

Verbreitung der Acherontiini-Genera im Lichte der Verpuppungsweise: Die Vertreter von *Coelonia* und *Megacorma* als Nichtwanderer (Lepidoptera: Sphingidae)

Boštjan DVOŘÁK

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

Zusammenfassung: Wandernde Schwärmerarten sind meist weit verbreitet und erfreuen sich seit langem eines vergleichsweise hohen Forschungsstandes und Bekanntheitsgrades; alle drei Vertreterinnen der Gattung *Acherontia* LASPEYRES, 1819 und zwei von *Agrius* HÜBNER, 1819 sind durch regelmäßige, ausgedehnte Migrationen weit über ihre Stammgebiete hinaus bekannt und in verschiedenen Klimazonen präsent. Diesen Genera stehen jedoch zwei weitere gegenüber, deren Vertreterinnen – trotz der Ähnlichkeit und engen Verwandtschaft mit den ersteren – ihre tropischen Areale niemals verlassen. Warum sind *Coelonia* ROTHSCHILD & JORDAN, 1903 und *Megacorma* ROTHSCHILD & JORDAN, 1903 auf die afrikanischen beziehungsweise asiatischen Tropen beschränkt? Der Beitrag befaßt sich mit Überlegungen zu einem wahrscheinlichen Zusammenhang zwischen dem Lebensareal und der Verpuppungsweise der Raupen dieser Schwärmerarten.

Distribution of the genera of Acherontiini in the light of the pupation mode: The representatives of *Coelonia* and *Megacorma* as non-migrating species (Lepidoptera: Sphingidae)

Abstract: Migrating sphingid species are mostly widely distributed and enjoy a relatively high state of research and level of awareness; by their regular, extensive migrations all three species of the genus *Acherontia* LASPEYRES, 1819 and two of *Agrius* HÜBNER, 1819 are known widely beyond their ancestral territories, inhabiting several climatic zones. These genera, however, are confronted by two further ones, the members of which – in spite of their affinity and close relatedness to the first two – do never leave their tropical areas. Why are *Coelonia* ROTHSCHILD & JORDAN, 1903 and *Megacorma* ROTHSCHILD & JORDAN, 1903 restricted to the african or asian tropics, respectively? The present contribution deals with thoughts about a probable relationship between the inhabited area and the pupation mode of the larvae of these Sphingidae species.

Einleitung

Die Gattung *Agrius* HÜBNER, 1819 ist mit zweien ihrer Vertreter praktisch über die gesamte Welt verbreitet und besiedelt zumindest zeitweise sämtliche Zonen mit konstant oder periodisch mildem Klima. Sowohl für den in der Alten Welt beheimateten *Agr. convolvuli* (LINNAEUS, 1758) als auch für den in der Neuen Welt vertretenen *Agr. cingulatus* (FABRICIUS, 1775) gilt, daß sie durch ausgedehnte Wanderzüge nord- und südwärts des Äquators kontinentweit anwesend sind und auch als Raupen regelmäßig beobachtet werden können. Außerdem begeben sich ihre Individuen auch auf interkontinentale Flüge, was gelegentliche Funde auf den jeweils entgegengesetzten Atlantikküsten zeigen. Die selbständige Überwindung der Weltmeere, wie sie für diese beiden Arten nachweisbar ist, stellt sogar innerhalb der Sphingidae eine Seltenheit dar, hängt aber offensichtlich eher mit einem

abweichenden Flugverhalten zusammen als mit der Flugkapazität an sich, die bei den meisten Vertretern der Sphinginae ähnlich sein dürfte; man vergleiche damit die wandernden Vertreter der Gattung *Manduca* HÜBNER, 1807, die alle auf die Neue Welt beschränkt bleiben, sich auf ihrem Kontinent einer beachtlichen Vielfalt erfreuen und als Wanderer ebenfalls weit in den Norden und Süden vordringen (SCHREIBER 1978), aber auf entfernten Inselarealen wie den Bermudas (FERGUSON et al. 1991) erst durch den Menschen angesiedelt wurden. Vier weitere Vertreter der Gattung *Agrius* sind indes auf die indoaustralische Region beschränkt (BECK & KITCHING 2008).

Auch die Gattung *Acherontia* LASPEYRES, 1819 ist auf die Alte Welt beschränkt, aber mit ihren drei Vertretern, die alle auch ausgeprägte Wanderer sind, in verschiedenen Klimazonen anwesend. Während Individuen der afrikanischen *Ach. atropos* (LINNAEUS, 1758) bis nach Mittelskandinavien beobachtet werden können (PITTAWAY 2005, REINHARDT 1989), erreichen die asiatischen *Ach. lachesis* (FABRICIUS, 1798) und *Ach. styx* (WESTWOOD, 1844) regelmäßig Japan und das Ussuri-Gebiet (PITTAWAY & KITCHING 2014). Auch ihre Raupen können weit von ihrer „tropischen Heimat“ beobachtet werden und sind in den gemäßigten Gebieten allgemein bekannt. Es muß indes zugegeben werden, daß es sich heute bei allen genannten Arten um ausgeprägte Kulturfolger handelt, die – zumindest zu einem großen Teil – an kultivierten Pflanzen leben. Da dies bei Vertretern von *Coelonia* ROTHSCHILD & JORDAN, 1903 in Afrika jedoch sehr ähnlich und bei *Megacorma* ROTHSCHILD & JORDAN, 1903 in Asien zumindest teilweise ebenfalls der Fall ist, stellt sich uns die Frage, warum diese beiden Genera weit weniger verbreitet sind als ihre Verwandten. Obwohl *Coelonia fulvinitata* (BUTLER, 1875) in ihrem Areal im Hinblick auf die Raupenfunde meist eine Vorliebe für dieselben Pflanzengattungen und -arten zeigt wie *A. atropos* und Raupen von *Megacorma obliqua* (WALKER, 1856) zumindest gelegentlich auch auf Pflanzenarten gefunden werden können, die *Ach. lachesis* als Futterpflanzen dienen (DVOŘÁK 2014), bleibt nämlich die erste auf die afrikanischen Gebiete südlich der Sahara (PINHEY 1962) und die zweite auf den Regenwaldgürtel Asiens beschränkt.

