

# Anpassungen bei Sphingiden zur Vermeidung von Spinnen- und Fledermaus-Attacken

Lutz Thilo Wasserthal

## 1. Schwärmer - Blütenspezialisten oder -generalisten?

Schwärmer gehören zu den leistungsfähigsten Insekten in Bezug auf Ihre Flugeigenschaften. Sie sind bekannt für ihren stationären Schwirrflug und ihre Manövrierfähigkeit beim Blütenbesuch ähnlich den Kolibris. Dank ihrer Ausdauer und ihres effizienten Atemsystems (WASSERTHAL 2001) haben einige Arten ein Wanderverhalten entwickelt, das Ihnen erlaubt, von Afrika nordwärts bis nach Skandinavien zu wandern, um sich dort fortzupflanzen. Umgekehrt wandern ihre Nachkommen regelmäßig südwärts (REINHARDT & HARZ 1989). Gerade die Wanderfalter haben einen enormen Nahrungsbedarf. Der Windenschwärmer kann z. B. in einer Nacht bis zum 10fachen seines Körpergewichts von ca. 1,5 g an 15% Zucker enthaltendem Nektar trinken. Der Totenkopfschwärmer kann als Nahrungsparasit und damit als nahezu einziger extremer Nahrungsspezialist unter den Schwärmern im Bienenstock etwa sein eigenes Körpergewicht an Honig, also etwa 1,5 bis 2g pro Mahlzeit aufnehmen und transportieren. Beide Langstreckenflieger sind auf regelmäßige Nektar- bzw. Honigaufnahme angewiesen. Auch die weniger extremen Nahrungskonsumenten unter den Schwärmern sind eifrige Blütenbesucher. Aus den verschiedensten Pflanzenfamilien haben sich daher konvergent Arten mit ihren Blüten an diese zuverlässigen Besucher angepaßt, um sie als Bestäuber zu rekrutieren, indem sie das „sphingophile Blütensyndrom“ entwickelten (VOGEL 1954): Dies besteht aus hellen gegen den dunklen Hintergrund kontrastierenden Farben, dämmerungs- oder nächtlicher Blühzeit und Abgabe von süßlichem parfümartigem Duft. Besonders auffällig sind lange Nektarröhren oder -sporne (Abb. 1). Neben diesen sog. Stieltellerblüten gibt es aber auch die Anpassung von Pinselblüten an Schwärmer. Wie Pollenuntersuchungen an Schwärmern in Mittelamerika (HABER & FRANKIE 1989) und Madagaskar (WASSERTHAL, WALTHER & FISCHER, unveröffentl.) ergaben, nutzen die meisten Schwärmer allerdings alle sich bietenden, auch unspezialisierten Blüten. In den Tropen sind dies vor allem Blütenstände mit zahlreichen, eher kleinen Blüten wie z. B. die Verbenaceen *Clerodendron putre* und *Lantana camara* (Abb. 2). Sphingophilie bedeutet also eine Anpassung von Blüten an Schwärmer als Bestäuber. Die Schwärmer selbst sind jedoch Opportunisten.

Schwirrflug und langer Rüssel zur Feindvermeidung beim Blütenbesuch

Der Zwang zum regelmäßigen Besuch von Blüten hat den Nachteil, daß sich die Falter in einer Umgebung höherer Gefahr aufhalten. Jäger merken und lernen sehr schnell,

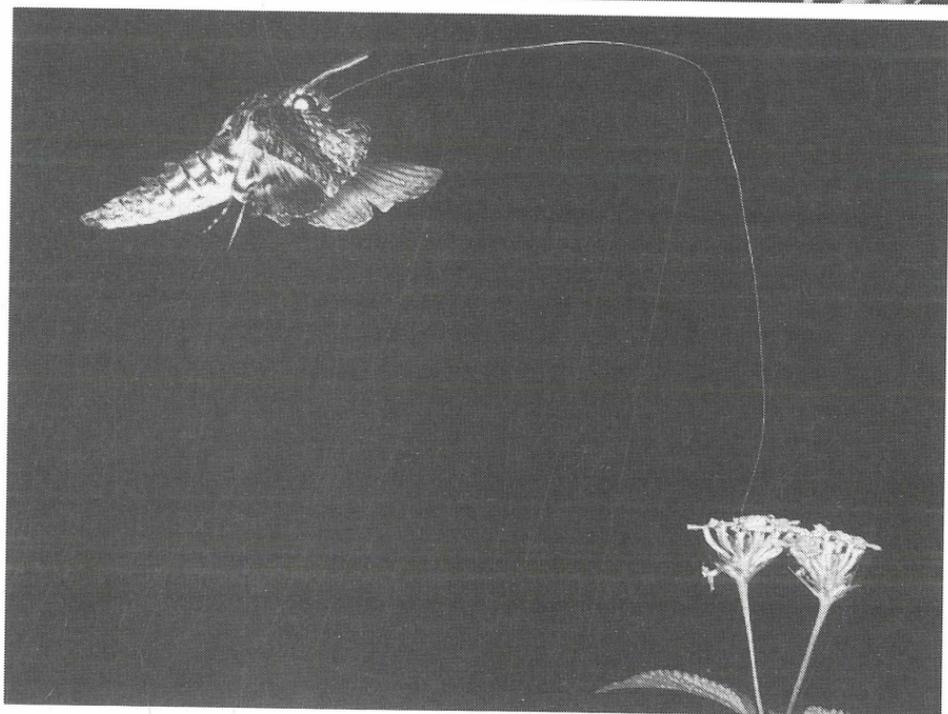
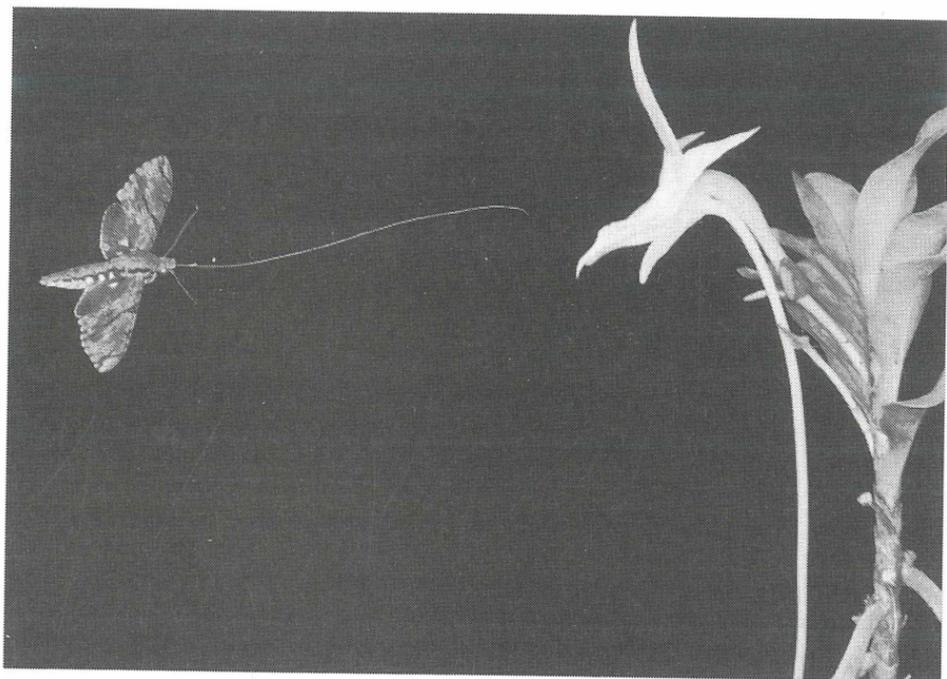


Abb. 1: *Xanthopan morgani praedicta* beim Anflug an die extrem sphingophile Blüte von *Angraecum sesquipedale*. Der Falter trägt an der Rüsselbasis ein Viscidium von einem vorausgehenden *Angraecum*-Besuch im Freiland. Diese Abbildung ist der erste Nachweis der (von DARWIN 1862 und von ROTHSCHILD & JORDAN 1903) geforderten Schwärmer-Bestäubung der Kometenorchiee von Madagaskar (nach WASSERTHAL 1994).

