnung mit einer großen und runden Pupille dar. Die blaue Färbung des Innenraumes der Augenzeichnung ist bereits im Stadium Nr. 2 als bläuliche Zone zwischen den dunklen vorhanden, manchmal kommt auch eine blaue Zone noch oberhalb der proximalen Querlinie (a) vor, die noch bei weiteren Stadien persistieren kann (Fig. 6, *S. saliceti* BOISD.; Fig. 4, *S. caecus* MEN.). Die pupillenlosen Augenflecken der Gattung *Paonias* (Nr. 7) scheinen durch Reduktion eines der blauen Räume des Stadiums Nr. 3 entstanden zu sein (durch die hypothetische Zwischenstufe Nr. 6). Die Resultate der Kreuzung zwischen den Vertretern dieser Gattung und *S. ocellata* L., die in zwei Fällen zu sehr ähnlichen Formen (wie Nr. 6) geführt hat (Fig. 16, 17), bekräftigen diese Annahme. Auf sonstige Entstehungs-

probleme der Augenmuster bei *Smerinthus* wird näher in der Diskussion eingegangen werden.

Diskussion und Schlußfolgerungen

Wie aus der vorherigen Arbeit des Autors (KOMAREK 1989) hervorgeht, kommen die Augenmuster und ähnliche Erscheinungen bei mehreren Gattungen der Familie Sphingidae (besonders der Unterfamilie Sphinginae) vor. Sie können in vier verschiedenen Positionen (je zwei auf den Vorder- und Hinterflügeln) erscheinen. Das „Material“ zu ihrer Entstehung wird von den entweder proximal oder distal des Zentralfeldes des primären Symmetriesystems (im Sinne von SÜFFERT 1927, 1929) liegenden Querbinden geliefert. Diese Muster haben sich höchstwahrscheinlich weitgehend unabhängig entwickelt. Der selektive Hang zur Bildung der Augenmuster bei nur einigen Schmetterlingsfamilien (Tagfalterfamilien, Saturniidae, Sphingidae, einige Unterfamilien der Noctuidae) bekräftigt die Annahme, daß einige Schmetterlingsgruppen eine wesentlich stärkere Neigung zur Bildung von Augenflecken haben, als die anderen. Diesem Faktum liegt wahrscheinlich eine genetische Präadaptation für die Augenmusterbildung zugrunde, die jedoch nur bei einigen Arten zum Vorschein kommt. Der Unterschied in den Lebensbedingungen, bzw. den in Frage kommenden Prädatoren ist nicht so gravierend, daß er als eine plausible Erklärung dieser Tatsache in Frage kommt. Die verschiedenen Typen der Augenmuster bei Sphingidae und deren Interpretation werden in der obengenannten Arbeit näher beschrieben und diskutiert. Von allen dort beschriebenen Fällen zeigen aber nur einige Arten der Gattung *Smerinthus* und die isoliert stehende Art *Compsulyx cocheraui* VIET. eine typische Augenzeichnung mit einer dunklen Pupille, hellem Zwischenring und dunkler Umrandung.

Den interessantesten Fall im Rahmen der ganzen Familie stellt sicher die in dieser Arbeit behandelte Gattung *Smerinthus* dar, in der verschiedene Arten verschiedene Formen des Augenmusters tragen, die sich unter den in den Resultaten angeführten Voraussetzungen in einer Reihe ordnen lassen, die mit höchster Wahrscheinlichkeit mindestens im groben Umriß dem phylogenetischen Ablauf der Augenmusterbildung entspricht. Der Mechanismus der Abwehrwirkung einer kompletten Augenzeichnung bei *S. ocellata* L. ist bereits genügend bekannt und hat sich bei praktischen Versuchen mit Singvögeln als sehr wirksam erwiesen (BLEST 1957 a, b; STANDFUSS 1906; TINBERGEN 1958). Die bei der Zur-Schau-Stellung plötzlich gezeigten Augenflecken auf den Hinterflügeln leiten ihre abschreckende Wirkung für kleine Singvögel praktisch mit Sicherheit von der Nachahmung des Blickes eines sich bioptisch orientierenden Prädators, etwa einer Eule oder eines kleinen Raubtieres ab. Es handelt sich dabei eigentlich um einen „aide mémoire mimicry“-Fall (ROTSCHILD 1984), wo nicht der Gesamthabitus eines anderen Tieres nachgeahmt wird, sondern nur eine seiner besonders signalwirksamen Körperpartien, auf die der Empfänger genauso wie auf das Tier selbst reagiert. Diese Annahme wird noch durch andere Verhaltenskomponenten wä-