Ergebnisse und Diskussion

Zur Rolle oder Ursache des Wandertriebs

So intensiv und lange den Funktionen ausgedehnter Migrationen mancher Schwärmerarten nachgegangen wird, bleibt es noch immer schwierig, sich ein stimm-

ges Gesamtbild zu verschaffen und anhand der Datenmengen, die uns heute zur Verfügung stehen, die sich aus der Forschung und Beobachtung ergebenden Zusammenhänge auch im Rahmen eines überzeugenden Verhältnisses von Ursachen und Folgen zu erblicken; trotz zum Teil weitreichender Erkenntnisse und überzeugender Einblicke in die Wandermechanismen scheint die Aussicht auf ein allgemeines Urteil über ihren Ursprung nach wie vor recht fern zu sein. Während nämlich einerseits von der plausiblen Annahme eines allgemeinen Populationsdrucks ausgegangen werden kann, bei dem die Individuendichte einer Art in ihrer Brutregion zum immer wiederkehrenden Anlaß einer partiellen Abwanderung wird, erscheint es auf der anderen Seite recht plausibel, daß sich das Wanderverhalten – zumindest bei regelmäßigen Migratoren – auf einige entwicklungstechnische Vorteile oder Notwendigkeiten zurückführen lassen sollte. So kann das regelmäßige sommerliche Ausbreiten eines Teils der Populationen von *Daphnis nerii* (LINNAEUS, 1758) an den nordöstlichen Mittelmeerrand als notwendiges Ausweichen aus den zu dieser Jahreszeit für die freiliegenden Puppen zu heißen Halbwüstengebieten Nordafrikas und des Nahen Ostens betrachtet werden (PITTAWAY 1979), das mit der Futterqualität einhergeht, oder als schlichtes allmähliches Ausweiten des Areals, das sich infolge günstiger natürlicher Bedingungen (warmes, feuchtes Wetter) und menschlicher Einflüsse (Oleanderkulturen) jährlich und allmählich von selbst ergibt.

Zweiteres wirft, so stichhaltig und einwandfrei die Annahme erscheint, dies die Frage auf, warum dann immer nur bestimmte Arten wandern, während andere, die ebenso wie diese Migratoren außerdem auch die gesamte tropische Region bewohnen, im Gegensatz zu ihnen die vorhandenen Schwellen meiden und die Hürden zu den potentiellen Zusatzarealen in den trockeneren oder kühleren Klimaten niemals nehmen. Es kommt hinzu, daß Übergänge zwischen diesen mancherorts – anders als im Falle des nach Süden durch die Berge, Wasser und die Wüste abgeschirmten Europas – fließend sind und keine größeren Barrieren darstellen.

In so gut wie allen Fällen wandernder Sphinginae, und ganz besonders bei den beiden in Europa regelmäßig auftretenden Acherontiini, aber fällt, im Gegensatz zu den meisten Macroglossinae, die Fähigkeit auf, eine längere kühlere beziehungsweise trockenere Periode im Puppenstadium zu überdauern; diese verleitet – unabhängig davon, ob man die Wanderungen auf einen oder mehrere Gründe zurückführt oder aber als primäre Gegebenheit betrachtet – dazu, sie als einen festen Bestandteil ihrer Lebensweise anzusehen, auf die sie entsprechend angepaßt sind. Anders als bei *D. nerii* läßt sich die ausgeprägte Dormanzfähigkeit der Puppen von *Agr. convolvuli*, *Agr. cingulatus*, *Ach. atropos*, *Ach. lachesis*, *Ach. styx* und *M. sexta* als notwendiges und überlebensrelevantes Merkmal dieser Arten deuten, sei es, daß sie gegenwärtig darauf angewiesen sind oder daß sie es in der Vergangenheit waren.

Der Umstand, daß ein so stabiler Faktor wie die Tageslänge auf einem bestimmten Breitengrad und in einem bestimmten Raupenstadium für die Einleitung ihrer Diapause und die Fruchtbarkeit oder das Flugverhalten des geschlüpften Falters ausschlaggebend ist, spricht für eine alte, präzise abgestimmte Anpassung an die große Mobilität zwischen den einzelnen Klimazonen.

Ein Vergleich zwischen Afrika und Asien

Der afrikanische Kontinent beherbergt vier, der asiatische drei Genera der Acherontiini, von denen jeweils die beiden gemeinsamen, nämlich *Agrius* und *Acherontia*, Arten mit ausgeprägtem Wanderverhalten umfassen; die Gattungen *Coelonia* und *Callosphingia* ROTHSCILD & JORDAN, 1916 sind auf Afrika, die Gattung *Megacorma* ist auf Asien beschränkt. Während *Agrius* und *Acherontia* sowie *Coelonia* und *Callosphingia* auf dem afrikanischen Festland durch nur je eine Art vertreten (und zwei weitere *Coelonia*-Arten auf Madagaskar beschränkt) sind (CARCASSON 1967), kommen die beiden ersteren im stärker gegliederten Asien in zwei beziehungsweise fünf Arten vor. Auch bei *Megacorma* wurden bisher mehrere Arten mit teilweise überlappenden Arealen beschrieben (EITSCHBERGER 2003). Alle vier nichtwandernden *Agrius*-Arten sind auf einzelne Inselterritorien beschränkt.

Von *Callosphingia circe* (FAWCETT, 1915) als einziger Vertreterin des Genus sind bisher nur Falterfunde bekannt. Auch die Raupen von *Megacorma*, die als Falter häufige Gäste an künstlichen Lichtquellen sind, blieben bis zuletzt unbekannt beziehungsweise unbeachtet. Der geringe Kenntnisstand der Präimaginalstadien bei den genannten Spezies mag zwar auf den ersten Blick rätselhaft erscheinen, hat aber vor allem zwei gut nachvollziehbare Gründe (DVOŘÁK 2016). Bei den diesbezüglich gut und vollständig beschriebenen Arten handelt es sich einerseits stets um Migratoren, die auch in nördlichen Breiten regelmäßig anwesend sind, andererseits aber sind diese Vertreterinnen der Reihe nach in ihrem gesamten Areal auch mehr oder weniger ausgeprägte Kulturfolger, deren Raupen zumindest gelegentlich auf gezüchteten Pflanzen auftreten und daran ab und zu als Schädlinge auffallen. Diese zwei Faktoren, die zudem oft eng miteinander verknüpft zu sein scheinen, treffen bei keiner der nur teilweise bekannten Vertreterinnen gemeinsam zu.

Das läßt – mit einzelnen Einschränkungen – recht weitreichende Folgerungen über ihre Lebensweise und ihre natürlichen Biotope zu; im Folgenden wird versucht, anhand einiger Indizien eine wesentliche Trennlinie zwischen den wandernden und nicht wandernden Vertretern dieser Unterfamilie zu ziehen.

Coelonia und *Acherontia*

Coelonia und *Acherontia* sind Schwestergattungen (KITCHING 2003). Als „klassische“ Langrüßler des Windenschwärmertyps sind alle *Coelonia*-Arten auf Nektar angewiesen und zugleich wichtige Bestäuber einiger Orchi-

deenarten, während die *Acherontia*-Spezies als Honigspezialisten eine auffällige Anpassung an Bienen und in diesem Zusammenhang einige für alle Lepidoptera recht ungewöhnliche „technische Besonderheiten“ aufweisen.

