

Über den Ursprung der dorsalen Hinterleibs- und Hinterflügel färbung der holarktischen Sphinginae am Beispiel der Gattung *Sphinx* LINNAEUS 1758 (Lepidoptera: Sphingidae)

Boštjan DVOŘÁK

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

Zusammenfassung: Dorsale Hinterleibs- und Hinterflügelmuster einiger Vertreter der Sphinginae weisen bunte Tupfer auf; es überwiegen gelbe oder weißliche Farbtöne. Wenige Ausnahmefälle sind von roter oder violetter Färbung gekennzeichnet; ausgerechnet diese scheinen – aufgrund besonderer Umweltpassungen, die sich zurückverfolgen lassen – eine Erklärung für die Farbtöne dieser Körperteile liefern zu können. Einen besonderen Einblick bietet hierbei die Gattung *Sphinx*, die daher bei dieser Betrachtung als Schlüssel angewandt werden kann; sämtliche nearktische Arten dieser in der Neuen Welt beheimateten Gattung weisen nur weißliche Dorsalmuster auf, während diese bei einigen wenigen paläarktischen Arten – bei einer weitgehend identischen Zeichnung – intensiv rosaviolett gefärbt sind. Dieser Farbunterschied spiegelt wider, wie der vorliegende botanische Vergleich nahelegt, die unterschiedlichen Blütenfarben der in entsprechenden Breiten des jeweiligen Kontinents überwiegenden Pflanzenarten: Während es in der Nearktis aufgrund der seit altersher starken Präsenz nektarsaugender Schwärmerarten viele sphingophile Pflanzen gibt, die mit hellen Blütenfarben und nächtlichem Duft Schwärmer anlocken, sind die (größtenteils verwandten) Pflanzen der nördlichen Paläarktis, in der die nächtlichen Bestäuber weitgehend fehlten, vorwiegend auf Hymenoptera und tagaktive Lepidoptera angewiesen, die sie mit mehr oder weniger violetten Farbtönen anlocken; die letzteren haben – aus mimetischen Gründen – den Farbwechsel bei den eingewanderten Vorfahren der heutigen paläarktischen Arten *Sphinx ligustri* LINNAEUS 1758 und *S. constricta* BUTLER, 1885 bewirkt. Der evidente Farbwechsel belegt die Ausbreitung der Gattung *Sphinx* aus der Neuen in die Alte Welt – und zeigt, daß die Dorsalfärbung der Sphinginae der Mimese der Falter dient und sich zu den vorwiegenden Farben der von ihnen besuchten Nektarblüten fügt.

On the origin of the abdominal and hindwing dorsal colouration in holarctic Sphinginae by the example of the genus *Sphinx* LINNAEUS 1758 (Lepidoptera: Sphingidae)

Abstract: Dorsal abdominal and hindwing patterns of some representatives of the Sphinginae exhibit coloured markings; yellow or whitish colouration prevails. Few exceptions are characterised by red or pinkish colours; it is by very these species that an explanation – due to some special environmental adaptations, which can be traced back – can seemingly be given for the colouration of these body parts. A special insight in this respect is given by the genus *Sphinx*, which can therefore play a key role within this consideration; all of the nearctic species of this genus, which originates from the New World, exhibit exclusively whitish dorsal patterns, whereas the colour of these patterns in the few of the palearctic species is of an intensive rosy violet tone – in spite of the identical pattern. As can be shown by the present botanical comparison, this colour difference in the moths mirrors the different blossom colours of the plant species prevailing in the corresponding latitudes of the respective continent: whereas in the nearctic region the

geologically old-aged presence of nectar feeding hawkmoth species effects the existence of numerous sphingophilous plants attracting hawkmoths by light blossom colours and nocturnal smell, the (mostly related) plants of the northern palearctic region, in which these nocturnal pollinators were mostly absent, are predominantly dependant on Hymenoptera and diurnal Lepidoptera, which they attract by more or less violet colours; it is by this colouring – and for mimetic reasons – that the colour change in the immigrating ancestors of the today's palearctic species *Sphinx ligustri* LINNAEUS 1758 and *S. constricta* BUTLER, 1885 has been caused. The evident colour shift verifies the spread of the genus *Sphinx* from the New to the Old World – showing at the same time that the dorsal abdominal colouration in the Sphinginae serves the mimesis of the moths while nectaring, corresponding to the prevailing colours of the visited blossoms.

Key words: Sphingidae, Sphinginae, adult colouration, colour shift, environmental adaptation, feeding behavior, sphingophilous flowers, *Sphinx*, *Agrius*, *Manduca*.

Einleitung

Während die ventrale Körperpartie der meisten Falter der Sphinginae von grauen beziehungsweise anderen ähnlich einheitlichen Farbtönen geprägt ist, ist die dorsale Seite teilweise recht bunt gezeichnet; die grauen, braunen und/oder schwarz-weißlich markierten Grundfarbtöne sind von einigen bunten Tupfern unterbrochen, die in der Regel die lateralen Bereiche des Hinterleibs zieren und sich mehr oder weniger stark auch auf dessen oberen Dorsalbereich ausdehnen, auf dem sie durch eine Mittellinie in zwei Reihen geteilt sind. Außerdem umfaßt die bunte Zeichnung bei einigen Arten auch Teile der Hinterflügel, und zwar deren innere Bereiche.

Die bunten Elemente des dorsalen Farbmusters sind in der Regel gelb (s. Abb. 1). Gelbe Tupfer auf dem Rumpf – und teilweise gelbliche Hinterflügel – finden sich vor allem bei tropischen Vertretern verschiedener Sphinginae-Gattungen auf allen Kontinenten (zum Beispiel *Acherontia* LASPEYRES, 1809, *Coelonia* ROTHSCHILD & JORDAN, 1903, *Megacorma* ROTHSCHILD & JORDAN, 1903, *Cocytius* HÜBNER, 1819, *Neococytius* CRAMER, 1776, *Cerberonoton* ZOLOTUHN & RYABOV, 2012, *Panogena* ROTHSCHILD & JORDAN, 1903, *Xanthopan* ROTHSCHILD & JORDAN, 1903, *Manduca* HÜBNER, 1807, *Euryglottis* HÜBNER, [1875]), wobei die Muster – je nach Art und Gattung – stärker oder schwächer ausgeprägt sein können.

Daneben treten Arten auf, die keine bunten Elemente aufweisen, sondern nur von grauen, braunen, schwarzen oder weißlichen Mustern bedeckt sind (zum Bei-

spiel *Notonagemia* ZOLOTUHIN & RYABOV, 2012, *Meganoton* BOISDUVAL, [1875], *Macropoliana* CARCASSON, 1968, *Psilogramma* ROTHSCILD & JORDAN, 1903, *Lintneria* BUTLER, 1876, *Ceratomia* HARRIS, 1839, die meisten Vertreter von *Sphinx* LINNAEUS, 1758).

Es kann eine gewisse Tendenz dazu festgestellt werden, daß die Arten, die einen einzigen Klimagürtel besiedeln, als Falter weniger bunt sind; so treten etwa bei *Xanthopan* und *Cocytius* sowie den meisten tropischen *Manduca*-Arten nur wenige gelbe seitliche Tupfer auf, und Arten, die ausschließlich gemäßigte Breiten bewohnen, zeigen in der Regel nur graue und weiße Farbtöne. Insbesondere die wandernden Vertreter dieser Gattungen, die sowohl in gemäßigten als auch in tropischen Breiten anwesend sind, zeigen dagegen stark ausgeprägte gelbe Zeichnungen, die (wie etwa bei *Manduca*, s. Abb. 1) aus mehr Tupferpaaren auf dem Hinterleib bestehen als bei ihren tropischen Verwandten. Die gelbe Färbung der dorsalen Muster ist allgemein in der orientalischen Region deutlich weniger ausgeprägt als in der afro- und neotropischen.

Bei den bunten Farbelementen der betrachteten Arten handelt es sich in allen Fällen um Körperteile, die beim Ruhen verborgen sind und erst beim Öffnen der Vorderflügel – sei es im Flug oder bei einer Beunruhigung (als Warngebärde) – sichtbar werden.

Funktionale Deutungsversuche der verdeckten Farbmuster

Welche Funktionen können mit den meist unsichtbaren bunten Mustern auf den Hinterleibern und Hinterflügeln assoziiert werden?

Zum einen wäre denkbar, daß die bunten Farbtöne einem **Überraschungseffekt** beim plötzlichen Auseinanderziehen der Vorderflügel dienen; beim Angriff durch einen Räuber, der das Tier auf der Unterlage erkennt und danach greift, könnte das beunruhigte Beutetier auf diese Weise eine schnelle Abwehrreaktion des Räubers auslösen und sich so vor ihm schützen (vergleiche DVOŘÁK 2017a). Verglichen mit ausgeprägteren, eindeutigeren Warnreaktionen durch eindeutigeren Muster (insbesondere Augenflecken) bei einer Reihe der Vertreter der Familie Saturniidae, aber auch einiger Arten des Zweiges Smerinthinae der Familie Sphingidae, scheint ein so abstraktes, lediglich auf einer bunteren Farbe beruhendes Warnsignal allerdings weniger wahrscheinlich. Sollte die bunte Farbe wirklich der Abschreckung dienen, stellt sich die Frage, warum sich dann bei einem ganzen Zweig der Familie keine deutlicheren Muster (Augenflecken) entwickelt haben.

Dabei kann das in der Mitte geteilte, seitlich verstärkte, deutlich segmentierte gelbe Muster, wie diese Arten der Sphinginae es aufweisen, an gefährliche Arten stechender Hautflügler (Hymenoptera), insbesondere Wespen, erinnern.

Rezente Beobachtungen der Bewegungsabläufe beunruhigter Falter von *Amphimoea walkeri* (BOISDUVAL, [1875]) (vergleiche DVOŘÁK 2017a) deuten tatsächlich auf eine sehr konkrete Imitation der Vertreter der Pompilidae, die den Spinnen, die die Falter angreifen, gefährlich werden können. Allerdings ist das beschriebene Muster gerade bei *Amphimoea* nicht vorhanden, sondern in laterale Längsstreifen umgewandelt, die an ähnliche Muster bei einigen Arten der Hymenoptera und Arachnidae erinnern, und die einzige andere Gattung, bei deren Arten ein Krümmen und „Aufblähen“ des wesenartig gestreiften Hinterleibs die vermutete Wirkung erzielen kann und mit einiger Wahrscheinlichkeit damit zusammenhängt, ist wohl *Acherontia* (s. Abb. 2), deren Lebensräume und Lebensweise mit denen der Hymenoptera eng verflochten sind.

In allen übrigen Fällen scheint – zumal da ein entsprechendes Verhalten, wie es bei *Amphimoea* offenbar häufig und bei *Acherontia* zumindest gelegentlich zu beobachten ist, bisher bei keiner anderen Gattung nachgewiesen wurde – glaubhafter, daß sich diese Art von Mimikry bei den Vertretern der meisten Sphinginae nicht entwickelt hatte und die Tiere sich vor Angriffen der Prädatoren anders schützen.

Andererseits könnte noch angenommen werden, daß das bunte Streifenmuster den Rest einer altererbten Verteidigungsweise auf der Grundlage einer Warntrachtstrategie nach Müllerschem Prinzip darstellt (vergleiche DVOŘÁK 2018a), der bei den meisten Vertretern nach und nach verebbt – und nur in einigen Fällen, zum Beispiel bei *Acherontia*, aufgrund besonderer Umstände im Biotop stärker ausgeprägt bleibt; in diesem Fall wäre das bunte Streifenmuster als solches in der ursprünglichen Funktion nicht klar definierbar, aber mit dem der Wespen, Schlangen, Fische und vieler Schmetterlingsraupen vergleichbar.

Wahrscheinlicher scheint dagegen ein **Zusammenhang mit den Farbtönen der Blüten**, die die Falter im Flug besuchen; schweben die Tiere über den Nektarquellen, sind die dorsalen Partien ihre Leiber und Hinterflügel gut sichtbar – und zwar um so mehr, je größere Flächen sie einnehmen und je mehr sich deren Farben von denen des Hintergrunds, in diesem Fall bunter Blüten, unterscheiden.

Die sich im Schwirrflug schnell bewegenden Vorderflügel sind bei der hohen Frequenz kaum sichtbar und an den Extremitäten „durchsichtig“, während ein massiver, einfarbiger Hinterleib, der in der Luft ruht, und die ebenfalls statischeren Hinterflügel als größere sichtbare Farbflächen vor einem helleren Hintergrund, wie ihn die meist hellen Blüten darstellen, deutlich auffallen würden. Darum ist es von Vorteil, wenn diese größeren sichtbaren Flächen in kleinere Flecke unterteilt werden, wodurch die Körperrumrisse verschwinden.