Abb. 2: *Coelonia solani* saugt an den kleinen Einzelblüten von *Lantana camara*. Er pendelt um den senkrechten distalen Teil seines geknieten Rüssels und ist damit sowohl nach oben wie zur Seite auf Distanz zum Blütenstand (nach WASSERTHAL 1993).

wo sich Beute häufig aufhält. An blühenden Pflanzen, insbesondere Massenblüherern unter den Bäumen, sind die Aussichten auf Beute besonders gut. Allgemein bekannt sind bei uns die Krabbenspinnen, die am Tage Blütenbesucher überwältigen. Ihnen gegenüber bietet der Schwirrflug den Vorteil, schneller ausweichen zu können als bei sitzender Nahrungsaufnahme, zumal das Schwirren auch ein Absinken der Körper-Betriebstemperatur und damit der Reaktionsgeschwindigkeit verhindert. Voraussetzung für den Schwirrflug ist ein ausreichend langer Rüssel, damit die Flügel in Blüten-nähe nicht in ihrer Bewegungsfreiheit eingeschränkt sind. Als auffälliges Merkmal gibt es nun beim Windenschwärmer und noch ausgeprägter bei einigen tropischen Schwärmern extrem lange Rüssel (Abb. 1, 2), die bisher als reine Anpassungen an die Nutzung extrem langröhriger oder langsporniger Blüten gedeutet wurden (DARWIN 1862, NILSSON 1988, 1998a).

#### Pendelschwirrflug und Blütenpringen zur Verkürzung der Verweildauer

Zusätzlich zu dem normalen Schwirren vor den Blüten haben die längst-rüssligen Sphingiden eine Art Pendelschwirrflug entwickelt, der spontan oder durch Berührungsreize induziert erfolgen kann (WASSERTHAL 1993). Dies ist bei allen extrem langrüssligen Arten, und zwar sowohl den madagassischen wie den mittelamerikanischen Arten der Sphinginae (Acherontiinae sensu ROTHSCHILD & JORDAN 1903) zu beobachten (Tab. 1). In Europa kommt der Pendelschwirrflug nur beim Windenschwärmer *Agrius convolvuli* vor (Abb. 3). Er tritt spontan nicht in allen Populationen gleichermaßen häufig auf, kann aber bei den meisten Individuen durch Berührungsreize ausgelöst werden. Trotz

Tab. 1: Pendelschwirrende Sphingiden mit und ohne Ultraschall-Hörvermögen

mit Ultraschall-Hörvermögen:	ohne Ultraschall-Hörvermögen:
<i>Agrius cingulatus</i>	<i>Amphimoea walkeri</i>
<i>Agrius convolvuli</i>	<i>Cocytius beelzebuth</i>
<i>Coelonia brevis</i>	<i>Cocytius duponchel</i>
<i>Coelonia mauritii</i>	<i>Manduca hannibal</i>
<i>Coelonia solani</i>	<i>Manduca pellenia</i>
<i>Xanthopan morgani praedicta</i>	<i>Manduca sexta</i>
	<i>Neococytius cluentius</i>
	<i>Panogena jasmini</i>

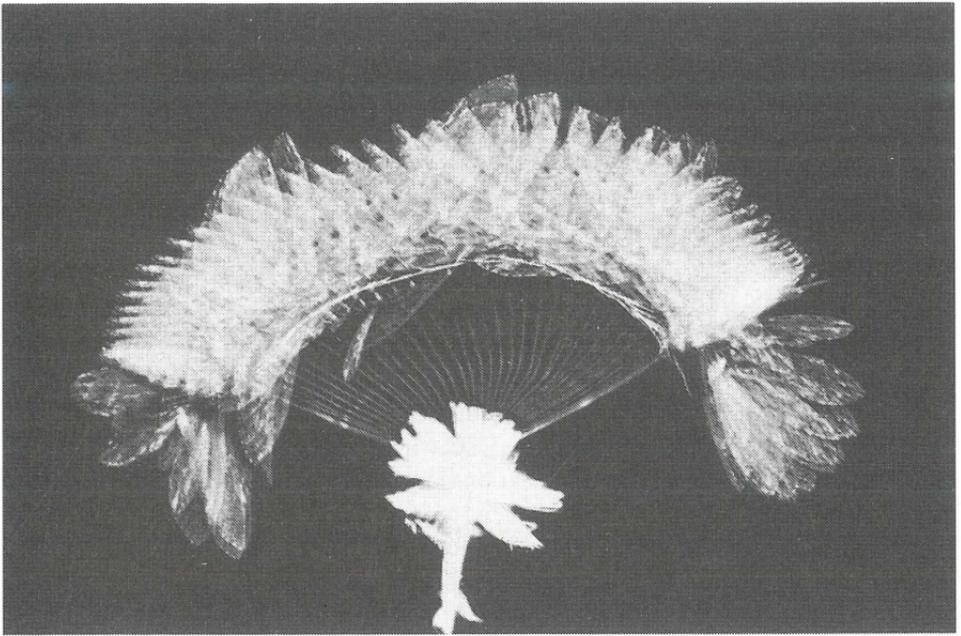


Abb. 3: Pendelschwirrender Windenschwärmer *Agrius convolvuli* aus Gomera am Blütenstand einer *Centaurea* (Compositae). 300 Hz-Stroboskop-Belichtung ca 1/2 Sekunde (nach WASSERTHAL 1994).

der weiten Verbreitung und der allgemein vermuteten Vermischungstendenz als Wanderfalter scheint *Agrius convolvuli* je nach Herkunft unterschiedlich starkem Selektionsdruck auf Pendelschwirren zu unterliegen. In Südafrika wurde dieses Verhalten nicht beobachtet (SAMWAYS 1998). Alle Langrüssler können trotz des Pendelschwirrflugs mit der Rüsselspitze zielgenau jede Blüte eines Blütenstandes abtasten. Bei kürzer-rüsseligen Schwärmern hat sich eine andere Ausweichstrategie herausgebildet. Sie verweilen oft nur sehr kurz an einer Blüte, ohne sie voll auszubeuten. Stattdessen suchen sie benachbarte Blüten auf, wo sie mit möglichst anderer Körperausrichtung kurz saugen, um nach solchen Flugkapriolen zur ursprünglich besuchten Blüte zurückzukehren (Abb. 4, WASSERTHAL 1994a). Wenn nur eine nektarreiche Blüte zur Verfügung steht, führt das Blüten-spring-Verhalten zu einen „come and go“ an derselben Blüte. Die Aufenthaltsdauer wird damit stark verkürzt, wodurch ein potentieller Lauerjäger kaum Gelegenheit zum Orten der Beute hat. Das madagassische Taubenschwänzchen *Macroglossum aesalon* und der mittelamerikanische Schwärmer *Xylophanes pluto* zeigen dieses Blüten-springen besonders ausgeprägt. Windenschwärmer *Agrius convolvuli* und *Agrius cingulatus* können den Pendelschwirrflug mit Blüten-springen kombinieren, wenn sie durch simulierte Prädatoren-Reize stimuliert werden.

Der Vorteil des Pendelschwirrfluges gegenüber dem Blüten-springen besteht in der Möglichkeit, Blüten bei einem Besuch komplett auszubeuten. Er ist bei nachtaktiven

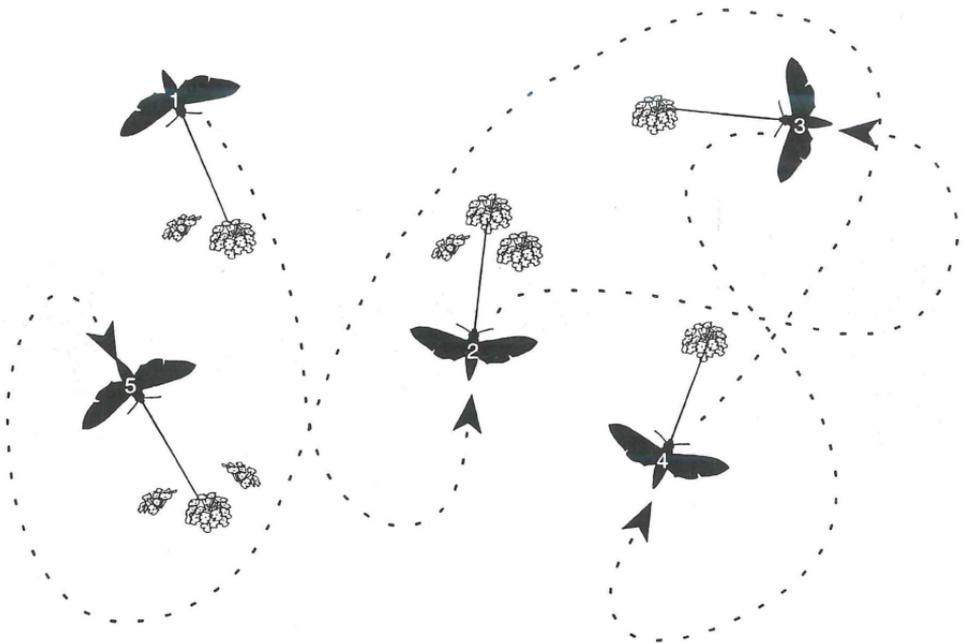


Abb. 4: Blütenspringender *Panogena lingens* aus Madagaskar. Der Falter besucht nach Irritation durch einen simulierten Feindreiz - leichtes Berühren der Hinterflügel - kurz nacheinander verschiedene benachbarte Blüten einer *Lantana camara* und wechselt an jeder Blüte die Körper-Ausrichtung ein. Dieses hektische Blütenspringen macht eine Voraussage darüber, wie und an welcher Blüte der Falter zunächst saugen wird, unmöglich. Schema nach Videoaufzeichnung mit Restlichtverstärker.

