

Pheromonbiologie – chemoökologischer Kontext der Sexualpheromone von Lepidopteren

Pheromone biology – chemoecological context of sex pheromones in Lepidoptera

MICHAEL BOPPRÉ

Forstzoologisches Institut, Albert-Ludwigs-Universität, D-79085 Freiburg i. Br.,

Zusammenfassung

Geleitet von der Hoffnung auf umweltverträglichen Pflanzenschutz konzentriert(e) sich die Forschung an Lepidopteren-Pheromonen vorrangig auf die Identifizierung und Synthese von weiblichen Lockstoffen sowie auf Techniken ihrer Anwendung in Land- und Forstwirtschaft. Der praktische Einsatz von Pheromonen bleibt jedoch noch weit hinter den hohen Erwartungen und dem gewünschten Umfang zurück, weil die Kenntnisse zur Biologie der Schädlinge und zu biotischen wie abiotischen Rahmenbedingungen noch immer ungenügend sind. Große Wissenslücken bestehen insbesondere zur Pheromonbiologie an sich, d.h. wenn man das vollständige Sexualverhalten (und nicht nur die Partnerfindung) in einem verhaltensökologisch und evolutionsbiologisch ausgerichteten Kontext betrachtet.

Die Syntax weiblicher und männlicher Pheromonsysteme bei Schmetterlingen wird kurz dargestellt und aus chemoökologischer Sicht diskutiert, wobei insbesondere verhaltensökologische Fragen aufgeworfen werden. Beispiele zur Pheromonbiologie mit männlichen Signalstoffen demonstrieren, welche komplexe Verschränkungen verschiedenster Aspekte sich auftun, wenn sexuelle Selektion berücksichtigt wird. Vertieftes Wissen über chemische Kommunikationsmechanismen und -strategien, insbesondere in bezug auf ökologische Bedingungen, sowie zum Anpassungswert der vielfältigen Pheromonsysteme, läßt sich vermutlich nur wenig generalisieren dient jedoch nicht nur dem von der Grundlagenforschung gesuchten Gesamtverständnis, sondern wird auch im Rahmen von Pest-Management hilfreich sein.

Einleitung

Seit es Adolf Butenandt vor nunmehr 32 Jahren gelungen ist, erstmals einen Sexuallockstoff darzustellen (Butenandt et al. 1959), werden größte Erwartungen in Insektenpheromone als Naturstoffe zur biologischen Bekämpfung schädlicher Arten gelegt. In Relation zum zwischenzeitlich betriebenen Forschungsaufwand gibt sich der Erfolg für den Praktiker bedauerlicherweise noch eher bescheiden, doch selbst wenn die Bilanz ernüchternd auszusehen scheint, gibt es keinerlei Grund, der Anwendung von Pheromonen in Land- und Forstwirtschaft keine große Zukunft zuzuschreiben; die positiven Perspektiven für umweltverträgliche Schädlingsbekämpfung mit Naturstoffen sind letztendlich eher größer geworden, und nicht nur Lockstoffe, sondern auch andere Semiochemikalien werden einsetzbar (s. z. B. Bestmann und Vostrowsky 1982; Ridgway et al. 1990).

Die anfänglichen Mißerfolge bzw. der schleppende Fortschritt bei der Anwendung von Lepidopteren-Pheromonen sind sicherlich wesentlich darauf zurückzuführen, daß die Biologie der Schmetterlinge nur ungenügend bekannt war und daher vielfältige ökologische Rahmenbedingungen nicht berücksichtigt werden konnten. Mittlerweile wurden jedoch zahlreiche biotische wie abiotische Faktoren, die chemische Verständigung