Trotz der markant verschiedenen Lebensweise der Imagines zeigen sämtliche Vertreter in allen Entwicklungsstadien – bis auf die Puppen, die bei *Acherontia* rüssellos sind – eine offensichtliche äußere Ähnlichkeit, in der sich die ebenfalls gut nachweisbare genetische Nähe (KITCHING 2003) widerspiegelt. Am auffälligsten sind die zwei übereinstimmenden Farbmuster der Raupen, die bei allen Vertretern beider Genera auftreten: einerseits der gelblichgrüne Typ mit sieben Paaren vorwärts-abwärts geneigter violettblauer Seitenstreifen, der, leicht abgewandelt, auch bei *Megacorma* vorkommt, andererseits die dunklere, einheitlich bräunlich graue Variante mit heller geflecktem Thorakalbereich. Zwar lassen Detailunterschiede in Zeichnung und Physiognomie – trotz häufiger Verwechslungen – immer eine eindeutige Bestimmung zu: Den helleren Varianten der Raupen fehlt bei *Acherontia* der für *Coelonia* (und *Megacorma*) typische zentrale Dorsalstreifen, das Anhorn ist bei *Coelonia* dünner und der Thorakalbereich mit größeren Erhebungen versehen. Andererseits aber ähneln sich die Genera in Form (Kopfkapsel, S-förmig geschwungenes Hörnchen) und Habitus (Sphinx-Stellung mit weit abstehendem Kopfbereich) verblüffend.

Eine zusätzliche Parallele bilden die vielfach gemeinsamen Futterpflanzen, zumindest soweit wir uns auf die Genauigkeit der Fundberichte verlassen können, bei denen einzelne Verwechslungen nicht auszuschließen sind. *Acherontia atropos* und *Coelonia fulvinotata* werden im tropischen und südlichen Afrika sowie auf Madagaskar beide auf Vertretern folgender botanischer Familien gefunden: Solanaceae, Lamiaceae, Bignoniaceae, Asteraceae, Oleaceae, Verbenaceae, Vitaceae, Scrophulariaceae. Die Raupen der Art *C. fulvinotata*, des weitaus am häufigsten gesichteten Vertreters dieser Gattung, sind offensichtlich noch polyphager als jene von *Ach. atropos* und werden zusätzlich von Arten der Convolvulaceae, Rubiaceae, Gesneriaceae, Acanthaceae und Cyperaceae sowie anderen Gewächsen gemeldet. Bei den Convolvulaceae deckt sich dieses Spektrum mit dem von *Agrius*, die jedoch weitgehend auf diese Pflanzenfamilie spezialisiert (und beschränkt) zu sein scheint.

Angaben über Funde der Raupen von *Agr. cingulatus* auf Vertretern der Solanaceae und jener von *Agr. convolvuli* auf kultivierten Arten der Fabaceae, Malvaceae oder sogar Bignoniaceae bedürfen weiterer Überprüfung, da es sich angesichts der Beschränkung solcher Funde auf landwirtschaftliche Flächen offensichtlich bei vielen (und möglicherweise bei allen) um Verwechslungen handelt, die mit hoher Wahrscheinlichkeit darauf zurückzuführen sind, daß einzelne Arten der wilden Convolvulaceae – neben *Ipomoea batatas*, die großflächig angebaut wird – ebenfalls nur auf frischen Böden und heute somit vorwiegend auf gepflügten Flächen, also gemeinsam mit

denen der angebauten Solanaceae, Fabaceae oder Malvaceae, gedeihen (DVOŘÁK 2014) und daß die Raupen einiger Arten anderer Genera, zum Beispiel *Manduca quinquemaculata* (HAWORTH, 1803), denen dieser Gattung, deren Farbmuster stark variiert, recht ähnlich sein können.

Ein weiterer Teil der Mißverständnisse geht offensichtlich auf zum Teil irreführende Bezeichnungen einiger Pflanzenarten zurück; so werden in Nordamerika rankende Sorten des häufigen Ziergewächses „potato vine“ (*Solanum jasminoides*, Solanaceae) häufig mit der Süßkartoffel (*Ipomoea batatas*, Convolvulaceae) verwechselt, und die darauf gefundenen Raupen von *Manduca sexta* oder *M. quinquemaculata* entsprechend für jene von *Agrius cingulatus* gehalten oder umgekehrt. Selbst wenn Raupen der beiden weit verbreiteten *Agrius*-Arten – bei anderen Vertretern der Gattung sind entweder die Raupen unbekannt oder Informationen über deren Futterpflanzen nicht zugänglich – gelegentlich tatsächlich auch auf Vertretern anderer Pflanzenfamilien aufwachsen sollten, bleibt ihre weitgehend oligo- bis monophage Orientierung im Vergleich zu anderen Verwandten der Untergruppe offensichtlich und auffällig.

Umgekehrt finden sich Raupen von *Ach. atropos* im Mittelmeerraum zuweilen vereinzelt auch auf Winden (*Calyptegia sepium*). Die strikte Spezialisierung auf Convolvulaceae scheint bei *Agrius* mit einer früheren Abspaltung einherzugehen, während sich *Coelonia* und *Acherontia* auch diesbezüglich nahestehen.

Warum bleibt *Coelonia fulvinotata* auf die afrotropische Region beschränkt?

Angesichts der weitgehend parallelen Futterpflanzenvorlieben von *Acherontia atropos* und *Coelonia fulvinotata* bleibt es rätselhaft, warum die letztere nicht wenigstens gelegentlich auch nördlich ihres bekannten Areals auftritt. Eine geringere Flugkapazität als technische Einschränkung erscheint bei einer Art, die diesbezüglich Eigenschaften von *Acherontia* und *Agrius* vereint, wenig wahrscheinlich; beide verwandten Gattungen sind ausdauernde Langstreckenflieger, und das dürfte bei *C. fulvinotata* kaum anders sein. Sollte dies allerdings der Fall sein, stellt sich die Frage, warum die Vertreter von *Agrius* und *Acherontia* eine so wesentlich höhere Kapazität (oder andere Flugweise) zeigen sollten.

Auch die Ernährung der Imagines spielt wohl nicht die entscheidende Rolle; wie für *Agr. convolvuli* ist auch für *C. fulvinotata* nachgewiesen, daß die Falter keine Spezialisten sind, sondern aus sehr verschiedenen Blüten Nektar aufnehmen, obgleich ihre Anwesenheit umgekehrt für einige Orchideenarten ausschlaggebend ist (WASERTHAL 2011). Die botanischen Verhältnisse entlang der Küsten und Flußufer (Niltal) sowie in Oasen und zeitweise grünen Biotopen würden auch *C. fulvinotata* entsprechende Refugien zur Überbrückung bieten, da den Imagines dieselben Blüten wie *A. convolvuli* und den Raupen alle Pflanzen wie *A. convolvuli* und *A. atropos* zur

Verfügung stünden. Für die Beschränkung auf Gebiete südlich der Sahara scheint es bei dieser Art ein anderes, unüberwindbares Hindernis zu geben.

