ZOOLOGISCHE MEDEDELINGEN

UITGEGEVEN DOOR HET

RIJKSMUSEUM VAN NATUURLIJKE HISTORIE TE LEIDEN

(MINISTERIE VAN CULTUUR, RECREATIE EN MAATSCHAPPELIJK WERK)

Deel 41 no. 10 20 april 1966

ÜBER VALVÄRE STRIDULATION BEI SCHWÄRMER (LEPIDOPTERA SPHINGIDAE)

von

P. H. VAN DOESBURG JR.

Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden

Mit 23 Textfiguren

Während nächtliches Sammeln am Licht in Suriname (Süd-amerika) im Jahre 1962, fing ich ein Männchen von *Protambulyx strigilis* (L.) das, zu meiner Überraschung, stridulieren konnte. Beim Abtöten des Schwärmers mittels direkter Einspritzung von Alkohol im Thorax, wodurch eine blitzschnelle Immobilisation der Flügel und Beine erreicht wird, fing das Tier an zu zirpen mit einem klaren „zietie, zietie, zietie ...". Als ich daraufhin die Motte näher an das Licht brachte, sah ich am Hinterleib, welches nach einer solchen Einspritzung noch einige Zeit am Leben bleibt, das letzte sichtbare Segment, nämlich die Valven, ein und ausschieben, im gleichen Rythmus wie der Laut produziert wurde. Durch diese Beobachtung war ich im stande das Stridulationsorgan ohne weiteres zu lokalisieren.

Ausser das bekannte „Pfeiffen" des Totenkopfschwärmers, *Acherontia atropos* (L.), das offenbar auch eines anderen Mechanismus zu Grunde liegt und das von beiden Geschlechtern erzeugt werden kann (Wagner, 1836; Landois, 1874; Prell, 1920; Dumortier, 1960), war mir kein anderer Fall von Stridulation bei Imagines von Sphingiden bekannt. Und auch in den üblichen entomologischen Handbüchern war nichts darüber zu finden. Aus der darauf von mir vorgenommenen Literaturuntersuchung ergab sich aber, dass über Laute, hervorgebracht von anderen Sphingiden als *Acherontia,* verschiedene Wahrnehmungen aufgezeichnet worden sind, von den die meisten aber nicht näher untersucht wurden. So berichtet Krüger (1877): „Mehr oder weniger schwächere Töne [als die von *Acherontia*] vermögen noch von sich zu geben: der grosse Weinschwärmer (*Sphinx Elpenor*), der Wolfs-