beeinflussen, untersucht. Geleitet von der Aussicht auf praktische Anwendung konzentriert(e) sich die Forschung allerdings im wesentlichen auf schädliche Arten und berücksichtigt(e) vorrangig diejenigen Bereiche der Pheromonbiologie, welche unmittelbar mit der Partnerfindung in Zusammenhang stehen. Viele zum grundsätzlichen Verständnis sexueller Kommunikation mittels Duftstoffen bedeutsame Aspekte wurden und werden vernachlässigt. Daß unser evolutionsbiologisches Wissen zu chemischen Kommunikationsmechanismen und -strategien weit hinter dem bezüglich anderer Modalitäten zurücksteht, ist allerdings auch darauf zurückzuführen, daß die meisten Semiochemikalien von uns selbst nicht wahrgenommen werden können und damit nicht so 'greifbar' sind wie viele akustische oder visuelle Signale, und auch darauf, daß viele Details erst in jüngster Zeit – bedingt durch enorme Fortschritte in der analytischen und präparativen Chemie – experimentell zugänglich geworden sind. Nicht unerwähnt bleiben darf, daß wir Forschungen mit Pheromonen wichtige allgemeine sinnes- und neurophysiologische Erkenntnisse zu verdanken haben; unser Wissen zur Chemorezeption bei Insekten ist wesentlich von Studien an Pheromonrezeptoren geprägt (s. z. B. Schneider 1984; Kaissling 1987; Masson und Mustaparta 1990). Elektrophysiologische Techniken erweisen sich zudem als hilfreich bei der Identifizierung von Pheromonkomponenten und werden heute routinemäßig eingesetzt (vgl. Hummel und Miller 1984). In ökophysiologischem Kontext wird Chemorezeption bei Schneider (1988) behandelt.

In dem hier vorgegebenen Rahmen eine synoptische Darstellung der Pheromonbiologie von Lepidopteren – oder auch nur eines Teilbereiches – versuchen zu wollen, wäre mehr als vermessen. Im folgenden sollen neben einer groben Übersicht über Pheromonsysteme bei Schmetterlingen und neuere zusammenfassende Publikationen lediglich einige subjektiv ausgewählte Befunde und Überlegungen zum chemoökologischen Kontext der Kommunikation mit Pheromonen diskutiert, offene Fragen angesprochen und insbesondere sowohl die Vielfalt der mit Pheromonbiologie zusammenhängenden Faktoren als auch komplexe Verschränkungen verschiedenster Aspekte demonstriert werden. Meine Ausführungen zielen auf verhaltensökologisches und evolutionsbiologisches Verständnis und haben daher weder einen unmittelbaren Bezug zum Pflanzenschutz bzw. Pest-Management, noch betreffen sie vorzugsweise 'typische Systeme'; sie zeigen jedoch meines Erachtens

1. daß Pheromonforschung in ihrem vierten Jahrzehnt interessanter als je zuvor ist,
2. daß organismische Grundlagenforschung verstärkt betrieben werden sollte, um Mechanismen und Strategien sexueller Kommunikation mit Pheromonen besser verstehen zu lernen, aber auch um Pheromone künftig erfolgreicher anwenden zu können, und daß
3. Pheromonbiologie zu den 'Flaggschiffen' der neuen Forschungsdisziplin "Chemische Ökologie" gehört.

Wenn mein Vortrag als Plädoyer für Pheromonforschung im Sinne der Evolutionsbiologie verstanden und zu sexueller Selektion bezogene Studien stimulieren wird, würde ich mich freuen.

Weibchen-Pheromone bei Lepidopteren

Während Weibchen-Pheromone bei Tagfaltern nur selten aufzutreten scheinen und dann lediglich im Nahbereich wirken, sind sie typisch für die nicht selten über große Entfernungen funktionierende Geschlechterfindung bei Nachtfaltern. Ihre Syntax stellt sich verhältnismäßig einfach und einheitlich dar: Pheromondrüsen sind üblicherweise als Modifikation der Intersegmentalmembran zwischen 8. und 9. Abdominalsegment ausgebildet, als sacculäre Gebilde oder als innere Schläuche. Sie geben während des meist zu arttypischen Zeiten stattfindenden Lockverhaltens in minimalen Mengen synchron