rend der Zur-Schau-Stellung, und zwar durch Vibrationen und kleine Bewegungen der Hinterflügel, die sehr wohl den Eindruck kleiner, fixierender Augenbewegungen hinterlassen, bekräftigt. Die Schreckreaktion ist, mindestens bei einigen Singvögeln, angeboren (BLEST 1957 a), das Auge bzw. ein Augenmuster hat bei den meisten Wirbeltieren, inklusive des Menschen, einen hohen Signalwert (KOENIG 1975). Die Versuche von BLEST (1957 a) haben bestätigt, daß von allen Attrappen am besten jene gewirkt haben, die in ihrer Gestalt einem realistisch gezeichneten Auge am ähnlichsten waren. Nachdem die insektenfressenden Vögel ein sehr gutes Unterscheidungsvermögen haben (SILLÉN-TULLBERG 1985), erhebt sich in der Sache der Evolution der Augenmuster bei *Smerinthus* eine Reihe von Fragen. Vor allem geht es darum, ob die Muster der Anfangsstadien (Stufen 1, 2 der Entwicklungsreihe) überhaupt eine nennenswerte Wirkung (im Sinne des Abschreckens) auf die Prädatoren haben können. Die Erfahrungen der zitierten Autoren lassen vermuten, daß diese Wirkung, mindestens bis Stufe 2, wahrscheinlich sogar bis zur Stufe 3, praktisch gleich null ist, weil diese Muster noch weit davon entfernt sind, einem Auge ähnlich zu sehen (erst bei Stufe 3 beginnt eine Annäherung an die Augengestalt). Es fehlt hier abermals völlig an experimentellen Daten. Es war leider auch dem Autor aus finanziellen, räumlichen und zeitlichen Gründen nicht möglich, die Reaktionen der Singvögel auf *S. kindermanni* LED., *S. caecus* MEN., bzw. *S. jamaicensis* DRURY, eventuell auch auf die Gattungen *Paonias* und *Pachysphinx* zu untersuchen, was sicherlich mehr Licht auf diese Problematik geworfen hätte. Es ist aber offensichtlich, daß eine natürliche Auslese durch die Prädatoren, die zur Vervollkommnung der Augenzeichnung führen kann, erst dann einsetzen kann, wenn die Zeichnung mindestens in groben Zügen schon Augengestalt angenommen hat. Nachdem die Augenzeichnung mit Sicherheit polygen angelegt ist, heißt das im Klartext, daß hier die natürliche Auslese erst dann einsetzen kann, wenn die ersten für den „Umbau“ der Querbinden in ein Augenmuster notwendigen Veränderungen bereits stattgefunden haben. Ein Teil der Entwicklung, die zur Entstehung eines funktionstüchtigen Augenflecks notwendig ist, verläuft also gewiß ohne Beitrag der Prädatoren und der von ihnen verursachten Selektion, also sozusagen durch eine „innere Dynamik“ des lebenden Systems. Es handelt sich dabei allerdings um kein isoliertes Phänomen im Tierreich, denn praktisch jede grundsätzliche Umfunktionierung von Strukturen, seien diese zwei- oder dreidimensional, schließt eine „graue Zone“ in sich ein, in der die betroffene Struktur weder zur ursprünglichen, noch zur neuen Funktion taugt und kann deshalb kaum Objekt einer darauf ausgerichteten Selektion sein. Dieses Problem wird oft z. B. im Zusammenhang mit der Entstehung der Gehörknöchelchen bei den Säugetieren oder den vom Familientypus sehr abweichenden mimetischen Trachten bei Schmetterlingen diskutiert. Von den zahlreichen „Überbrückungshypothesen“ scheint aber keine im ausreichenden Maße plausibel zu sein; sie stellen eher die Bemühung dar, die vorgefaßte Meinung, daß jede langzeitige strukturelle Veränderung ihre Ursache in der natürlichen Auslese haben muß, zu untermauern und zu „retten“. Die Annahme, daß etliche Veränderungen der Strukturen im tierischen Organismus „systemimmanent“ bedingt sein könnten

(was auch immer dieser Ausdruck konkret bedeuten mag), entkrampft weitgehend die Diskussion zu solchen Themen. Gerade im Falle der Gattung *Smerinthus* scheint es wahrscheinlich, daß ziemlich komplexe und miteinander verbundene Umstrukturierungen, die von der Querbindenzeichnung zu einer Augenzeichnung führen, weitgehend ohne Beteiligung der natürlichen Auslese durchlaufen werden. Die Selektion vermag die Vervollkommnung des schon halbwegs fertigen Merkmals zu bewirken. Nachdem es sich dabei nur um einen Sonderfall eines weit verbreiteten Phänomens handelt, scheint es dem Autor nicht unwichtig, auf diese Tatsache ausdrücklich aufmerksam zu machen, weil sie, mindestens für einige Fälle, die üblichen direkten Mutations-Selektions-Vorstellungen als die nicht einzig möglichen für die Entstehung komplexer, morphologischer Innovationen erscheinen läßt. Diese ziemlich komplizierte Thematik, die im Grunde auf die in der Geschichte der Evolutionsforschung immer wieder diskutierte Existenz und Natur von „inneren Faktoren“ zurückgeht, wird sehr ausführlich z. B. bei RIEDL (1975) dargestellt und besprochen.

Bei der Betrachtung der Schmetterlingszeichnungen lassen sich ziemlich oft solche finden, die bereits „unterwegs“ zu einem anderen Zeichnungstyp sind. Die Frage, ob es bei den Vertretern der Gattung *Smerinthus*, die inkomplette Augmuster tragen, der Fall ist, und diese Arten in Zukunft wirklich ein komplettes Augmuster aufweisen werden, läßt sich natürlich nicht mit voller Sicherheit beantworten. Es ist immerhin sehr wahrscheinlich, daß es wirklich so ist.

Sehr interessant wäre auch eine entwicklungsphysiologische Untersuchung mehrerer Arten der Gattung *Smerinthus*, bzw. verwandter Gattungen, was die Entstehung der Augenflecken betrifft. Die Untersuchungen von NIHOUE (1980, 1981) und MAGNUSSEN (1933) lassen vermuten, daß im Laufe der Evolution von der Querbindenzeichnung zu einer kompletten Augenzeichnung eine mehrmalige Verschiebung bzw. Verdoppelung des morphogenetischen Fokus in einigen Phasen stattgefunden hat, was die Komplexität des ganzen Vorgangs noch unterstreichen würde. Es ist aber leider zu diesem Thema nur sehr wenig bekannt (MAGNUSSEN 1933).