Raupen von *C. fulvinotata* und *Ach. atropos* werden, wie einigen entomologischen Foren und anderen Internetseiten entnommen werden kann, in denen die Funde beider Arten mit nicht wenigen Aufnahmen dokumentiert sind („VYNBOS“ [anonym] 2013, BORNOT 2008, WHAT'S THAT BUG? 2016), meist auch in denselben Monaten gefunden, nicht selten an denselben Stellen; darunter sind Äcker, Zierflächen und Gärten zu nennen.

In einigen wenigen Quellen schimmert teilweise und am Rande eine scheinbar unbedeutende Information durch, die sich auf die Verpuppung bezieht; jene von *C. fulvinotata* sollen sich laut Angaben – im Gegensatz zu denen von *Ach. atropos* – nicht in die Erde eingraben, sondern auf der Bodenoberfläche in ein lockeres Gespinnst aus groben Fäden einwickeln.

Auf den ersten und vorerst einzigen Hinweis auf diese Einzelheit, die mir zunächst so überraschend und unglaublich vorkam, daß ich sie als Irrtum ansah, war ich vor längerer Zeit in einer Internetquelle gestoßen, die nach einigen Jahren leider wieder verschwand, so daß ich mich nicht gebührend darauf beziehen kann; darin wurden Erfahrungen zweier Finder beschrieben, von denen sich einer auf seine Beobachtung bei Raupen von *C. fulvinotata* bezog. Einige Information zu *C. fulvinotata* war unter anderem auch im Internet (BORNOT 2008) auf der Seite „Papillons de Poitou-Charentes“ in den Abschnitten zu Kamerun und La Réunion zu finden, in denen ebenfalls einige Funde bildlich dokumentiert werden – und dort wurde diese Art irrtümlich der Unterfamilie Macroglossinae zugeordnet! Es deutet, wie mir viel später einleuchtete, alles darauf hin, daß diese falsche Klassifizierung auf Informationen oder Beobachtungen zur Verpuppungsweise der Raupe zurückgeht, die in der Tat für die meisten Vertreter dieser anderen Unterfamilie typisch ist. Von einer Raupe der Unterfamilie Sphinginae erwartet man, daß sie sich zur Verpuppung in lockeren Boden eingräbt und dort eine Höhle formt. Auf den dritten Hinweis bin ich zuletzt in der italienischen Version von WIKIPEDIA (2016) gestoßen; dort wird bei *C. fulvinotata* und *C. solani* unter anderem ausdrücklich erwähnt, daß ihre Raupen sich in einem lockeren Gespinnst in der oberen Bodenschicht verpuppen. Trotz umfangreicher Literaturangaben bleibt unklar, aus welcher Quelle die Urheber dieses italienischen Wikipediaartikels die Information über die Verpuppung beziehen, da die Autoren, auf die sie sich bei Angaben über das Puppenstadium laut Fußnoten berufen, in diesen Quellen nur von der Verpuppung in einer unterirdischen Erdkammer sprechen beziehungsweise dazu keine entsprechenden Angaben machen.

Zur Zeit scheinen leider keine bekannten Aufnahmen verfügbar zu sein, auf denen die erwähnten Gespinste sichtbar oder wenigstens erkennbar wären, so daß nichts Konkretes über Umfang und Gestalt dieser Gebilde

angegeben werden kann, obwohl die Puppen selbst mit einigen Fotos dokumentiert sind. Bei einer dieser freigelegten Puppen mit ihren für die Art typisch eingerollten Rüsselscheiden sind am Rand des Fotos auf der Erde dennoch Überreste von Fäden zu erkennen; es handelt sich um die zweite Puppenaufnahme eines von Mme. BORNOT (2008) auf La Réunion dokumentierten Exemplars von *Coelonia solani* (BOISDUVAL 1833) in der Sektion „La Réunion“ der schon genannten Internetseite „Papillons de Poitou-Charentes“.

Die Aufnahmen im als *C. fulvinotata* betitelten Beitrag sind einzeln korrekt mit dem Artnamen *C. solani* versehen; die Art ist im Raupenstadium, das auf der ersten Aufnahme dokumentiert wird, an ihrem glatten Analhorn von der anderen zu unterscheiden. Die Überreste der Fäden sind links ober- und rechts unterhalb der Puppe zu sehen und erinnern an das feine Deckengeflecht, mit dem Erdkammern bei *Acherontia*-Puppen tapeziert sind; sie sind allerdings deutlich stärker und lassen feste Fadenformen erkennen. Das Geflecht umgab wohl die Wände der „Kammer“ und wurde – um die Puppe zu photographieren – offenbar aufgerissen und größtenteils auf die Seite geschoben, um diese freizulegen; bei der „Kammer“, auf deren Grund auch die Exuvie zu sehen ist, scheint es sich um eine kleine, flache Senke zu handeln, die mit diesem Fadengeflecht ausgelegt und bedeckt war. Die Autorin hatte die am 16. v. 2008 photographierte Raupe in Le Tampon auf La Réunion offenbar in ein Gefäß mit Erde gelegt; die Puppe wurde laut Angaben am 11. vi. dokumentiert, der verkrüppelte Falter am 15. vii.

Das feine, unauffällige Geflecht aus zarten Fäden, mit denen die Höhlendecken der *Acherontia*-Puppen belegt sind, zerfällt beim Ausgraben der Puppen schnell und scheint nicht wesentlich zur Stabilität des Gebildes beizutragen, als vielmehr eine Rolle für die Isolierung der Wände zu spielen. Es ist nicht in jeder Bodenart gleich gut sichtbar; am besten ist es im Deckenbereich derjenigen Kammern zu erkennen, die die Raupen am Boden eines mit einem Braunerde-Humus oder -Reisig-Gemisch aufgefüllten Behälters anfertigen, und läßt sich mit einiger Behutsamkeit zuweilen als größere, zusammenhängende Schicht abziehen. Bei *Agrius convolvuli* ist eine solche zusätzliche Seidendecke gänzlich abwesend; die Puppe liegt in einer geglätteten Höhle mit „kahler“ Innenseite; ebenso ist es bei den neotropischen beziehungsweise nearktischen Arten *Manduca sexta*, *M. quinquemaculata* und *M. rustica*. Bei der engen Verwandtschaft zwischen *Acherontia* und *Coelonia* sind auch im Bereich der Verpuppungsweise Ähnlichkeiten wahrscheinlich – und einige gemeinsame „technische“ Details zu erwarten; offensichtlich handelt es sich bei der beschriebenen Struktur um eine ältere Gemeinsamkeit, die bei *Acherontia* jedoch nur noch rudimentär erhalten, bei *Coelonia* aber stark ausgeprägt ist. Der Unterschied in der Ausprägung dieser Seidenkonstruktion scheint eine Schlüsselrolle zu spielen; einerseits haben wir es mit tiefliegenden, vollständig eingegrabenen Puppen zu

tun, die von der Erde vollständig geschützt sind, auf der anderen Seite mit solchen, die, da die Raupen sich nicht eingraben, lediglich auf der Erde liegen und daher eines Gespinstes zum äußeren Schutz bedürfen.