synthetisierte Duftstoffe (i.d.R. geradkettige einfach oder doppelt ungesättigte Verbindungen mit einer Sauerstofffunktion; Acetogenine) als Gemisch ab, welches in seiner qualitativen wie quantitativen Zusammensetzung wesentlich zur Artspezifität der Signale beiträgt. Die Männchen verfügen über höchst sensitive und für die Wahrnehmung art-eigener weiblicher Pheromon-Komponenten spezialisierte Rezeptoren, deren Erregung einen gegen den Wind gerichteten Flug zur Duftquelle und schließlich Paarungsverhalten auslöst. Zusammenfassende Darstellungen zu Weibchen-Pheromonen bei Lepidopteren finden sich z.B. bei Schneider (1983), Priesner (1985), Tamaki (1985), Cardé und Charlton (1985), Morgan und Mandava (1988), Baker (1989), Arn et al. (1988/1990), Ridgway et al. (1990); Mayer und McLaughlin (1990) und Kaissling und Kramer (1990).

Die einheitliche Syntax und die eindeutige Funktion weiblicher Pheromone bei Nachtfaltern – die Anlockung artgleicher Männchen über größere Entfernungen – ist wohl dafür verantwortlich, daß die schier unüberschaubare Fülle an Informationen über Signale weiblicher Nachtfalter im wesentlichen chemische Strukturen, biosynthetische und (sinnes-)physiologische Aspekte sowie die Lockwirkung synthetischer Substanzen in Fallen- oder Windkanalexperimenten betrifft. Über sehr basale ökologische Parameter (z. B. Einfluß von Wind, Feuchtigkeit, Licht, aber auch Alter, Wirtspflanzen u. ä.) herrscht dagegen weitgehend Unklarheit – sonst gestaltete sich auch die Anwendung synthetischer Pheromonpräparate wohl in der Praxis nicht so schwierig. McNeil (1990) hat den Kenntnisstand zu den vielfältigen (Umwelt-)Faktoren, welche die Abgabe von Weibchen-Pheromonen sowie die Reaktion der Männchen beeinflussen, in einem kritischen Übersichtsartikel erfaßt und deren Bedeutung für den Einsatz von Pheromonfallen diskutiert; er kommt zu dem Schluß, daß solides ökologisches Verständnis fehlt, welches die Fortschritte in der Chemie, Biochemie, Physiologie und Genetik von Weibchen-Pheromonen ergänzt. Der hieraus abgeleiteten Forderung nach mehr auf ökologische Bedingungen ausgerichtete Forschung ist voll beizupflichten. Über proximate und unmittelbar praxisrelevante Ansätze hinaus sollten auch ultimate Fragen gestellt und hierfür vergleichendes und vergleichbares Datenmaterial, das sich an evolutionsbiologischen Hypothesen ausrichtet, erhoben werden. Fragen wie "Weshalb locken bei Nachtfaltern die Weibchen mit Duftstoffen, anstatt daß die Männchen singen?" – so ähnlich hat es Michael Greenfield (1981) einmal formuliert – stehen im Raum, Regeln über ökologische Anpassungen weiblicher Pheromonbiologie fehlen, und bezüglich sexueller Selektion gibt es nur fragmentarische Überlegungen (Greenfield 1981; Rutowsky 1982). Selbst die erstaunlichen sinnesphysiologischen Fähigkeiten der Männchen (s. z.B. Steinbrecht und Schneider 1980; Priesner 1985) entbehren noch immer einer ultimativen Erklärung. Derzeit existiert nicht einmal eine plausible Hypothese zur Existenz sexualdimorpher Antennen bei verschiedenen Taxa; dieser oft als Anpassung an die Kommunikation mittels weiblicher Lockstoffe zitierte Befund repräsentiert übrigens wohl eher die Ausnahme – selbst beim riechphysiologischen Paradeobjekt *Bombyx* haben Männchen und Weibchen gefächerte Antennen.