Arten stärker ausgeprägt, während das Blütenspringen bei tagaktiven und dämmerungsaktiven Arten vorkommt.

## 2. Bungee-jumping bei nächtlich jagenden Spinnen

Nach der Entdeckung dieser beiden Schwirrflyg-Verhaltensweisen stellte sich die Frage, ob und an welche Prädatoren dieses Ausweich-Verhalten angepaßt sein könnte. In Madagaskar konnten sowohl in den Tiefland-Trockenwäldern im Westen der Insel wie auch am Ostabhang in etwa 1000 m Höhe heteropodide (sparasside) Jagdspinnen beim Fang der an Blüten schwirrenden Falter beobachtet werden (WASSERTHAL 1994b). Bei Konfrontationsversuchen im Flugkäfig zeigte sich, daß die langrüssligen, niemals pendelnden *Panogena lingens*, vor allem ihre kürzerrüsslige Form, gelegentlich erbeutet werden konnten, während von dem gleich großen, aber pendelnden *Coelonia brevis* nur ein Tier bei Nachlassen der Pendelintensität gefangen wurde (Tab. 2). Die langrüssligen *Xanthopan* und *Coelonia solani* wurden nie gefangen, auch wenn ihnen die Spinnen in Lauer-Position mit aufgerichteten Vorderbeinen, die Angriffsbereitschaft signalisieren, gegenüberstanden. Das gilt auch für alle daraufhin untersuchten neotropischen Verwandten (*Manduca sexta*, *Agrius cingulatus*, *Amphimoea wal-*

Tab. 2: Überlebenserfolg langrüssliger Schwärmer nach Attacken madagassischer Heteropodiden-Spinnen.

Schwärmer			Spinnen Reaktion						
Spezies Schwirrverhalten	mittlere Längen von		Begegnungen	Anpeilen	Springen	Fangen	Stop Lauern	Verstecken, Aufgeben	Fang- erfolg %
	Flügel cm	Rüssel cm							
<i>Panogena lingens</i> nicht-pendelnd (N=18)	4,2	8	62	46	40	3	0	16	4.8
<i>Coelonia brevis</i> pendelnd (N=3)	4,1	7	48	31	1	1	10	7	2
<i>Coelonia solani</i> pendelnd (N=10)	4,9	14	57	5	0	0	5	52	0
<i>Coelonia mauritii</i> pendelnd (N=10)	4,8	8.8	47	3	0	0	3	44	0
<i>Xanthopan mor. pr.</i> pendelnd (N=10)	6	13.5	52	2	0	0	0	52	0

*keri* und *Neococytius chuentius*; Abb. 5). Bei allen pendelnd schwirrenden Arten finden die Spinnen nicht den richtigen Zeitpunkt zum Absprung. Während die jagenden Spinnen in Madagaskar erst nach zwei Jahren Suche entdeckt wurden, fielen in Costa Rica die *Cupiennius*-Arten der Familie Ctenidae sofort als häufige, nächtlich jagende Spinnen auf. Obwohl man im Regenwald *Cupiennius coccineus* und *C. getazi* hauptsächlich mit gefangenen Laubheuschrecken in der Vegetation findet, reagieren sie wie die madagassischen Heteropodiden besonders auf flatternde oder schwirrende Insek-

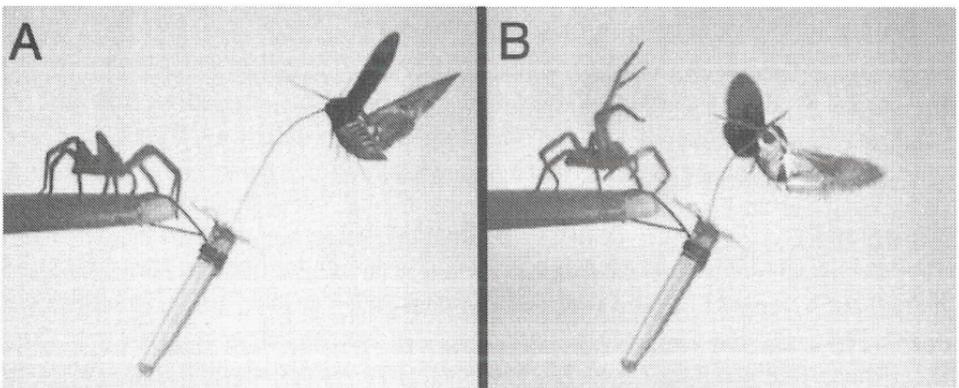


Abb. 5: *Cupiennius coccineus*-Weibchen schafft den Absprung nicht vor dem pendelnd schwirrenden *Agrius cingulatus*. A Falter links-schräg vor Blüte, B Falter rechts-schräg vor Blüte. Spinne verharrt in Angriffsstellung.

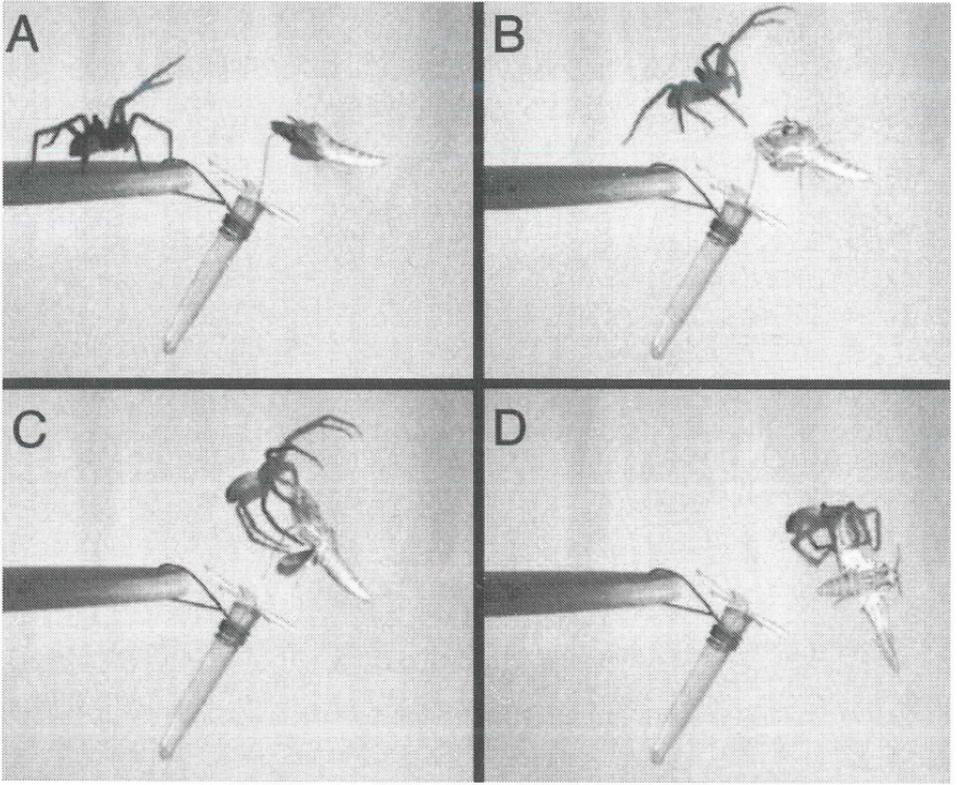


Abb. 6: *Cupiennius coccineus* Weibchen erbeutet im „Bungee-Jump“ einen kurzrüssligen, auf der Stelle schwirrenden Weinschwärmer *Hippotion celerio*. A Anpeilen der Beute in Angriffsstellung, B Absprung, C Die Beine der Spinne überspannen den Schwärmer wie ein Fangkorb, D Spinne umschließt die Flügel des Falters. Aufnahmen aus Videosequenz mit IR-Stroboskop bei 50Hz.

ten (BARTH 2001). Schmetterlinge sind natürlich im blütenarmen Stammbereich des Regenwaldes seltener, weshalb die Interaktionen zwischen ihnen und den Spinnen bisher nicht beschrieben wurden. Die Heteropodidae und Ctenidae können Flatterbewegungen auf größere Entfernungen (große Schwärmer bis auf ca. 3m) wahrnehmen. Wenn sie motiviert sind, laufen sie schnell auf die schwirrende Beute zu und springen sie ins Dunkle hinein an (Abb. 6). Dabei lassen sie sich an der Sicherheitsleine mit oder - beim Verfehlen der Beute - ohne sie fallen. Mit einem Eigengewicht von 0,85 bis 1,58 g können *Cupiennius coccineus* im freien Fall noch Falter mit einem Gewicht von bis zu 2 g allein mit den Spinnspulen abbremsen, bevor sie den Faden mit den Hinterbeinen ergreifen (Abb. 7). Die Beute wird oft schon während des Fallens gebissen und gelähmt. Während die Giftwirkung der madagassischen Heteropodiden erst nach mehreren Sekunden eintritt und die ergriffenen Falter noch Flattern, wirkt das *Cupiennius*-Gift sofort und gestattet dem Falter nur noch wenige Flügelzuckungen.