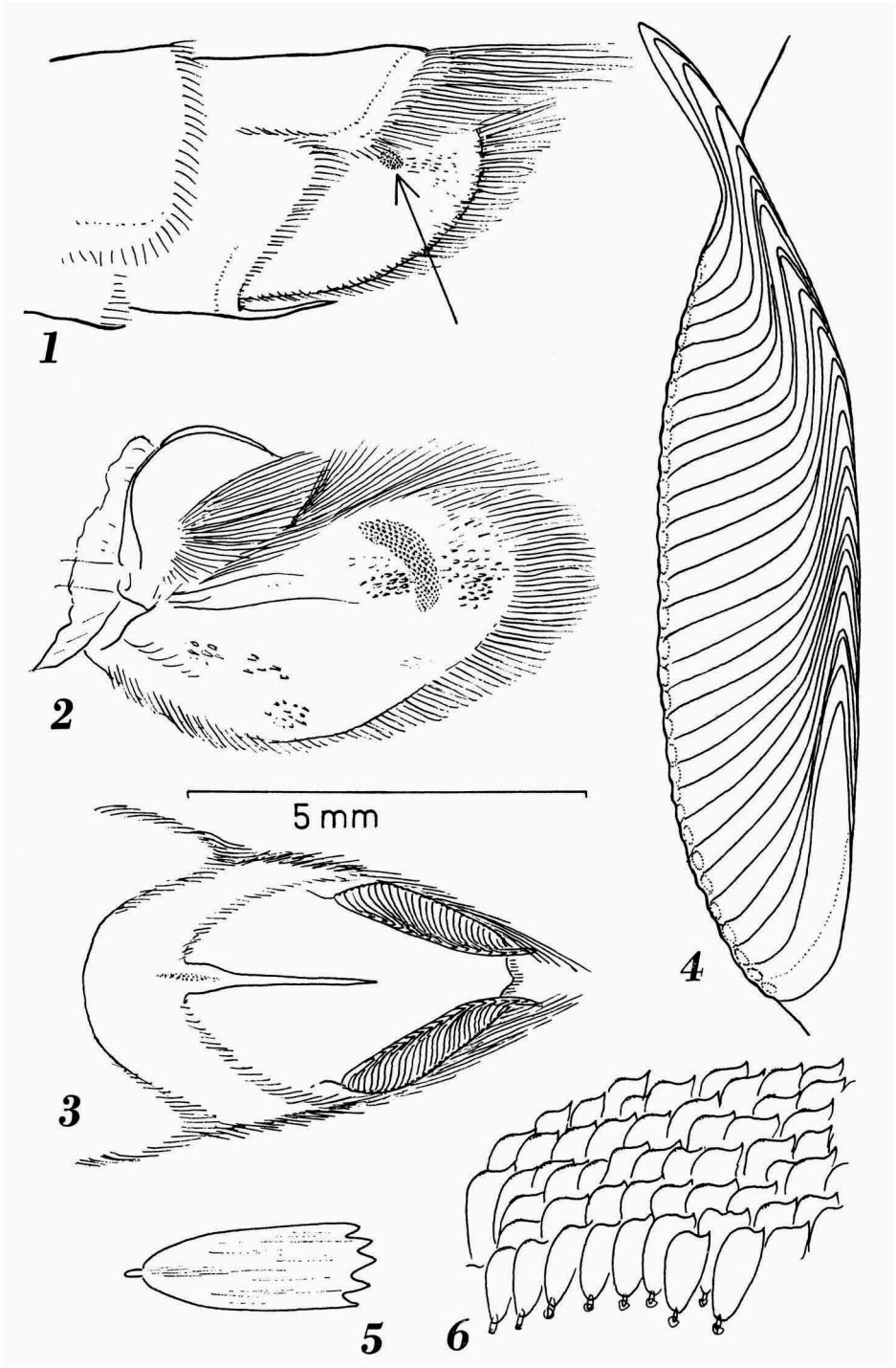


Fig. 1-6. *Protambulyx strigilis* (Linnaeus). 1, Seitenansicht der letzten Abdominalsegmente (der Fleck von Reibeschuppen ist eben zu sehen); 2, Seitenansicht der Valve mit dem raspelartigen Fleck von Reibeschuppen; 3, Untenansicht des achten Segmentes mit den beiden Tonplatten; 4, Innenansicht des linkeren Tonplattes; 5, eine nicht differenzierte Schuppe der Valve; 6, einige Reibeschuppen in situ.

milchschwärmer (*Sph. euphorbiae*), der Ligusterschwärmer (*Sph. ligustri*), der Fichtenschwärmer (*Sph. pinastri*), der Windenschwärmer (*Sph. convolvuli*), der Lindenschwärmer (*Smerinthus tiliae*) und manche andere" Aber wie Krüger zu dieser Kenntniss gelang, erwähnt er nicht; in der Arbeit Landois', aus der er seinen Vortrag entnahm, werden diese Schwärmer auch nicht genannt. Blaber (1886) schreibt: „*Sphinx convolvuli* uttered loud squeaks"; Huwe (1896): „*Nerii*-Falter zirpen, amerikanische *Smerinthus juglandi* ebenso"; Cowl (1901): „*Smerinthus populi* ... uttered the very same sound as *A. atropos,* only weaker"; Ter Haar (1902): „*Sphinx ligustri* ... piepen". Rudow (1906) berichtet, dass von den stridulierenden Winden- und Ligusterschwärmern, nur die Männchen den Ton hervorbringen können. Japha (1905) behauptet dagegen, dass von einer *Amphonyx* sp., die er in Santos (São Paulo) beobachtete, zwei Weibchen einen starken Ton hören liessen, während zwei Männchen die er ebenfalls anfasste, stumm blieben.