Da es sich bei beiden Genera um denselben Typ der empfindlichen Mumienpuppen handelt, könnte dieser auffällige, aber nicht unbedingt als beachtenswert erscheinende Unterschied eine Antwort auf unsere Ausgangsfrage liefern: Während nämlich eine Höhle im mineralischen Boden (zumindest in Gegenden mit mehr oder weniger regelmäßigen Niederschlägen ohne monatelange Trockenphasen) einen konstanten Feuchtigkeitserhalt gewährleistet, vermag dies ein lockeres Seidengespinnt mit Sicherheit nicht. Dies würde gut erklären, warum Arten mit flacher Verpuppungsweise immerfeuchte Tropengebiete niemals verlassen; eine ausreichende, für die empfindliche Puppenhülle aller Acherontiini (und vieler anderer Sphinginae) zur Entwicklung erforderliche Luftfeuchtigkeit ist nur im bodennahen Mikroklima immerfeuchter Regenwaldgebiete dauerhaft gewährleistet – oder eben unter der Erde, wo die Puppe in ihrer Kammer ebenfalls ganz von der feuchten Luft umgeben ist und nicht austrocknen kann.

Die fatalen Folgen der Austrocknung und die Empfindlichkeit der Puppen werden bei *Ach. atropos* und *Agr. convolvuli* in der Zucht immer wieder bei vorzeitiger Freilegung deutlich; werden sie anschließend nicht in entsprechend kleinen, abgedichteten Behältern aufbewahrt, trocknen sie aus und ergeben bestenfalls verkümmelte Falter. Auch in der Natur haben Puppen, die auf einem Acker freigelegt werden, oder deren Raupen keinen entsprechend lockeren Untergrund finden und sich auf der Oberfläche verpuppen, in unseren Breiten selbst in der warmen Jahreszeit nur minimale Überlebenschancen. Einen teilweisen Schutz können – bei freiliegenden Puppen und allgemein im feuchtwarmen Klima – das Laub oder andere Bodenstreu sowie die abschirmenden Steine, Stämme oder Wurzeln bieten, die die Raupen häufig mit einigen Seidenfäden befestigen oder miteinander verbinden. Diese Verpuppungsweise ist vorwiegend bei den Macroglossinae zu beobachten, die aber in der Regel auch eine wesentlich unempfindlichere Puppenhülle aufweisen und vielfach sogar in trockenerem Klima frei am Boden liegend überleben können; es gibt nur wenige Ausnahmen, wie etwa die Vertreter der Gattung *Eumorpha* HÜBNER, [1807], deren Puppen wiederum in bloßen Erdkammern liegen und an jene der Sphinginae erinnern. Bei Arten mit frei oder in lockeren Gespinsten liegenden Puppen haben diese dagegen auch eine anders beschaffene, meist viel hellere Hülle als jene, die in Erdkammern liegen.

Im immerfeuchten Klima tropischer Gebiete verhält es sich mit den oberirdischen Puppen der besprochenen Sphinginae-Arten etwas anders; dort sind sie – zumindest mit entsprechender Abschirmung, etwa mit Laub oder Zweigen geschützt – tatsächlich auch im Freien teilweise überlebensfähig, da die wesentlich höhere Luft-

feuchtigkeit den Verhältnissen in einem geschlossenen Behälter (oder einer Erdkammer) entspricht.

Da die Puppen der *Coelonia*-Arten denselben Typ wie die der Gattungen *Acherontia* und *Agrilus* aufweisen, aber im Gegensatz zu diesen – gemäß den wenigen Angaben – nicht in Erdkammern ruhen, sondern auf der Oberfläche, scheint das ihre Abhängigkeit vom tropischen Klima gut zu erklären oder zumindest in einem Zusammenhang erblicken zu lassen.

Umgekehrt läßt sich mit Hilfe dieser Einzelheit aber auch nachvollziehen, warum *C. fulvinotata* – im Gegensatz etwa zu *Ach. atropos* – trotz derselben Futterpflanzen keine wandernde Art ist; frischer Boden mit lockerer Erde, wie die Vertreter der beiden anderen Genera sie zur Verpuppung benötigen, entsteht nur stellenweise infolge von Witterungseinflüssen (Erdrutsche, umgestürzte Bäume, Uferzonen, Abgründe) oder menschlicher Einwirkung (Landwirtschaft), daher sind diese Arten auf die ständige Suche nach entsprechenden Stellen mit diesen Bedingungen angewiesen, die meistens auch mit den Standorten der Futterpflanzen, größtenteils Pioniergebüsch, korrelieren.

Verpuppen sich die Raupen dagegen an der Oberfläche, wie offensichtlich bei *Coelonia*, kommt es auf die Beschaffenheit des Bodens nicht an; die Raupen können sich – unter entsprechenden klimatischen Bedingungen – überall verpuppen, was die Suche der Falter nach geeigneten Lokalitäten überflüssig erscheinen läßt.

Beschränkung des Areals von *Megacorma obliqua* auf die Regenwaldzone Asiens

Die Präsenz von *M. obliqua* ist auffällig genau auf die tropischen Gebiete Südostasiens beschränkt; die Falterfunde sind ausschließlich aus Gebieten mit Regenwaldklima bekannt, während die Art nördlich und südlich dieses Areals, in dem sie meist als eine der häufigeren Sphingiden verzeichnet wird, nicht als Wanderer auftritt. Die auf den Philippinen identifizierten und danach auch auf einigen Aufnahmen aus Malaysia und Vietnam erkannten Raupen (DVOŘÁK 2016) entsprechen nach Farbmuster und Physiognomie am meisten denen von *Coelonia*, obgleich sie darin von denen aller anderen Acherontiini am stärksten abweichen und teilweise den Raupen anderer asiatischer Genera der Sphinginae sowie einiger Gattungen der Smerinthinae ähneln.

Wie bei *Acherontia* und *Coelonia* konnten auch bei *Megacorma* (bisher) zwei Mustervarianten beobachtet werden: eine mit sieben Paaren seitlicher Schrägstreifen verzierte und eine einheitlich grüngefärbte mit heller geflecktem Vorderteil, wobei das Muster der gestreiften Variante – wie etwa bei *Psilogramma* und *Ambulyx* – unterschiedlich stark ausgeprägt und dazu an zwei Stellen von größeren Flecken unterbrochen sein kann.

Der Habitus der Raupen ähnelt ebenfalls am meisten dem von *Coelonia* und *Acherontia*; sie kennen eine sehr ausgeprägte Sphinx-Stellung. Abweichend von anderen

Acherontiini ist die Kopfkapsel weniger abgeflacht und nicht dunkel gesäumt.