Die Ernährungsweise zwingt die Falter zum häufigen Schweben über den Nektarquellen; in vielen Fällen

macht der Schwirrflug über den Blüten einen beträchtlichen Teil ihrer aktiven Lebenszeit aus, während der diejenigen Falter häufiger überleben, die für die Angreifer (zum Beispiel Fledermäuse, Reptilien, Vögel) weniger deutlich erkennbar sind. Dabei müßte sich durch selektive Faktoren auf der sichtbaren dorsalen Seite allmählich die überwiegende Farbe der Blüten durchsetzen, aus denen die Tiere vorwiegend saugen.

Die Blüten der explizit sphingophilen Pflanzen sind – um von den Faltern leichter erkannt und aus der Ferne gesichtet zu werden – meist weiß beziehungsweise gelblichweiß; da die Tiere meist aus so gefärbten Blüten saugen, setzen sich auf ihren im Flug sichtbaren, beim Ruhen verborgenen, zentralen Körperpartien nach und nach diese Farbtöne durch. Die ventralen Bereiche können einheitlich grau beziehungsweise hell gefärbt bleiben, da sie von unten beziehungsweise vorne unbeleuchtet sind und durch den geringen Kontrast zum etwas helleren Himmel undeutlich bleiben. Die von oben erhellen und sichtbaren dorsalen Teile müssen sich dagegen mimetisch anpassen; die dorsalen Bereiche sind in der Grundfarbe allgemein dunkler, damit sie von oben mit dem dunkleren Untergrund weniger kontrastieren und ebenfalls schlechter sichtbar sind.

Dasselbe Verhältnis zwischen helleren ventralen und dunkleren dorsalen Flächen ist bei allen segelnden Vogel- und pelagischen Fischarten zu erkennen. Da Schwärmer sich aufgrund ihrer Ernährungsweise beim nächtlichen Flug in dunkler Umgebung jedoch häufig über helleren Flächen befinden, die die besuchten Blütenstände ausmachen, ist es mimetisch günstig, wenn die mittleren Teile ihrer Körper farblich in kleinere, heller und dunkler marmorierte Flächen unterteilt werden; diese Teile machen im Schwirrflug vor den Blüten nämlich die einzigen besser erkennbaren Flächen aus, während die seitlich geschwungenen Vorderflügel bei der hohen Frequenz praktisch nicht wahrnehmbar sind.

Lockstrategisch sind helle – weiße oder gelbe – Blüten beim Anlocken von Sphingidae-Arten, die sich in einem großen Maß nach visuellen Reizen richten, erfolgreicher. Sowohl größere blühende Flächen als auch einzelne Blüten werden, wie die Versuche zeigten, vielfach zuerst visuell als helle Punkte wahrgenommen und dann auch aufgrund des verströmten Dufts angeflogen.

Markante Ausnahmen und deren Deutung

Eine Ausnahme stellen wiederum die meisten Arten der Gattung *Agrius* HÜBNER, [1819] dar, von denen zwei Arten als ausgeprägte Wanderer weltweit verbreitet sind; die dorsalen Rumpfflecken bei *A. convolvuli* (LINNAEUS, 1758) sind rot (s. Abb. 3), die bei *A. cingulatus* (FABRICIUS, 1775) samt Teilen der Hinterflügel violettrot gefärbt. *Agrius* ist weltweit die einzige tropische Schwärmergattung mit Arten, deren Rumpfflecken und Hinterflügel rötlich sind und nicht – wie bei allen anderen Arten tropischer Sphinginae – gelbe oder weiß-graue Farb-

töne zeigen. Der Umstand, daß die beiden Arten auffällig weit über die Alte beziehungsweise Neue Welt verbreitet sind und ein ausgeprägtes Wanderverhalten zwischen verschiedenen Klimazonen zeigen, sowie die Tatsache, daß die Raupen dieser Gattung sich morphologisch und verhaltensmäßig ebenfalls markant von denen anderer tropischer Sphinginae-Gattungen unterscheiden (vergleiche DVOŘÁK 2016), drängt darauf, in diesem Merkmal der Imagines die Spur eines Zusammenhangs mit dem entsprechend korrelierenden Lebensraum zu vermuten.

Das mit der Verpuppungsweise zusammenhängende Bedürfnis nach Frischbodenflächen und die extreme Mobilität der beiden Arten, die Grundfärbung der Falter sowie die auffällige Konzentration ihrer Individuen in Küstengebieten und die Spezialisierung auf Windengewächse (Convolvulaceae) lassen Küstenbereiche und andere Felslandschaften als ursprüngliche Entstehungsgebiete der Gattung vermuten (vergleiche DVOŘÁK 2016).

Ein Vergleich überwiegender oder häufiger autochthoner Blütenfarben in den tropischen und subtropischen Gebieten aller Kontinente und größerer Inseln läßt eine größere Häufigkeit rot beziehungsweise rötlich blühender Pflanzengattungen in den Küstenbereichen als im Landesinnern erkennen; rötliche Blütenfarben überwiegen häufig bei Pflanzen, die Küsten- und andere trockenere Gebiete besiedeln. Einige Beispiele sind *Clarkia (amoena)*, *Epilobium (canum)* (Onagraceae), *Delonix*, *Erythrina* (Fabaceae), *Amaryllis*, *Lycoris*, *Scadoxus* (Amaryllidaceae), *Crocasmia* (Iridaceae), *Crassula* sp. (Crassulaceae), *Callistemon* (Myrtaceae), *Grevillea*, *Protea* (Protaceae), *Iochroma* (Solanaceae), *Cordia* sp. (Boraginaceae), *Campsis*, *Tecomaria*, *Spathodea* (Bignoniaceae), *Sclerocarya* (Anacardiaceae), *Francoa* sp., *Greyia* (Francoaceae), *Melianthus* (Melianthaceae), *Clerodendrum* sp. (Lamiaceae) und viele andere. Es handelt sich vorwiegend um Gewächse, deren Blüten hauptsächlich von Vögeln bestäubt werden (Ornithophilie); diese suchen meist tagsüber nach Nektar. Andere bedeutende Bestäubergruppen sind tagaktive Lepidoptera und Hymenoptera.

Neben den Gewächsen mit einheitlich intensiv rot oder rötlich gefärbten Blüten gibt es aber auch solche, die nur teilweise von roten beziehungsweise rötlichen oder violetten Farbtönen geprägt sind, welche nachts ebenfalls mit den roten, weiß und dunkel gesäumten Tupfern der Art korrelieren; dazu zählen die im Mittelmeerraum, in den (Halb-)Wüstengebieten Afrikas, des Nahen und Mittleren Ostens sowie entlang der Atlantikküste gedeihenden und von *A. convolvuli* auffallend häufig besuchten weißen Blüten des Kapernstrauchs, *Capparis spinosa* (Capparaceae), deren Staubblätter von rötlichvioletter Farbe sind. Zwischen *C. spinosa* und *A. convolvuli* scheint eine engere Beziehung zu bestehen (vergleiche DVOŘÁK 2017d).

Interessanterweise ähneln Blüten der Capparaceae stark denen einiger anderer Pflanzenfamilien, bei denen sie

fast identisch gefärbt und geformt sind, zum Beispiel bei *Albizia* und *Samanea* (beides Fabaceae). Farblich und strukturell ebenfalls ähnliche Blüten weisen die meisten Baobabarten (*Adansonia*) und Vertreter einiger anderen Gattungen der Malvaceae, zum Beispiel *Pachira*, auf. An allen genannten Blütenarten werden Schwärmer, besonders häufig die beiden Arten von *Agrius* beobachtet.

Wie bei der Gattung *Manduca*, im Rahmen deren die wandernden Arten besonders intensive gelbe Dorsalzeichnungen aufweisen, sind die rötlichen Farbtöne bei den beiden migrierenden und weit verbreiteten *Agrius*-Arten deutlich stärker ausgeprägt als bei den lokaleren, auf einzelne Inselterritorien beschränkten Arten *A. cordiae* RIOTTE, 1984 (Marshallinseln), *A. godarti* (W. S. MACLEAY, 1826) (Australien), *A. luctifera* (WALKER, 1865) (Papua, Neuguinea) und *A. rothschildi* KITCHING & CADIOU, 2000 (Neukaledonien).

Da einzelne Vertreter der Gattung *Agrius* sowohl die Alte als auch die Neue Welt (*A. cingulatus*) besiedeln und in beiden Erdteilen von rötlichen dorsalen Farbtönen geprägt sind, ist der Ursprung dieser farblichen Tendenz der Gattung aus heutiger Sicht geographisch und/ oder zeitlich schwer lokalisierbar; er läßt sich – trotz mehr oder minder glaubwürdiger Vermutungen – nur bedingt zurückverfolgen beziehungsweise überprüfen, und eine exakte Rekonstruktion der Entwicklung wird kaum jemals möglich sein.

Entscheidend anders verhält es sich dagegen bei der ebenfalls weitverbreiteten Gattung *Sphinx*, deren Vertreter ausnahmslos stationäre, das heißt nicht weit wandernde Arten sind, die mehrheitlich gemäßigte Gebiete der Nordhalbkugel besiedeln. Bei ihnen ermöglicht die Betrachtung gut definierbarer geographischer und botanischer Faktoren, wie wir sehen werden, eine zuverlässige Verfolgung mimetischer beziehungsweise visuell adaptiver Mechanismen, die sich zu ihnen fügen und offensichtlich zum heutigen Befund der Hinterleibs- und Hinterflügelfärbung der einzelnen Vertreter dieser Gattung geführt haben müssen, was uns wiederum den Schlüssel zum allgemeinen Verständnis der Färbung dieser Körperteile bei den Sphingidae zu liefern vermag.

Der Farbbefund bei den Arten der Gattung *Sphinx*

Der überall in Europa und großen Teilen des gemäßigten Asiens bis zur Pazifikküste und Teilen Japans verbreitete Ligusterschwärmer, *Sphinx ligustri* LINNAEUS 1758, dessen wohlbekannte, grüne, violett und weiß gestreifte Raupe im gesamten Areal auf vielen Ölbaumgewächsen (Oleaceae), einigen Rosengewächsen (Rosaceae) und wenigen anderen Pflanzen gefunden wird, zählt zu den bekanntesten Schwärmerarten der gemäßigten Alten Welt und stellt in diesem Weltteil einen typischen Vertreter des Sphinginae-Zweiges dar.

Die Art ist in ihrem riesigen Verbreitungsareal wenig variabel; sowohl die Imagines als auch die Raupen ein-

zelner Populationen divergieren heute nur minimal voneinander (vergleiche PITTAWAY 2019, PITTAWAY & KITCHING 2019). Im Osten des Territoriums tritt sie zusammen mit der in allen Entwicklungsstadien sehr ähnlichen, äußerlich kaum unterscheidbaren Art *Sphinx constricta* BUTLER, 1885 auf, die sich durch Isolation auf den japanischen Inseln ausdifferenziert hatte. Beide Arten zeichnen sich durch baumrindenfarbene, schwarz- und weißlichgraue Vorderflügel sowie schwarz gestreifte, violettfarbene Hinterleiber und Hinterflügel aus. Der mehr oder weniger intensive violette Farbton (s. Abb. 4) der meist von den Vorderflügeln verdeckten dorsalen Körperteile ist für den Ligusterschwärmer und seinen japanischen Verwandten kennzeichnend.

Die nächsten Verwandten der Arten *S. ligustri* und *S. constricta* besiedeln nördliche Teile der Neuen Welt. In der nearktischen Region kommen 17 verwandte Arten dieser Gattung vor, die dem Typ von *S. ligustri* entsprechen und dem besonders *S. drupiferarum* J. E. SMITH, 1797, *S. gordius* CRAMER, 1779, *S. perelegans* EDWARDS, 1874, *S. vashiti* STRECKER, 1878, *S. libocedrus* EDWARDS, 1881 und *S. poecilla* STEPHENS, 1828 ähnlich sind. Die *S. ligustri* genetisch am nächsten stehende und auch im Aussehen ähnlichste Art darunter ist *S. drupiferarum*. Auch *S. franckii* NEUMOEGEN, 1893, *S. asellus* (ROTHSCHILD & JORDAN, 1903), *S. chersis* HÜBNER, 1823 und *S. leucopheata* CLEMENS, 1859 sind noch sehr ähnlich, während *S. luscitiosa* CLEMENS, 1859, *S. canadensis* und *S. kalmiae* J. E. SMITH, 1797 (s. Abb. 5, 8) – dem Aussehen der Raupen und Imagines nach – wohl eine etwas weiter entfernte Verwandtschaft darstellen.