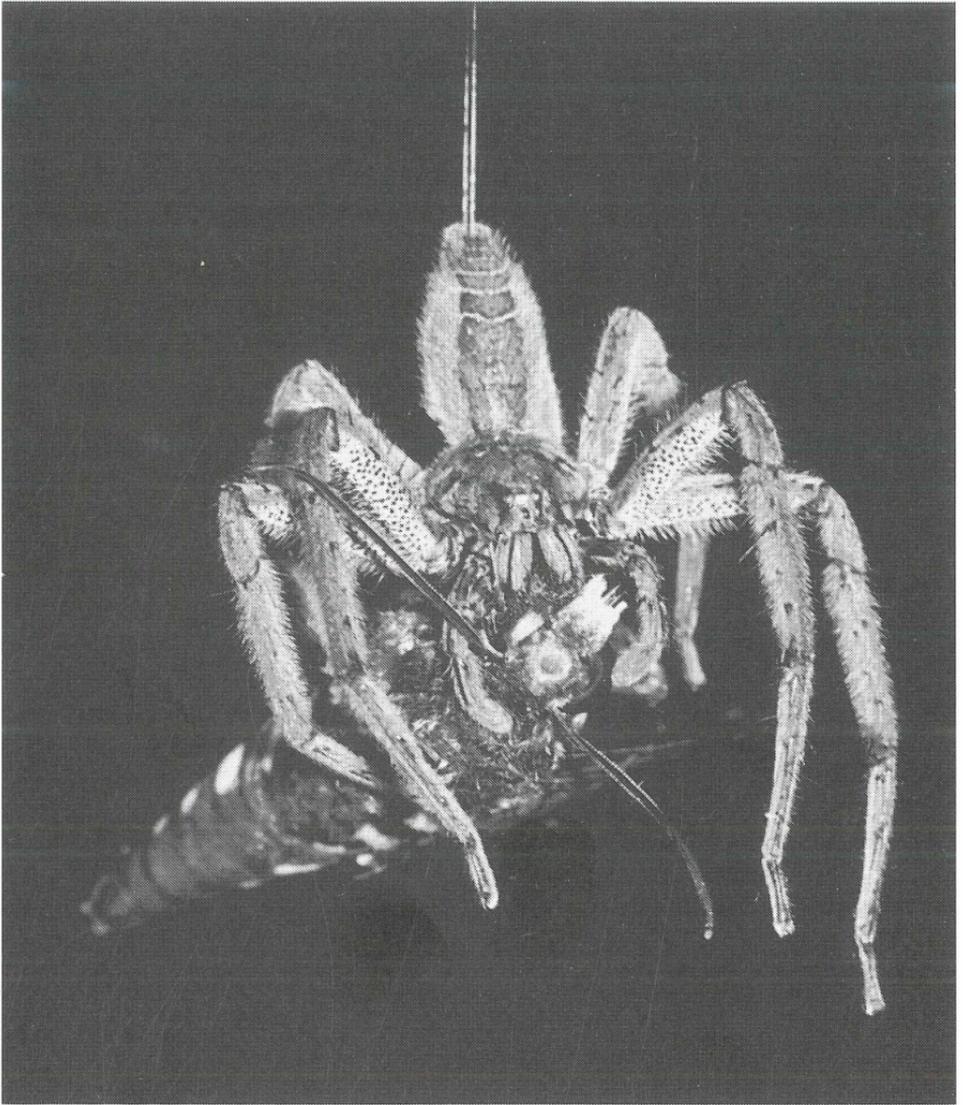


Abb. 7: *Cupiennius getazi* Weibchen hat im Bungee-Sprung ein ca. 2 g schweres *Neococytius cluentius*-Männchen gefangen und am Sicherheitsfaden abgebremst.

Mit der Beute hangelt sich die Spinne am Faden hoch, um in der Vegetation versteckt das Opfer zu verzehren. Der große Einfluß der Ctenidae und möglicherweise weiterer Lauerjäger auf das Schwirrverhalten der mittelamerikanischen Schwärmer läßt sich daraus erschließen, daß alle Individuen aller bisher daraufhin untersuchten langrüssli- gen Arten der Sphinginae spontan den Pendelschwirrflug zeigten (Tab. 1). Der Pendelschwirrflug ist so effizient, daß die Spinnen selbst bei viele Sekunden andauern-

dem Pendeln nicht zum Absprung kommen (Abb. 5). Lediglich bei der Annäherung an die Blüte oder beim Abflug besteht für diese Falter die Gefahr, doch noch angesprungen zu werden. Dann kann es vorkommen, daß auch langrüsslige und große Exemplare erbeutet werden, selbst 2,5 g schwere *Neococytius*-Weibchen. Meist sind es jedoch alte, abgeflogene Falter mit reduziertem Reaktionsvermögen und müdem Pendelschwirrflug, die von den Spinnen erbeutet werden.

### 3. Ultraschall-Hören zur Fledermaus-Wahrnehmung und Ausweichreaktionen

Durch ihre nächtliche Flugaktivität sind Schwärmer besonders den Verfolgungen durch Fledermäuse ausgesetzt und werden leichte Beute, wenn sie nicht rechtzeitig ausweichen können (Abb. 8). Ultraschall-Rezeptoren zur Wahrnehmung der Ortungsrufe haben sich daher bei nachtaktiven Insekten mehrmals konvergent entwickelt. Innerhalb der Schwärmer war Ultraschall-Wahrnehmung bisher nur für die Choerocampinae beschrieben (ROEDER 1972). Aber auch innerhalb der Sphinginae konnten jetzt bei den Acherontiini und Sphingini (sensu KITCHING & CADIOU 2000) Arten mit Ultraschall-Wahrnehmungsvermögen nachgewiesen werden. Beim Totenkopfschwärmer ließ sich diese Fähigkeit zuerst erkennen. Er reagierte in physiologischen Messungen auf künstliche Ultraschallsignale mit Abdomenzucken, begleitet von einer Änderung der Frequenz und/oder Amplitude der Herzpulse (Abb. 9, WASSERTHAL 1996). Ohne äußere Eingriffe konnte an ruhenden Faltern bereits eine Verhaltensschwellenkurve für verschiedene Ultraschallfrequenzen ermittelt werden (Abb. 10). Mit Hilfe von Flugreaktionen an fixiert fliegenden Faltern weiterer Sphinginae-Arten sowie über einen



Abb. 8: Die große Hufeisennase *Hipposideros commersoni* hat einen wahrscheinlich nicht hörenden *Daphnis nerii* im Flug erbeutet.

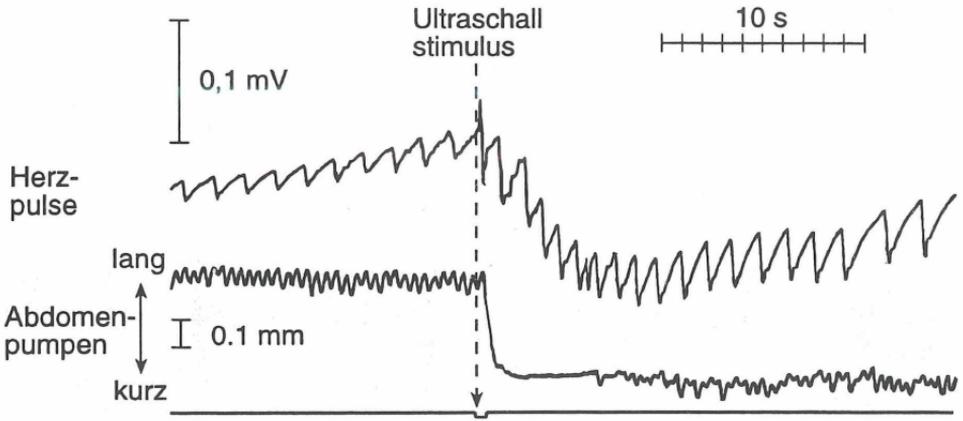


Abb. 9: Stop des Abdomen-Pumpens und Änderung der Herzschlag-Amplitude bei *Acherontia atropos* nach Beschallung mit einem 30 kHz-Stimulus.

