

Michael Boppé

Pheromonbiologie am Beispiel der Monarchfalter (Danaidae)



1. Einleitung

Aus fast allen großen Gruppen des Tierreichs, von Einzellern bis hin zu Säugern einschließlich des Menschen, sind chemische Stoffe bekannt, die der intraspezifischen Kommunikation dienen. Sie werden von einem Individuum abgegeben, von einem anderen Individuum der gleichen Art wahrgenommen und führen bei diesem zu physiologischen Veränderungen. Diese sogenannten *Pheromone* sind also Botenstoffe zur Verständigung zwischen den Individuen einer Art und dürfen nicht verwechselt werden mit Botenstoffen innerhalb eines Organismus (Hormonen), mit Wehrsekreten oder ähnlichem [3, 10, 14].

Über die „Kommunikation mit chemischen

werden, über ein Medium (meist Luft) zu einem Empfängerindividuum gelangen, dort mit Hilfe von sehr spezialisierten und sensitiven Riechrezeptoren wahrgenommen werden und spezifische Verhaltensweisen auslösen. Man unterscheidet je nach dem ausgelösten Verhalten verschiedene Gruppen von Pheromonen: weibliche Sexuallockstoffe, welche Männchen über größere Entfernungen anlocken (Nachtfalter), Markiersubstanzen für das Territorium (Hummel-Männchen), Alarmstoffe (Bienen, Ameisen, Termiten), Versammlungsdüfte (Borkenkäfer), Spurstoffe (Ameisen, Termiten) und andere. Sexuallockstoffe und Aggregationssubstanzen finden besondere Beachtung, da man beginnt, sie im Rahmen gezielter biologischer Schädlingsbekämpfung einzusetzen.



Abb. 1. Beispiel für Müllersche Mimikry: *Amauris albimaculata* (a) und *Amauris echeria* (b). Spannweite ca. 6,5 cm.

Abb. 2. Weibchen von *Danaus chrysippus* f. *dorippus*. Spannweite ca. 7,5 cm.

Signalen“ liegen die meisten Kenntnisse bislang aus der Klasse der Insekten vor. Während es eine Reihe von Pheromonen gibt, die vom Empfängerindividuum aufgenommen werden und zu Stoffwechselveränderungen führen (z.B. die Königinnensubstanz der Bienen), sind die meisten Pheromone flüchtige Substanzen, die von speziellen Drüsen eines Senderindividuum abgegeben

Bei der Kommunikation mit Pheromonen handelt es sich in der Regel um komplexe Systeme. Chemische Signale sind oft mit Signalen anderer (optischer, akustischer) Modalität verknüpft. Pheromonabgabe und -wahrnehmungen können von bestimmten Umweltbedingungen abhängig sein. Weiterhin ist der chemische Reiz häufig ein Gemisch aus mehreren Komponenten, welche für verschiedene (Teil-) Funktionen verantwortlich sind beziehungsweise nur zusammen in bestimmten Mischungsverhältnissen wirken. Es soll hier versucht werden, am Beispiel einer Tagfaltergruppe die Komplexität eines *männlichen Pheromonsystems* darzustellen, wobei ethologische, physiologische, chemische, morphologische, ökologische und phylogenetische Aspekte erörtert und miteinander in Beziehung gesetzt werden.

2. Danaiden

Die Danaiden (Familie Monarchfalter) leben in den Tropen und Subtropen. Ihre Raupen ernähren sich von Asclepiadaceen (Schwalbenwurzgewächse) beziehungsweise Apocynaceen (Hundsgiftgewächse), welche als Inhaltsstoffe digitalis-ähnliche Glycoside besitzen [12]. Diese Herzgifte werden von Raupen, Puppen und Faltern gespeichert und