Ein weiteres Kapitel stellt die Koëvolution der Augmuster mit den entsprechenden Verhaltensformen, der Zur-Schau-Stellung, dar. Daß dieses Verhalten für die Wirkung der Augenflecken auf den Prädator von einer ganz entscheidenden Bedeutung ist, geht aus mehreren Studien hervor (BLEST 1957 a, b; STEINIGER 1938; TINBERGEN 1958; MORTON JONES 1932, 1934). Ähnliche Verhaltensweisen kommen bei vielen Sphingidengattungen vor, die bei einer Störung in der Ruhestellung ihre lebhaft gefärbten Hinterflügel bzw. ihren Hinterleib zur Schau stellen. Beschreibungen dieser Verhaltensformen bei *Sphinx ligustri* L. und *Colerio euphorbiae* L. sind bei BLEST (1957 b) zu finden. Über die Verhaltensformen der Zur-Schau-Stellung bei anderen Arten der Gattung *Smerinthus* als bei *S. ocellata* L. und bei der Gattung *Paonias* ist leider überhaupt nichts bekannt; es ist aber anzunehmen, daß sie von der bei *S. ocellata* L. nicht wesentlich abweichen. In der Verwandtschaft der Gattung *Smerinthus* ist bei *Laothoe populi* L. eine ähnliche Verhaltensform entwickelt; es werden lediglich nicht Augenflecken, sondern rötlichbraune

Farbflächen auf den Hinterflügeln präsentiert (ebenfalls bei BLEST (1957 b) beschrieben). Darum schließt STANDFUSS (1894) wahrscheinlich richtig, daß die rote Färbung der Hinterflügel bei *Smerinthus* (gerade bei *S. kindermanni* LED. besonders deutlich), eine phylogenetisch ältere Erscheinung darstellt als die Augenflecken. Derselbe Autor (1907) beschreibt auch das Zur-Schau-Stellungsverhalten verschiedener Hybriden zwischen *Smerinthus ocellata* L. und *Laothoe populi* L., die intermediäre Verhaltensformen aufweisen. BLEST (1957 b) leitet die Flügelbewegungen bei der Zur-Schau-Stellung (nicht nur bei *Smerinthus*, sondern generell) von den Start- und Flugbewegungen ab, die in einer bestimmten Position erstarrt sind. Die Zur-Schau-Stellung ist notwendigerweise mit lebhaften Farben auf den in der Ruhestellung bedeckten Körperpartien gekoppelt, bei *Mimas tiliae* L. oder *Sphinx pinastri* L. kommt sie überhaupt nicht vor. Mit der Ruhestellung hängt auch die Beschränkung der Querbinden, aus denen sich die Augenmuster entwickeln, auf den Abschnitt des inneren Winkels der Hinterflügel bei vielen SpHINGIDENARTEN (wie auch z. B. oft bei der Familie NOTODONTIDAE) zusammen. Nur dieser Teil des Hinterflügels kann nämlich bei der Ruhestellung in das Blickfeld eines Prädatoren geraten; der übrige Teil des Hinterflügels ist dagegen nicht kryptisch, sondern gewöhnlich neutral oder semantisch gefärbt. Eine weitere interessante Tatsache stellt die Verschiebung des Augenmusters bei der Gattung *Smerinthus* in das Innere des Hinterflügels dar. Der aus dem Flügelrandsaum entstandene, untere Teil des Augenflecks, der bei *S. kindermanni* LED. und *S. caecus* MEN. noch direkt am Flügelrand liegt, verschiebt sich bei den höheren Entwicklungsstufen des Augenmusters bei anderen Arten verhältnismäßig weit nach proximal vom Flügelrand. Dieses Phänomen, als „Verwerfung“ bei SÜFFERT (1927, 1929) beschrieben, kommt bei sehr vielen Schmetterlingsmustern, besonders bei den Tagfaltern, vor.

Aus den Resultaten sind also folgende Schlußfolgerungen zu ziehen:

1. Die Entstehung der Augenmuster bei der Gattung *Smerinthus* läßt sich anhand der vorhandenen rezenten Arten mit ausreichender Wahrscheinlichkeit rekonstruieren. Material für diese Zeichnung haben zwei im distalen Bereich des Hinterflügels liegende Querbinden, sowie der dunkle Flügelrandsaum geliefert.

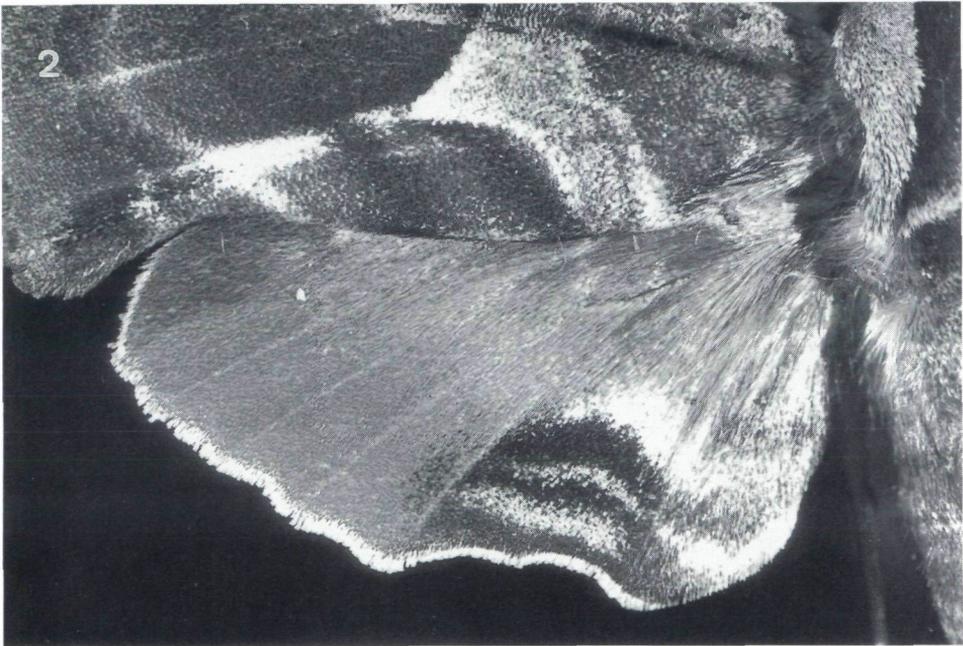
2. Die Anfangsphasen dieser Entwicklung verliefen offensichtlich ohne selektive Einwirkung der Prädatoren (Kleinvögel), weil das Augenmuster von seinem Wirkungsmechanismus her erst dann zu wirken beginnen kann, wenn es bereits annähernd die endgültige Gestalt angenommen hat. Der Selektionsdruck der Prädatoren kann erst bei den späteren Phasen dieser Entwicklung wirksam werden und die Vervollkommnung der bereits in groben Zügen vorhandenen Augenzeichnung bewirken. Die ersten Entwicklungsphasen dieser Zeichnung konnten wohl nur von der „inneren Dynamik“ des lebenden Systems verursacht werden (eine Analogie zu vielen grundsätzlichen Strukturveränderungen im Tierreich).