Im chemoökologischen Kontext ist nicht nur die chemische Struktur der Duftstoffe und ihre Potenz zum Anlocken von Männchen interessant. Mindestens ebenso relevant ist die Bedeutung einzelner Komponenten, sind die Bedingungen für ihre Abgabe und die Frage nach der individuellen Variation – gerade hier mangelt es jedoch an ausreichendem Datenmaterial. Möglicherweise führte der Befund, daß weibliche Pheromonsysteme relativ einfach 'funktionieren' (können), zur Vernachlässigung wesentlicher Aspekte, selbst solcher, die unmittelbar – jedoch weniger offensichtlich – mit Partnerfindung zu tun haben. Um nur einen Problembereich anzusprechen: Nach der Erkenntnis, daß Weibchen-Pheromone immer aus mehreren Komponenten bestehen, vermutete man zunächst, daß diese unterschiedliche Verhaltensschritte auslösen. Die vorhandene Evidenz spricht jedoch vielmehr dafür, daß die Buketts als jeweils ein Signal fungieren und als Artisola-

tionsmechanismen nach Vorgaben der Biosynthesewege entstanden sind (vgl. Baker 1989). Zweifel, ob diesbezüglich das letzte Wort schon gesprochen ist, sind jedoch angebracht, denn es gibt kaum Berichte über Experimente mit weiblichen Pheromonkomponenten unter gleichzeitiger Berücksichtigung des kompletten Balzverhaltens. Auch müssen nicht alle Produkte von Pheromondrüsen ausschließlich Signalbedeutung für art eigene Männchen haben und können dennoch für die Anlockung enorm wichtig sein; in Drüsenextrakten finden sich oft – neben Biosynthese-Vorstufen – Komponenten, welche nicht riechwirksam sind, aber potentiell unterstützende Funktionen erfüllen können, beispielsweise als Fixantien zur Verringerung der Volatilität oder als Antioxidantien zur Stabilisierung der Signalstoffe (vgl. Francke 1991a,b). Solche Substanzen wurden allerdings in Freilandstudien bislang kaum berücksichtigt. Auch wird die Möglichkeit, daß Weibchen-Pheromone Informationen vermitteln, die über die Nachricht der Artzugehörigkeit und der Paarungsbereitschaft hinausgehen, nur selten getestet, obgleich Beispiele dafür vorliegen, daß Pheromonkomponenten (ausschließlich oder zusätzlich) Männchen anderer Art repellieren. Wäre es verwunderlich, wenn Weibchen auch Signale für eine mögliche Partnerwahl durch die Männchen senden?

Auch wenn es nicht möglich ist, hier all die vielfältigen, für ein Systemverständnis offenen Fragen zu erörtern, erscheinen mir zumindest Pflanzeninhaltsstoffe erwähnenswert, weil sie im Zusammenhang mit Insekten-eigenen Lockstoffen eine stärkere Berücksichtigung verdienen. Zwar werden Weibchen-Pheromone offensichtlich immer *de novo* und nicht in Abhängigkeit von Sekundärstoffen der Wirtspflanzen synthetisiert, aber es gibt einige Hinweise darauf, daß Wirtspflanzen stimulierend auf die Produktion von Pheromon und/oder auf das Lockverhalten wirken (s. McNeil und Delisle 1989); Dickens et al. (1990) berichteten von einer deutlichen Erhöhung der Lockwirkung synthetischer Pheromone (von Käfern und Fliegen) nach Beimischung ubiquitärer Blattgründüfte (z.B. Hexanol, Hexenol). Pflanzliche Sekundärstoffe werden derzeit in der Pheromonbiologie weiblicher Nachtfalter vielleicht schlichtweg deshalb unterschätzt, weil Pheromonextraktion bzw. -aeration im Labor stattfindet und Freilandstudien fast ausschließlich mit synthetischen Pheromon-Komponenten durchgeführt werden.