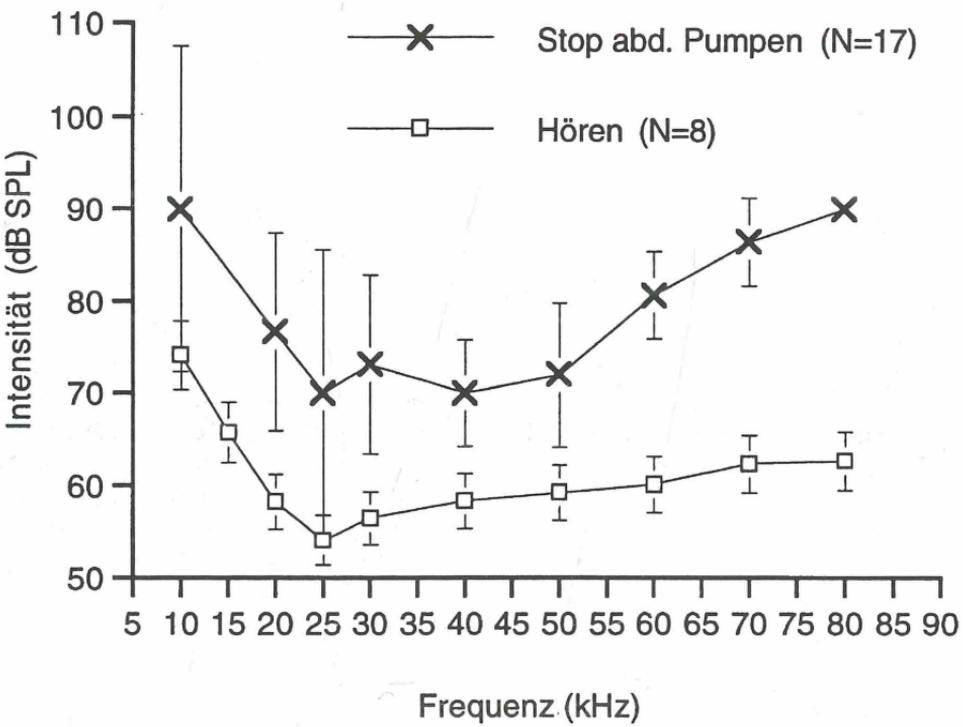


Abb. 10: Verhaltens- und Hörschwellen bei *Acherontia atropos* nach Beschallung mit Ultraschall-Reizen definierter Frequenz und Lautstärke. Verhaltensschwelle wurde über Stop des Abdomen-Pumpens ermittelt, Hörschwelle durch elektrophysiologische Ableitung der Scolopidium-Afferenz des Pilifers (nach GÖPFERT & WASSERTHAL 1999b).

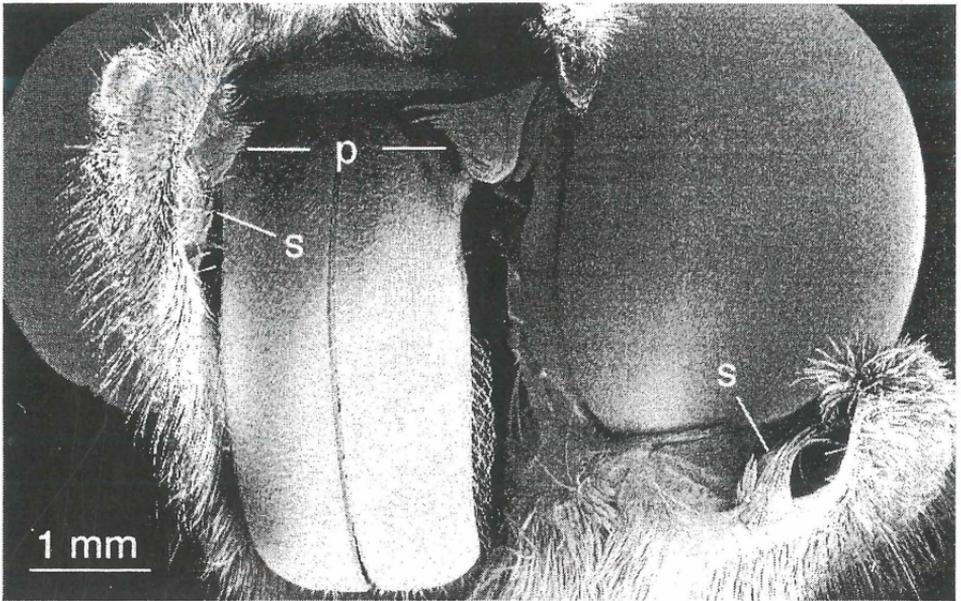


Abb. 11: Frontalansicht des Kopfes von *Acherontia atropos* mit beiden Piliferen (p) und Schuppenfächern (s) an der Innenseite des zweiten Palpengliedes. Linker Palpus abgelenkt fixiert. REM-Aufnahme.

Rüsselreflex ließ sich das Ultraschallhören genauer analysieren (GÖPFERT & WASSERTHAL 1999a). Schließlich gelangen elektrophysiologische Ableitungen vom Labralnerv (Abb. 10, GÖPFERT & WASSERTHAL 1999b).

Die Ultraschall-wahnehmenden Strukturen finden sich im Bereich der Mundwerkzeuge und bestehen aus zwei interagierenden Komponenten, den Piliferen und den Palpen (Abb. 11). Auch bei den Choerocampinae war der Mechanismus des Hörvorganges noch nicht voll verstanden, insbesondere weil die Sinneszelle(n) und ihre Lage noch nicht bekannt waren. Deshalb suchten wir nach dem Rezeptor bei Vertretern beider Unterfamilien. Dieser fand sich in der Basis des Pilifers. Er ließ sich elektrophysiologisch wie auch ultrastrukturell charakterisieren. Hierbei handelt es sich um ein Scolopidialorgan mit einer einzigen Rezeptorzelle. Seine genaue Position in der z. T. scharnierartigen Basis des Pilifers wurde schließlich mit der Cobalt-Backfill-Technik lokalisiert (Abb. 12 A, GÖPFERT & WASSERTHAL 1999b) und seine Struktur elektronenmikroskopisch untersucht (Abb. 12 B). Der Frequenzbereich der Reaktions-Schwellen der einzelnen Arten ist sehr breit und etwas verschieden. So gibt es eine gewisse Parallele zwischen den Ortungsrufen der Fledermäuse und den Verhaltensschwellen der Schwärmer. Die großen Schwärmerarten (*Xanthopan* und *Coelonia solani*) hören besser im hochfrequenten Bereich der großen Hufeisennasen *Hipposideros commersoni* und *Triaenops rufus*, die kleineren und weiter verbreiteten Schwärmer mehr im Bereich der kleineren Fledermausarten.

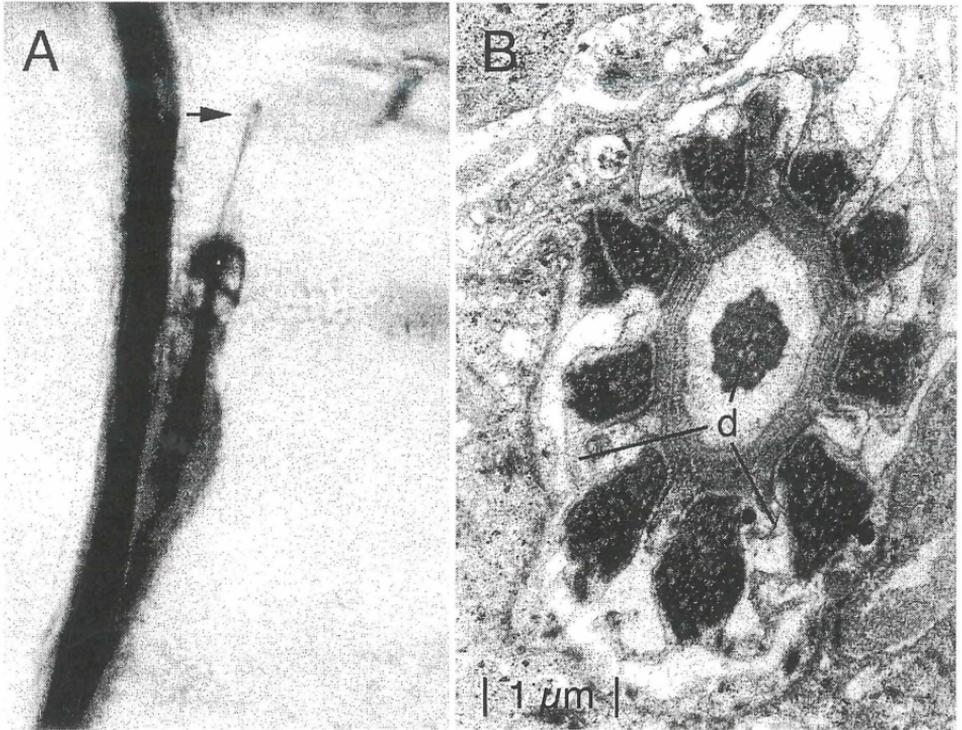


Abb. 12: Scolopidium in der Basis des Pilifers von *Acherontia atropos*. A Cobalt-Backfill-Präparat (nach GÖPFERT & WASSERTHAL 1999a), B TEM-Aufnahme des auf der Höhe des Pfeiles in A quer geschnittenen Scolops. d = Dendrit.