Eine sehr interessante Beobachtung berichtet Muir (1908) als er auf einer Sitzung der Hawaiian Entomological Society einen Schwärmer zeigte, deren Name leider nicht genannt wurde: „When in Larat my attention was attracted to this Sphingid by the loud noise it made both on the wing and at rest. I only succeeded in catching one, a male, and found that the noise was produced by a rapid lateral movement of the last segment of the body, where a highly specialised organ existed. The claspers, when closed, are shaped like a stem of a decked boat. On the dorsal surface (the deck) are two groups of highly specialised scales, flat, rough or hard forming a file. Along the posterior edge of the preceding segment the scales are also highly specialised, being stiff and shaped like a teeth of a comb. By a lateral movement of the segment that bears the claspers the files are rubbed against the „teeth" of the „comb" and produces a loud noise that can be distinctly heard ten yards away".

Mindest ebenso interessant sind die biologischen Einzelheiten die Mell (1902) gibt in seiner monumentalen Arbeit „Biologie und Systematik der südchinesischen Sphingiden". In dem zweiten, speziellen Teil dieser Arbeit berichtet er z.B. auf Seite 45 über *Psilogramma* folgendes: „Ton. Der *Psilogramma* ♂ lässt in der Erregung einen hellen Zirpton hören, er ist höher und weniger laut als der von den Acherontien erzeugte und klingt wie der letztere, einem verärgerten Geschimpf nicht unähnlich. Der Rüssel liegt beim Zirpen ruhig, dagegen wird das Analsegment lebhaft seitlich hin und her bewegt. Fasst man diesen Ring und hindert seine Bewegung, so verstummt der Ton, um sofort wieder zu erscheinen, wenn die Bewegung zugelassen wird. Beim Zirpen werden auch die bei allen männlichen Sphingiden vorhandenen Haarpinsel des ersten Abdominalsegments lebhaft ausgestülpt.