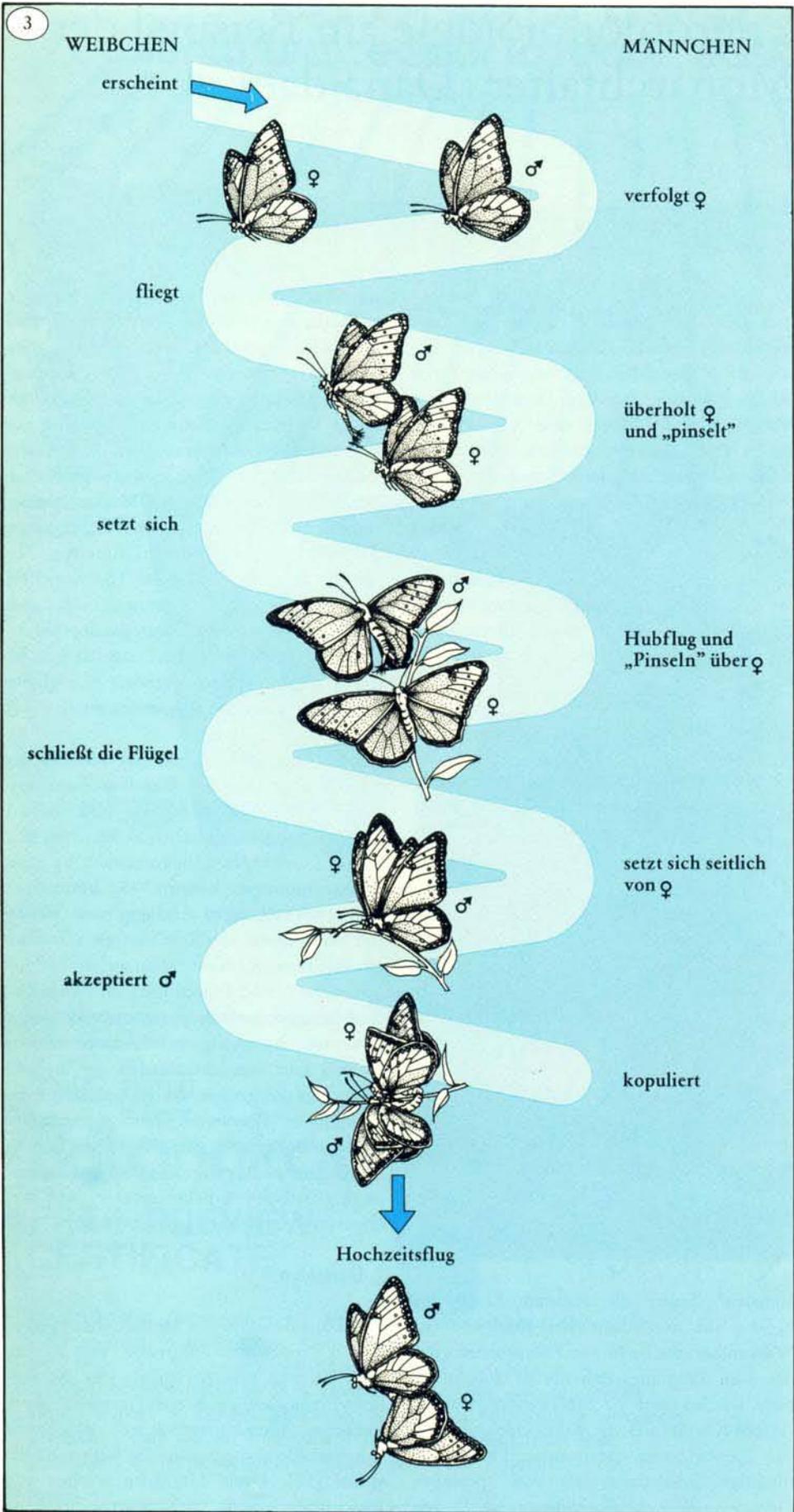


Abb. 3. Reiz-Reaktions-Kette des Balzverhaltens von *Danaus gilippus berenice* (nach Brower [5]).

machen die Tiere für die meisten ihrer potentiellen Freßfeinde ungenießbar. Ein Vogel, der einen Monarchfalter gefangen hat, spuckt ihn sofort wieder aus und lernt aus der einmaligen Erfahrung, diese Falter in Zukunft zu meiden [4]. Die Giftigkeit ist die Basis für ausgeprägte *Mimikry-Beziehungen* [15]: Genießbare Schmetterlinge aus anderen Familien ahmen die giftigen Danaiden in Färbung, Zeichnung und Flugweise täuschend ähnlich nach, sind damit für ihre Freßfeinde von den Vorbildern nicht mehr zu unterscheiden und so ebenfalls geschützt (Batessche Mimikry). Dieser Schutz wird noch verstärkt, indem sich auch mehrere giftige Danaidenarten untereinander ähnlich sehen (Müllersche Mimikry, Abbildung 1). Die Mimikry-Beziehungen machen Danaiden für die Kommunikationsforschung zu besonders interessanten Objekten. Während bei Tagfaltern in der Regel der optische Sinn bei der Balz die entscheidende Rolle spielt, sind optische Reize wegen der Ähnlichkeit der Danaiden untereinander und auch mit ihren Nachahmern wohl nicht geeignet, den Faltern eine eindeutige Artunterscheidung aufgrund optischer Signale zu ermöglichen. Eine solche Schwierigkeit für die innerartliche Kommunikation kann prinzipiell durch die Beteiligung anderer Sinnesreize (chemische, taktile), durch die Ausbildung artspezifischer Verhaltensweisen und durch Anpassung an ökologische Faktoren (Biotop, Jahres-, Tageszeit) kompensiert werden.

Bei Danaiden ist das männliche Pheromon-system besonders ausgeprägt, und wir vermuten – ohne andere Mechanismen auszuschließen –, daß chemische Signale der Männchen bei der Balz eine entscheidende Bedeutung haben und den Weibchen eine Arterkennung ermöglichen. Diese Hypothese ist bislang noch nicht bewiesen, obwohl sie durch Untersuchungen an mehreren Arten gestützt wird. Im folgenden berichte ich besonders über *Danaus chrysippus* (Abbildung 2), dessen Pheromonbiologie auch für andere Arten typisch ist.

Männliche Duftsignale kommen bei Danaiden – wie auch bei anderen Tag- und Nachtaltern – während der Balz erst in der Nähe des Weibchens zur Wirkung; sie gehören zur Pheromongruppe der *Aphrodisiaca*, worunter man all diejenigen Duftstoffe zusammenfaßt, die einen Geschlechtspartner auf die Kopulation vorbereiten, aber erst dann wirken, wenn die Geschlechter bereits durch andere Signale zusammengeführt wurden.

3. Balz und Duftpinsel

Abbildung 3 zeigt schematisch die Reiz-Reaktions-Kette des Balzverhaltens von *Danaus gilippus*, welche sich auch auf andere Arten der Gattung *Danaus* übertragen läßt. Wenn ein Männchen aufgrund relativ unspezifischer optischer Auslöser einen potentiellen Geschlechtspartner gefunden hat, verfolgt es ihn in der Luft, überholt ihn und expandiert am Hinterleib Haarpinsel. Handelt es sich um ein paarungsbereites Weibchen, so setzt sich dieses, und das Männchen expandiert das Haarorgan erneut, während es über ihr einen Hubflug ausführt; anschließend kommt es zur Kopulation [5]. Bei den Danaiden-Gattungen *Amauris* und *Euploea* liegen etwas modifizierte Verhältnisse vor. Einige Arten strecken die Pinsel nicht nur bei der Balz, sondern auch bei Berührung des Falters aus (Abbildung 4a); man deutet diese Reaktion als Abwehrverhalten.