Trotz aller erkennbaren Ähnlichkeit sind die Kommunikationssysteme der Nachtfalter bestimmt sehr unterschiedlichen Selektionsdrücken unterworfen, denn es gibt keine für Heteroceren typischen Lebensräume. Auch wenn grundsätzlich weibliche Lockstoffe zur Partnerfindung eingesetzt werden, muß mit zumindest im Detail unterschiedlich differenzierten (angepaßten) Systemen gerechnet werden. Es gilt somit, mehr ökologisches Basiswissen über Nachtfalter zu erarbeiten und Pheromonkommunikation der Nachtfalter bezüglich ökologischer Gegebenheiten zu kategorisieren (vgl. McNeil 1990). Dieses Ziel ist hochgesteckt und läßt sich möglicherweise nicht vollständig erreichen; allein der Versuch, Gruppierungen aufzustellen, würde sich jedoch bereits als hilfreich erweisen – nicht zuletzt für die Anwendung von Lockstoffen im Pest-Management.

Männchen-Pheromone bei Lepidopteren

Im Vergleich mit weiblichen Pheromonen ist die Syntax männlicher Pheromonsysteme äußerst divers. Männliche Duftorgane ("Androconien") finden sich keineswegs bei allen Arten, treten allerdings nicht nur bei Nacht-, sondern auch bei Tagfaltern auf, obgleich hier die Geschlechterfindung sogar aufgrund, recht unspezifischer optischer Signale erfolgt. Männliche Duftorgane sind nicht auf bestimmten Körperteilen lokalisiert, ihre Strukturen sind extrem vielgestaltig, und es lassen sich kaum verwandtschaftliche Beziehungen bezüglich ihres Auftretens und ihrer Lokalisation aufstellen. Die Chemie männlicher Pheromonbuketts ist ebenfalls sehr vielfältig, jedoch zeichnet sich ab, daß oft von Pflanzen

bekannte Sekundärstoffe oder strukturähnliche Substanzen beteiligt sind. In der Regel ist ein Männchen beim Schlupf mit einer bestimmten Menge (bis in den 100 µg-Bereich) an Pheromon ausgestattet, d. h. es findet während des Adultstadiums keine *de novo* Synthese statt. Männliche Pheromone werden meist von Imagines beider Geschlechter wahrgenommen.

Bereits die morphologische und chemische Vielfalt deuten an, daß Männchen-Pheromone funktionell sehr differenziert betrachtet werden müssen. Wir haben es mit polyphyletisch entstandenen Systemen zu tun, und es ist unrealistisch, nach einer einheitlichen Funktion für androconiale Organe, d. h. einem generell identischen Informationsgehalt, zu suchen.

Androconien kommen bei der Mehrzahl der Arten nur während des Balzverhaltens ins Spiel, d. h. wenn sich potentielle Geschlechtspartner bereits gefunden haben; ohne adäquate Reizung durch Androconien-Sekrete verweigern Weibchen meist die Akzeptanz. Weil solche Balz-Pheromone die Weibchen offensichtlich zur Paarung stimulieren, werden sie oft "Aphrodisiaka" (vgl. Butler 1967) genannt. Dieser Begriff ist jedoch nicht sehr hilfreich und sollte vermieden werden, nicht nur, da er anthropomorphe Assoziationen weckt, sondern auch, weil er funktionelles Verständnis vortäuscht; Männchen-Pheromone sind sicherlich keine 'sexuellen Aufputzmittel', welche die Weibchen betören, sondern sie übermitteln wohl Informationen über die Artzugehörigkeit und die Qualität eines Männchens, die letztlich dazu führen, daß diese Signale weibliche Sprödigkeit ("coyness") überwinden und Paarungsstellungen auslösen, Flucht verhindern u.ä.. Es kommt also nicht nur darauf an, festzustellen, daß ein Männchen-Pheromon zur Paarung stimuliert, sondern vielmehr darauf, weshalb. Desweiteren gibt es Hinweise, daß Männchen-Pheromone als Induktoren für Oogenese bzw. Eiablage, als Terminatoren für weibliches Lockverhalten, und als Repellents gegenüber anderen Männchen wirken können. Somit sind evolutionsbiologische Zusammenhänge bei Balz-Pheromonen zwar offensichtlicher als bei weiblichen Lockstoffen, mangels ausführlichen Datenmaterials sind sie jedoch nur in wenigen Fällen diskutierbar (s.u., Krasnoff und Roelofs 1990; Birch et al. 1990). Wie bei weiblichen Systemen sind ökologische Korrelationen weitestgehend unerforscht (vgl. jedoch Phelan und Baker 1987).