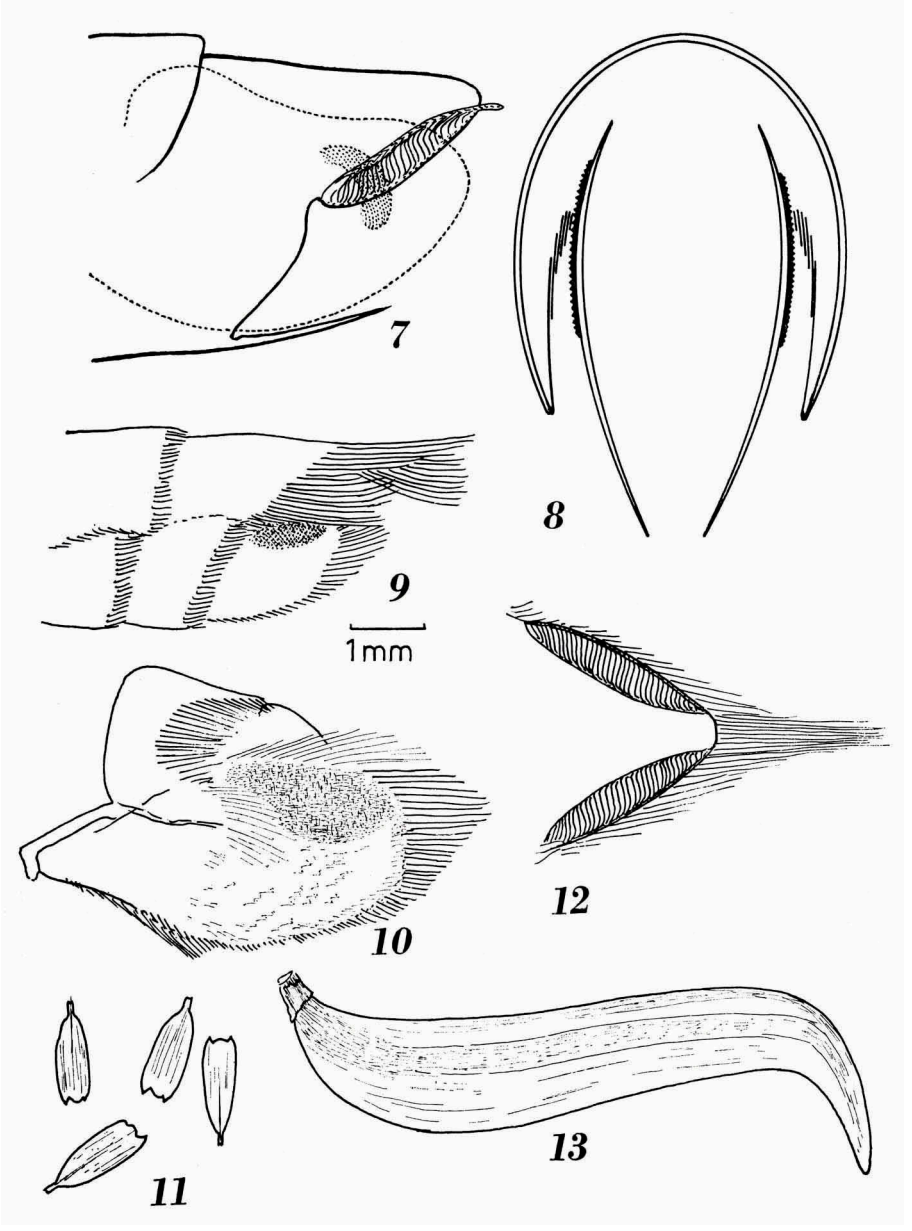


Fig. 7-8. *Protambulyx strigilis* (Linnaeus). 7, halbschematische Darstellung der Position der Valve innerhalb des achten Segmentes; 8, Schema der Wirkung des Tonapparates. Fig. 9-13. *Amplypterus palmeri* Boisduval. 9, Seitenansicht der letzten Abdominalsegmente; 10, Seitenansicht der Valve; 11, einige der Reibeschuppen; 12, Untenansicht der beiden Tonplatten; 13, eine Schuppe der Tonplatte.

Die beiden Vorgänge stehen aber zweifellos nur soweit in ursächlicher Verbindung, als sie Zeichen von Erregung sind. Die höchste animalische Erregung erfolgt durch den Fortpflanzungstrieb. Es liegt nahe, den Zirpton mit ihm in Verbindung zu bringen. Ich beobachtete zweimal, das ♂♂, die zur Einleitung der Kopula die ♀♀ umflogen, den Ton hören liessen. Er ist wohl kausal als Erregungslaut aufzufassen, dann ist er sexuelles Stimulans bei der Einleitung zur Kopula geworden. Eine Schutzwirkung hat er nicht. Ich sah, dass zirpende *Psilogramma* von Riesenlaubfröschen (*Racophorus Dennysi*), von Vögeln (*Acridotheres*), von Spitzmäusen (*Crocidura*), von Fledermäusen gefressen wurden".

Diese beide, von Muir und Mell beobachteten Einzelheiten dürfen wohl die einzigen sein, die über das Stridulieren mittels des Genitalsegments des Männchen bei Schwärmern veröffentlicht worden sind und offenbar sind sie auch sehr wenig bekannt geworden.

Die Stridulationsstrukturen dagegen, waren schon länger bekannt. Rothschild & Jordan (1903: lxxx, lxxxi) berichten ausführlich über das Vorkommen dieser Strukturen bei den Sphingiden und betrachten sogar ihren Phylogenetischen Wert. Abbildungen findet man dabei auf pl. 46 fig. 4; pl. 58 fig. 29-40 (wobei die Figuren 39 und 40 offenbar verwechselt worden sind) und pl. 59 fig. 1-2. Das von ihn beschriebenes (gepaartes) „friction organ" besteht aus „friction scales" (Mell: „modifizierte Schuppen") die auf der äusseren Platte der clasper (Valve) zusammen einen sogenannten „friction patch" (Mell: „ein Fleck Reibeschuppen") bilden, von dem zwei Typen unterschieden werden, die beziehungsweise bei den Asemaphoren und Semaphoren Sphingiden vorkommen. Am Rande des achten Tergites befinden sich beiderseits ein zugehöriges Organ, dass ebenfalls aus Schuppen gebildet ist. Über das ganze Organ sagen die Autoren: „We consider it an organ of friction, by means of which a sound of some kind is produced".