In der Verhaltenskette der Danaidenbalz spielen optische Signale als Auslöser besonders für die Reaktionen der Männchen eine deutliche Rolle, doch kommt es ohne die chemische Reizung durch die männlichen Haarpinsel nur sehr selten zu einer Paarung: Männchen, denen die Pinselorgane amputiert wurden, werden von den Weibchen nicht akzeptiert. Auch wenn man durch Abwaschen die Haarpinsel von Duftstoffen befreit, haben die Männchen praktisch keine Paarungschance mehr [11].

Die im Hinterleibsende der Männchen gelegenen Haarpinselorgane (Abbildung 4) bestehen im einfachsten Fall aus paarigen, austülpbaren Schläuchen, an denen jeweils mehrere hundert Haare von etwa 5 mm Länge inserieren. Mit Hilfe des Haemolymphdruckes können die Schläuche ausgestülpt werden; dadurch werden die Haarbüschel aufgefächert und bilden im expandierten Zustand eine stark vergrößerte Oberfläche.

Elektrophysiologisch kann man nachweisen, daß die von den Haarpinseln abgegebenen Stoffe wirksame Reize für die Riechensillen auf den Fühlern beider Geschlechter sind: Leitet man einen Luftstrom über die Pinsel auf einen Fühler, so kann man an diesem mit Mikroelektroden elektrische Spannungsänderungen messen, welche die durch Duftmoleküle ausgelöste Erregung der Sinneszellen anzeigen.

Obwohl wir mit der chemischen Analyse

der Pinselduftstoffe erst am Anfang stehen, wissen wir von Gaschromatogrammen von Pinselextrakten verschiedener Spezies, daß die Pinsel mehrere flüchtige Substanzen abgeben, deren Spektrum einige artspezifische Komponenten aufweist. Wir vermuten deshalb, daß den Duftstoffen eine Bedeutung für die sexuelle Isolation der Arten zukommt, obgleich Biotests hierzu noch ausstehen.

Neben einer Reihe von noch nicht identifizierten Komponenten konnte ein heterozyklisches, N-haltiges Keton („*Danaidon*“, Abbildung 5) isoliert werden, welches bei mehreren Arten der Gattungen *Danaus* und *Amauris* vorkommt und deshalb keine – oder nur eine begrenzte – Arterkennungsfunktion besitzen kann. Es ist aber für den Balzerfolg essentiell und wirkt als Arretierduft auf das Weibchen. Die Männchen einiger *Euploea*-Arten geben die Aldehyd- bzw. Hydroxyaldehyd-Form des *Danaidons* von ihren Haarpinseln ab.

4. Danaidon und Pyrrolizidin-Alkaloide

Ein Vergleich der im Freiland gefangenen mit den im Labor gezüchteten Männchen zeigte, daß die gezüchteten Männchen eine sehr geringe Paarungschance haben, und daß ihre Pinsel nur schwache Reizquellen für die Riechensillen darstellen. Die Ursache hierfür klärten chemische Analysen von Pinseln: Gezüchteten Männchen fehlt *Danaidon* auf den Haarpinseln [11]! Dieser Mangel an Pheromon hat weder eine Beziehung zu den Futterpflanzen der Raupen, noch zu Reifungsprozessen der adulten Schmetterlinge. Verschiedentlich wurde im Freiland beobachtet, daß sich Danaiden (besonders Männchen) an Pflanzen bestimmter Arten der Familien Boraginaceae (Rauhblattgewächse), Asteraceae (=Compositae, Korbblütler) und Fabaceae (=Leguminosae, Schmetterlingsblütler) versammeln und an *vertrockneten* Stengeln, Blättern und Samenkapseln saugen. Die Falter finden die Pflanzen mit Hilfe ihres Geruchssinnes und geben durch den Rüssel eine Flüssigkeit ab, welche sie dann – mit aus dem trockenen Pflanzengewebe gelösten Stoffen – wieder aufsaugen. Von den attraktiven Pflanzengruppen ist bekannt, daß sie als Sekundärstoffe Pyrrolizidin- (*Senecio*-) Alkaloide (PA) enthalten. Die große strukturelle Ähnlichkeit zwischen dem heterozyklischen Teil dieser Alkaloide (Abbildung 6) und dem *Danaidon* provozierte die Frage, ob männliche Falter PA als Vorstufen für die *Danaidon*-Biosynthese aufnehmen müssen.



Abb. 4. Expandierte Haarpinsel von *Euploea core anymone* (a) und *Danaus limniace petiverana* (b). Haarlänge 5 mm.

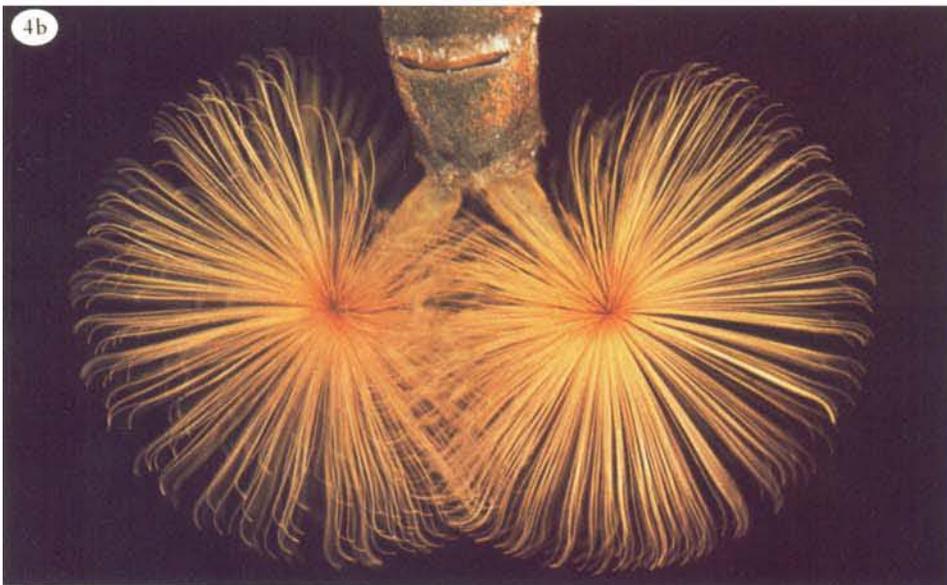


Abb. 5. Molekülstruktur des Danaidons.