Bis auf wenige Ausnahmen haben alle diese Vertreter der Art *S. ligustri* ähnliche, uniforme Raupen mit grünen Grundfarben und sieben Paaren violetter, oberhalb weiß gesäumter Seitenstreifen; bei *S. kalmiae* und *S. franckii* sowie einigen anderen Arten sind die Lateralstreifen schmaler, schwarz und gelb gesäumt und das Analhorn blau und schwarz bewarzt. Raupen von *S. poecilla* können in grüner und brauner Grundfarbe auftreten, und Raupen von *S. canadensis* kommen in verschiedenen Grundfarben mit variablen dunklen und hellen Flecken vor. Die Falter aller genannten Arten weisen fast identisch geformte, bei *S. drupiferarum* (s. Abb. 7) und *S. gordius* auch praktisch identisch gefärbte Vorderflügel und eine übereinstimmende Flügelhaltung (s. Abb. 6–8) in der Ruheposition auf; einige Arten wie *S. kalmiae* (s. Abb. 5, 8) und *S. luscitiosa* haben hellere, gelbliche Vorderflügel, andere, wie *S. chersis*, *S. vashiti* oder *S. perelegans*, wiederum einheitlich aschgraue.

Das für uns interessanteste Merkmal der Falter dieser verwandten Arten ist jedoch die Farbe ihrer dorsalen Hinterleibs- und Hinterflügelzeichnung: Diese ist nämlich bei allen Vertretern weißlichgrau und schwarz (s. Abb. 5) und schließt bei keiner einzigen der in der Neuen Welt vorkommenden Schwesterarten violette, rote oder rosafarbene Farbtöne mit ein. Dieser Umstand scheint um so erstaunlicher, als bei den besonders nahesten-

henden, äußerlich beinahe identisch anmutenden Arten wie *S. drupiferarum* (s. Abb. 7) und *S. gordius* die aus den Linien und Flecken bestehenden Muster ebenfalls identisch sind; nur die für den ansonsten praktisch gleich aussehenden Ligusterschwärmer typische dorsale Farbe fehlt.

Auch bei der nearktisch und neotropisch verbreiteten Gattung *Lintneria* BUTLER 1876, deren Arten aufgrund der großen Ähnlichkeit zwischen den Faltern lange als Angehörige von *Sphinx* angesehen und erst rezent – vor allem aufgrund divergierender larvalmorphologischer Merkmale – wieder zu einer eigenständigen Gattung umklassifiziert wurden, kommen die bei *Sphinx* üblichen Muster vor, sind aber ebenfalls nur von verschiedenen abgestuften, gegeneinander kontrastierenden weißen, grauen und schwarzen Farbtönen geprägt.

Was bewirkt den violetten Farbton in der Alten Welt?

Der feine Unterschied, der insgesamt unwichtig erscheinen mag, aber doch auffällig ist, verlangt geradezu nach einer Deutung: Wie kommt bei den wenigen Vertretern in der Alten Welt die violette Farbe zustande – beziehungsweise, falls wir sie als ursprünglich betrachten, in der Neuen Welt abhanden?

Bei der großen Anzahl unterschiedlicher Arten der Nearktis, die verschiedene humide und aride Biotope, Wald- und Steppenlandschaften umfassen und sich von den borealen bis in die subtropischen Zonen erstrecken, wäre zu erwarten, daß – bei der verblüffenden Ähnlichkeit – wenigstens einige von ihnen auch farblich ganz den in der Alten Welt vorkommenden entsprechen, aber das ist im Hinblick auf die dorsale Hinterleibs- und Hinterflügelgefärbung offensichtlich nicht der Fall.

Die praktisch identische Färbung der beim Ruhen sichtbaren dorsalen Körperteile, also des Thorakal- und Vorderflügelbereichs (s. Abb. 6-7), zeigt andererseits, daß die Biotopbedingungen in den beiden Erdteilen keine ausschlaggebenden Unterschiede bergen können und somit dieselben altererbten mimetischen Mechanismen bei allen Vertretern der Gattung wirksam bleiben; durch das Vorderflügelmuster, das den größten Teil des Körpers bedeckt, sind die Tiere auf Baumstämmen und anderen hölzernen Unterlagen wirksam getarnt. Der entscheidende Unterschied kann also nur in ihrer aktiven Phase zu suchen sein, wenn die Falter sich im Flug befinden und die sonst verborgenen Körperflächen zum Vorschein kommen.

Hier nun ist unser bei der Gattung *Agrius* eingeschobener Verdacht und modellhaft skizzierter mutmaßlicher Verlauf des Farbwechsels zu Recht wieder in Betracht zu ziehen: Herrschen in den entsprechenden Breiten Nordamerikas andere Bedingungen – und unterscheiden sich die dort überwiegenden Blütenfarben wesentlich von denen in Eurasien?

Die dorsalen Farben nordamerikanischer Arten von *Sphinx* (und *Lintneria*) scheinen dies zu bestätigen oder

zumindest in die Richtung eines solchen Zusammenhangs hinzudeuten. Der Verdacht bedarf natürlich eines zu überprüfenden Vergleichs der entsprechenden botanischen Familien und Blühgesellschaften auf beiden Kontinenten, den wir hierfür wagen müssen.

Die botanische Seite: Überwiegende Blütenfarben größerer Flächen

Es ist anzunehmen – und vielfach zu beobachten –, daß Nektaraufnahme, soweit sie für einzelne Schwärmerarten vonnöten ist und zumindest gelegentlich stattfindet, in wechselwarmen Klimaten sich meist auf Lichtungen, Wiesen und Randflächen bewaldeter Bereiche abspielt; in gemäßigten Breiten trifft das sowohl für Vertreter der Sphinginae als auch der Macroglossinae zu.

Graslandpflanzen, die über große Flächen von Moor- und Aulandschaften, Uferzonen, Steppen oder abgebrannte Waldteile verstreut zu finden waren, bildeten, zusammen oder abwechselnd mit Teilen der Strauchvegetation, ursprünglich wohl den Hauptanteil der aufgesuchten Nektarquellen, zu denen heute Gartenlandschaften, Park- und andere Zierflächen mit vielfach exotischer Blütenvegetation hinzukommen.

Vorwegnehmend sind dagegen einige für bestimmte Zonen kennzeichnende einjährige oder ausdauernde Arten zu nennen, die sich heute infolge menschlicher Einflüsse beidseitig kontinentaler Verbreitung und großer Häufigkeit erfreuen; die aus der Nearktis stammenden Nachtkerzen der Art *Oenothera biennis* (Onagraceae) und das paläarktische gewöhnliche Seifenkraut *Saponaria officinalis* (Caryophyllaceae) bedecken heute jeweils auf beiden Kontinenten riesige Flächen und stellen auch für Schwärmerarten, denen sie erst seit wenigen Jahrhunderten zugänglich sind, bedeutende Nahrungsquellen dar. Diese beiden Arten waren in ihren jeweiligen Ursprungsgebieten, wenn auch seltener als heute, so doch allgemein und weit verbreitet.

Die strahlend gelbe Farbe der *Oenothera*-Blüten, die heute in Mitteleuropa auch von *A. convolvuli* besonders häufig besucht werden, scheint sich, wie die gelben Blüten zahlreicher anderer nearktischer und neotropischer Pflanzenarten, zu den gelben dorsalen Abdominalflecken einiger *Manduca*-Arten, vor allem der auch im Norden weit verbreiteten *M. sexta* (LINNAEUS, 1763) und *M. quinquemaculata* (HAWORTH, 1803), zu fügen; eine ähnliche, wenn auch deutlich schwächere Übereinstimmung scheint zwischen den meist rosafarbenen *Saponaria*-Blüten und den rosavioletten dorsalen Körperteilen von *S. ligustri* denkbar.

Seifenkräuter (*Saponaria*), Leimkräuter (*Silene*) und andere Nelkenartige (Caryophyllaceae)

Da Seifenkräuter, insbesondere die eurosibirische Art *Saponaria officinalis*, große Flächen der gemäßigten Graslandschaften bedecken und in der Alten Welt von Natur aus häufige Vorkommen aufwiesen, spielten sie

für die Nektaraufnahme der hiesigen Schwärmerarten gewiß eine große Rolle. Allerdings gibt es im eurasischen Fall der potenziellen farblichen Anpassung noch weitere gute Kandidaten mit dunkleren, violetten Blüten – und zwar aus derselben botanischen Familie; ein besonders auffälliger und passender von ihnen ist die über riesige Graslandflächen Eurasiens verbreitete Lichtnelke, das Rote Leimkraut, *Silene dioica*, das mit einem nördlichen Verbreitungsschwerpunkt in der sommerlichen Blütezeit vielerorts die rosaviolette Farbe der Steppenlandschaften Europas, Sibiriens und Fernen Ostens prägt.

Ähnlich violette Blütenfarben zeigen auch die fast ebenso weitverbreiteten, etwas südlicher zentrierten *S. armeria* (Nelkenleimkraut), *S. viscosa* (Pechnelke, Europa und Vorderasien) sowie *S. (Lychnis) flos-cuculi* (Kuckuckslichtnelke), *S. (L.) coronaria* (Kronenlichtnelke), *S. (L.) chalcidonica* (Brennende Liebe, bis Ostasien). Auch die mit den Gattungen *Silene* und *Lychnis* nahverwandten Vertreter der Kornraden wie *Agrostemma githago* haben violette Blüten.

Die meisten dieser Pflanzenarten sind heute aufgrund ihrer Zierfunktion oder versehentlich eingeschleppt als großenteils invasive Neophyten auch in der Neuen Welt (und anderswo) verbreitet, waren ursprünglich jedoch auf Eurasien beschränkt.

Auf dem anderen Kontinent kommen natürlich ebenfalls einige *Silene*-Arten vor, deren Blütenfarben aber bei allen weitverbreiteten Vertretern strahlend weiß sind, zum Beispiel *Silene stellata* („Starry Champion“), *S. parryi*, *S. douglasi* und so weiter. Rosafarbene Arten kommen zwar ebenfalls vor, zeigen aber nur kleine Areale und sind meist auf hohe Gebirgslagen, sehr nördliche Breiten oder trockene Felslandschaften im Westen beschränkt, in denen ihre Blüten auf Hymenopteren oder tagaktive Lepidopteren spezialisiert sind. Arten mit rotfarbenen Blüten wie *S. virginica* sind ebenfalls stärker eingeschränkt, aber auf Kolibris als Bestäuber spezialisiert.

Weißblühende *Silene*-Arten sind in Nordamerika fast ausnahmslos auf Schwärmer spezialisiert (sphingophil) und werden nachweislich von ihnen bestäubt. Auch eurasische *Silene*-Arten mit weißen Blüten werden oft von Schwärmern bestäubt oder zumindest regelmäßig von ihnen aufgesucht und sind auf Nachtfalter, meist Noctuidae, spezialisiert; ihre Blüten öffnen sich meist nachts. An ihnen sind, wie gelegentliche Aufnahmen zeigen, *Deilephila elpenor* (LINNAEUS, 1758), *D. porcellus* (LINNAEUS, 1758), verschiedene Vertreter der Gattung *Hyles* HÜBNER, 1819 und *Sphinx ligustri* zu beobachten, die allerdings ebenso häufig an den oben genannten rotblühenden Spezies zu sehen sind.

Zu den weitverbreiteten weißblühenden eurasischen Spezies zählen *S. latifolia* (Weiße Lichtnelke) und *S. vulgaris* (Taubenkropfnelke); der Verbreitungsschwerpunkt dieser Arten liegt meist etwas südlich. Durch rosafarbene Kelchkapseln und/oder ihre dunkle Äderung überwiegt bei diesen weißblühenden Arten, wenn wir sie

aus einiger Entfernung ansehen, trotzdem ein eher leicht violetter Farbton der Blütenstände, während diese in Nordamerika ein glänzendes Weiß mit grünlichen Tupfern ergeben, ähnlich den Blütenständen der dort überwiegenden Orchideenarten der Gattungen *Platanthera* und *Habenaria*.

Die Blütenfarbe dieser und vieler anderer botanischer Familien geht ursprünglich eindeutig auf spezialisierte Lockmechanismen zurück, die sich auf ganz bestimmte Bestäubergruppen richten: Nachtfalter werden besonders von weißen Blüten angezogen, Tagfalter und Hymenoptera von violetten, was auf die visuelle Sensorik dieser Insektenordnungen bei verschiedener Lichtintensität ihrer aktiven Zeit zurückgeht.