Der Tonapparat von *Protambulyx strigilis* (L.) (Ambulicinae), dass ich untersuchte, besteht aus zwei gepaarten, zusammenarbeitenden Strukturen, beide aus modifizierten Schuppen gebaut: ein raspelartiger Fleck auf der Aussenseite jeder Valve und eine plattenartige Struktur innenseitig der beiden Seitenränder des achten Tergites. Der Fleck von Reibeschuppen der Valve (fig. 2) ist klein und nierenförmig und besteht aus kleinen, gelben, leicht aufwärts gerichteten und fest aneinander gekitteten Schuppen, in Gegensatz zu den normalen Schuppen der Valve, die viel grösser, freibeweglich und dabei leicht abzureiben sind (fig. 5). Die modifizierten Schuppen sind mehr oder weniger asymmetrisch zweilappig und etwas gewölbt (fig. 6). Der grösste der zwei Lappen förmt dabei einen Reibezahn und die Schuppe ist mit der kleineren Spitze verankert unter der nächsten.

Das plattenartige Gegenteil (fig. 3-4) befindet sich am postero-lateralen Rande des achten Segmentes und ist von einer Reihe merkwürdig geformter Schuppen gebildet. Diese sind sichelartig gebogen, gross und flach und ebenfalls zueinander gekittet. Sie formen so eine dünne Platte („ribbon", Rothschild & Jordan) mit einem verstärkten Rande, der in situ federnt gegen den Reibefleck der Valve gepresst wird.

Die Wirkung des Apparates ist wohl klar. Durch auf- und abwärts Bewegungen des Genitalsegmentes werden die Reibeflecken der Valven längs der Tonplatte gerieben, die dadurch in Vibration geraten. In den Figuren 7 und 8 ist die relative Position der beide Strukturen schematisch gezeichnet, soweit dies an Hand der herauspräparierten Teilen möglich war. Die Lage

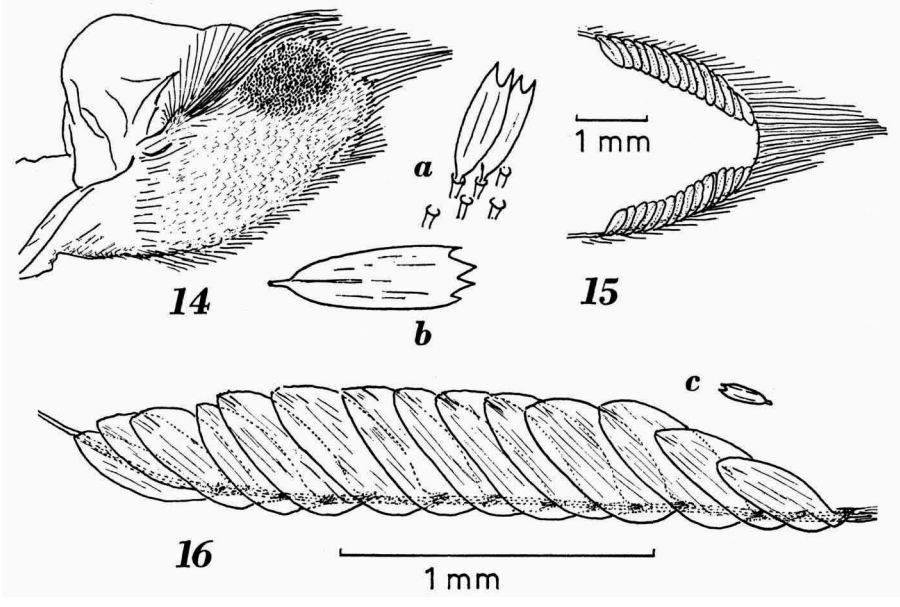


Fig. 14-16. *Oxyambulyx dohertyi* Rothschild. 14, Seitenansicht der Valve, a, einige der Reibeschuppen, b, eine nicht differenzierte Schuppe der Valve; 15, Untenansicht des achten Segmentes mit den Tonplatten; 16, Innenansicht der linkeren Tonplattet, c, eine Reibeschuppe in der gleichen Vergrösserung dargestellt.

des Reibefleckes im achten Segment konnte auch mit Hilfe eines zweiten, getrockneten Exemplares rekonstruiert werden, da hiervon der distale Teil des Fleckes noch eben sichtbar war (fig. 1). Die genaue Lage jedoch möchte durch das Eintrocknen des Tieres etwas verändert sein.