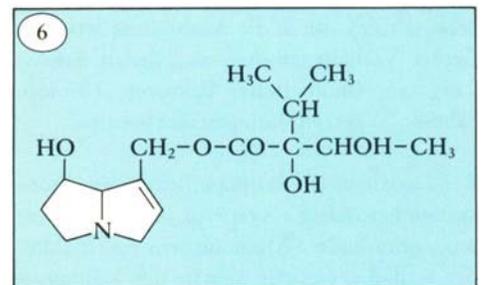
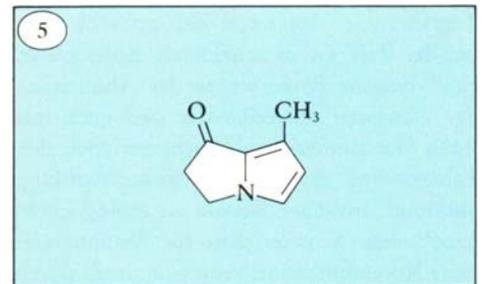


Abb. 6. Molekülstruktur des Pyrrolizidin-Alkaloids Lycopsamin.



Abb. 7. Markiertes Männchen von *Danaus chrysippus* saugt an vertrocknetem Pflanzenmaterial (*Heliotropium steudnerii*).

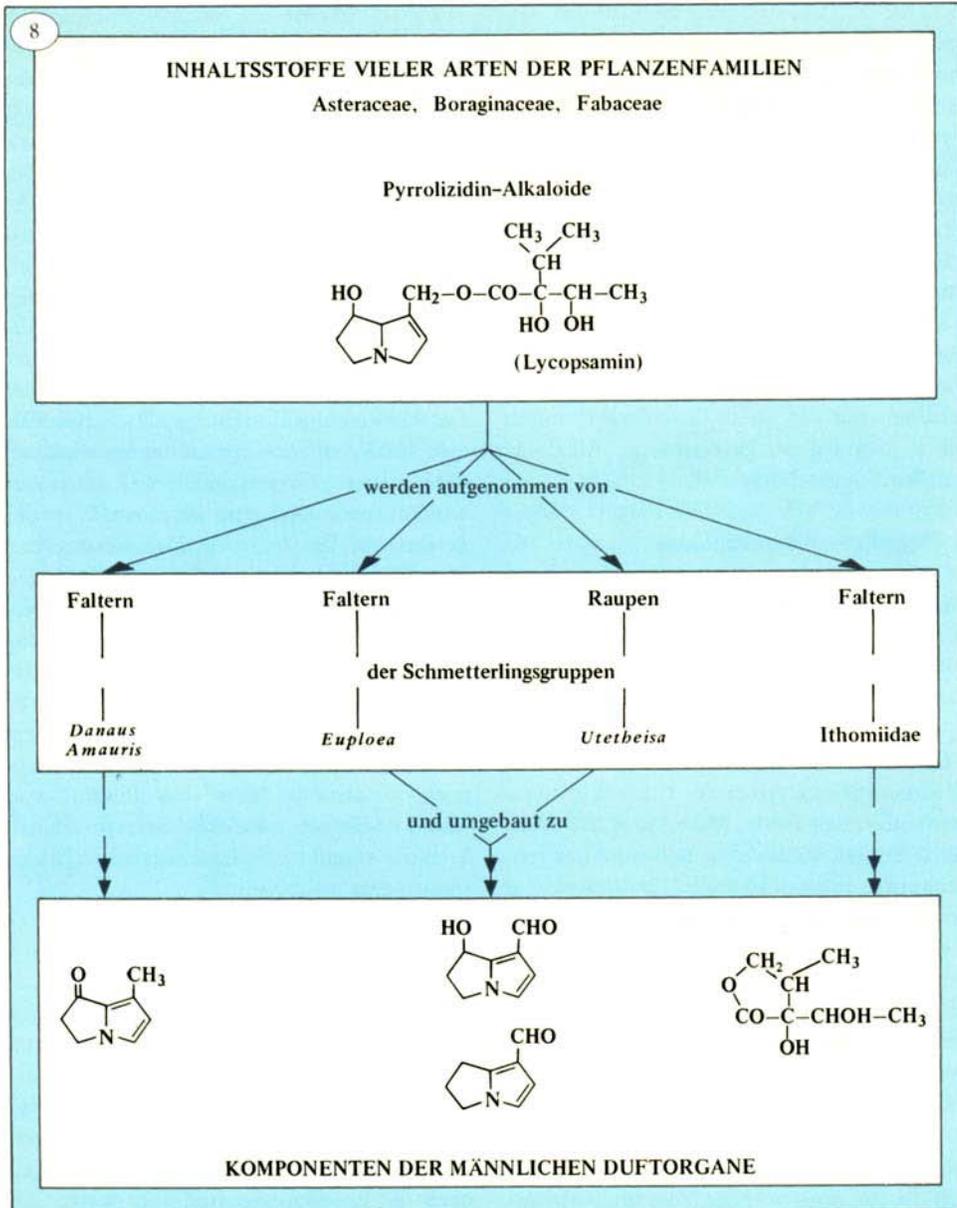


Abb. 8. Beziehungen zwischen Pheromonen männlicher Schmetterlinge und Pyrrolizidin-Alkaloide enthaltenden Pflanzen.