#### 4. Parallelevolution der Ultraschall-Ohren bei Choerocampinae und Sphinginae

Der Pilifer neben der Rüsselbasis kommt auch bei nicht hörenden Schmetterlings-Taxa vor. In seiner Basis befindet sich auch bei dem nicht hörenden *Panogena lings* ein einzelliges Scolopodialorgan. Primär dient der Pilifer, der über einen seitlichen Sensillen-Borstenkamm verfügt, wahrscheinlich zur Kontrolle der Neigung der Rüsselbasis. Er ist bei den hörenden Arten jedoch etwas abgewandelt: Bei den Choerocampinae hat er eine Einschnürung (Abb. 13C), bei den Sphinginae ein Scharniergelenk an der Basis (Abb. 13A). Auffälliger sind die bei den hörenden Arten am zweiten Palpenglied entwickelten unterschiedlichen Strukturen. Diese werden durch Ultraschall in Schwingungen versetzt, wie sich mit der Laser-Vibrometrie analysieren ließ (GÖPFERT et al. 2001). Bei den Choerocampinae ist die schwingende Struktur eine von einem Luftsack unterlagerte dünne Membran (Abb. 13C), bei den Sphinginae ist es ein Fächer aus abstehenden Schuppen (Abb. 13 A). Hier handelt es sich um den seltenen Fall eines atympanaten Ultraschall-Aufnehmersystems. Über Berührungs-Kontakt können die Schwingungen auf den Pilifer mit seinem basalen Scolopidium übertragen werden. Bei den nicht hörenden Arten, wie *Panogena lings*, und den nicht hörenden neotropischen Sphinginae ist die innere Fläche einfach beschuppt (Abb 13B).

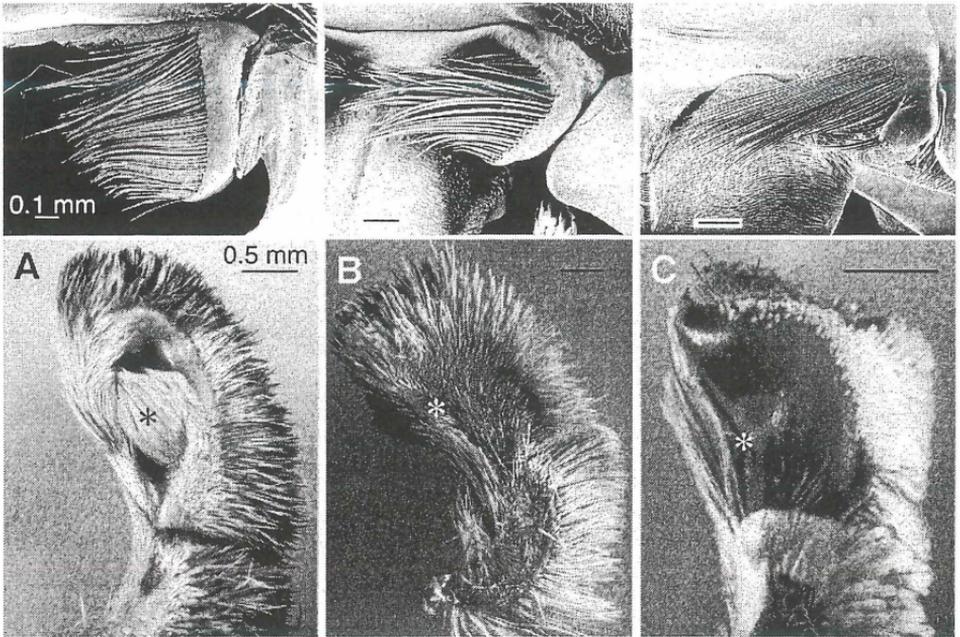


Abb. 13: Dorsalansicht des linken Pilifers (obere Reihe) und Innenansicht des linken Palpus von  
A dem hörenden *Acherontia atropos* (Acherontiinae) mit Schuppenfächer (\*)  
B dem nicht-hörenden *Panogena lingens* (Acherontiinae), mit einfacher Beschuppung (\*)  
C dem hörenden *Hippotion celerio* (Choerocampinae) mit Tympanum-Membran (\*)  
(nach GÖPFERT & WASSERTHAL 1999a) REM-Aufnahmen.

##### 5. Ausweichverhalten gegenüber Fledermaus-Attacken

In Konfrontationsexperimenten, die sich über zwei Jahre hinzogen, wurden mit einer habituierten *Hipposideros commersoni*, der größten afro-madagassischen Hufeisennasen-Fledermaus, die Ausweichreaktionen verschiedener Schwärmerarten auf die Fledermaus-Ortungssignale im Tropenhaus getestet, mit Restlichtverstärker beobachtet und gefilmt und die Überlebensrate der Falter ausgewertet. Die hörenden Schwärmerarten zeigten bei Fledermaus-Attacken folgende Fluchtreaktionen: Seitliches Ausweichen, Abtauchen und Stoppen der Flügelbewegungen. Bereits beim Warm-Shivern reagieren einige der hörenden Arten auf Beschallung mit sofortigem Arretieren der Flügel. Da *Hipposideros* das Echo der flatternden Flügel zur Beute-Erkennung benötigt (BELL & FENTON 1984), reicht selbst das Einstellen des Flügelschwirrens in letzter Sekunde meist noch aus, um nicht von der Fledermaus erbeutet zu werden. *Coelonia solani* unterbrachen beim Blütenbesuch den Schwirrflug nur ganz kurz und verharrten an der Blüte, bis die Fledermaus vorbeigeflogen war. Sie flogen dann erst fort oder setzten unmittelbar danach sogar den Blütenbesuch im Schwirrflug fort. Nach Berührungskontakt mit der Fledermaus und noch geglückter Flucht setzten sich die Falter meist für längere Zeit, mindestens einige Sekunden lang, hin, bevor sie ihren

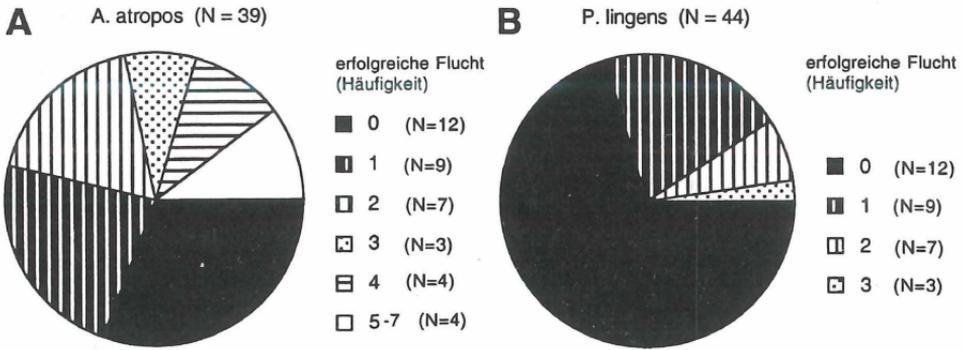


Abb. 14: Häufigkeit des erfolgreichen Entkommens nach einer Attacke durch *Hipposideros commersoni*. (A) beim hörenden *Acherontia atropos* und (B) beim nicht hörenden *Panogena lingens*. Bei *Acherontia* überlebten ca. 70% der Falter eine erste Attacke, während bei *Panogena* ca 70% gleich beim ersten Mal gefressen wurden.

Flug wieder aufnehmen. Gut hörende Arten wie *Acherontia atropos*, *Coelonia solani*, *Coelonia mauritii* und *Xanthopan* reagieren auf die Ortungsrufe von *Hipposideros commersoni* bereits aus 4-5 m Entfernung. Der Fluchterfolg bei hörenden Arten ist deutlich größer als bei nicht hörenden Arten. Dies zeigte sich auch am Fluchterfolg nach Verfolgung im freien Flug bei hörenden *Acherontia atropos* und nicht hörenden *Panogena lingens* (Abb. 14).