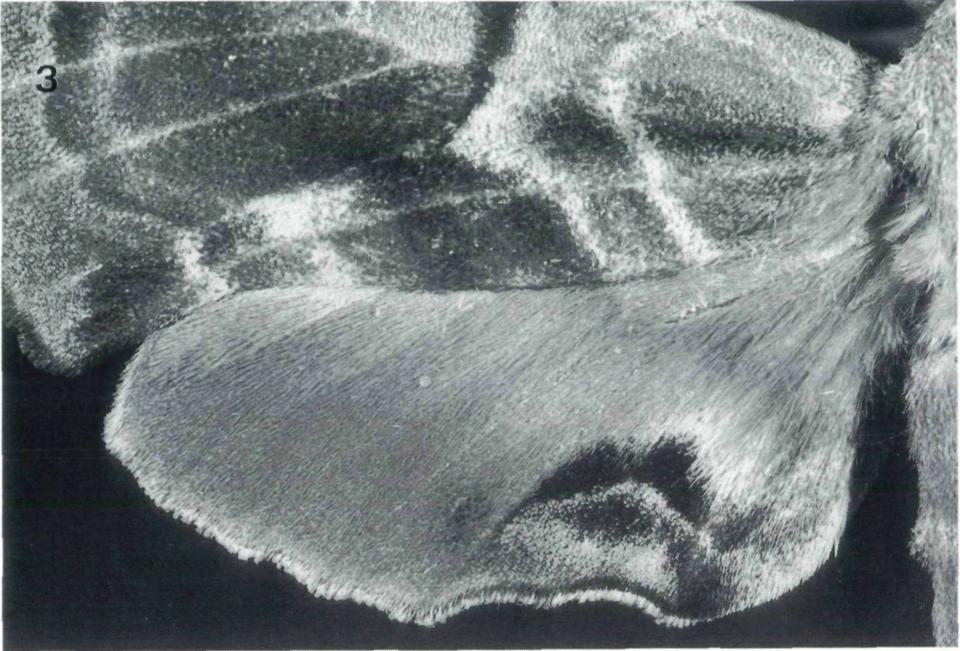
3. Diese Augenzeichnungen bei *Smerinthus* (und wohl auch bei anderen Schmetterlingen) stellen einen Sonderfall von „aide mémoire mimicry“ (ROTSCHILD 1984) dar.

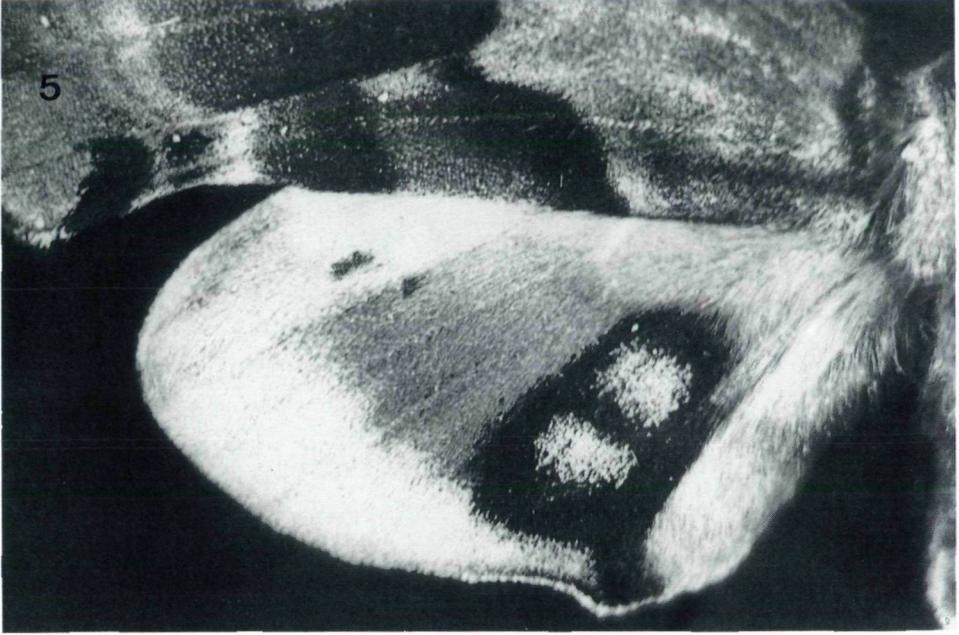
Eine eingehendere Studie von lebenden Exemplaren verschiedener Vertreter der Gattung *Smerinthus* im Hinblick auf die Zur-Schau-Stellungs-Verhaltensmuster dieser Arten und der Reaktionen der Kleinvögel, deren Durchführung wegen großer Aufwendigkeit der Beschaffung und Erhaltung der Versuchstiere dem Autor dieser Studie leider nicht möglich war, wäre für die Vertiefung der Kenntnisse über die hier angeführte Problematik von großem Interesse. Aber auch die derzeit vorhandenen Informationen erlauben es durchaus, zu einigen dieser Fragen wenigstens vorläufig Stellung zu nehmen, da auch eine Hypothese in dieser wenig überschaubaren Materie von Nutzen sein kann.