Abb. 9. Gespanntes Männchen von *Danaus chrysippus chrysippus*. Pfeile deuten auf Flügeltaschen. Spannweite ca. 7,5 cm.

Fütterungsversuche mit gezüchteten Männchen, denen vertrocknete Pflanzen (z.B. *Heliotropium steudnerii*, Boraginaceae; vgl. Abbildung 7), Pflanzenextrakte und schließlich reine Pyrrolizidin-Alkaloide angeboten wurden, bewiesen, daß Danaidon von den Faltern nur durch den Umbau von PA gebildet werden kann: Die Aufnahme von PA durch die Imagines ist damit eine Voraussetzung für eine erfolgreiche Balz der Männchen [7, 13].

Die Beziehungen zwischen Monarchfaltern und Pflanzen haben dadurch zwei Dimensionen: 1. Raupen fressen an Asclepiadaceen und Apocynaceen, speichern deren giftige Inhaltsstoffe (Herzglycoside) und schützen damit sich, die Puppen und die Falter vor Freßfeinden; 2. die Falter nehmen von trockenen Boraginaceen, Asteraceen und Fabaceen Pyrrolizidin-Alkaloide auf, welche die Männchen als Vorstufen für die Bildung ihres Pheromons Danaidon verwenden.

5. Doppelfunktion der Alkaloide

Auch die Pyrrolizidin-Alkaloide sind für Wirbeltiere starke Gifte. Es sind Bitterstoffe mit hepatotoxischen, mutagenen und carcinogenen Eigenschaften. Noch nicht abgeschlossene Analysen weisen darauf hin, daß nicht nur die Danaiden-Männchen die Alkaloide als Pheromonvorstufen verwenden, sondern daß beide Geschlechter sie auch in ihren Körpern speichern [8]. Die Schmetterlinge haben so wahrscheinlich einen zweiten Schutzmechanismus gegenüber Freßfeinden.

Sehr ähnliche Beziehungen zwischen Schmetterlingen und Alkaloid-Pflanzen findet man auch bei anderen Faltergruppen (vgl. Abbildung 8). So versammeln sich z.B. auch Ctenuchiden und Ithomiiden an trockenen, PA enthaltenden Pflanzen und saugen daran.

Von Ithomiiden, südamerikanischen Tagfaltern, die vermutlich durch giftige Inhaltsstoffe der Raupen-Futterpflanzen (Solanaceae) für Freßfeinde ungenießbar (bitter) sind und wahrscheinlich deshalb nachgeahmt werden, weiß man, daß Haarbüschel auf den Flügeln der Männchen ein Lakton abgeben, welches als Aphrodisiacum und als Männchen-Männchen-Erkennungssignal wirkt. Dieses Lakton stammt wohl aus dem Säureteil des Alkaloidmoleküls, und es ist wahrscheinlich, daß die Laktonbiosynthese von aus Pflanzen aufgenommenem PA abhängig ist [9].

In diesem Zusammenhang ist auch das Beispiel der Schönbären (*Utetheisa*, Familie Arctiidae) wichtig. Die Männchen einiger Arten geben von ihren Duftorganen die Aldehyd- und/oder die Hydroxyaldehyd-Form des Danaidons ab [6]. Die Produktion dieser vermutlich ebenfalls als Aphrodisiaca wirkenden Stoffe ist allerdings nicht davon abhängig, daß die Falter trockene PA-Pflanzen finden. Vielmehr dienen PA-Pflanzen den Raupen als Nahrung. Man kann also annehmen, daß die Männchen die Vorstufen für die Pheromone bereits im Raupenstadium erhalten und daß beide Geschlechter durch die in den Faltern gespeicherten Alkaloide vor Feinden geschützt sind.

6. Flügeldrüsen der Danaiden

An der biochemischen Umbildung der PA sind bei Danaiden nicht nur die Haarpinsel, sondern weitere Drüsenorgane und besondere Verhaltensweisen beteiligt.

Auf den Hinterflügeln besitzen die Männchen der meisten Arten der Gattung *Danaus* taschenförmige Falten (Abbildung 9), deren Inneres mit Drüsenzellen und modifizierten Schuppen ausgekleidet ist [1]. Unabhängig vom Balzverhalten setzen sich die Männchen mehrmals am Tag an sonnenbeschienene, exponierte Orte und stellen Kontakte zwischen den abdominalen Haarpinseln und diesen Taschen her: Das Abdomen wird gekrümmt, die Pinsel teilweise ausgestreckt und in die Taschen eingeführt (Abbildung 10). Über die Funktion dieser Kontakte wurde jahrzehntelang spekuliert, bis schließlich die Kenntnis von der Vorstufen-Abhängigkeit der Danaidon-Biosynthese die Frage aufwarf, ob auch die Pinsel-Taschen-Kontakte eine Beziehung zur Pheromonproduktion haben könnten.

Im Experiment wurden Taschen von gezüchteten Männchen direkt nach dem Schlüpfen der Falter ausgestanzt bzw. mit Plättchen aus Aluminium-Folie verschlossen. Bei diesen mit PA gefütterten Faltern ist kein Danaidon auf den Pinseln zu finden: Die Pinsel-Taschen-Kontakte sind also eine zweite Voraussetzung für die Bildung von Danaidon [2]. Der biochemische Mechanismus der Umwandlung vom PA zum Danaidon ist noch nicht bekannt, aber es gibt Hinweise darauf, daß die Alkaloide auf die Pinselhaare gelangen und bei den Kontakten mit den Flügeldrüsen mit einem dort produzierten Enzym reagieren.