Nach der funktionellen Terminologie von Arrow (1904) und Dudich (1921), sollten die Reibeflecken auf den Valven als Plectrum und die Tonplatte als Part stridularis bezeignet werden müssen.

Einen sehr ähnlichen Bau hat der Stridulationsapparat von *Amplypterus palmeri* Boisd., ebenfalls aus Suriname und aus der gleichen Unterfamilie wie die vorher erwähnte Art. Zwar ist das Feld von Reibeschuppen grösser und sind die Reibeschuppen selber etwas anders geformt (fig. 9-11), aber die Schrillplatte ist nur sehr wenig verschieden (fig. 12-13).

Etwas anders ist das bei *Oxyambulyx dohertyi* Rothsch. (fig. 14-16) und *Compsogene panopus* Cram., beide aus der alten Welt. Die Reibeschuppen sind nahezu symmetrisch, zweispitzig. Dabei sind die Schuppen der Schrillplatte einfacher blattförmig und weniger in der Anzahl. Es scheint, dass diese nicht mit einander verkittet sind. Sie macht einen weniger differenzierten Eindruck als die von den genannten amerikanischen Arten, aber der Bau ist wesentlich derselbe.

Bei einigen Arten von den Acherontiinae die ich untersuchte, und die auch pertinente Stridulationsstrukturen zeigten, waren auch valväre Reibeschuppen vorhanden, aber die für die Ambulicinae so typische Schrillplatten fehlten. Statt dessen hat sich ein ununterbrochener Kamm von steifen, rückwärts gerichteten Stachelchen am abgestumpften Hinterrande des achten Tergites entwickelt.

Die Reibeschuppen von *Psilogramma menephron* Cram. sind auf einer sehr beschränkten Stelle an der dorsalen Wölbung der Valven zusammengedrungen und bilden einen groben Raspel (fig. 17-18). Die Schuppen sind hier symmetrisch und breitlich gerundet (fig. 19). Der Pars stridularis, der Schrillkamm, besteht aus einer grossen Anzahl von nadelscharfen Stachelchen, die mehrreihig und dabei sehr regelmässig angeordnet auf dem Hinterrande eingesetzt sind (fig. 21-22).

Bei *Acherontia atropos* (L.) ist der Fleck Reibeschuppen sehr gross und macht einen wenig spezialisierten Eindruck. Die Schuppen sind gross, symmetrisch, etwas abwärts gekrümmt und sind an ihrem apikalen Ende scharf zackig eingeschnitten mit etwa zehn Zähnchen. Die modifizierte Schuppen des Schrillkammes sind bei dieser Art mehr lanzettenförmig und seitlich abgeplattet.

Die Wirkung des Stridulationsorganes dieser Acherontiinae kann nur gedeutet werden, indem man annimmt, dass das Genitalsegment während des Schrillaktes seitliche (vielleicht auch etwas rotierende?) Bewegungen ausführt, wodurch die Reibeschuppen den Zähnen des Kammes entlang reiben, sodass diese in Vibration geraten (fig. 22-23). Diese Annahme steht auch in sehr gutem Einklang mit den Beobachtungen Mell's, der gesehen hatte dass stridulierende *Psilogramma* während des Schrillaktes ihre Analsegmente lebhaft seitlich hin und her bewegten. Auch Muir beobachtete eine seitliche Bewegung und ähnliche Strukturen. Damit ist es wahrscheinlich, dass es sich