Der aktuelle Kenntnisstand zu männlichen Pheromonsystemen wurde jüngst von Birch et al. (1990) umfassend referiert (vgl. auch Boppré 1984a). Im folgenden sollen daher lediglich zwei Beispiele, die eigene Arbeiten einschließen und verblüffende chemoökologische Verflechtungen demonstrieren, kurz vorgestellt werden.

Das Pheromonsystem der Monarchfalter (Danainae)

Männchen der Monarchfalter verfügen über abdominale Duftpinsel, die bei der Balz mittels Haemolymphdruck für wenige Sekunden oder auch nur für Sekundenbruchteile ausgestülpt und expandiert werden. Bei diesem "Pinseln" wird das androconiale Sekretbukett nicht einfach in den Luftraum abgegeben, vielmehr werden winzige, mit Pheromon imprägnierte Kutikula-Partikel ("Pheromon-Transfer-Partikel", PTP) auf das Weibchen gestreut; diese haften dann auf seinen Antennen und versetzen es offenbar in einen Dauerreizzustand. Die meisten Arten besitzen zusätzlich drüsige Flecke bzw. Taschen auf den Hinterflügeln, und unabhängig von der Balz werden durch komplizierte Verhaltensweisen mechanische Kontakte zwischen beiden Androconien hergestellt, die mit der Pheromonbiosynthese und/oder der Partikelgenese in Zusammenhang stehen.

Chemisch stellen sich die Haarpinsel-Sekrete der Danainen als Buketts von 10-60 Komponenten dar, welche insgesamt artspezifische Muster aufweisen. Hervorzuheben

sind Dihydropyrrolizine, die als gemeinsame Hauptkomponenten der meisten Arten in Mengen bis zu mehreren hundert µg auftreten und für die Akzeptanz eines Männchens durch ein Weibchen entscheidende Bedeutung haben. Ihre Biosynthese ist von Pyrrolizidin-Alkaloiden (PA) abhängig, welche die adulten Männchen pharınacophag (also gezielt und unabhängig von der Nahrungsaufnahme; s.u.) von bestimmten – i. d. R. vertrockneten – Pflanzen aufnehmen müssen. Detailliertere Übersichten zur Pheromonbiologie von Danainen finden sich bei Ackery und Vane-Wright (1984), Boppré und Vane-Wright (1989), Schulz et al. (1991); s. auch Schneider (1983, 1987) und Boppré (1984a).