Die Spezialisierung der Pflanzen erfolgt meist in Abhängigkeit von geographisch-klimatischen Bedingungen, die die Präsenz der betreffenden Insektenvertreter bewirken. Sind zum Beispiel Vertreter langrüsseliger Sphingidae anwesend, gibt es Pflanzenarten oder ganze Gattungen, die auf sie als Bestäuber spezialisiert sind, etwa *Nicotiana*, *Datura* (Solanaceae), vergleiche KACZOROWSKI et al. (2005), *Oxyanthus* (Rubiaceae), vergleiche JOHNSON et al. (2004), oder *Angraecum* (Orchidaceae), vergleiche WASSERTHAL (2011). Die auf Schwärmer spezialisierten Arten und Gattungen haben in der Regel weiße oder gelblichweiße Blüten.

Es fällt auf, daß in den nördlichen Breiten der Alten Welt deutlich mehr weitverbreitete Arten mit violetten und rosafarbenen Blüten vorkommen als auf dem anderen Kontinent, auf dem der Anteil reiner Nachtfalterblüten höher ist; auffällig ist die häufige Anwesenheit weißblühender Arten, die von vielen Schwärmerarten angezogen werden, zum Beispiel *Abronia fragrans* (Nyctaginaceae, Caryophyllales).

Weidenröschen (*Epilobium*), Nachtkerzen (*Oenothera*) und andere Onagraceae

Einen großen Anteil an violetten Farbtönen eurasischer Graslandflächen stellen verschiedene Arten der Weidenröschen (*Epilobium* spp.) dar. Die in aufrechten Rispen von unten nach oben aufgehenden Blüten des Schmalblättrigen (*E. angustifolium*), Rosmarinblättrigen (*E. dodonaei*), Zottigen (*Epilobium hirsutum*) und einiger anderen Weidenröschenarten machen oft große Flächen aus. Es handelt sich um Pflanzen, die größtenteils von Hymenopteren bestäubt werden, was sich an ihren Farben niederschlägt; einige flächenmäßig bedeutende Arten sind allerdings schon seit älteren Zeiten zirkumpolar verbreitet und keine neuzzeitlichen Neophyten, so *E. angustifolium* als Pionierpflanze auf frischen Böden und das Arktische *E. latifolium*.

Neben den violettblütigen kommen – vor allem in der Neuen Welt – auch weißblütige Arten vor. In Teilen Nordamerikas kommen außerdem Arten vor, die in Form und Farbe an die Gattung der Nachtkerzen erinnern, zum Beispiel das gelbblütige Weidenröschen, *E. luteum*,

bei welchem als Bestäuber unter anderem die Schwärmerarten *Hyles lineata* (FABRICIUS, 1775) und *Proserpinus clarkiae* (BOISDUVAL, 1852) genannt werden.

Viele Weidenröschenarten sind potentiell selbstbestäubend (Kleistogamie).

An Blüten des häufigen *E. angustifolium* werden in Europa zuweilen Weinschwärmer (*D. elpenor* und *D. porcellus*), verschiedene *Hyles*-Arten, *Proserpinus proserpina* (PALLAS, 1772), *Macroglossum stellatarum* (LINNAEUS, 1758) und Arten von *Hemaris* DALMAN, 1816 gesehen.

Wesentlich häufiger sind bei den nachtaktiven Arten Sichtungen an den Blüten des nearktischen Neophyten *Oenothera biennis*; außer *Deilephila*-Arten, *Hyles*-Arten und *Agrilus convolvuli* wurde auch *Sphinx ligustri* schon oft daran beobachtet.

Die Gattung *Oenothera* ist in der Neuen Welt sehr reich vertreten (vergleiche GRANT 1983, WAGNER et al. 2007). Vor allem Sandlandschaften der Küsten- und Wüstengebiete des arideren Südwestens der Nearktis zeichnen sich durch große Reinbestände weiß- oder gelbblütiger, meist kurzstämmiger *Oenothera*-Arten – zum Beispiel *O. deltoides*, *O. howellii*, *O. coronopifolia*, *O. californica*, *O. caespitosa*, *O. speciosa*, *O. albicaulis* – aus. Fotografien belegen, daß heute die Arten *Hyles lineata*, *Manduca quinquemaculata* und *M. sexta* besonders häufige Besucher dieser Blüten sind; hinzu kommen *M. rustica* (FABRICIUS, 1775), *M. pellenia* (HERRICH-SCHÄFFER, 1854) und mehrere westliche Vertreter der Gattung *Sphinx* (vergleiche GREGORY 1963/1964).

In zentralen, klimatisch kontinentaler geprägten, und südöstlichen, feuchten Arealen überwiegen langstämige Arten mit strahlend gelben Blütenfarben, zum Beispiel *O. macrocarpa*, *O. elata*, *O. biennis*, *O. tetragona*, *O. fruticosa*, *O. lamarckiana*, *O. laciniata*, *O. grandiflora*, *O. coronifera*. Die von Natur aus ausschließlich in der Neuen Welt verbreitete Gattung ist nach der durch Menschen bewirkten Eroberung neuer Gebiete nach 1600 um einige Hybriden ergänzt, die heute Kriterien selbständiger Arten erfüllen; so ist zum Beispiel *O. glazioviana* (vergleiche KACHI & HIROSE 1985), die heute auch Nordamerika besiedelt, vermutlich durch das Zusammentreffen zweier neophytischer Arten in der Alten Welt entstanden.

Die große Verbreitung gelber und weißer Blüten häufiger Arten dieser Gattung, die sich über große Flächen der gesamten Neuen Welt ausdehnt, ist gut mit den Dorsalfarben vieler *Manduca*-Arten assoziierbar und kann zugleich auf die Vertreter der Gattung *Euryglottis* BOISDUVAL, 1875 und die Gattungen der Tribus Cocytiina TUTT, 1904 ausgedehnt werden. Zwei weitere Gruppen sphingophiler Arten aus der Familie der Onagraceae die Gattungen *Calylophus* und *Gaura* (Prachtkerzen) dar.

In Flußniederungen und Sumpfbereichen sind zusätzlich ebenfalls leuchtend gelbblühende Vertreter der nahverwandten Gattung *Ludwigia* (Heusenkräuter) stark ver-

breitet, an denen auch Schwärmer beobachtet werden. In ariden Gebieten kommen neben den weiß- und gelbblühenden *Oenothera*-Arten auch zahlreiche Kakteenarten (Cactaceae) und Caryophyllaceae (Nelkenartige) vor, deren Blüten ähnlich gefärbt sind und ebenfalls viele Schwärmerarten (*M. rustica*, *M. pellenia*, *Eumorphia labruscae* (LINNAEUS, 1758) und so weiter) anlocken. In bewaldeten subtropischen und tropischen Gebieten gehen die Flächen mit gelbblühenden, steppenbewohnenden Onagraceae nahtlos in solche mit gelb- und weißblühenden Strauch- und Baumarten über, die vor allem den Familien der Bignoniaceae (zum Beispiel *Tecoma*, *Dolichandra*, *Tabebuia*), Apocynaceae (*Alamanda*, *Tabernaemontana*), Solanaceae (*Cestrum*, *Nicotiana*) und Fabaceae (*Cassia*, *Caesalpinia*, *Parkinsonia*, *Peltophorum*) angehören.

Anacamptis, *Orchis*, *Gymnadenia*, *Dactylorhiza*, *Platanthera*, *Habenaria* und andere Orchidaceae

Orchideenarten stellen bekanntlich bedeutende Nektarquellen für Insekten dar und sind in verschiedenen Erdteilen auf Lepidoptera und speziell Sphingidae als Bestäuber angewiesen; die Anwesenheit langrüsseliger Arten der Sphinginae führt in der Regel zur Entwicklung speziell angepaßter Blütentypen mit langen Nektarsporen, was sich in verschiedenen Klimazonen beobachten läßt (vergleiche zum Beispiel WASSERTHAL 1997, 2011, PHILIPS 2003, HAPEMAN & INOUE 1997, PEDRON 2012, SUETSUGU & TANAKA 2013).

In kühleren Regionen erfolgt meist eine Spezialisierung auf Hymenopteren, die von rötlichen Farbtönen ange lockt werden; daher sind viele Orchideenarten höherer Breiten, die vor allem Graslandflächen bewohnen, von rosa- und violettfarbenen Blüten gekennzeichnet.

Sphingophile Graslandorchideen locken dagegen in der Regel mit strahlend weißen Blüten und intensivem, nächtlich ausströmendem Duft. Besonders bekannt sind Vertreter der Gattung *Platanthera*, die sich einerseits in Nordamerika (vergleiche GRANT 1983, CUTHRELL 1994 [unveröff.], HAPEMAN & INOUE 1997, PHILLIPS 2003, NELSON 2009) und andererseits in einigen südlichen Teilen des Fernen Ostens (vergleiche TAO et al. 2018, REN et al. 2018/2019) konzentrieren, wo die zahlreichen Arten fast ausschließlich von Schwärmern bestäubt werden, während in großen Teilen der nördlichen Alten Welt nur wenige, arealmäßig stark eingeschränkte Arten vorkommen, die vor allem höhergelegene, bewaldete Gebiete besiedeln, zum Beispiel *P. bifolia* (Zweiblättrige Waldhyazinthe) und *P. clorantha* (Grünliche Waldhyazinthe) (vergleiche MAAD 2002, BAUM 2017, DURKA et al. 2017, ESPOSITO et al. 2018), auf andere nacht- oder tagaktive Lepidoptera und Hymenoptera spezialisiert und meist ebenfalls weißblütig sind. Ähnlich verhält es sich mit der Gattung *Habenaria* (vergleiche STEWART 2009, TAO et al. 2018).

Die Gattungen *Orchis* und *Dactylorhiza* („Knabenkräuter“), die mit einigen weitverbreiteten Arten zwischen den Atlantik- und Pazifikküsten feuchte Au- und Gras-

landflächen prägen, sind – bis auf eine Ausnahme – auf die Alte Welt beschränkt. Die grünlichweiß blühende Grüne Hohlzunge, jetzt als *Coeloglossum viride* bezeichnet, kommt auch in Nordamerika vor und besiedelt auf beiden Kontinenten Gebirgszonen.

Die anderen *Dactylorhiza*-Arten, die meist dunkelviolette bis rosafarbene, violett gepunktete Blüten aufweisen, wie zum Beispiel *D. alpestris*, *D. elata*, *D. majalis*, *D. aristata*, *D. cordigera*, *D. graggeriana*, *D. incarnata*, *D. hatagirea*, bewohnen vorwiegend Aulandschaften und feuchte Bergtäler. Nicht wenige europäische Arten besiedeln kleine Areale in submediterranen Landschaften.

Die Gattung *Orchis* beherbergt etwa 20 lokal verbreitete Arten mit deutlicher Zentrierung im europäischen und mittelasiatischen Raum; einzelne Vertreter wie *O. militaris* reichen bis nach Ostasien, wie auch der vor kurzem ausgegliederte Vertreter „Brandknabenkraut“ (*N. ustulata*), der jetzt der Gattung *Neotinea* zugerechnet wird. Alle weitverbreiteten Vertreter, die auf großen Graslandflächen zu finden sind und nördliche Verbreitungsschwerpunkte zeigen, haben violette Blüten. Nur wenige, hauptsächlich südlich verbreitete und territorial stark eingeschränkte Arten haben weiße oder gelbe Blüten.

Von ebenfalls mehr oder weniger intensiv violetten Farbtönen sind die Blüten der Vertreter der Altweltgattung *Gymnadenia* (Händelwurz) gekennzeichnet. Die am weitesten verbreitete und überall verhältnismäßig häufige Art *G. conopsea* (Mückenhändelwurz) mit dunkelvioletten Blüten besiedelt Graslandgebiete von der Atlantikküste bis nach Japan; die Pflanzen können einzeln vorkommen oder gehäufte Bestände bilden. Die Blüten dieser Art sind mit deutlichen Nektarsporen versehen. Obwohl der Farbe gemäß von Hautflüglern als Hauptbestäubern auszugehen ist, werden die Blüten dieser Arten auch von Sphingidae besucht.

Auf den Wiesen in der Umgebung von Koper (Istrien) und Gorica (Karstgebiet) im submediterranen Slowenien sind an den rosavioletten Blüten lokaler Populationen von *Orchis*- und *Gymnadenia*-Arten sowie *Anacamptis papilionacea* und *Himantoglossum adriaticum* zur Flugzeit (Anfang Juni) spätabends regelmäßig auch Falter von *Hyles euphorbiae* (LINNAEUS, 1758) und gelegentlich, aber selten, einzelne *S. ligustri* zu sehen, die (in Gorica) die Blüten des dort an Waldrändern häufigen Waldgeißblattes, *Lonicera periclymenum*, bevorzugen.