Die meisten der untersuchten Altwelt-Sphinginae hören Ultraschall. Ausnahmen sind *Panogena lingens* und *Panogena jasmini*. Die verwandten untersuchten Neuwelt-Sphinginae hören ebenfalls nicht - mit Ausnahme von *Agrius cingulatus*. Dies hängt wohl damit zusammen, daß die in den Regenwäldern der Neotropis infrage kommenden größeren Fledermäuse hauptsächlich zu der Gruppe der Blattnasen (Phyllostomidae) gehören, deren leise Ortungsrufe eine geringe Reichweite von wenigen Metern haben (NOVICK 1977). Sie verfolgen daher hauptsächlich Beute, die aktiv Laute von sich gibt, wie z.B. Frösche, Heuschrecken und andere Fledermäuse, oder die Geräusche verursacht, die bei Bewegungen am Substrat auftreten. In der Neotropis gibt es nur eine Fledermausart - *Pteronotus parnellii* - mit „flutter detection“, die wie die Hufeisennasen das Echo der bewegten Flügel zur Ortung nutzt (Neuweiler 1993). Auch die von Marco Tschapka und mir im Flugkäfig in La Selva/Costa Rica 1998 beobachteten großen Arten *Chrotopterus auritus* und *Trachops cirrhosus*, die ohne weiteres im Laub raschelnde Schwärmer entdeckten und fraßen, ignorierten die dicht an Ihnen vorbeifliegenden Falter.

#### 6. Darwins Modell der reziproken Evolution von Rüssellänge und Blütenhorn

Nach der Entdeckung der madagassischen Orchidee *Angraecum sesquipedale*, die einen Nektarsporn von ca. 30 cm hat, forderte DARWIN (1862) einen bestäubenden Schwärmer mit einem entsprechend langen Rüssel, der als Folge eines evolutiven Wettrennens zwischen Rüssellänge und Nektarröhre entstanden sein sollte (Abb. 15

A). Der geforderte potentielle Bestäuber wurde erst 1903 nach einem Museumsexemplar als *Xanthopan morgani praedicta* beschrieben (ROTHSCHILD & JORDAN 1903). Seither gilt diese Bestäuber-Blütenbeziehung als klassisches Beispiel einer Coevolution. Tatsächlich wurde erst 1993 ein *Xanthopan*-Falter mit dem Klebsekret (Viscidium) dieser Orchidee von uns in Süd-Madagaskar im Lebensraum der *Angraecum*-Orchideen gefangen und der Blütenbesuch wirklich beobachtet und dokumentiert (WASSERTHAL 1997, Abb. 1). Es ist ein historischer Zufall, daß nicht eine zweite fast gleichermaßen langrüsslige Schwärmerart - *Coelonia solani* - als potentieller Bestäuber von *Angraecum sesquipedale* beschrieben wurde. Diese in Madagaskar endemische Art bestäubt eine im Hochland verbreitete ebenfalls langspornige Orchidee - *Angraecum sororium* (WASSERTHAL 1997). Tatsächlich sind beide Falter-Arten jedoch weiter verbreitet als die Orchideen und fliegen auch außerhalb deren Blütezeit. Sie sind ebenfalls Generalisten, zeigen jedoch beide eine große Affinität zu den betreffenden *Angraecum*-Arten sowie einigen Pinsel-Blüten madagassischer Baobabs (BAUM 1995).

#### 7. Präadaptation der Schwärmer und sequentielle Evolution der Blüten mit langröhri-gen und langspornigen Nektartuben

Das hier dargestellte Präadaptationsmodell, wonach die langen Rüssel zunächst entstanden, um den Faltern einen größeren Sicherheitsabstand zu eher unspezialisierten Blüten zu ermöglichen, und erst später die Pflanzen jeweils Falter mit der passenden Rüssellänge als Bestäuber rekrutierten (WASSERTHAL 1998a), stieß nicht nur auf Zustimmung. Verfechter der DARWINschen Coevolutionstheorie, die die Vorstellung eines Wettrennens zwischen Spornlänge der madagassischen Orchideen und Rüssellänge weiterhin monokausal vertreten (Abb. 15A), lehnten das Präadaptationsmodell ab (NILSSON 1998a, b). In einer Kontroverse wird der Räuber-Selektionsdruck durch Spinnen auf große Schwärmer als eher unwahrscheinlich erachtet gegenüber der größeren Bedeutung der fliegenden Wirbeltiere (SVENSSON et al. 1998, SAMWAYS 1998, NILSSON 1998b). Dagegen spricht, daß Spinnen bereits am Ende des Palaeozoikums auftraten. Die Aufspaltung in die Haupt-Spinnenfamilien (der Araneomorphae) soll schon am Beginn des Mesozoikums erfolgt sein (CODDINGTON & LEVI 1991). So fand man eine den heutigen Jagdspinnen ähnliche *Protolycosa anthracophila* fossil in Steinkohle-Schichten Oberschlesiens (KITTEL 1910). Als die Schmetterlinge dann in der Kreide auf der Erde erschienen, waren wahrscheinlich bereits die modernen Jagdspinnen etabliert, nicht jedoch die Fledermäuse. Die frühesten bekannten Fledermaus-Funde stammen aus dem Eozän (MCKENNA & BELL 1997). Die Falter mußten sich also zunächst an die Angriffe der Spinnen anpassen und erst später an die Verfolgung durch Fledermäuse. Daß das Pendelschwirren keine Anpassung an Fledermäuse sein kann, zeigt sich auch darin, daß die großen **neotropischen** pendelschwirrenden Sphinginae keinen Ultraschall wahrnehmen können, obwohl die nächst verwandten altweltlichen Arten dies tun. Auch sprechen einige Merkmale dafür, daß Langrüssligkeit und Pendelschwirrflyg relativ alte Eigenschaften sind, die auf eine gemeinsame Ahnform zurückgehen dürften. Die nächst verwandten Gat-

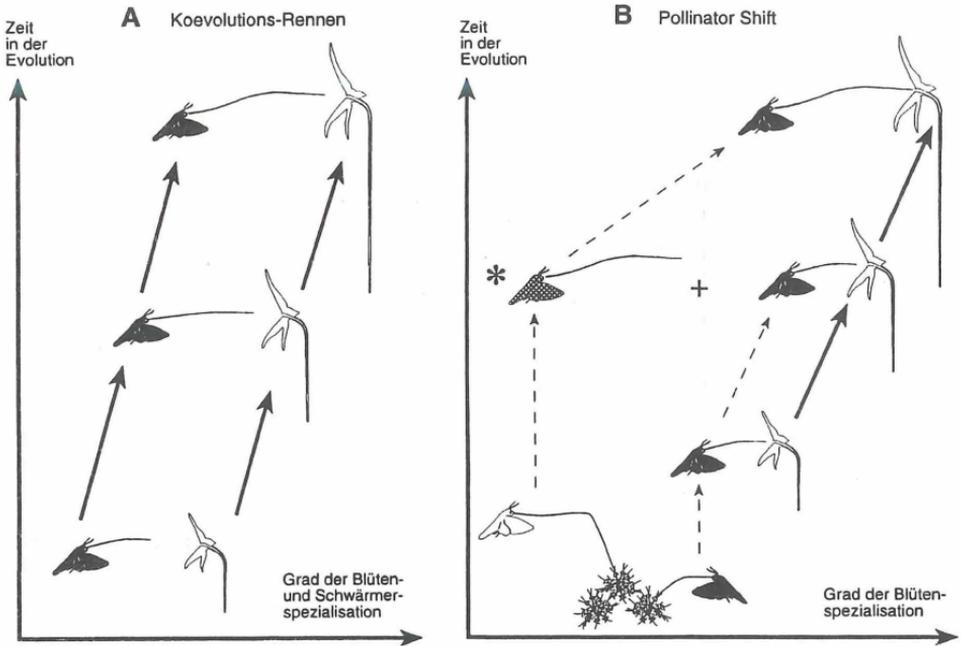


Abb. 15: Gegenüberstellung des DARWIN'schen Coevolutions-Modells, das von einem evolutiven Wettrennen zwischen Rüssellänge und Spornlänge ausgeht (A), und des Präadaptations-Modells (B), das eine sequentielle Evolution der Spornlänge unter Pollinator-Shift annimmt. Der Fortpflanzungserfolg der Orchideen hängt nachweislich davon ab, daß der Sporn stets etwas länger sein muß als der Schwärmerüssel, damit die Pollinien beim Folgeversuch auf der Narbe landen. Dadurch besteht ein Selektionsdruck auf Spornverlängerung. Sobald Falter die Blüten ausbeuten, deren Rüssel die Spornlänge übertrifft (\*), erhöht sich der Druck auf Spornverlängerung weiter und ab einer bestimmten Spornlänge kann dieser zunächst „illegitime“ Besucher zum Bestäuber werden und schließlich den ursprünglichen Bestäuber ablösen (nach WASSERTHAL 1997).