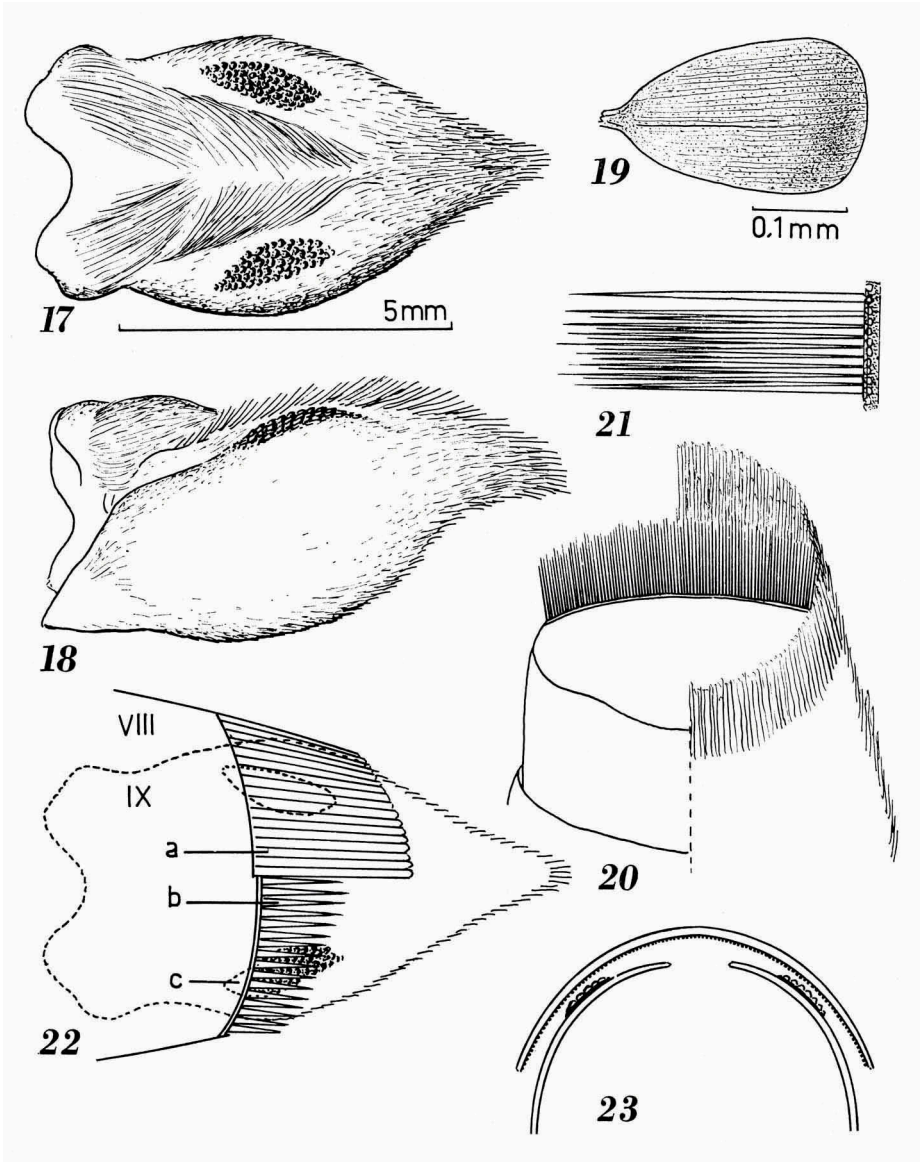


Fig. 17-22. *Psilogramma menephron* Cramer. 17, Obenansicht des neunten Segmentes mit den beiden Valven und den Flecken von Reibeschuppen; 18, Dasselbe von Seiten gesehen; 19, eine der Reibeschuppen; 20, Untenansicht des achten Segmentes, von deren linkeren Hälfte die Deckschuppen entfernt worden sind; 21, einige zahnförmige Schuppen des Tonkammes; 22, halbschematische Darstellung der Situation des neunten Segmentes innerhalb des achten, von oben gesehen, a, Deckschuppen, b, Tonkamme, c, Raspel.

Fig. 23. Schematischer Querdurchschnitt des Tonapparates der Acherontiinae.

auch in seinem Fall um eine Art aus derselben Unterfamilie handelte. Ob das Männchen von *A. atropos* neben den Pfeiffen beider Geschlechter, mit diesem Organ auch noch einen Ton erzeugen vermag, ist aber nicht bekannt.

Dass über diese valväre Stridulation bei Sphingiden noch so wenig bekannt ist, ist wahrscheinlich dadurch zu erklären, dass diese Tiere nur in grosser Erregung oder nur unter sehr bestimmten physiologischen Bedingungen ihren Laut hören lassen. Dabei kommt sicher die Tatsache, dass Sammler, zur Schonung der Tieren, diese am wenigsten berühren bevor sie in die Flasche geworfen werden. Ein Schwärmer den man kräftig am Thorax festhält, ist für die meisten Sammler, die sich oft auch nicht über die physiologischen Äusserungen der Tiere kümmern, wertlos geworden. Und ausserdem ist wahrscheinlich in vielen Fällen der erzeugte Laut nur unbedeutent oder sogar kaum hörbar.