A. convolvuli konnte ich bisher an keinen der genannten Blüten beobachten, und ich habe umgekehrt noch keinen einzigen Falter von *S. ligustri* an Kapern (*Capparis spinosa*) gesehen, dafür aber an *Prunella vulgaris* – auf einem Hang des Freiluftausstellungsgeländes Forma viva (Piran), zusammen mit einigen *D. porcellus*; an dieser Stelle mit reichem *Prunella*- und *Orchis*-Vorkommen sind tagsüber, zwischen den Stängeln ruhend, Jahr für Jahr Falter von *D. porcellus* und *D. elpenor* zu finden. Als Hauptfutterpflanze der in Istrien bisher nie beobachteten Raupen von *S. ligustri* vermute ich – in Anbetracht

einiger Fundbelege aus Westfrankreich (Normandie) – jetzt auch hier den Ölbaum (*Olea europaea*).

Disteln (*Carduus*) und andere Asteraceae

Disteln stellen mit einigen ihrer häufigen, großflächig verbreiteten Vertreter ebenfalls bedeutende „Farbträger“ gemäßiger Grasland- und Waldrandflächen dar. Die fast ausnahmslos violettblühenden Pflanzen der Gattungen *Carduus* (Ringdisteln), *Cirsium* (Kratzdisteln), *Cynara* (Artischocken), *Carlina* (Ebenwurz), *Echinops* (Kugeldisteln), *Onopordum* (Eselsdisteln) und *Silybum* (Mariendisteln) sind ein überwiegend in der Alten Welt beheimateter Zweig, und nur einige wenige lokal verbreitete Vertreter sowie zahlreiche Neophyten kommen auch in der Neuen Welt vor. Sie sind auf Hautflügler, vor allem Hummeln, spezialisiert und werden ebenfalls von vielen tagaktiven Lepidoptera als Nektarquellen aufgesucht.

Zumindest die Arten, deren Blüten sich nachts nicht schließen, werden auch von nachtaktiven Lepidoptera besucht. Hier interessieren uns vor allem allgemein verbreitete, auf nördlichen Graslandflächen häufige Arten wie *Carduus crispus* (Krause Distel), *C. nutans* (*C. thomeri*) (Nickende Distel), *Cirsium arvense* (Ackerkratzdistel), *Cir. palustre* (Sumpfkatzdistel), *Cir. japonicum* (Fernöstliche Kratzdistel) oder *Cir. esculentum* (Kurzhalbsdistel), die oft flächendeckende Gemeinschaften bilden und deren Verbreitungsareale über die nördlichen Steppengebiete entlang der Waldgrenzen bis an die Pazifikküste reichen.

Auch bei vielen anderen Gattungen der Tribus Cynareae innerhalb der Distelartigen (Carduoidae) herrschen violett- und blaublütige Vertreter vor, so bei den Kletten (*Arctium*) und Flockenblumen (*Centaurea*), zum Beispiel *Centaurea maculosa*, *C. montana*, *C. jacea* (Wiesenflockenblume), *C. polyphylla*, *C. cyanus* (Kornblume), *C. scabiosa* (Skabiosenflockenblume), *C. calcitrapa* (Sternflockenblume). Es handelt sich um Pflanzen, die vorwiegend von Hautflüglern und tagaktiven Lepidoptera bestäubt werden. An den meisten genannten Vertretern können regelmäßig die tagaktiven Schwärmerarten Taubenschwänzchen, *Macroglossum stellatarum* (LINNAEUS, 1758), und Hummelschwärmer, *Hemaris fuciformis* (LINNAEUS, 1758), *H. tityus* (LINNAEUS, 1758) sowie *H. croatica* (ESPER, 1800), beobachtet werden. Auch die teilweise tagsüber fliegenden Arten *Hyles euphorbiae* (LINNAEUS, 1758), *H. livornica* (ESPER, 1780), *H. nicaea* (DE PRUNNER, 1798) und *H. gallii* (ROTTEMBERG, 1775) können – zum Beispiel im Karstgebiet nördlich von Triest in Sežana, Avber und Postojna (Slowenien) und im Küstenland Istriens zwischen Buje und Umag (Kroatien) – im Früh- und/oder Spätsommer immer wieder saugend an verschiedenen Distelarten gesichtet werden; diese werden auch am späteren Abend, bei vollständiger Finsternis, besucht.

Für andere Schwärmer fehlen mir leider jegliche Beobachtungsdaten, aber es liegt nahe, daß Arten wie *Proserpinus proserpina* (PALLAS, 1772), *Sphingonaepiopsis gor-*

goniades (HÜBNER, 1819), *Deilephila elpenor* (LINNAEUS, 1758), *D. porcellus* (LINNAEUS, 1758), *Sphinx ligustri* und *S. pinastri* (LINNAEUS, 1758), die teilweise in denselben Biotopen anwesend sind, ebenfalls gelegentlich auch an verschiedenen Arten der *Carduoidae* Nektar saugen.

Salbei (*Salvia*), Braunellen (*Prunella*), Bohnenkräuter (*Satureja*), Mönchspfeffer (*Vitex*) und andere *Lamiaceae*

Viele Vertreter der Lippenblütler, die als typische Graslandbewohner über große Flächen verbreitet sind und reiche Nektarquellen für Insekten darstellen, sind von violetten beziehungsweise bläulichen Blütenfarben gekennzeichnet. Zu den häufig vertretenen Gattungen zählen die Arten von Salbei (*Salvia*), Minze (*Mentha*), Bohnenkraut (*Satureia*) und Braunellen (*Prunella*).

Auf *Prunella vulgaris* konnte ich, wie bereits erwähnt, in Istrien saugende Ligusterschwärmer beobachten, die außerdem Wiesenorchideen angefliegen haben. Ligusterschwärmer besuchen außerdem in Gärten kultivierte, reich blühende und stark duftende Sträucher von *Vitex agnus-castus* (Mönchspfeffer), über deren Blüten sie, ähnlich wie über denen der Gartenheckenkirsche (*Lonicera caprifolium*) und – an Stellen mit reicheren Vorkommen – des Seifenkrauts (*Saponaria officinalis*), minutenlang beim Saugen beobachtet werden können. Wo immer Heckenkirschen (*Lonicera periclymenum* oder *L. caprifolium*), Seifenkraut (*Saponaria officinalis*) oder Flammenblumen (*Phlox paniculata*) vorkommen, werden diese bevorzugt angefliegen.

Da es sich bei den letzteren zu einem großen Teil um kultivierte Ziergewächse handelt, entsprechen die heute beobachtbaren Präferenzen nicht den ursprünglichen, natürlichen Verhältnissen. Im Hinblick auf die Nektarquellen vollzieht sich beim Ligusterschwärmer – wie bei zahlreichen anderen Arten – der Wandel von einer Wiesen- und Waldrand- zu einer Garten- und Zierbeetart. Dieser Wandel korreliert – infolge der Kultivierung seiner Raupenfutterpflanzen als Ziergewächse, die ein neues Verhältnis überlebender Individuenzahlen bewirkt – mit zunehmender Umorientierung von natürlichen zu urbanen und suburbanen Biotopen (vergleiche DVOŘÁK 2014, 2016 und 2018b).

Natternköpfe (*Echium*), Büschelschöne (*Phacelia*) und andere *Boraginaceae*

Eine weitere Pflanzenfamilie mit vielen blau-, rosa- oder violettblühenden Vertretern stellen die Rauhblattgewächse dar. Es handelt sich, wie bei der namensgebenden Gattung *Borago* (Boretsch), um Gewächse, die vorwiegend auf Hymenoptera als Bestäuber spezialisiert sind; zugleich zeigen viele Arten aber eine enge Bindung an tagaktive Lepidoptera.

Während die Alte Welt zahlreiche *Echium*-Arten beherbergt, unter ihnen der in Eurasien weit verbreitete *E. vulgare* (Gewöhnlicher Natternkopf), die als Nektar-

quellen für Bienen, Hummeln und zahlreiche tagaktive Lepidoptera von großer Bedeutung sind, nehmen diese Rolle in der Neuen Welt einige Arten der Büschelschöne (*Phacelia*) ein, unter denen insbesondere *P. tenacetifolia* (Rainfarn-Phazelle) zu nennen ist. Heute sind diese beiden Arten als häufige Kulturpflanzen, die der Bienenweide und Bodenverbesserung dienen, in beiden Erdteilen verwildert und häufig anzutreffen.

In Europa können sowohl an *Echium*-Arten als auch an *P. tenacetifolia* tagaktive Schwärmerarten wie Taubenschwänzchen (*M. stellatarum*) und verschiedene Hummelschwärmer (*Hemaris*) regelmäßig beobachtet werden. Auf *E. vulgare* saugen in Istrien abends gelegentlich auch Kleine Weinschwärmer (*D. porcellus*). Es ist sehr wahrscheinlich, daß diese Pflanzen – aufgrund der großen Häufigkeit und ihres Nektarreichtums – auch von vielen weiteren nachtaktiven Schwärmerarten als Nektarquellen aufgesucht werden.

Dies gilt auch für die Arten der Neuen Welt, auch wenn diesen, wie der Auflistung zu entnehmen ist, deutlich mehr nachtblühende, auf Schwärmer spezialisierte Pflanzen zur Verfügung zu stehen scheinen. Anders als die Orchideen, Nachtkerzen- und Nelkenartigen, die vorwiegend an feuchte Biotope angewiesen sind, bevorzugen die hier genannten Vertreter der *Boraginaceae*, ähnlich wie die Disteln, trockene und steinige Standorte.

Andere Gewächse und ein abschließender Vergleich zwischen den Kontinenten

Die sechs zum interkontinentalen Vergleich herangezogenen Pflanzenfamilien stellen, auch wenn es sich um besonders wichtige, flächenmäßig ausschlaggebende Gewächse handelt, nur einen Bruchteil des bestehenden botanischen Artenreichtums dar.

Dennoch lassen sich aus der Gegenüberstellung scheinbar deutliche Tendenzen der Blütenfärbung ableiten. Die Familien wurden nach dem Aspekt der Häufigkeit und mutmaßlichen Bedeutung ihrer Arten als Nektarquellen ausgewählt, wobei den bodennahen **Graslandgewächsen** aus den obengenannten Gründen Vorrang gewährt wurde.

Diesen wären zusätzlich einige Eisenkrautgewächse (*Verbenaceae*) und Springkrautgewächse (*Balsaminaceae*) hinzuzufügen, die als Steppenpflanzen ebenfalls flächendeckend vorkommen, violette beziehungsweise rosafarbene Blüten haben und in der Alten Welt beheimatet sind. Einige unter ihnen, so mehrere Arten der Gattung *Verbena* und das Mongolische oder Drüsige Springkraut, *Impatiens glandulifera*, erfreuen sich allerdings erst durch menschliche Einwirkung als Neophyten ihrer großen Verbreitung und sind heute als invasive Arten auf beiden Kontinenten anwesend.

Die Vertreter der Gattung *Phlox* (Flammenblumen, *Polemonaceae*), die heute in Europa von vielen Schwärmerarten angefliegen werden, sind dagegen ein vorwiegend nearktischer Staudenzweig, der durch eine im



Abb. 1: *Manduca sexta*, gelbe Dorsalzeichnung. Abb. 2: *Acherontia atropos*, gelbe Dorsalzeichnung. Abb. 3: *Agrius convolvuli*, rote Dorsalzeichnung. Abb. 4: *Sphinx ligustri*, rosaviolette Dorsalzeichnung. — Fotonachweis: Abb. 2, 4 Boštjan DVOŘÁK; Abb. 1 Martin STEHLE; Abb. 4 Heinz FRIESCH.

nördlichen Asien beheimatete, rosablühende Art (*Phlox sibirica*) auch in der Alten Welt verbreitet war. Bei den ursprünglichen nearktischen Arten scheinen – vor den gärtnerischen Züchtungen – weiße beziehungsweise hellere Blütenfarben überwogen zu haben.

Viele andere Graslandgewächse wären zu erwähnen, doch scheint ihre Rolle zum Zweck unseres interkontinentalen Vergleichs der Nektarquellen im Hinblick auf die ausschlaggebende Blütenfarbe von geringerer Bedeutung. Die drei zuerst besprochenen Familien – Caryophyllaceae, Onagraceae und Orchidaceae – scheinen mit ihren weit verbreiteten, allgemein häufigen und sich zwischen den Kontinenten diesbezüglich wesentlich unterscheidenden Vertretern unsere vorausgehend angedeutete und unten formulierte These am besten zu belegen.

Es sollte jedoch noch auf die Blüten der bereits erwähnten **Strauchvegetation** eingegangen werden, die in Waldrandzonen und mit Gebüsch durchsetzten Graslandbiotopen gedeiht und beispielsweise für den Ligusterschwärmer – insbesondere aus der Sicht seiner heutigen Frequenz der Blütenbesuche – mutmaßlich auch in der Vergangenheit von Bedeutung war.