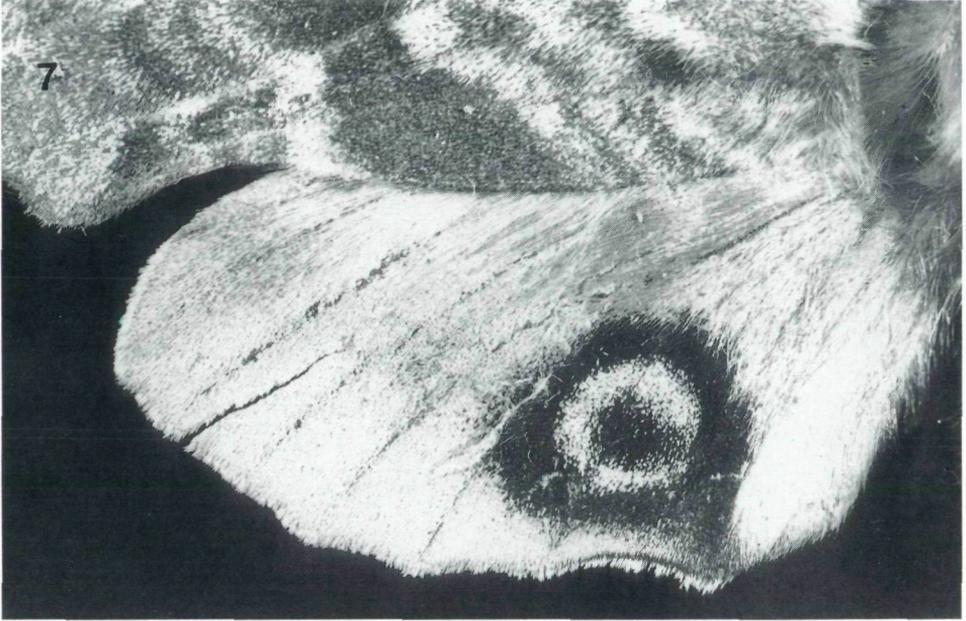
Literatur

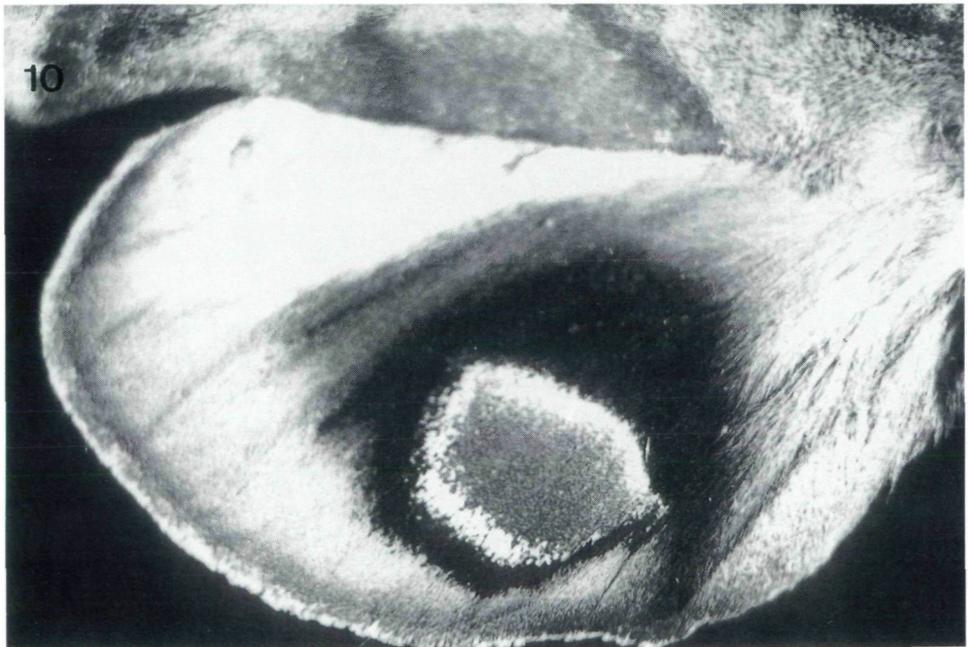
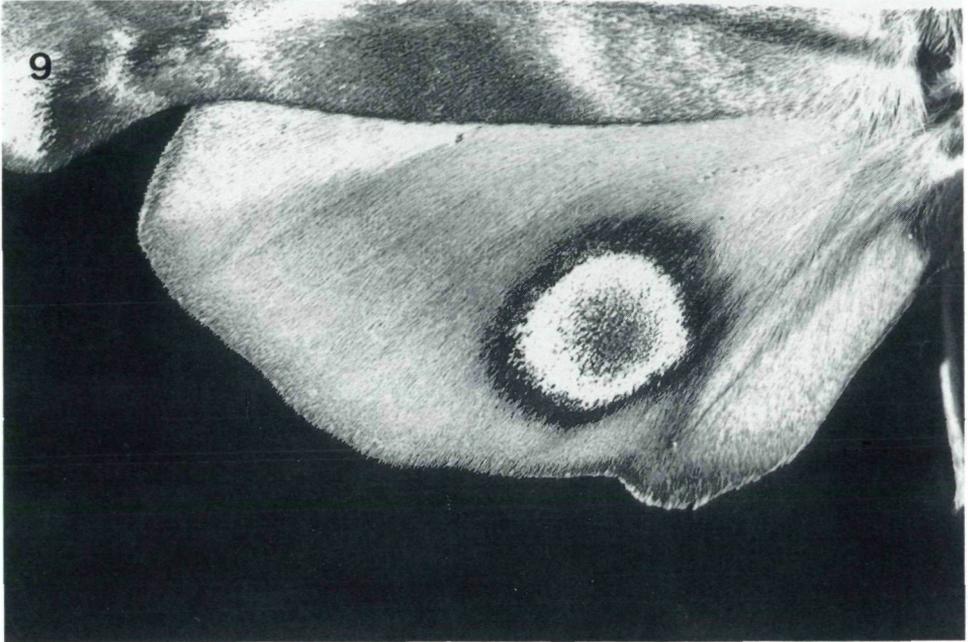
- BARD, J. B. L. & V. FRENCH (1984): Butterfly wing patterns: how good a determining mechanism is the simple diffusion of a single morphogen? – J. Embryol. exp. Morph.; **84**: 255–274.
- BEMMELLEN, J. F. VAN (1918/19): De beteekenis van generieke en specifieke kenmerken, getoest aan de vleugeltekening der Sphingiden. – Verslagen der Afdeling Natuurk.; **27**: 472–487.
- BLEST, A. D. (1957 a): The function of eyespot patterns in the Lepidoptera. – Behaviour; **11**: 209–256.
– (1957 b): The evolution of protective displays in the Saturnoidea and Sphingidae. – Behaviour; **11**: 257–310.
- COTT, H. B. (1940): Adaptive colouration in animals. 455 S. London.
- D'ABRERA, B. (1986): Sphingidae mundi. Hawk moths of the world. 226 S. Faringdon.
- EDMUNDS, M. (1976): The defensive behaviour of Ghanian praying mantids with a discussion of territoriality. – J. Linn. Soc.; **58**: 1–37.
- EIMER, T. (1897): Die Entstehung der Arten. Bd. 2: Orthogenesis der Schmetterlinge. 513 S. Leipzig.
- HENKE, K. (1936): Versuch einer vergleichenden Morphologie des Flügelmusters der Saturniiden auf entwicklungsphysiologischer Grundlage. – Nova Acta Leopoldina; **4**: 1–137.
- HODGES, R. W. (1971): The moths of America north of Mexico. Fasc. 21, Sphingoidea. 247 S. London.
- JAPHA, A. (1909): Die Trutzstellung des Abendpfauenauges (*Smerinthus ocellata* L.). – Zool. Jahrb. Syst; **27**: 321–328.
- KOENIG, O. (1975): Urmotiv Auge. 418 S. München.
- KOMAREK, S. (1989): Vorkommen, Morphologie und Evolution der Augenmuster in der Flügelzeichnung der Familie Sphingidae. – Zool. Jahrb. Syst; **116**: 217–254.
- MAGNUSSEN, K. (1933): Untersuchungen zur Entwicklungsphysiologie des Schmetterlingsflügels. – W. Roux' Arch. Entwickl. mech.; **128**: 447–479.
- MORTON JONES, F. (1932): Insect colouration, and the relative acceptability of insects to birds. – Trans. Roy. ent. Soc. London; **82**: 443–453.
– (1934): Further experiments on colouration and the relative acceptability of insects to birds. – Trans. Roy. ent. Soc. London; **84**: 312–319.
- NIJHOUT, F. H. (1980): Pattern formation on Lepidopteran wings: determination of an eyespot. – Devl. Biol.; **80**: 267–274.
– (1981): The color patterns of butterflies and moths. – Sci. Amer.; **245** (5): 145–151.
- PORTSCHINSKY, J. (1891–1897): Lepidopterorum Rossiae biologia II.–V. Coloration margante et taches ocellées, leur origine et leur développement. – Horae Soc. Entomol. Rossicae **25** (1891): 3–120, **26** (1892): 258–411, **27** (1893): 139–223, **30** (1897): 358–428 (russ.).
- POULTON, E. B. (1890): The colours of animals. 360 S. London.
- RIEDL, R. (1975): Die Ordnung des Lebendigen. Systembedingungen der Evolution. 372 S. Hamburg–Berlin.
- ROTSCHILD, M. (1984): Aide mémoire mimicry. – Ecol. Entomol.; **9**: 311–319.
- SILLÉN-TULLBERG, B. (1985): Higher survival of an aposematic than of a cryptic form of a distasteful bug. – Oecologia, Berlin; **67**: 411–415.