Ich hoffe, dass mit dieser vorgelegten, orientierenden Arbeit, diese interessante, aber „vergessene" valväre Stridulation der Schwärmer, wieder im Blickpunkt des Interesses vieler Lepidopterologen und Sinnesphysiologen gebracht worden ist, und dass damit eine Anregung gegeben ist zur weiteren Untersuchung dieser Sache.

Schliesslich benutze ich gern diese Gelegenheit, Herrn Dr. h.c. Rudolf Mell in Berlin zu danken für die übermittlung wertvoller Auskünfte. Auch möchte ich nicht versäumen, den Herren Kollegen Dr. A. Diakonoff und Dr. M. A. Lieftinck meinen Dank auszusprechen, für ihre Anregungen und Hilfe mit Material und Literatur, die ich zu dieser Arbeit benötigte, und Herrn und Frau B. Nouwen in Ingoldstadt für die Korrektur des Manuskriptes.

Summary

An observation is recorded of the stridulation by a valvular mechanism of *Protambulyx strigilis* (L.), in Suriname. Though not mentioned in the usual entomological handbooks, in literature almost forgotten accounts were found of other similar observations. The anatomy of the stridulatory apparatus, of this and some other Sphingid species is studied in detail and the mechanism discussed. In the Acherontiinae the structure of the pars stridularis is quite different from that in the Ambulicinae.

Literaturverzeichnis

Arrow, G. J., 1904. Sound-production in the lamellicorn beetles. — Trans. Ent. Soc. London **1904**: 709-750, pl. 36.

Blaber, W. H., 1886. Stridulation of Sphinx convolvuli. — Entomologist **19**: 179-180.

Cowl, E. M., 1901. Stridulation of Smerinthus populi. — Ent. Record **13**: 164.

DUDICH, E., 1920. Ueber den Stridulationsapparat einiger Käfer. — Ent. Blätter **16**: 146-161.

——, 1921. Beiträge zur Kenntnis der Stridulationsorgane der Käfer I. — Ent. Blätter **17**: 136-140, 145-155.

DUMORTIER, B., 1960. Le cri du Sphinx tête de mort. — Nature, Paris **3298**: 62-66, 10 fig.

GIBB, G., 1859. On the generation of sounds by Canadian insects. — Canadian Natural. Geol. **4**: 121-130 (nicht gesehen).

HAAR, D. TER, 1902. Sphinx ligustri kan somtijds geluid voortbrengen. — Ent. Ber. **1**: 42-43.

HUWE, 1896. Nerii-Falter zirpen. — Berl. Ent. Zeit., Sitzungsber. **1896**: 19.

JAPHA, A., 1905. Ueber tonerzeugende Schmetterlinge. — Schrift. Physik.-Oekon. Ges. **46**: 132-136.

KRÜGER, R., 1877. Ueber Lautäusserungen und Tonapparate der Insekten. — Jahresber. Naturw. Ver. Magdeburg **7**: 107-121.

LANDOIS, H., 1874. Die Töne der Schmetterlinge, Lepidoptera. Thier Stimmen: 87-93. (Freiburg i. Breisgau).

MELL, R., 1922. Biologie und Systematik der südchinesischen Sphingiden. Beiträge zur Fauna Sinica (II). Biologie und Systematik (Berlin, Friedländer).

MUIR, F., 1908. On the stridulating organ of a sphingid from Larat. — Proc. Hawaiian Ent. Soc. **2**: 12-13.

PRELL, H., 1920. Die Stimme des Totenkopfes (A. atropos). — Zool. Jahrb., Syst. **42**: 235-272.

ROTHSCHILD, W. & K. JORDAN, 1903. A revision of the lepidopterous family Sphingidae. (London).

RUDOW, 1896. Die Töne, welche Insekten hervorbringen. — Insektenbörse **13**: 79-81.

WAGNER, R., 1836. Vergleichend-anatomische Bemerkungen. 1. Ueber die eigenthümliche Stimme des Totenkopfes (Sphinx s. Acherontia Atropos) und ihren Ursprung. — Archiv Anat. Physiol. Wiss. Med. (Müllers Archiv) **1836**: 60-62.