Die von *S. ligustri* heute so oft besuchten Heckenkirschen und Geißblätter (*Lonicera* spp.) aus der Familie der Geißblattgewächse (Caprifoliaceae) sind eine Altweltgattung von Schling- und Kletterpflanzen sowie Sträuchern; ihre Blüten sind vorwiegend rosafarben – und zwar sind die Außenseiten der Blütenblätter bei natürlich vorkommenden Populationen (*L. periclymenum*, *L. caprifolium*) meist rosa- bis violettfarben, zuweilen auch gelblich, rötlich oder orangefarben, nur sehr selten weiß –, während das Blüteninnere oft weiß beziehungsweise weißlich ist. Die Blütenknospen vor der Öffnung erscheinen meist violett.

Die nördlichen *Lonicera*-Arten mögen auf Schwärmer spezialisiert gewesen sein, doch wurden ihre auch tagsüber offenen Blüten wohl vorwiegend von tagaktiven Arten wie Taubenschwänzchen (*M. stellatarum*) und Hummelschwärmern (*Hemaris* spp.) bestäubt. Die überwiegende rosaviolette Farbe dieser Blüten fügt sich, wie auch zahlreiche Fotos daran saugender Ligusterschwärmer zeigen, recht gut zu den ähnlichen Farbtönen der dorsalen Hinterleibs- und Hinterflügelteile von *S. ligustri*.

Andere Vertreter der Strauch- und Baumvegetation scheinen für die Art als Nektarquellen von geringerer



Abb. 5: *Sphinx kalmiae*, schlüpfend, schwarz-weiße Dorsalzeichnung. Abb. 6: *Sphinx ligustri*, ruhend, lockendes Weibchen. Abb. 7: *Sphinx drupiferarum*, ruhend. Abb. 8: *Sphinx kalmiae*, ruhend. Abb. 9: *Deilephila elpenor* [unten] und *D. porcellus*. Abb. 10: *Sphinx pinastri*, aufgeweckt. — Fotonachweis: Abb. 5–8, Boštjan DVOŘÁK; Abb. 9, 10 Martin STEHLE.

beziehungsweise lediglich gelegentlicher Bedeutung zu sein; zwar können eine Menge der im Wald vorkommenden Arten zur Blütezeit angefliegen werden oder die Tiere eventuell auch Baumsäfte aufnehmen (vergleiche Dvořák 2017c), aber dabei handelt es sich um gelegentliche Quellen ohne konstante Relevanz.

Fliederbüsche (*Syringa vulgaris*, Oleaceae), die im (sub-)mediterranen Raum gelegentlich von *S. ligustri* angefliegen werden und meist violette Blüten haben, sind erst seit wenigen Jahrhunderten als Gartenpflanzen verbreitet und stammen ursprünglich aus kleinen anatolischen und südbalkanischen (*S. vulgaris*), karpatischen (*S. josikaea*) sowie fernöstlichen (*S. chinensis*) gebirgigen Arealen. Die heute im ozeanischen und kontinentalen Klima besonders gut gedeihenden, vielerorts

naturalisierten Pflanzen blühen in den meisten Gebieten jedoch zu früh, als daß sie von den in dieser Klimazone in der Regel erst ab Juni fliegenden Faltern von *S. ligustri* besucht werden könnten. Nichtsdestoweniger ist die Gattung *Syringa* heute für die Art auch eine bedeutende Raupenfutterpflanze.

Nektaraufnahme kann in Mitteleuropa dagegen gelegentlich am im Juni erblühenden Liguster (*Ligustrum vulgare*, ebenfalls Oleaceae) beobachtet werden, dessen gelblichweiße Blüten zwar vorwiegend von Bienen und Tagfaltern besucht werden, aber auch nachts einen intensiven Duft ausströmen und Nachtfalter anlocken. Ähnlich verhält es sich in mediterranen Gebieten mit den ebenfalls zu den Oleaceae zählenden Jasminsträuchern (*Jasminum* sp.).

Andere nektarreiche Strauch- und Baumarten wie der bereits erwähnte Mönchspfeffer (*Vitex agnus-castus*, Lamiaceae) oder der fernöstliche Losbaum (*Clerodendrum japonicum*, ebenfalls Lamiaceae), der gelegentlich auch in kontinentalem Klima kultiviert wird, teilweise bedingt frosthart ist und, wie zum Beispiel in Ljubljana, im Juni und Juli auch von *S. ligustri* als Nektarquelle genutzt wird, stammen aus subtropischen Gebieten und waren im von dieser Art besiedelten Areal ursprünglich nicht anwesend.

An dem aus China stammenden Schmetterlingsstrauch (*Buddleja davidii*, Scrophulariaceae) konnte ich bisher weder im submediterran noch im kontinental geprägten Klima Ligusterschwärmer sichten, und es sind mir keinerlei Belege bekannt. Möglicherweise sind die Blütenkelche zu kurz.

Insgesamt scheinen Ligusterschwärmer – wie auch alle nearktischen Verwandten der Gattung – im Vergleich mit den weit verbreiteten wandernden Arten wie *Agrius convolvuli*, *Hyles livornica* oder *Macroglossum stellatarum* eher selten und kurz Nektar zu saugen (vergleiche auch DVOŘÁK 2017c) und dies für ihre Vermehrung in der Regel nicht immer dringend zu benötigen, wofür auch die – im Vergleich zu *A. convolvuli*, *A. cingulatus*, *Manduca sexta*, *M. quinquemaculata* oder *M. rustica* – überall selteneren Fotobelege sprechen könnten; sie scheinen außerdem feuchtere Biotope zu bevorzugen und keine weiteren Strecken auf der Nahrungssuche zurückzulegen. Die ebenso seltenen Fotobelege saugender nearktischer *Lintneria*-Verwandten scheinen auf eine ähnliche, selten zu beobachtende Ernährungsweise der Imagines hinzudeuten. Im Internet einsehbare Aufnahmen (zum Beispiel bei OEHLKE 2019) zeigen, daß einige nordamerikanische *Sphinx*-Arten recht häufig an den aus Europa stammenden Neophyten *Saponaria officinalis* und *Lonicera caprifolium* saugen.

Adventive Gewächse spielen heute in gemäßigten und tropischen Gebieten als Falternektarquellen zum Teil eine große Rolle (vergleiche DVOŘÁK 2017b, 2017d). Nur in einigen Fällen, zum Beispiel bei einigen asiatischen Arten von *Crinum* (Amaryllidaceae), führen Inkompatibilitäten (engere Blütenkelche beziehungsweise dickere Rüssel) zu tödlichen Unfällen (vergleiche ZLATKOV et al. 2017).

In den Arealen aller nearktischer *Sphinx*-Arten kommen allerdings verhältnismäßig viele Arten sphingophiler Graslandpflanzen vor, die nachweislich von ihnen als Nektarquellen genutzt werden. Eine Reihe der an Waldrändern und in Steppen vorkommenden Orchideenarten, allen voran die zahlreichen Vertreter der Gattung *Platanthera*, sind auf Schwärmer spezialisiert und sogar auf sie als Bestäuber angewiesen (vergleiche PHILLIPS 2003, GRANT 1983, 1992, YOUNG et al. 2017).

Die Anwesenheit weiterer sphingophiler Arten anderer Pflanzenfamilien wie Nelkenartige, Caryophyllaceae (*Silene* spp.), Nachtkerzengewächse, Onagraceae (*Oeno-*

thera spp., *Gaura* spp.), Nachtschattengewächse, Solanaceae (*Nicotiana* spp., *Datura* spp., *Cestrum* spp.) und Hundsgiftgewächse (*Apocynum* spp.), deren Blüten sich nachts beziehungsweise abends öffnen und spezielle, auf Schwärmer abgestimmte Lockdüfte verströmen (vergleiche KACZOROWSKI et al. 2005, NORES et al. 2013), trägt zu einer omnipräsenten und reichen Nektarweide für die nearktischen Arten wie *Sphinx drupiferarum*, *S. gordius*, *S. kalmiae*, *S. poecilla*, *S. luscitiosa*, *S. chersis* und viele andere bei.

In der Alten Welt ist die Lage wesentlich anders; zwar mangelt es auch hier nicht an reichen Nektarquellen, aber diese sind viel seltener auf Nachtfalter spezialisiert und in nur sehr wenigen, meist exotischen, Fällen mit rezenter Ausbreitung auf Schwärmer abgestimmt. Der vergleichsweise geringe Anteil sphingophiler Pflanzenarten in nördlichen Teilen Eurasiens geht auf eine erdgeschichtlich niedrige Präsenz nektarsaugender Schwärmerarten in diesem Weltteil zurück; diese fügt sich zum heutigen Befund, denn der Artenbestand der Spingidae ist in den vergleichbaren Breiten der Neuen Welt wesentlich größer.

Der Unterschied in der Artenvielfalt hängt aller Wahrscheinlichkeit nach – wie allgemein bei den Pflanzen, insbesondere im Hinblick auf den Artenreichtum der Bäume – mit dem Bodenrelief der Kontinente zusammen; während in der Neuen Welt die Gebirge meist in nord-südlicher Richtung verlaufen und beim Anbruch von Eiszeiten ein ungehindertes Ausweichen auch der schwersamigen Arten in den Süden sowie nach den Vergletscherungen ein neues Ausbreiten nach Norden ermöglichen, bilden die großenteils in ost-westlicher Richtung verlaufenden eurasischen Gebirge hierbei eine Barriere, die einerseits wiederholt zum Aussterben der nördlich gelegenen Populationen führt und andererseits die Klimazonen auf ein feuchtes, boreales und ein warmes, arides Gebiet unterteilt.

Die These und das Szenario

Die ursprüngliche Heimat der Schwärmergattung *Sphinx* ist, wie wir heute wissen, in der Neuen Welt zu suchen; erst vor wenigen Millionen Jahren sind die Vorfahren einiger heute in der Alten Welt anwesenden Spezies über die zeitweise verlandeten Brückengebiete (Beringstraße) ins nördliche Ostasien gelangt, von wo aus sie sich nach und nach über den großen anderen Kontinent ausbreiten konnten.

Die rosavioletten Farbtöne der dorsalen Körperflächen des Ligusterschwärmers spiegeln die in der Alten Welt vorherrschenden Farben der von der Art als Nektarquelle besuchten Blüten wider und sind eine Folge selektiv erfolgter Anpassung. Da es in diesem Erdteil infolge fehlender Bestäuber aus der Familie Spingidae keine beziehungsweise deutlich weniger sphingophile Pflanzenarten gibt und die Vertreter der entsprechenden Pflanzengattungen, die in der Nearktis mit strahlend

weißer Farbe und nächtlichem Duft Schwärmerarten anlocken, hier aufgrund ihrer Anpassung auf tagaktive Insekten von violetten Farbtönen geprägt sind, fand bei den Faltern eine durch selektive Mechanismen hervorgerufene Farbverschiebung statt: Die in der Dämmerung und nachts über in der Finsternis dunkleren, rosa- und violettfarbenen Blütenflächen schwebenden Individuen waren mit ihren ursprünglich helleren, weißlichen Tupfern auf den Hinterleibern und -flügeln (wie zum Beispiel bei *Sphinx drupiferarum* und *S. kalmiae*) beim Saugen von Räufern wegen des Kontrasts visuell leichter erfassbar und somit schlechter getarnt, weswegen sich im neuen Areal nach und nach die dunkleren bunteren, den Blütenfarben ähnlicheren Farbtöne durchgesetzt haben.

Diese sekundäre farbliche Anpassung zeugt anschaulich von der Ausbreitungsrichtung der Gattungsvertreter aus der Neuen in die Alte Welt; sie belegt zugleich, daß es sich bei den dorsalen Farbtupfern der Sphinginae, wie oben vermutet, um einen automatisch erfolgenden mimetischen Mechanismus handelt, der auf dem farblichen Ausgleich zwischen den Faltern und den vorherrschenden Farbtönen der von diesen regelmäßig besuchten Blüten beruht. Für die an der Art *S. ligustri* und der mit ihr nahe verwandten Art *S. constricta* beobachtbare Farbverschiebung ihrer eingewanderten Vorfahren war zunächst wohl nicht die Menge der in der Alten Welt vorkommenden violettblütigen Pflanzen ausschlaggebend, sondern vielmehr der Umstand, daß die weißblütigen, auf die Falter dieses Schwärmertyps spezialisierten Pflanzenarten, wie sie in der Nearktis von Vertretern dieser Gattung vorwiegend angefliegen werden, in den neu eroberten paläarktischen Arealen weitgehend fehlten – und die entsprechenden verwandten Pflanzenarten hier violette Blüten hatten.