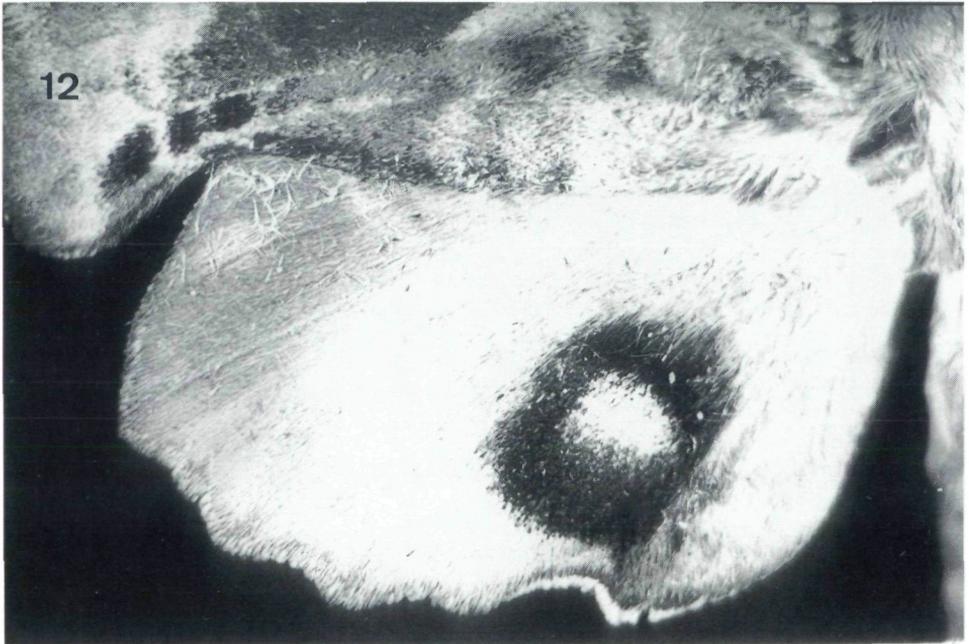
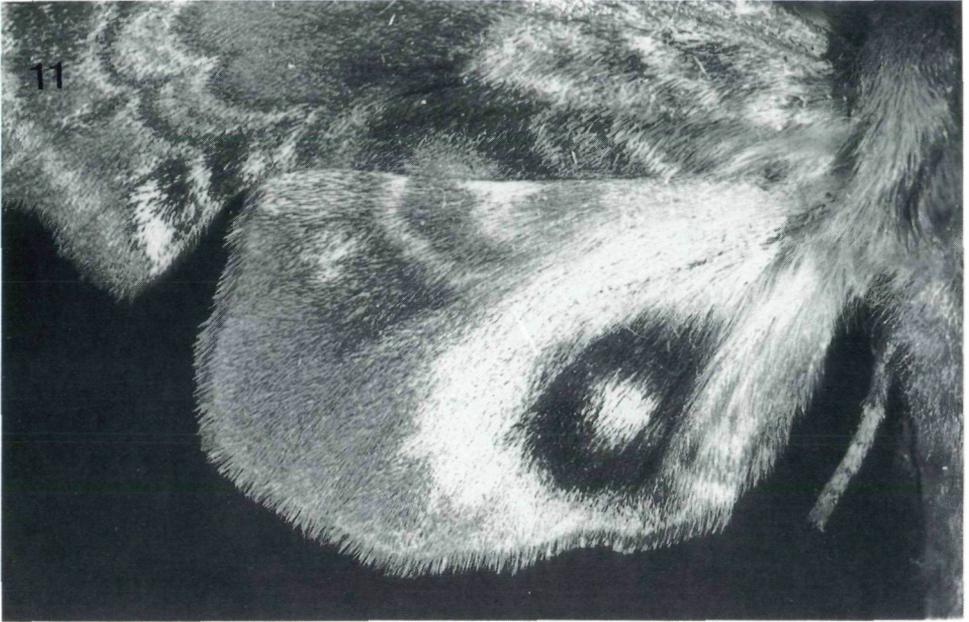