Auch wenn derzeit keineswegs alle Facetten des Pheromonsystems von Danainen funktionell völlig erklärbar sind, beschreiben bereits die bislang bekannten pheromonbiologischen Zusammenhänge die erstaunlich hohen phylogenetischen und ontogenetischen Kosten und die Fülle der Anpassungen, welche die Voraussetzungen für einen Balzerfolg schaffen. Nach dem Schlupf aus der Puppe hat ein Männchen zunächst keine Chance bei einem Weibchen. Es muß erst einmal PA-Pflanzen finden – dazu benötigt es spezialisierte Geruchsorgane und einen Orientierungsmechanismus. Es muß dann PA meist aus trockenen Pflanzen 'herauslutschen' – es muß dazu einen Mechanismus zur Ausscheidung von 'Lösungsmittel' haben. Es muß ferner ein Enzymsystem zum Umbau von PA in ein Dihydropyrrolizin besitzen. Und schließlich muß es noch Kontakte zwischen Pinseln und Flügeldrüsen herstellen. Erst jetzt hat das Männchen eine Paarungschance. Aber auch dann (und wenn es aufgrund relativ unspezifischer visueller Reize einen potentiellen Geschlechtspartner gefunden hat) muß es die Pinsel noch einigermaßen zurückhaltend einsetzen, da die PTP in limitierter Menge vorhanden sind und nicht nachgebildet werden können. Hervorzuheben ist ferner, daß der Fortpflanzungserfolg des einzelnen Männchens von Pflanzen abhängig ist, die keine Wirtspflanzen der Larven darstellen, und daß individuelle Unterschiede im Pheromongehalt zwischen den Männchen bestehen, d. h. das Pheromon ist nicht allein Artmerkmal, sondern seine Menge auch ein individuelles Merkmal (s. u.).

Das hier nur unvollständig und sehr verallgemeinernd vorgestellte männliche Pheromonsystem der Monarchfalter ist keineswegs repräsentativ für Lepidopteren. Viele seiner Elemente finden sich aber bei verschiedensten Taxa wieder. Auch bei anderen Tag- und Nachtfaltern sind Androconien auf unterschiedlichsten Körperteilen lokalisiert, die miteinander in Kontakt gebracht werden. PTP kennt man von einigen Hesperidae und Papilionidae, besonders ausgeprägt sind sie bei Nymphalidae der Gattung *Antirreha* und bei vielen Pyralidae. Männchen-Pheromone sind immer Buketts, wenngleich sie oft aus weniger Komponenten als bei Danainen zusammengesetzt sind. Danainen bilden auch bezüglich der Abhängigkeit von exogenen Vorstufen für die Pheromon-Biosynthese keine Ausnahme.

In noch wesentlich geringerem Umfang als oben für weibliche Pheromonsysteme dargelegt, lassen sich bezüglich der Charakteristika von Kommunikation mit Männchen-Pheromonen Voraussagen machen. Auch für die bereits relativ ausführlich untersuchten Danainen ist die ultimate Frage nach den Ursachen der Entwicklung ihres männlichen Pheromonsystems offen (s. jedoch u.). Man kann vermuten, es sei deshalb so elaboriert, weil die gesamte Unterfamilie in Müllersche und Batessche Mimikry eingebettet ist, optische Signale daher zur Arterkennung ungeeignet sind, und die relative Unspezifität bei der Partnerfindung durch Männchen-Pheromone kompensiert werden muß. Diese Annahme ist zwar sicherlich nicht unzutreffend, kann jedoch höchstens die halbe Wahrheit bedeuten, denn die (mit hohen Kosten gebildeten) Dihydropyrrolizine sind nicht arttypisch, und ähnlich komplexe männliche Pheromonsysteme treten nicht nur bei sich visuell orientierenden Tagaltern auf, sondern auch bei Nachtfaltern, welche zur Partnerfindung artspezifische Weibchen-Pheromone besitzen.

Das Pheromonsystem von Creatonotos (Arctiidae)

Die Androconien der Bärenspinnergattung *Creatonotos* stellen abdominale, haarbesetzte Schläuche ("Coremata") dar, die im expandierten Zustand den Falter an Größe übertreffen können; zum Ausstrecken werden sie mit Luft gefüllt, wobei sich die Cuticula, die im Ruhezustand ähnlich wie ein Kamerabalg gefaltet ist, streckt. Die Coremata von *Creatonotos* werden nicht – wie für männliche Duftorgane bei Schmetterlingen die Regel – während der Balz in unmittelbarer Nähe des Weibchens und nur kurzzeitig ausgestülpt; *Creatonotos* expandiert diese Organe vielmehr nach der abendlichen Dämmerung unabhängig davon, ob ein Weibchen präsent ist oder nicht. Es gibt Anhaltspunkte dafür, daß Coremata-Sekrete sowohl Männchen als auch Weibchen anlocken, daß so Balzplätze ("leks") entstehen und dort Paarungen erfolgen. Andererseits verfügen *Creatonotos*-Weibchen – wie für Nachtfalter typisch – über eigene Lockstoffe.