Zur Färbung der Weinschwärmerarten *Deilephila elpenor* und *D. porcellus*

Die oben vorgestellte Annahme einer Farbverschiebung bei der Gattung *Sphinx* infolge vorwiegend auf tagaktive Insekten (Hymenoptera und tagaktive Lepidoptera) angepaßter Blüten in den nördlichen Teilen der Paläarktiskann mit parallel belegenden Indizien bei einer anderen Schwärmergattung untermauert werden. Zwei in dieser Region beheimatete Arten der Gattung *Deilephila* LASPÈYRES, 1809 aus der Unterfamilie Macroglossinae sind von rosafarbenen Grundfarbtönen geprägt (s. Abb. 9), wobei es sich um ein weltweit einzigartiges Phänomen handelt.

Nirgends sonst als in diesem nördlichen Areal treten Arten mit so gefärbten Faltern dieses Typs auf. Die vorwiegend in der Vegetation ruhenden und aufgrund dieser Vorliebe mit einer entsprechenden Flügelposition ausgestatteten Imagines dieser Unterfamilie weisen auch weltweit entsprechende Flügelmuster auf, die ihnen eine Tarnung in den Baumkronen, im Laub oder in der niedrigen, von Stengeln bestimmten Vegetation ermöglichen.

So kennen wir einerseits grün(lich)e, von einzelnen Flecken oder einem Streifenmuster durchsetzte Rumpf- und Vorderflügelzeichnungen wie zum Beispiel bei *Euchloron megaera* (LINNAEUS, 1758), *Basiothia medea* (FABRICIUS, 1781), *Eumorpha labruscae* (LINNAEUS, 1758), *Eum. pandorus* (HÜBNER, 1821), *Xylophanes pluto* (FABRICIUS, 1777), *X. chiron* (DRURY, 1771), *X. belti* (DRUCE, 1878), *Pergesa acteus* (CRAMER, 1779), *Eupanacra busiris* (WALKER, 1856), *Akbesia davidi* (OBERTHÜR, 1884), Gattung *Daphnis* HÜBNER, [1819], Gattung *Rethera* HÜBNER, 1819, Gattung *Cizara* WALKER, 1856, Gattung *Proserpinus* HÜBNER, 1819, Gattung *Oryba* WALKER, 1856 und so weiter – oder bräunlichgelb gestreifte Muster wie bei *Hippotion celerio* (LINNAEUS, 1758), *Basiothia schenki* (MOSCHLER, 1872), *Hyles livornica* (ESPER, 1780), *Eumorpha fasciatus* (SULZER, 1776), *Eupanacra pulchella* (ROTHSCHILD & JORDAN, 1907) *Theretra japonica* (BOISDUVAL, 1869), *T. nessus* (DRURY, 1773), *T. orpheus* (HERRICH-SCHÄFFER, 1854), *Xylophanes tersa* (LINNEAUS, 1771), *Cechetra lineosa* (WALKER, 1856) und so weiter, um jeweils nur einige besonders ausgeprägte Beispiele zu nennen.

Ein ober- und unterhalb einheitlich rosafarbenes, nur leicht grünlich oder gelbbraun geflecktes Muster finden wir bei den Macroglossinae ausschließlich bei den nördlichen paläarktischen Arten *D. elpenor* und *D. porcellus* sowie der nah verwandten Art *D. rivularis* (OBERTHÜR, [1875]) und, in etwas geringerem Maße, bei *D. askoldensis* (OBERTHÜR, 1879). (Eine gewisse Parallele ist eventuell in der Färbung der orientalischen Art *Leucophlebia lineata* WESTWOOD 1847 zu erblicken, die ebenfalls Graslandgebiete bewohnt und deren Raupen ungewöhnlicherweise auf Gräsern [Poaceae] leben; sie gehört allerdings zum Zweig der Smerinthinae.)

Es liegt auf der Hand, daß es sich hierbei um eine mimetische Anpassung an die in dieser Region überaus häufigen Blüten mit solchen Farbtönen handelt; da die Tiere vorwiegend Graslandgebiete, Lichtungen und Uferzonen besiedeln und tagsüber in der niedrigen Vegetation ruhen, war in ihren Biotopen, die zur Flugzeit von ausgedehnten Teppichen rosa- und violettfarbener Blüten (zum Beispiel *Epilobium angustifolium*, *Silene dioica*, *Gymnadenia conopsea*, *Primula farinosa*, *P. vialii* und so weiter, erst später auch *Impatiens glandulifera*) geprägt sind, ein mit diesen Blüten, in deren Nähe sie sich befanden, übereinstimmender Grundfarbton zwecks der Tarnung von Vorteil. Andererseits deuten viele Aufnahmen, die die Falter dieser beiden Arten bei der Nektaraufnahme aus rosa- und violettfarbenen Blüten zeigen, darauf hin, daß eine übereinstimmende Färbung – wie bei *S. ligustri* – auch in dieser Situation mimetisch günstig ist. Nicht zuletzt haben regelmäßige Besuche der reichen Nektarvorkommen wohl auch ein häufiges Ruhen in deren Nähe zur Folge, womit die aktive und passive Phase miteinander verknüpft sind.

Bei Vertretern der Sphinginae, die grundsätzlich auf festen Unterlagen wie Baumstämmen, Stängeln oder Steinen ruhen, beschränkt sich die mit Blütenfarben zusam-

menhängende mimetische Angleichung natürlich nur auf die dorsalen, beim Flug über solchen Blütenbeständen sichtbaren Körperteile. Dennoch zeugen beide Fälle der innerhalb der Sphingidae recht ungewöhnlichen, bunten Kolorierung von dem – eben auch durch den erdgeschichtlichen regionalen Mangel an Sphingidae bedingten – außerordentlichen Reichtum an rosaviolett gefärbten, auf Hymenoptera spezialisierten Blüten der eurosibirischen Region.

Zu *Sphinx pinastri* LINNAEUS 1758 und verwandten Nadelbaumspezialisten

Der Artenkomplex des Kieferschwärmers, *S. pinastri*, stellt wegen der Verwandtschaft zum Ligusterschwärmer scheinbar einen kleinen Haken für unsere These dar, da die Vorfahren der Art ebenfalls aus der Neuen Welt stammen, die heute in der Alten Welt lebenden Vertreter jedoch im Gegensatz zu *S. ligustri* keinerlei bunte dorsale Färbung, sondern, wie alle ihre nahen Verwandten in der Neuen Welt, nur eine graue beziehungsweise weiß und schwarz markierte Zeichnung aufweisen.

Die auf Nadelbäume spezialisierten *Sphinx*-Arten, die früher mit dem Gattungsnamen *Hyloicus* gekennzeichnet wurden und sich auf dem neuweltlichen Heimatkontinent im Gebiet des Felsengebirges und westlich davon der größten Artenvielfalt erfreuen, unterscheiden sich auch anhand ihrer Präimaginalstadien wesentlich von den auf Laubbäumen lebenden Spezies; ihre Raupen sind längsgestreift und an die Triebe der Nadelbäume angepaßt und haben außerdem anders geformte, vor allem in den jungen Stadien proportional wesentlich größere Kopfkapseln. Diese Charakteristika teilen sie sich mit den verwandten nearktischen Gattungen *Isoparce* ROTHSCILD & JORDAN, 1903 und *Lapara* WALKER, 1856.

Bei der Art *S. pinastri* (s. Abb. 10), die nach neuen Erkenntnissen auch in Teilen der Neuen Welt vorkommt, soll es neuerdings nicht geklärt sein, ob es sich dabei wirklich um, wie zuerst angenommen, Nachfahren der dorthin rezent aus Europa eingeschleppten Individuen oder doch um Reste der ursprünglichen, dort ansässigen und sich erst spät auch in die Alte Welt ausgebreiteten Population handelt (vergleiche PITTAWAY 2019); die letztere Annahme scheint in dieser Diskussion jedoch schwer annehmbar, wenn wir bedenken, daß es keine Indizien über ein östliches Vorkommen von *S. pinastri* (neben den im Folgenden genannten, verwandten Arten) jenseits des westlichen Sibiriens gibt.

Der im Vergleich zu *S. ligustri* heute in der Alten Welt relativ artenreiche Komplex unterscheidbarer Vertreter, die verschiedene Bergregionen vom nordafrikanischen Atlasgebirge im Westen (*S. maurorum* (JORDAN, 1931)) bis zum Himalaya (*S. bhutana* BRECHLIN 2015, *S. centrosinaria* KITCHING & JIN, 1998, *S. oberthueri* (ROTHSCILD & JORDAN, 1903), *S. yunnana* BRECHLIN 2015) und dem Altaigebirge sowie den japanischen Inseln (*S. crassistriga* (ROTHSCILD & JORDAN, 1903), *S. morio* (ROTHSCILD &

JORDAN, 1903)), Ostsibirien (*S. caliginus* (BUTLER, 1877)) und einigen subtropischen Inselterritorien wie Taiwan (*S. formosana* RIOTTE, 1970) besiedeln, spricht aufgrund seiner Zersplitterung allerdings für eine alte, im Vergleich zu *S. ligustri* mutmaßlich deutlich ältere transkontinentale Ausbreitung, die sich möglicherweise in Form mehrerer Wellen abwickelte. Dies scheint auch die Morphologie der Puppen zu belegen, die bei der ostasiatischen Zweig der Gattung keine – für *S. pinastri* und *S. ligustri* typische – Rüsselscheide aufweisen.

Alle diese Arten, selbst die in (sub-)tropischen Arealen wie die taiwanische *S. formosana* lebenden, scheinen auf Nadelbäume spezialisierte Waldarten zu sein, die in warmen Klimaten folglich meist Hochgebirge besiedeln. Dies ist bei den meisten nördlichen Vertretern, deren Raupen auf Kiefern (*Pinus* spp.), Lärchen (*Larix* spp.), Fichten (*Picea* spp.) und Tannen (*Abies* spp.) leben, gut belegt. Die westliche *S. maurorum* lebt im Atlasgebirge vorwiegend auf Zedern (*Cedrus atlantica*); auch *S. pinastri* ist in mediterranen Gebieten heute häufig vorwiegend auf gepflanzten und verwilderten, überall häufigen Zedern (so zum Beispiel in Istrien auf *C. deodara*) zu finden. Ein Teil der nearktischen Arten lebt, wie zum Beispiel *S. dollii* NEUMOEGEN 1881 und *S. sequoiae* BOISDUVAL, 1868, auch auf Schuppenbäumen wie Zypressen (*Cupressus* spp.), Lebensbäumen (*Thuja* spp.) und Wacholderarten (*Juniperus* spp.), an deren Triebe die Raupen wiederum speziell angepaßt sind.

Durch die ursprüngliche Beschränkung des Lebensareals dieser Arten auf bewaldete, bei den Altweltvertretern vorwiegend boreale Gebiete ließe sich die stabilbleibende Färbung im Gegensatz zu *S. ligustri* deuten. Auf vom Nadelwald bedeckten Flächen sind weißblühende, auf nachtaktive Lepidoptera spezialisierte Orchideenarten, die in Europa meist in Wäldern gefunden werden, insbesondere die Zweiblättrige (*Platanthera bifolia*) und Grünliche Waldhyazinthe (*P. clorantha*) sowie die Grüne Hohlzunge (*Coeloglossum viride*) (siehe BAUM 2017, DURKA et al. 2017) wiederum häufiger und die Bedingungen daher anders als im offenen Gelände, in dem sich ursprünglich die Nektaraufnahme bei *S. ligustri* hauptsächlich abspielte. Daher war eine mimetische Anpassung durch Farbausgleich wohl nicht nötig.

Die heutige Präsenz des Kieferschwärmers auch in Gärten, Parks und anderen (sub-)urbanen Gebieten und seine Häufigkeit beim Saugen über vielen Arten verschiedener Blüten (wie bei *S. ligustri*) geht möglicherweise zu einem großen Teil auch auf die Biotopausweitung durch Kultivierung der Nadelbäume als Ziergewächse zurück (vergleiche PITTAWAY 2019, mit älteren Angaben zu Großbritannien, wo *S. pinastri* ursprünglich nicht vorgekommen sein soll, von DUNCAN 1836, DRURY 1837 und SOUTH 1907). In Berlin waren 2008 einzelne Raupen sogar auf den vor dem Gebäude des Axel-Springer-Verlags (Stadtmitte) gepflanzten Kiefern (*P. silvestris*) zu finden.

Dank

Wolfgang A. NÄSSIG, Frankfurt am Main, danke ich für die aufmerksame Lektüre und Korrektur des Manuskripts sowie nützliche Hinweise zu dessen Ergänzung.