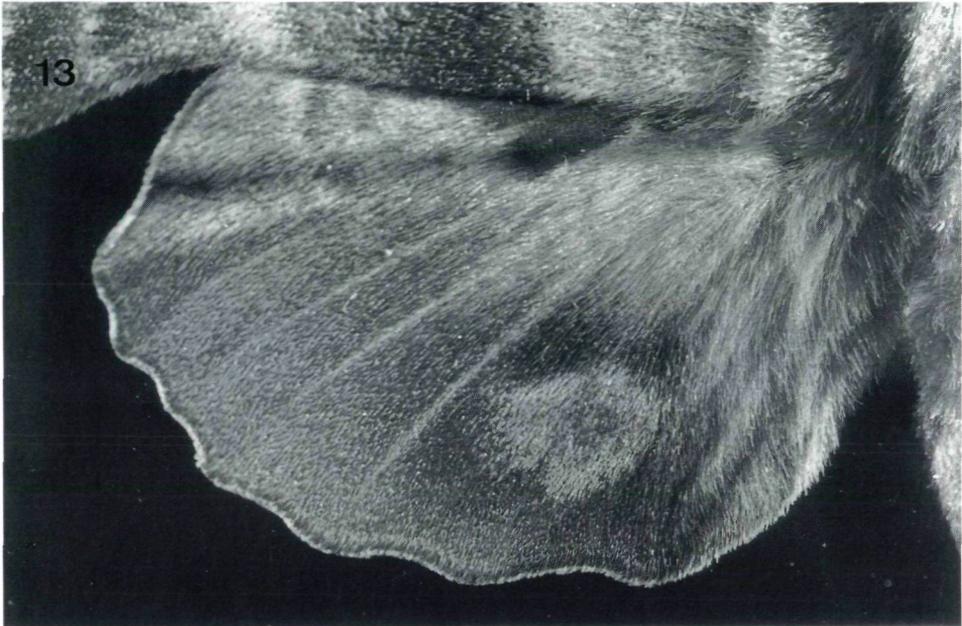




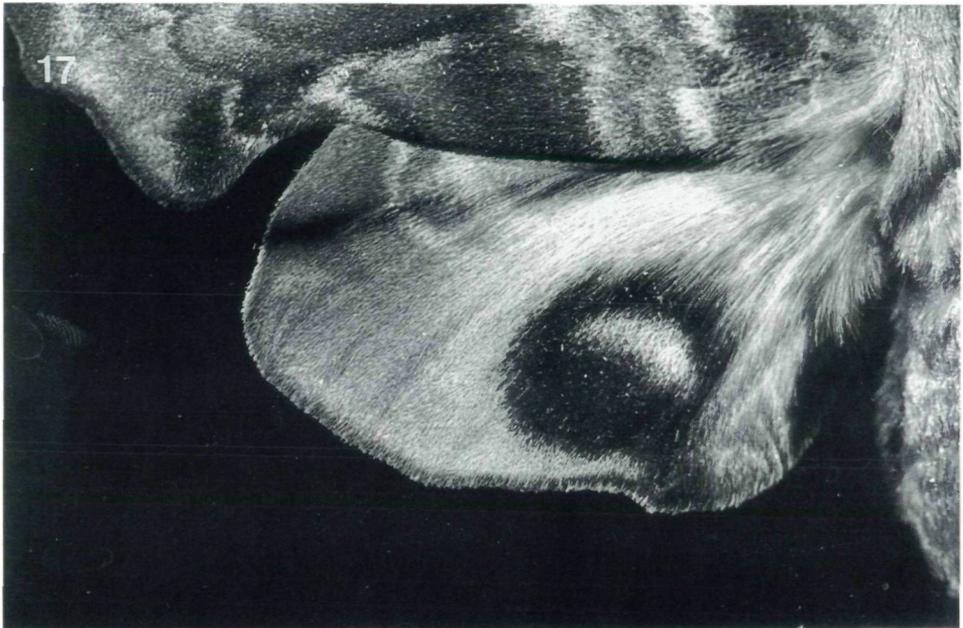




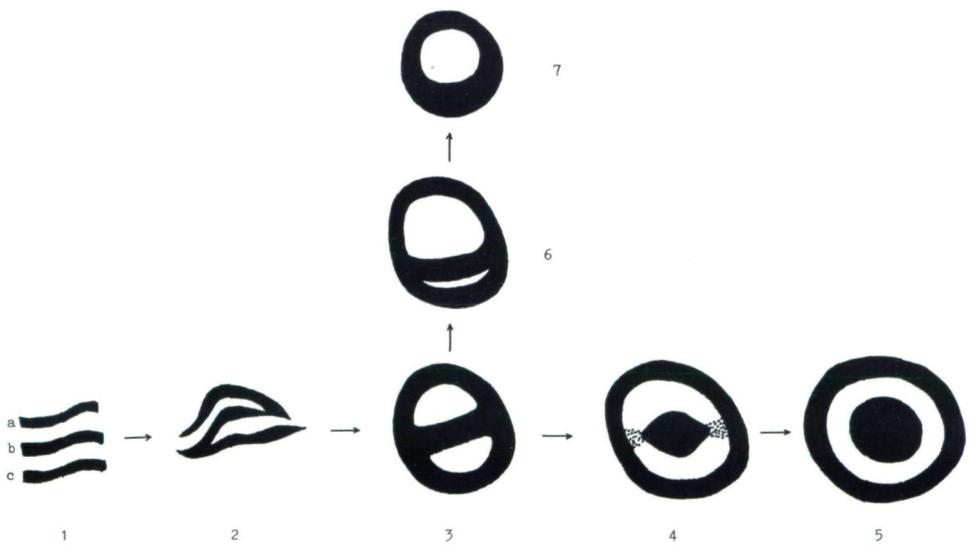








18



- STANDFUSS, M. (1894): Die Beziehungen zwischen Färbung und Lebensgewohnheiten bei den paläarktischen Großschmetterlingen. – Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich; **39**: 85–119.
- (1906): Beispiele von Schutz- und Trutzfärbung. – Mitt. Schweizer Entomol. Ges.; **11**: 155–157.
 - (1907): Jüngste Ergebnisse aus der Kreuzung verschiedener Arten und der Paarung zweier Lokalrassen derselben Art. – Mitt. Schweizer Entomol. Ges.; **11**: 246–256.
- STEINIGER, F. (1938): Die ökologische Bedeutung der Augenflecke bei Insekten. – Verhandl. VII. Intern. Congr. Entomol.; 1340–1346.
- STRADLING, D. J. (1976): The nature of the mimetic patterns of the brassolid genera, *Caligo* and *Eryphanis*. – Ecol. Entomol.; **1**: 135–138.
- SÜFFERT, F. (1927): Zur vergleichenen Analyse der Schmetterlingszeichnung. – Biol. Zentralbl.; **47**: 385–413.
- (1929): Morphologische Erscheinungsgruppen in der Flügelzeichnung der Schmetterlinge, insbesondere die Querbindenzeichnung. – W. Roux'Arch. Entwicklungsmech.; **120**: 299–383.
- SWYNNERTON, C. F. M. (1926): An investigation into the defences of butterflies of the genus *Charaxes*. – Proc. 3rd Int. ent. Congress, Zürich (1925); **2**: 478–506.
- TINBERGERN, N. (1958): Curious naturalists. 275 S. London.
- WEISMANN, A. (1904): Vorträge über Deszendenztheorie; 2. Aufl., 322 S. Jena.
- WICKLER, W. (1968): Mimikry. 249 S. München.
- YOUNG, A. M. (1979): The evolution of eyespots in tropical butterflies in response to feeding on rotting fruit: an hypothesis. – J. N. Y. Entomol. Soc.; **87**: 66–77.