Die Raupenfunde auf den Philippinen und in Malaysia stimmen mit denen der Falter und dem bekannten Areal der Art überein; in beiden Gebieten handelt es sich dabei um ausgesprochen feuchte Waldbiotope. Eine Überraschung stellt geographisch der Nachweis im vietnamesischen Cát Tiên dar; auch bei diesem Fundort handelt es sich aber, obgleich er sich in der südvietnamesischen Savannenzonenzone mit ausgeprägteren Trockenzeiten befindet, um ein immerfeuchtes Habitat in einer von Bergen gesäumten Senke entlang des Dong-Nai-Flusses. Bisher wurde die Art (als Falter) nur im nördlichen Teil Vietnams nachgewiesen, solche Belege legen jedoch nahe, daß sie an entsprechend feuchten Stellen auch anderswo vorkommt. Rätselhaft bleibt ihr Fehlen in der Ghat-Region, während sie auf Sri Lanka und in einigen nordöstlichen indischen Provinzen (Assam, Arunachal Pradesh) belegt ist. Die übrigen Teile Indiens sind von jahreszeitlich schwankendem Klima mit ausgeprägten Trockenzeiten gekennzeichnet; hier ist *M. obliqua*, wie auch im tropischen Südostchina und auf Taiwan – im Gegensatz zu Hainan sowie einigen südwestlichen Gegenden Quangdongs, Guangxis und Yunnans –, nicht anwesend. Sie fehlt auch auf den trockeneren Kleinen Sundainseln. Die zunächst mutmaßliche Präferenz für dauerhaft feuchte Habitate stimmt auch gut mit den häufigen Falterfunden in größeren Höhen überein und deckt sich zudem mit den Angaben, die Art sei (als Falter) in Küstennähe deutlich schwächer belegt als im Landesinnern der bewohnten Arealteile (HOLLOWAY 1987).

Bei den Futterpflanzen zeigen zumindest die Funde auf Luzon (DVOŘÁK 2014, 2016) Schnittpunkte mit *Acherontia*; die bisher belegten Baumarten *Oroxylum indicum* und *Spathodea campanulata*, beide Vertreter der Bignoniaceae, sprechen eher gegen eine botanisch bedingte Hürde, zumal da die letztere ein weit verbreiteter, aus Afrika stammender Neophyt ist, und für eine Parallele zu *Coelonia* und *Acherontia*. Im Gegensatz zu *Acherontia* werden die Raupen jedoch – trotz der Häufigkeit von *S. campanulata* – daran nicht in urbanen Biotopen gefunden und blieben daher bis zuletzt unbeachtet. Urbanierte und kultivierte Gebiete (Städte, Ackerland) stellen trockenere Habitate dar.

In bezug auf DVOŘÁK (2014) muß berichtigt werden, daß für die Präsenz dieser Art an besonders feuchten, höher gelegenen und vom Kulturland entfernten Lokalitäten nicht der Reichtum an weichem, feuchtem Boden, sondern eher das feuchtere Mikroklima selbst ausschlaggebend ist, da die (bisher noch nicht dokumentierte) Puppe wohl, ähnlich wie bei *Coelonia*, in einem lockeren Gespinst auf der Bodenoberfläche liegen dürfte und somit – wie bei zahlreichen anderen waldbewohnenden Arten verschiedener Sphinginae-Genera – gegen trockene Luft empfindlich wäre.

Bei *Megacorma* handelt es sich offensichtlich um Tiere, die, den Vertretern von *Coelonia* ähnlich, auf Biotope mit konstant feuchtem Mikroklima angewiesen sind. Es ist

dabei sehr wahrscheinlich, daß diese klimatische Abhängigkeit mit der für *Coelonia* anzunehmenden Weise der Verpuppung zusammenhängt; bei *Coelonia* und *Megacorma* scheinen nämlich geschlossene Waldgebiete das ursprüngliche Biotop gewesen zu sein, was sich nicht zuletzt in den vergleichsweise gleichmäßig über die Landschaft verteilten Funden widerspiegelt, während *Acherontia* und *Agrius* stellenweise gehäuft auftreten.

Für diese Annahme spricht auch das Muster ihrer Raupen, die (in der gestreiften Variante) bei beiden Gattungen mit einem ausgeprägten, dunklen zentralen Dorsalstreifen ausgestattet sind; dieser fügt sich nämlich zu den meist verholzten Stengeln ihrer Futterpflanzen. Bei *Agrius* und *Acherontia* leben die Raupen dagegen öfter oder sogar vorwiegend auf niedrigeren, krautigen Gewächsen (Solanaceae, Convolvulaceae), bei denen die Blattränder stärker hervortreten als die ebenso saftiggrünen Stengel, so daß ein dorsaler Mittelstreifen auffälliger wäre. Auf eine vorwiegend von Baumstämmen geprägte Landschaft weist bei *Megacorma* ferner auch das Rumpf- und Flügelmuster der Falter; die ausgezeichnete Tarnung, die die vertikal verlaufenden, ineinander übergehenden Linien auf deutlich gefurchter oder glatter, von Flechten bedeckter und mit Beulen besäter Baumrinde bewirken, ist auf zahlreichen Photographien belegt.

Eine weitere Parallele zwischen *Coelonia* und *Megacorma* ist die der Flügelhaltung in der Ruheposition; wie bei vielen anderen unten genannten, vorwiegend in Wäldern lebenden Vertretern der Sphingini bleibt dabei ein großer Teil des entsprechend gefärbten Rumpfes sichtbar, worin sie sich von *Acherontia* und *Agrius*, bei denen die Flügel den Hinterleib vollständig bedecken und sie sich darüber überschneiden, markant unterscheiden.

Arealerweiterung bei *Agrius* und *Acherontia*

Allem Anschein nach waren die Vertreter der heute wandernden Acherontiini-Arten ursprünglich auf seltene, sporadisch und in unterschiedlichen Gebieten entstehende Biotope angewiesen; die Seltenheit der entsprechenden Lokalitäten mit frischem Boden, auf dem zugleich die Futterpflanzen gediehen, zwang sie wohl zu regelmäßigen, ausgedehnten Suchflügen. Diese scheinen wenigstens teilweise mit den regelmäßigen jahreszeitlichen Abfolgen im Einklang gestanden zu haben – und könnten in der Vorzeit zu einem bestimmten Teil vielleicht auch mit saisonalen Aktivitäten großer Wirbeltiere (tertiäre Säuger-Megafauna) in Verbindung zu bringen sein.

Einen bedeutenden Wendepunkt stellte für diese ursprünglich an Flußufer, Randbiotope und Lichtungen angewiesenen und entsprechend seltenen Arten das Einsetzen intensiver menschlicher Aktivitäten dar: Durch die Ausbreitung der Landwirtschaft erhielten sie verhältnismäßig schlagartig, im Laufe weniger Jahrtausende, dauerhaft passende Biotope, die geophysisch und botanisch ihren Bedürfnissen entsprechen. Hierbei gilt es außerdem einen wesentlichen Aspekt hervorzuheben;

die in Erdkammern liegenden Puppen sind vor wechselnden Wettereinflüssen weitgehend geschützt und diese Arten daher zumindest zeitweise in verschiedenen Klimatypen überlebensfähig. Während aber zuvor eine erfolgreiche Entwicklung nur stellenweise, und zwar an stets wechselnden Orten, und in sehr geringen Zahlen möglich war, bot ihnen die mit der fortschreitenden Sesshaftigkeit des Menschen einhergehende regelmäßige Bodenkultivierung in kurzer Zeit dauerhaft ideale Lebensbedingungen auf riesigen Flächen, die sich heute über den vorwiegenden Teil der Landschaft aller Kontinente erstrecken.