7. Zwischenbilanz

Die Bildung des Pheromons Danaidon ist demnach kein Prozeß, der nur Fragen der Biosynthese berührt; ökologische (Beziehungen zwischen Faltern und PA-Pflanzen), sinnesphysiologische (Auffinden der PA-Pflanzen), morphologische (Pinsel-, Flügelorgane) und verhaltensphysiologische (Kontakt-Verhalten) Aspekte sind gleichermaßen beteiligt. Über die Evolution dieses komplizierten Systems kann man zur Zeit nur spekulieren. Vorerst bleiben Fragen nach der Entwicklung der Beziehungen zwischen Faltern und PA-Pflanzen, nach der Entwicklung der beteiligten Organe und deren Zusammenwirken, sowie nach dem adaptiven Wert des Bildungsmechanismus des Danaidons offen. Man könnte vermuten, daß sich die Danaiden die Alkaloidabhängigkeit und die damit verzögerte Paarungsmöglichkeit „leisten“ können, weil sie durch die Glycoside vor Freßfeinden geschützt sind; die Giftigkeit durch die Raupenfutterpflanzen – durch die von Faltern aufgenommenen Alkaloide wohl noch verstärkt – führte zur Bildung von Mimikry-Ringen, welche ihrerseits einen Selektionsdruck auf das männliche Pheromonsystem ausüb(t)en.

8. Spezialisierung der Duftorgane

Zu den bereits diskutierten ökologischen und ethologischen Anpassungen in Zusammenhang mit dem Danaidon treten besondere morphologische Spezialisierungen, die mit der chemischen Kommunikation in Beziehung stehen [1]. Sowohl die Haarpinsel als auch die Flügelorgane sind von Art zu Art unterschiedlich ausgebildet. Beide Organe weisen Charakteristika auf, die für eine Rekonstruktion der Stammesgeschichte der Danaiden von Bedeutung sind, aber besonderes Interesse für funktionsmorphologische Fragen haben. Dies soll an einigen Beispielen erläutert werden:

Betrachtet man die Pinselhaare mit dem Mikroskop, so fallen wenige μm kleine Partikel auf, die an den Haaren haften (Abbildung 11). Sie sind von Art zu Art unterschiedlich geformt. Die Entdeckung, daß sie mit Pheromon(en) imprägniert sind und beim Balzflug von den Haarpinseln auf das Weibchen gestreut werden, führte zu ihrer Benennung als „Pheromon-Transfer-Partikel“. Ein Teil der Partikel fällt auf die weiblichen Fühler, bleibt dort in unmittelbarer Nähe der Riechhaare haften, und die von den Partikeln

abdiffundierenden Duftmoleküle üben auf das Weibchen einen Dauerreiz aus.

Pheromon-Transfer-Partikel werden auf unterschiedliche Weise während des Puppenstadiums meist als Pinselhaar-Fragmente gebildet. Im Gegensatz dazu gibt es eine Gruppe von Arten, bei denen die Partikel nicht auf dem Pinselorgan, sondern in den Flügeltaschen gebildet werden, welche hier besonders groß und differenziert ausgebildet sind. Zwischen Deckschuppen liegen Drüsenplatten, von denen Filamente ausgehen (Abbildung 11e). Diese Filamente sind aus Partikeln zusammengesetzt und sehr zerbrechlich. Die Männchen der betreffenden Arten haben nach dem Schlüpfen aus der Puppe noch keine Partikel auf ihren Haarpinseln; erst nachdem sie die Haarpinsel mit den Flügeltaschen in Kontakt gebracht haben, kann man Partikel auf den Pinselhaaren feststellen (Abbildung 11f). Bei den Kontakten zerfallen die Partikelfilamente und ein Teil bleibt auf den Haaren haften, von wo sie bei der Balz verstreut werden. Neben der Funktion der Partikelübernahme durch die Haarpinsel haben die Kontakte wahrscheinlich chemische Auswirkungen.

Die Verwendung von „Vehikeln“ muß als besonders wirksame Methode der Informationsübertragung verstanden werden: Durch das Deponieren von Pheromon-Transfer-Partikeln auf den Fühlern der Weibchen wird eine kurzzeitige Pheromonabgabe durch das Männchen zu einem lange andauernden Reiz für das Weibchen.

Bei *Amauris*- (und einigen *Danaus*-) Arten sind die Flügeldrüsen in Form von Flecken mit spezialisierten Schuppen ausgebildet (Abbildung 12). Auch hier werden Kontakte zwischen Pinseln und Drüsenorganen hergestellt.

Bei *Amauris ochlea* zum Beispiel sind die Duftpinsel aus fünf verschiedenen Haartypen aufgebaut, welche unterschiedliche Anpassungen aufweisen. An der jeweils äußeren Seite jedes Pinsels liegen schwarze Haare, die sich beim Ausstrecken des Organs fächerförmig ausbreiten, während die übrigen (weißen) Haare als Bündel zunächst zusammen bleiben. Unabhängig vom Balzverhalten werden schwarze Haare und Flügelflecken in Kontakt gebracht: Bei den ersten Sonnenstrahlen am frühen Morgen setzen sich die Falter mit flach ausgebreiteten oder leicht nach unten geklappten Flügeln

an sonnenbeschienene exponierte Orte und strecken die Pinsel so weit aus, daß nur die schwarzen Haare auffächern. Dabei wird der Hinterleib so verbogen, daß die schwarzen Haarfächer mit den Drüsenflecken auf den Hinterflügeln in Kontakt kommen (Abbildung 13). Die Bedeutung dieses Verhaltens ist noch nicht ganz geklärt, fest steht jedoch, daß die mit Spitzen besetzten schwarzen Haare bestimmte Schuppen von den Flügelflecken abreiben. Auswirkungen der Kontakte auf Duftstoffe auf den Pinseln – ähnlich wie bei *D. chrysippus* u.a. – sind wahrscheinlich.