tungen mit den extrem langen Rüsseln - *Xanthopan* in Afrika-Madagaskar und *Neococyti* in Mittel- und Südamerika - haben auffällige Merkmale gemeinsam: ihre Raupen leben oligophag an altertümlichen Angiospermen, den Annonaceen *Artabotrys digosperma* bzw. *Rollinia* sp., *Annona muricata* und sind ab dem 4. Stadium noch behaart (WASSERTHAL 1998b); die Falter haben einen spitz und nackt endenden Palpus und ein spezielles komplexes Paarungsverhalten (WASSERTHAL unveröffentl.). Lediglich der Schuppenfächer an der Innenseite des 2. Palpengliedes als Schallaufnehmer für die Ultraschall-Wahrnehmung fehlt bei den neotropischen Verwandten, mit Ausnahme von *Agrius cingulatus*. Ähnlich dem *Agrius convolvuli*, der altweltlichen Schwesterart, dringt dieser Wanderfalter auch weiter in die subtropische und gemäßigte Zone vor und ist damit einem breiteren Fledermaus-Spektrum ausgesetzt als die reinen Regenwaldarten. Gerade die langrüsseligen alt- und neuweltlichen

Sphinginen zeigen also eine erstaunliche Übereinstimmung in Morphologie, Verhalten und Wirtspflanzen der Raupen, während die extrem-langröhrigen Blüten in ganz verschiedenen Pflanzenfamilien entstanden sind. In der Neotropis waren es besonders die Kakteen, in Madagaskar die Orchideen, die die präadaptierten langrüssligen Schwärmerarten rekrutierten. Lediglich die *Crinum*-Arten (Amaryllidaceae) kommen mit ähnlichen Formen in beiden Regionen vor. Die Analyse der Räuber-Beute-Beziehungen gegenüber Jagdspinnen und Fledermäusen und die Berücksichtigung der paläontologischen Abfolge zeigt, daß die langspornigen und langröhrigen Blüten erst später entstanden sein müssen. Das eindrucksvolle Beispiel DARWINs über Bestäuber-Blüten-Coevolution trifft in Bezug auf die Spornlänge voll zu. Es muß jedoch erweitert werden um die vorgeschaltete Präadaptation der Langrüssligkeit zur Räuber-Vermeidung (Abb. 15 B).

## 8. Literatur

- BAUM, D.A. (1995): The comparative pollination and floral biology of Baobabs (*Adansonia*, Bombacaceae). - Ann. Missouri Bot. Gard. **82**: 322-348.
- BARTH, F. G. (2001): Aus dem Leben einer Spinne. Sinne und Verhalten. - Springer, Heidelberg, New York. 400 pp.
- BELL, G.P. & FENTON, M.B. (1984): The use of Doppler-shifted echoes as a flutter detection and clutter rejection system: the echolocation and feeding behavior of *Hipposideros ruber* (Chiroptera: Hipposideridae). - Behav. Ecol. Sociobiol. **15**, 109-114
- DARWIN, C. (1862): On the various contrivances by which British and foreign orchids are fertilized by insects. - John Murray, London.
- GÖPFERT, M.C. & WASSERTHAL, L.T. (1999a). Hearing with the mouthparts: Behavioural responses and the structural basis of ultrasound perception in achelontiine hawkmoths. - J. Exp. Biol. **202**, 909-918.
- GÖPFERT, M.C. & WASSERTHAL, L.T. (1999b): Auditory sensory cells in hawkmoths: identification, physiology and structure. - J. Exp. Biol. **202**, 1579-1587.
- GÖPFERT, M.C., SURLYKKE, A. & WASSERTHAL, L.T. (2001): Membranes or scales - tympanal and atympanal 'mouth-ears' in hawkmoths. - Proc. Roy. Ent. Soc., in press.
- HABER, W.A. & FRANKIE, G.W. (1989): A Tropical Hawkmoth Community: Costa Rican Dry Forest Sphingidae. - Biotropica **21** (2): 155-172.
- KITCHING, U. & CADIOU, J-M. (2000): Hawkmoths of the world. - Cornell University Press, Ithaka and London, 226 pp.
- KITTEL, K.A., (1910): Grundzüge der Paläontologie, 1. Abt.. Invertebrata. - R. Oldenbourg, München, Berlin: 607 pp.
- MCKENNA, M.C. & BELL, S.K. (1997): Classification of mammals: above the species level. - Columbia University Press, New York. 631 pp.
- NEUWEILER, G. (1993): Biologie der Fledermäuse. - Thieme Verlag, Stuttgart, New York. 350 pp.
- NILSSON, L.A. (1988): The evolution of flowers with deep corolla tubes. - Nature **334** (6177): 147-149.

- NILSSON, L.A. (1998a): Deep flowers for long tongues. - Trends Ecol. Evol. **13**, 259-260.
- NILSSON, L.A. (1998b): Deep flowers for long tongues. - Trends Ecol. Evol. **13**, 509.
- NOVICK, A. (1977): Acoustic orientation. In Biology of bats. Ed. W.A. Wimsatt. - Academic Press. New York. **III**, 2: 73-287.
- REINHARDT, R. & HARZ, K. (1989): Wandernde Schwärmerarten. - Die Neue Brehm-Bücherei. Ziemsen, Wittenberg, 112 pp.
- ROEDER, K.D. (1972): Acoustic and mechanical sensitivity of the distal lobe of the pilifer in choerocampine hawkmoths. - J. Insect Physiol. **18**, 1249-1264.
- ROTHSCHILD, L.W. & JORDAN, K. (1903): A revision of the lepidopterous family Sphingidae. - Nov. Zool. **9** (suppl.), 1-972.
- SAMWAYS, M. J. (1998): Deep flowers for long tongues. - Trends Ecol. Evol. **13**, 460.
- SVENSSON, M.G.E., RYDELL, J. & TÖVE, J. (1998): Deep flowers for long tongues. - Trends Ecol. Evol. **13**, 460.
- VOGEL, S. (1954): Blütenbiologische Typen als Elemente der Sipplgliederung. - G. Fischer, Jena 1954, 338 pp.
- WASSERTHAL, L.T. (1993): Swing-hovering combined with long tongue in hawkmoths, an antipredator adaptation during flower visits. In: W. Barthlott et al. ed., Animal-Plant Interactions in Tropical Environments. - Bonn, 77-87.
- WASSERTHAL, L.T. (1994a): Flower jumping and swing-hovering of long-tongued hawkmoths, adaptations for predator avoidance during flower visits. - Verh. Dtsch. Zool. Ges. **87/1**, 271.
- WASSERTHAL, L. T. (1994b): Von langrüsseligen Schwärmerarten. - Forschung, Mitt. Dt. Forschungsgem. **3/94**, 8-10.
- WASSERTHAL, L.T. (1996): Interaction of circulation and tracheal Ventilation in holometabolous insects. - Adv. Insect. Physiol. **26**, 297-351.
- WASSERTHAL, L.T. (1997): The pollinators of Malagasy star orchids *Angraecum sesquipedale*, *A. sororium* and *A. compactum* and the evolution of extremely long spurs by pollinator shift. - Botanica Acta **110**, 343-359.
- WASSERTHAL, L.T. (1998a): Antipredator adaptations in long-tongued hawkmoths and sequential evolution of long-spurred Malagasy *Angraecum* orchids. - Zoology **101**, Supplement DZG 91/1, 34.
- WASSERTHAL, L.T. (1998b): Deep flowers for long tongues. - Trends Ecol. Evol. **13**, 459.
- WASSERTHAL, L.T. (2001): Flight-motor-driven respiratory air flow in the hawkmoth *Manduca sexta*. - J. Exp. Biol. **204**, 2209-2220.

Prof. Dr. Lutz Thilo Wasserthal  
 Universität Erlangen-Nürnberg  
 Lehrstuhl für Zoologie I  
 Stadtstr. 5  
 D-91058 Erlangen  
 E-mail: ltwthal@biologie.uni-erlangen.de

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen des Westdeutschen Entomologentag Düsseldorf](#)

Jahr/Year: 2001

Band/Volume: [2000](#)

Autor(en)/Author(s): Wasserthal Lutz Thilo

Artikel/Article: [Anpassungen bei Spingiden zur Vermeidung von Spinnen- und Fledermaus- Attacken 13-30](#)