Die seitdem vergleichsweise ebenso riesigen Überlebensquoten prägen das für Kulturfolger typische Verhalten der sich über diese Flächen nach und nach ausbreitenden Tiere zusätzlich, indem anteilmäßig vor allem diejenigen Individuen, deren Elterntiere Ackerlandgebiete zur Eiablage aufsuchen, ihre Gene weitergeben.

Einen weiteren Faktor stellt der Umstand dar, daß bei Pioniergewächsen, die in der Natur ursprünglich selten waren und den übermäßigen Befall durch Abwehrmechanismen wie Geruch gegen die Eiablage (KESSLER et al. 2015) oder Regulierung der Fruchtbarkeit der daran aufwachsenden Individuen zu begrenzen imstande waren (HUESING & JONES 1988, HERMSMEIER et al. 2001, LOU & BALDWIN 2003), dieser ökologisch relevanten Eigenschaften unter stets idealen Wachstumsbedingungen, wie sie der regelmäßig bearbeitete Boden und zusätzliche Bewässerung und Düngung bewirken, größtenteils entbehren – einerseits, weil es sich um kultivierte Sorten handelt, andererseits, weil sie sie nicht benötigen. Die Folge ist ein rascher Anstieg der Fruchtbarkeit und allgemeiner Häufigkeit solcher Arten, die zunehmend auf Kulturpflanzen leben. Dieses Szenario scheint bei allen Vertretern von *Acherontia*, beiden besprochenen *Agrius*-Arten und insbesondere auch *Manduca sexta* und *M. quinquemaculata* weitestgehend zuzutreffen.

Bei *Agrius* geht das Bedürfnis nach frischem Boden sehr stark mit der ausgeprägt monophagen Lebensweise einher; Windengewächse umfassen – anders als die anderen, von *Acherontia* und *Coelonia* favorisierten Pflanzenfamilien – fast ausschließlich Arten, die nur auf frischen Böden keimen und gedeihen; solche Standorte sind in der Natur meist rar und kommen dauerhaft nur an steilen Hängen, zum Beispiel in Küsten- und Uferbereichen, vor, an denen sich aus ständig abfallender Erde weiche, lockere Anhäufungen bilden, die rasch von Windengewächsen bedeckt werden; in diesen finden sich, ähnlich wie auf gepflügten Äckern, regelmäßig Kammern mit Windenschwärmerpuppen. Die alljährlich besonders häufigen Raupen- und Falterfunde im Küstenbereich, immer an denselben Stellen, sind, zum Beispiel in Istrien, recht auffällig; möglicherweise ist auch das Überqueren der Meere ein Teil des altererbten Flugverhaltens, das der Suche nach Küstenabschnitten mit entsprechenden Bedingungen angepaßt ist. Hierzu fügt sich die graue Grundfarbe der Falter, die tagsüber meist

auf steinigen Unterlagen ruhen, auf denen sie auch am besten getarnt sind.

Falter der *Coelonia*- und *Acherontia*-Arten fügen sich mit ihren Brauntönen dagegen besser zu Baumstämmen, an denen sie tagsüber auch meistens gefunden werden. Dabei mag diese Übereinstimmung wohl insbesondere für die frischgeschlüpften Individuen eine Rolle gespielt haben, die sich ihre Ruheunterlage nicht aktiv aussuchen, aber in dieser Phase besonders stark von selektiven Faktoren betroffen sind; während das Schlüpfen bei *Agrius* meist in felsiger Landschaft, zum Beispiel in Küstennähe, erfolgte, ereignete es sich bei *Acherontia* und *Coelonia* vorwiegend an Waldrändern, in der Nähe verholzter Pflanzen. Die besondere Anpassung an kriechende Gewächse scheint bei *Agrius* auch an anderen Merkmalen erkennbar zu sein. Die Raupen kennen im Gegensatz zu allen bekannten Verwandten keine klassische Warnpose in Sphinx-Stellung, sondern biegen sich bei Beunruhigung seitwärts; dieses Verhalten fügt sich zum Umstand, daß sie auf den am Boden kriechenden Vertretern der Convolvulaceae (zum Beispiel *Convolvulus*, *Ipomoea*, *Merremia*) nicht nach unten hängen können, wie die Raupen der meisten anderen Sphingidae, die sich an den Ästen hängend festhalten, sondern auf den Trieben „stehen“ müssen.

Zusammenhänge zwischen der Verpuppungs- und der Lebensweise

Der bisherige, wenn auch vorerst noch unvollständige Befund deutet darauf hin, daß die bekannten Arten der Acherontiini in zwei Typen eingeteilt werden können: solche, deren Raupen sich auf der Oberfläche verpuppen, und solche, die sich dazu in die Erde eingraben; die damit verbundene Vitalität ihrer Puppen bestimmt – in Verbindung mit klimatischen Faktoren – ihre Lebensweise und das Areal.

Hierbei scheinen *Megacorma* und *Coelonia* einem älteren, archaischen Typ anzugehören, dessen Arten – ähnlich wie die einiger anderer, verwandter Zweige der Sphinginae, zum Beispiel *Xanthopan* ROTHSCHILD & JORDAN, 1903, *Cocytius* (HÜBNER, 1819), *Meganoton* BOISDUVAL [1875], *Cerberonoton* ZOLOTUHIN & RYABOV, 2012 und *Notonagemia* ZOLOTUHIN & RYABOV, 2012 – ursprünglich Waldbiotope besiedeln, sich als Raupen auf festem, aber vom Laub bedeckten Boden am Fuße der Stämme und Wurzeln verpuppen und daher von diesen immerfeuchten Habitaten abhängig sind, während *Agrius* und *Acherontia* auf der anderen Seite einen neueren Typ darstellen, dessen Vertreter, wie auch einige Arten der neotropischen Gattung *Manduca* (LINNAEUS, 1763), aufgrund ihrer in Erdkammern ruhenden Puppen von Feuchtigkeitsschwankungen der Luft weitgehend unabhängig sind und sich daher, auf ständiger Suche nach den für ihre Entwicklung dringend benötigten Frischbodenflächen, zuerst über die trockeneren und damit nach und nach auch über die kühleren Biotope ausbreiten konnten.