Zwischen den schwarzen und den langen weißen Haaren liegt eine Trennhaarschicht. Die langen weißen Haare, die den Hauptteil des Pinsels ausmachen, produzieren Pheromon-Transfer-Partikel, indem ihre Spitzen sich aufspalten und abbrechen. Im Zentrum des Pinsels findet sich schließlich ein dichter Kegel von Haaren, welcher sich erst im letzten Stadium der Pinselexpansion öffnet und Haare eines fünften Typs freisetzt. Neue Untersuchungen an *A. ochlea* führten zur Identifizierung von mehreren volatilen Stoffen, von denen ein Teil nur auf bestimmten Haartypen vorkommt.

9. Schluß

Auch bei einheimischen Tag- und Nachtfaltern sind männliche Duftorgane sehr weit verbreitet. Viele Weißflinge (Pieridae) und Bläulinge (Lycaenidae) besitzen verstreut auf den Vorderflügeln liegende Duftschuppen; „Duftwülste“ zeigen einige Edelfalter (Nymphalidae) und Dickkopffalter (Hesperidae); bei Nachtfaltern finden sich häufig Haarbüschel an Brust, Hinterleib oder an den Beinen.

Bis auf sehr wenige Ausnahmen fehlen Untersuchungen zur Funktion dieser Organe (vgl. [3, 14]); aufgrund von Analogieschlüssen kann vermutet werden, daß sie der Abgabe von Aphrodisiaca im letzten Stadium der Balz dienen. Allerdings fand man bei Wachsmotten, daß die Männchen ein Sexualpheromon zur Fernanlockung der Weibchen abgeben.

Man weiß bereits, daß die männlichen Duftorgane Gemische verschiedener Substanzen sezernieren. Auch die Bildung von kleinen Partikeln an den Organen kennt man von einigen Arten. Ob die bei Danaiden bestehende Vorstufenabhängigkeit ein verbreitetes

Prinzip darstellt, wissen wir noch nicht. Die Untersuchung des Kommunikationsmechanismus bei Danaiden mag dennoch als exemplarisch angesehen werden.

Bei der weiteren Arbeit wird es besonders wichtig sein, das Zusammenspiel optischer und chemischer Signale sowie die chemische Struktur und die Funktion der einzelnen Duftkomponenten aufzuklären; denn trotz der Fülle der bislang vorliegenden Befunde, von denen hier nur ein Teil diskutiert werden konnte, ist es derzeit noch nicht möglich, die Bedeutung des chemischen Kommunikationsmechanismus für die Artisolation eindeutig nachzuweisen.

Literatur

- [1] Boppré, M., C.-Chr. Meinecke and D. Schneider: Characteristics of male scent organs in milkweed butterfly. Manuskript.
- [2] Boppré, M., R. L. Petty, D. Schneider and J. Meinwald: Precourtship contacts between abdominal and alar scent organs as a prerequisite for pheromone production in *Danaus chrysippus*. Manuskript.
- [3] Birch, M. C. (Hrsg.): *Pheromones*. North-Holland Publ. Co., Amsterdam, London; American Elsevier Publ. Co., Inc., New York, 1974.
- [4] Brower, L. P.: Ecological chemistry. *Sci. Amer.* **220** (2), 22–29 (1970).
- [5] Brower, L. P., J. V. Z. Brower and F. P. Cranston: Courtship behavior of the Queen butterfly, *Danaus gilippus berenice* (Cramer). *Zoologica* (N. Y.) **50**, 1–39 (1965).
- [6] Culvenor, C. C. J. and J. A. Edgar: Dihydropyrrolizidine secretion associated with coremata of *Utetheisa* moths (family Arctiidae). *Experientia* **28**, 627–628 (1972).
- [7] Edgar, J. A.: Danainae (Lep.) and 1,2-dehydropyrrolizidine alkaloid-containing plants – with reference to observations made in the New Hebrides. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* **272**, 467–476 (1975).
- [8] Edgar, J. A., P. A. Cockrum and J. L. Frahn: Pyrrolizidine alkaloids in *Danaus plexippus* L. and *Danaus chrysippus* L. *Experientia* **32**, 1535–1537 (1976).



Abb. 10. Männchen von *Danaus chrysippus*, während es Kontakte zwischen Haarpinseln und Flügeltaschen herstellt. Zur Demonstration wurde eine Tasche ausgestanzt; man erkennt, daß der ausgestreckte, aber nicht zur Kugel entfaltete Pinsel in das anstelle der Tasche befindliche Loch eingeführt wird.