Literatur

- BAUM, A., & BAUM, H. (2017): *Platanthera muelleri* – eine dritte Art in der *Platanthera bifolia/chlorantha* Gruppe in Mitteleuropa. – Journal Europäischer Orchideen (Hrsg. AHO Baden-Württemberg, Karlsruhe), **49** (1): 133–152.
- CUTHRELL, D. L. (1994, unveröff.): Insects associated with the prairie fringed orchids, *Platanthera praeclara* SHEVIK & BOWLES and *P. leucophaea* (NUTTALL) LINDLEY. – Dissertation, eingereicht bei der Graduate Faculty der North Dakota State University of Agriculture and Applied Science. – Fargo, North Dakota, 76 S.
- DURKA, W., BAUM, A., MICHALSKI, S. G., BAUM, H. (2017): DARWIN'S legacy in *Platanthera*: are there more than two species in the *Platanthera bifolia/chlorantha* group? – Plant Systematics and Evolution (Springer), **303**: 419–431, URL: link.springer.com/article/10.1007%2Fs00606-016-1381-8.
- DVOŘÁK, B. (2014): Futterpflanzen und Lebensweise einiger Kulturfolger aus der Familie der Schwärmer (Lepidoptera, Sphingidae) im Raum „Metro-Manila“ (Philippinen) – Nachrichten des Entomologischen Vereins Apollo, Frankfurt am Main, N.F. **35** (3): 153–160.
- (2016): Verbreitung der Acherontiini-Genera im Lichte der Verpuppungsweise: Die Vertreter von *Coelonia* und *Megacorma* als Nichtwanderer (Lepidoptera: Sphingidae). – Nachrichten des Entomologischen Vereins Apollo, Frankfurt am Main, N.F. **37** (2/3): 109–116.
- (2017a): Tarn- und Warnverhalten bei *Amphimoea walkeri* (BOISDUVAL, 1875) und anderen Cocytiina (Lepidoptera: Sphingidae). – Entomologische Zeitschrift, Schwanfeld, **127** (2): 121–125.
- (2017b): Belege von *Hymenocallis speciosa* (Amaryllidaceae) als Nektarquelle für *Megacorma obliqua* (WALKER, 1856) und andere Schwärmer bei C. W. GAN in Malaysia (Lepidoptera: Sphingidae). – Entomologische Zeitschrift, Schwanfeld, **127** (3): 187–189.
- (2017c): Über die nichtflorale Ernährung einiger Schwärmerarten mit besonderer Berücksichtigung der Gattungen *Notonagemia* (ZOLOTUHIN & RYABOV, 2012) und *Acherontia* (LASPEYRES, 1809) (Lepidoptera: Sphingidae) – Nachrichten des Entomologischen Vereins Apollo, Frankfurt am Main, N.F. **38** (1): 56–63.
- (2017d): Beobachtungen zur Eiablage, Entwicklung und Generationenfolge des Windenschwärmers, *Agrius convolvuli* (LINNAEUS, 1758), an der slowenischen Adriaküste (Lepidoptera: Sphingidae) – Nachrichten des Entomologischen Vereins Apollo, Frankfurt am Main, N.F. **38** (2/3): 145–156.
- (2018a): Bemerkungen zur Verhaltensweise und Phänologie der Raupen von *Pseudosphinx tetrio* (LINNAEUS, 1771) und verwandten Dilophonotini-Genera (Lepidoptera: Sphingidae): wer ahmt wen nach? – Nachrichten des Entomologischen Vereins Apollo, Frankfurt am Main, N.F. **38** (4): 183–190.
- (2018b): Zur Lebens- und Verpuppungsweise der Berliner Stadtpopulation des Lindenschwärmers, *Mimas tiliae* (LINNAEUS, 1758) (Lepidoptera: Sphingidae) – Nachrichten des Entomologischen Vereins Apollo, Frankfurt am Main, N.F. **39** (2): 75–84.
- ESPOSITO, F., VERECCEN, N. J., GAMMELLA, M., RINALDI, R., LAURENT, P., TYTECA, D. (2018): Characterization of sympatric *Platanthera bifolia* and *Platanthera chlorantha* (Orchidaceae) populations with intermediate plants. – PeerJ **6**: e4256; URL: peerj.com/articles/4256/.
- GRANT, V. (1983): The systematic and geographical distribution of hawkmoth flowers in the temperate North American flora. – Botanical Gazette, Chicago, **144** (3): 439–449.
- (1992): Floral isolation between ornithophilous and sphingophilous species of *Ipomopsis* and *Aquilegia*. – Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, Washington D.C., **89** (24): 11828–11831.
- GREGORY, D. P. (1963): Hawkmoth pollination in the genus *Oenothera*. – Aliso, Claremont, Calif., **5** (3): 357–384. [URL: scholarship.claremont.edu/aliso/vol5/iss3/12/].
- (1964): Hawkmoth pollination in the genus *Oenothera*. – Aliso, Claremont, Calif., **5** (4): 385–419. [URL: www.researchgate.net/publication/318581845_Hawkmoth_Pollination_in_the_Genus_Oenothera].
- HAPEMAN, J. R., & INOUE, K. (1997): Plant-pollinator interactions and floral radiation in *Platanthera* (Orchidaceae). – S. 433–454 in: GIVNISH, T. J., & SYTSMAN, K. J. (Hrsg.): Molecular evolution and adaptive radiation. – University of Wisconsin, Madison (Cambridge University Press), 621 S.
- JOHNSON, S. D., NEAL, P. R., PETER, C. I., & EDWARDS, T. J. (2004): Fruiting failure and limited recruitment in remnant populations of the hawkmoth-pollinated tree *Oxyanthus pyriformis* subsp. *pyriformis* (Rubiaceae). – Biological Conservation (Elsevier), **120** (1): 31–39.
- KACHI, N., & HIROSE, T. (1985): Population dynamics of *Oenothera glazioviana* in a sand-dune system with special reference to the adaptive significance of size-dependent reproduction. – Journal of Ecology (Wiley-Blackwell), **73** (3): 887–901.
- KACZOROWSKI, R. L., GARDENER, M. C., & HOLTSFORD, T. P. (2005): Nectar traits in *Nicotiana* section *Alatae* (Solanaceae) in relation to floral traits, pollinators, and mating system. – American Journal of Botany (Wiley), **92** (8): 1270–1283.
- MAAD, J. (2002): Selection and floral evolution in *Platanthera bifolia* and *P. chlorantha* (Orchidaceae). – Acta Universitatis Uppsaliensis, Umfassende Zusammenfassungen der Dissertationen an der Universität Uppsala, Faculty of Science and Technology, Vol. **685**. – [URL: www.semanticscholar.org/paper/Selection-and-Floral-Evolution-in-Platanthera-and-Maad/5a909b00e56b8b0c013b82620e5f560f5cd1f271].
- NELSON, T. (2009): A family orchid vacation to the Great Lakes and points beyond. – North American Native Orchid Journal, Brighton, MA (North American Native Orchid Alliance), **15** (1): 2–35. [URL: www.yumpu.com/en/document/read/11761161/north-american-native-orchid-journal-at-the-culture-sheet].
- NORES, M. J., LOPEZ, H. A., RUDALL, P. J., ANTON, A. M., & GALETTO, L. (2013): Four o'clock pollination biology: nectaries, nectar and flower visitors in Nyctaginaceae from southern South America. – Botanical Journal of the Linnean Society (Wiley), **171** (3): 551–567.
- OEHLKE, B. (2019): Sphingidae of the Americas. – [Bilder saugender Falter: *Sphinx kalmiae* an *Saponaria*, Foto Tim DYSON; *Sphinx franckii* an *Gaura*, Foto Dan DAVISON. Weitere saugende *Sphinx*- und *Lintneria*-Arten unter den Artprofilen.] – URL: www.silkmoths.bizland.com/Sphinx (zuletzt aufgesucht 14. VII. 2019).
- PEDRON, M. (2012): Estudos biossistemáticos em espécies de *Habenaria* WILLD. (Orchidaceae) nativas no Rio Grande do Sul. – Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Departamento de Botânica, Programa de pós-graduação em botânica, Porto Alegre, 123 S. [URL: www.lume.ufrgs.br/handle/10183/115622].

- PHILLIPS, L. (2003): Pollination of western prairie fringed orchid, *Platanthera praeclara*: Implications for restoration and management. — Restoration and Reclamation Review Student On-Line Journal (Hort 5015/5071), University of Minnesota, St. Paul, Minnesota, Department of Horticultural Science. (URL: hort.agri.umn.edu/h5015.rrr.htm .)
- PITTAWAY, A. R. (2019): Sphingidae of the Western Palaearctic (including Europe, North Africa, the Middle East, western Siberia and western Central Asia). — URL: tpittaway.tripod.com/sphinx (zuletzt aufgesucht 14. VII. 2019).
- , & KITCHING, I. J. (2019): Sphingidae of the Eastern Palaearctic (including Siberia, the Russian Far East, Mongolia, China, Taiwan, the Korean Peninsula and Japan). — URL: tpittaway.tripod.com/china/s_ (zuletzt aufgesucht 14. VII. 2019).
- REN, Z.-X., BERNHARDT, P., EDENS-MEIER, R., ZWECK, J., ARDUSER, M., LI, H.-D., & WANG, H. (2018/2019): Comparative pollen–pistil interactions and insect pollination in two *Hypoxis* species (Hypoxidaceae) in China and North America — Plant Systematics and Evolution (Springer), **305**: 115–126.
- STEWART, S. (2009): Colour and morphological variation in *Habenaria macroceratitis* in Florida. — North American Native Orchid Journal, Brighton, MA (North American Native Orchid Alliance), **15** (1): 36–39 (URL: www.researchgate.net/publication/257382748_Colour_and_morphological_variation_in_Habenaria_macroceratitis_in_Florida).
- SUETSUGU, K., & TANAKA, K. (2013): Moths visiting the flowers of the orchid *Platanthera japonica*. — Entomological News (American Entomological Society), **123** (1): 78–80, (URL: www.bioone.org/doi/full/10.3157/021.123.0118).
- TAO, Z.-B., REN, Z.-X., BERNHARDT, P., WANG, W.-J., LIANG, H., WANG, H. (2018): Nocturnal hawkmoth and noctuid moth pollination of *Habenaria limprichtii* (Orchidaceae) in sub-alpine meadows of the Yulong Snow Mountain (Yunnan, China) — Botanical Journal of the Linnean Society (Wiley), **187**: 483–498. [URL: www.researchgate.net/publication/325756524_Nocturnal_hawkmoth_and_noctuid_moth_pollination_of_Habenaria_limprichtii_Orchidaceae_in_sub-alpine_meadows_of_the_Yulong_Snow_Mountain_Yunnan_China .]
- , ——, ——, LIANG, H., LI, H.-D., ZHAO, Y.-H., WANG, H., LI, D.-Z. (2018): Does reproductive isolation reflect the segregation of colour forms in *Spiranthes sinensis* (PERS.) AMES complex (Orchidaceae) in the Chinese Himalayas? — Ecology and Evolution (Wiley), **8** (11): 1–15.
- WAGNER, W. L., HOCH, P. C., & RAVEN, P. H. (2007): Revised classification of the Onagraceae. — Systematic Botany Monographs, Ann Arbor (American Society of Plant Taxonomists), **83**, 240 S., (URL: repository.si.edu/handle/10088/7611).
- WASSERTHAL, L. T. (1997): The pollinators of the Malagasy Star Orchids *Angraecum sesquipedale*, *A. sororium* and *A. compactum* and the evolution of extremely long spurs by pollinator shift. — Botanica Acta (Wiley), **110** (5): 343–359.
- (2011): Evolution of long-tongued hawkmoths and pollination of long-spurred *Angraecum* orchids. — Proceedings of the 20th World Orchid Conference, Singapur 2011, S. 280–284.
- YOUNG, B. E., AUER, S., ORMES, S., RAPACCIUOLO, G., SCHWEITZER, D., & SEARS, N. (2017): Are pollinating hawkmoths declining in the Northeastern United States? An analysis of collection records. — PLOS one **12** (10): e0185683 (20 S., URL: doi.org/10.1371/journal.pone.0185683).
- ZLATKOV, B., BESHKOV, V., & GANEVA, C. (2017): *Oenothera speciosa* versus *Macroglossum stellatarum*: killing beauty. — Arthropod-Plant Interactions (Springer), **12** (3): 395–400 (URL: doi.org/10.1007/s11829-017-9588-3).

Eingang: 19. VII. 2019

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 2019

Band/Volume: [40](#)

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

Artikel/Article: [BeiÜber den Ursprung der dorsalen Hinterleibs- und Hinterflügelfärbung der holarktischen Sphinginae am Beispiel der Gattung Sphinx Linnaeus 1758 \(Lepidoptera: Sphingidae\) 97-112](#)