Literatur

- BECK, J., & KITCHING, I. J. (2008): The Sphingidae of Southeast-Asia. – URL: sphin-sea.unibas.ch/ (zuletzt: 24. II. 2016).
- BORNOT, C. (2008): *Coelonia fulvinotata* (BUTLER, 1875) [sic]. – In: GUYONNET, A., Papillons de Poitou-Charentes, Identification La Réunion, Observation de Mme BORNOT Claude. – URL: www.papillon-poitou-charentes.org/ Coelonia-solani-solani-Boisduval.html (zuletzt aufgesucht: 24. II. 2016).
- CARCASSON, R. H. (1967 [1968 nach KITCHING?]): Revised catalogue of the African Sphingidae (Lepidoptera), with descriptions of the East African species. – Nairobi (The East African Natural History Society), 148 + 6 S., xvii Taf. (Download möglich unter der URL: www.biodiversitylibrary.org/content/part/EANHS/XXVI_No.3_115_1_1967_Carcasson.pdf, zuletzt aufgesucht 8. IV. 2016).
- DVOŘÁK, B. (2014): Futterpflanzen und Lebensweise einiger Kulturfolger aus der Familie der Schwärmer (Lepidoptera: Sphingidae) im Raum von „Metro Manila“ (Philippinen). – Nachrichten des Entomologischen Vereins Apollo, Frankfurt am Main, N.F. 35 (3): 153–160.
- (2016): Zum Areal und Biotop von *Megacorma obliqua* (WALKER, 1856): Raupenbelege aus den Philippinen, Malaysia und Vietnam (Lepidoptera: Sphingidae). – Entomologische Zeitschrift, Schwanfeld, 126 (1): 19–23.
- EITSCHBERGER, U. (2003): Eine weitere neue Art der Gattung *Megacorma* ROTHSCILD & JORDAN, 1903 von Ceram (Lepidoptera: Sphingidae). – Neue Entomologische Nachrichten, Markt-leuthen, 54: 113–135.
- FERGUSON, D. C., HILBURN, D. J., & WRIGHT, B. (1991): The Lepidoptera of Bermuda: Their foodplants, biogeography, and means of dispersal. – Memoirs of the Entomological Society of Canada, Ottawa, Band 158: 105 S.
- HERMSMEIER, D., SCHITTKO, U., & BALDWIN, I. T. (2001): Molecular interactions between the specialist herbivore *Manduca sexta* (Lepidoptera, Sphingidae) and its natural host *Nicotiana attenuata*. I. Large-scale changes in the accumulation of growth- and defense-related plant mRNAs. – Plant Physiology, Lancaster, 125: 683–700; Download unter www.plantphysiol.org/content/125/2/683.full.pdf.
- HOLLOWAY, J. D. (1987): The moths of Borneo, part 3, [Innentitel: Superfamily Bombycoidea], Lasiocampidae, Eupterotidae, Bombycidae, Brahmaeidae, Saturniidae, Sphingidae. – Kuala Lumpur (Southdene), 199 S., 163 SW-Taf., 20 Farbtaf. – Download unter: www.mothsofborneo.com/part-3/sphingidae (zuletzt aufgesucht: 24. II. 2016).
- HUESING, J., & JONES, D. (1988): Antibiosis to the tobacco hornworm (*Manduca sexta*) in wild species of *Nicotiana*. – Entomologia Experimentalis et Applicata, 47 (3): 267–274.
- KESSLER, D., KALLENBACH, M., DIEZEL, C., ROTHE, E., MURDOCK, M., & BALDWIN, I. T. (2015): How scent and nectar influence floral antagonists and mutualists. – eLife, DOI: 10.7554/eLife.07641 (zuletzt aufgesucht: 24. II. 2016).
- KITCHING, I. J. (2003): Phylogeny of the death's head hawkmoths, *Acherontia* LASPEYRES, and related genera (Lepidoptera: Sphingidae: Sphinginae: Acherontiini). – Systematic Entomology, London, 28 (1): 71–88.
- LOU, Y., & BALDWIN, I. T. (2003): *Manduca sexta* recognition and resistance among allopolyploid *Nicotiana* host plants. – Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America (PNAS), Washington, 100 (Suppl. 2): 14581–14586; Download unter www.pnas.org/content/100/suppl_2/14581.full.pdf (zuletzt: 24. II. 2016).
- PINHEY, E. (1962): Hawk moths of central and southern Africa. – Kapstadt (Longmans Southern Africa), 139 S.
- PITTAWAY, A. R. (1979): The butterflies and hawk-moths of eastern Saudi Arabia. – Proceedings and Transactions of the British Entomological and Natural History Society, London, 12: 90–101.
- (2015): Sphingidae of the western Palearctic (including Europe, Africa, the Middle East, western Siberia and western Central Asia). – URL: tpittaway.tripod.com/sphinx/list.htm (zuletzt aufgesucht: 24. II. 2016).
- & KITCHING, I. J. (mit F. LIN) (2014): Sphingidae of the Eastern Palearctic (including Siberia, the Russian Far East, Mongolia, China, Taiwan, the Korean Peninsula and Japan). – URL: tpittaway.tripod.com/china/china.htm (zuletzt aufgesucht: 24. II. 2016).
- REINHARDT, R. (1989): Wandernde Schwärmerarten (Totenkopf-, Winden-, Oleander- und Linienschwärmer). – Die neue Brehm-Bücherei, Wittenberg (Ziemsen), 112 S.
- ROTHSCILD, L. W., & JORDAN, H. E. K. (1903): A revision of the lepidopterous family Sphingidae. – Novitates Zoologicae, Tring, 9 (Supplement), 420 S.
- SCHREIBER, H. (1978): Dispersal centres of Sphingidae (Lepidoptera) in the Neotropical region. – Biogeographica, Den Haag/ Boston, 10: 1–195.
- „VYNBOS“ (anonym) (2013): Handsome green Cockatoo pillar [= *Coelonia fulvinotata*]. – URL: www.ispot.org.za/node/192689 (zuletzt aufgesucht: 24. II. 2016).
- WASSERTHAL, L. T. (2011): Evolution of long-tongued hawkmoths and pollination of long-spurred Angraecum orchids. – Proceedings 20th World Orchid Conference, Singapur: 280–284.
- WHAT'S THAT BUG? (2016): Suche nach „*fulvinotata*“. – URL: www.whatsthatbug.com/?s=fulvinotata (zuletzt aufgesucht: 8. IV. 2016).
- WIKIPEDIA (Italien) (2016): *Coelonia fulvinotata* [bzw.] *Coelonia solani*. – URL: it.wikipedia.org/wiki/Coelonia_fulvinotata [bzw.] *Coelonia solani* (zuletzt aufgesucht: 24. II. 2016).

Eingegangen: 30. xi. 2015

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Nachrichten des Entomologischen Vereins Apollo](#)

Jahr/Year: 2016

Band/Volume: [37](#)

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

Artikel/Article: [stimmiVerbreitung der Acherontiini-Genera im Lichte der
Verpuppungsweise: Die Vertreter von Coelonia und Megacorma als Nichtwanderer
\(Lepidoptera: Sphingidae\) 109-116](#)