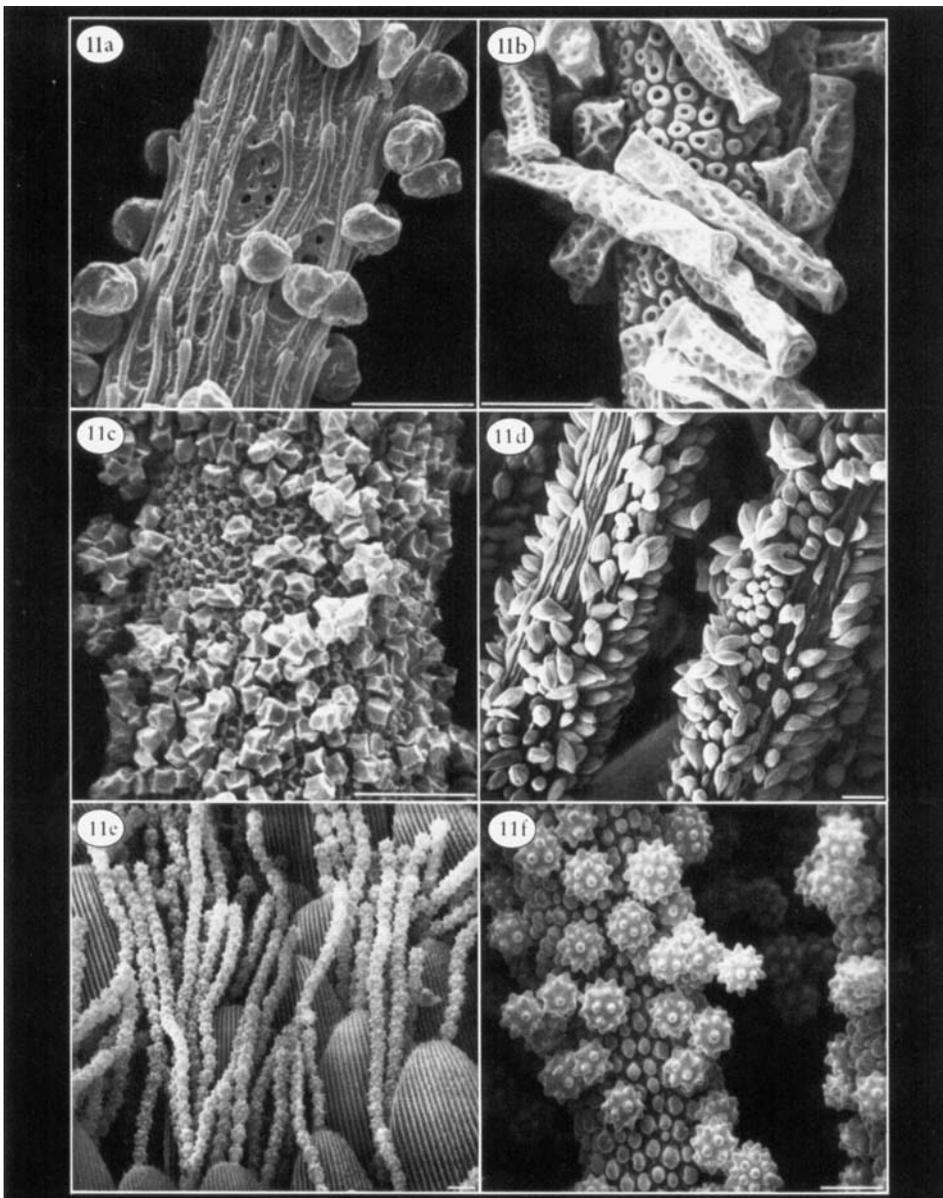


Abb. 11. Pheromon-Transfer-Partikel auf Pinselhaaren von *Danaus chrysippus* (a), *Amauris tartarea* (b), *Danaus limniace petiverana* (c), *Danaus sita* (d), *Danaus formosa* (f) und von Partikelfilamenten im Inneren einer Flügeltasche von *Danaus formosa* (e). Eingezeichneter Maßstab: 5 μ m. Aufnahmen mit dem Rasterelektronenmikroskop.



Abb. 12. Gespanntes Männchen von *Amauris ochlea*. Pfeile deuten auf Flügel-flecken. Spannweite ca. 7,5 cm.



Abb. 13. Männchen von *Amauris ochlea*, während es die schwarzen Pinselhaare mit den Flügel-flecken in Kontakt bringt.



[9] Edgar, J. A., C. C. J. Culvenor and T. E. Pliske: Isolation of a lactone, structurally related to the esterifying acids of the pyrrolizidine alkaloids, from the costal fringes of male *Ithomiinae*. *J. chem. Ecol.* **2**, 263–270 (1976).

[10] Karlson, P. und D. Schneider: Sexual-pheromone der Schmetterlinge als Modelle chemischer Kommunikation. *Naturwiss.* **60**, 113–121 (1973).

[11] Pliske, T. E. and T. Eisner: Sex pheromone of the Queen butterfly: biology. *Science* **164**, 1170–1172 (1969).

[12] Roeske, C. N., J. N. Seiber, L.P. Brower and C. M. Moffitt: Milkweed cardenolides and their comparative processing by Mo-

narch butterflies (*Danaus plexippus* L.). *Recent Adv. Phytochem.* **10**, 93–167 (1976).

[13] Schneider, D., M. Boppré, H. Schneider, W. R. Thompson, C. J. Boriack, R. L. Petty and J. Meinwald: A pheromone precursor and its uptake in male *Danaus* butterflies. *J. comp. Physiol.* **97**, 245–256 (1975).

[14] Shorey, H. H.: *Animal Communication by Pheromones*. Academic Press Inc., New York, 1976.

[15] Wickler, W.: *Mimikry – Nachahmung und Täuschung in der Natur*. Fischer Taschenbuch Nr. 6192, S. Fischer Verlag, Frankfurt, 1973.

Michael Boppré, geb. 1950 in Offenbach/Main, Biologiestudium an der Philipps-Universität, Marburg/Lahn, 1976 Diplom, 1968–1976 zeitweise Gast am Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, Abt. Schneider, Seewiesen/Obb. Arbeitsgebiete: Pheromonbiologie bei Lepidopteren, Elektrophysiologie an Riechrezeptoren. Derzeit Doktorand bei Prof. Dr. Dietrich Schneider. Anschrift: Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, D-8131 Seewiesen/Obb.