- (1980): The interaction of predators and „eyespot butterflies“ feeding on rotting fruits and soupy fungi in tropical forests: variation on a theme developed by MUYSHONDTs and Arthur M. SHAPIRO. – Entomol. Rec. J. Var.; **92**: 63–69.

Tafelerklärungen

Tafel 1

Fig. 1: *Pachysphinx modesta* HARR. ♂, Hinterflügel.

Fig. 2: *Smerinthus kindermanni* LED. ♂, Hinterflügel.

Tafel 2

Fig. 3: *Smerinthus kindermanni* LED. ♀, Hinterflügel.

Fig. 4: *Smerinthus caecus* MEN. ♂, Hinterflügel.

Tafel 3

Fig. 5: *Smerinthus jamaicensis* DRURY ♀, Hinterflügel.

Fig. 6: *Smerinthus saliceti* BOISD. ♂, Hinterflügel.

Tafel 4

Fig. 7: *Smerinthus cerisyi* KIRBY ♂, Hinterflügel.

Fig. 8: *Smerinthus ocellata* L. ♂, Hinterflügel.

Tafel 5

Fig. 9: *Smerinthus ocellata* L. ♂, Hinterflügel.

Fig. 10: *Smerinthus planus* WALK. ♂, Hinterflügel.

Tafel 6

Fig. 11: *Paonias myops* J. E. SMITH ♀, Hinterflügel.

Fig. 12: *Paonias excaecata* J. E. SMITH ♂, Hinterflügel.

Tafel 7

Fig. 13: hybr. hybridus STEPH. (*S. ocellata* L. ♂ × *L. populi* L. ♀) ♂, Hinterflügel.

Fig. 14: hybr. hybridus STEPH. (*S. ocellata* L. ♂ × *L. populi* L. ♀) ♂, Hinterflügel.

Tafel 8

Fig. 15: hybr. platei STDF. (*S. ocellata* L. ♂ × *S. jamaicensis* DEURY ♀) ♂, Hinterflügel.

Fig. 16: hybr. neopaleartica STDF. (*S. ocellata* L. ♂ × *P. excaecata* J. E. Smith ♀) ♀, Hinterflügel.

Tafel 9

Fig. 17: hybr. wormsbacheri JOHN (*P. myops* J. E. SMITH ♂ × *S. ocellata* L. ♀) ♂, Hinterflügel.

Fig. 18: Wahrscheinlicher Weg der Entstehung der Augenmuster bei *Smerinthus* und *Paonias* (Erläuterungen im Text).

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien](#)

Jahr/Year: 1991

Band/Volume: [92B](#)

Autor(en)/Author(s): Komarek Stanislaus

Artikel/Article: [Die Augenmuster auf den Hinterflügeln der Gattung Smerinthus \(Lepidoptera: Sphingidae\) und ihre Evolution. 99-112](#)