Die Coremata von *Creatonotos* geben das Dihydropyrrolizin Hydroxydanaidal ab, zu dessen Synthese – wie bei Danainen – PA als Vorstufe erforderlich sind. Allerdings erhalten diese Bärenspinner PA nicht als Imagines unabhängig von Nahrung, sondern bereits als Raupen von bestimmten Wirtspflanzen. *Creatonotos* ist jedoch polyphag und nutzt nicht ausschließlich PA-haltige Futterpflanzen – obgleich die Raupen PA wahrnehmen und im Labor sogar als Reinsubstanz aufnehmen (d. h. pharmacophag sind; s. u.). Folglich besteht im Freiland eine große individuelle Variation im Pheromongehalt der Männchen, von null bis zu mehreren hundert Mikrogramm. Dies entspricht den Danainen, nur ist bei *Creatonotos* die Aufnahme von PA mit der Verpuppung abgeschlossen, d. h. Pheromon kann nicht nachgebildet werden; *Creatonotos*-Männchen scheinen also nicht von PA abhängig zu sein. Bei *Creatonotos* nehmen übrigens auch weibliche Raupen PA auf.

Die große Besonderheit von *Creatonotos* ist nun, daß in einer Freilandpopulation die Größe der Coremata in Korrelation zu ihrem Gehalt an Hydroxydanaidal enorm variiert. Das Phänomen unterschiedlich ausgeprägter Androconien entdeckten wir zunächst im Labor, als wir Raupen individuell und quantitativ mit reinen PA fütterten. Es zeigte sich dabei eine direkte Proportionalität zwischen Coremata-Größe und aufgenommener PA-Menge; der morphogenetische Effekt ist organspezifisch und betrifft nur die Coremata. Im Hinblick auf Fragen der sexuellen Selektion steht uns damit ein aufregendes System zur Verfügung, welches quantitativ manipulierbar ist. Zu Details zur Pheromonbiologie von *Creatonotos* s. Schneider et al. (1982), Boppré und Schneider (1985, 1990), Wunderer et al. (1986), auch Schneider (1983, 1987) und Boppré (1986, 1990).

Pharmacophagie und chemischer Schutz

So unterschiedlich sich die Pheromonsysteme von Danainen und *Creatonotos* darstellen, beide involvieren Pyrrolizidin-Alkaloide, welche auch für weitere Arten aus verschiedenen Insektenordnungen bedeutsame sekundäre Pflanzenstoffe sind. Beziehungen von Insekten zu PA-Pflanzen sind eine 'chemoökologische Geschichte für sich' mit speziellen chemischen, sinnesphysiologischen und phylogenetischen Aspekten (s. Boppré 1986, 1990). Hier nur so viel: Nicht nur Danainen, sondern verschiedene andere Insekten (Arctiinae, Ithomiinae (Lepidoptera), aber auch Chrysomelidae (Coleoptera), Chloropidae (Diptera) und Pyrgomorphidae (Orthoptera) nehmen unabhängig vom Nahrungserwerb – oft nur als Imagines und sogar geschlechtsspezifisch – PA von Pflanzen auf, die nichts mit ihren Wirtspflanzen zu tun haben. Ich spreche von "pharmacophagen" Insekten, wenn sie bestimmte sekundäre Pflanzenstoffe direkt aufsuchen, aufnehmen und für eine spezifische Funktion nutzen, die nicht zum Primärmetabolismus zählt oder lediglich die Erkennung von Wirtspflanzen betrifft (vgl. Boppré 1984b). Pharmacophages Verhalten existiert übrigens

nicht nur bezüglich PA, sondern auch bezüglich anderer sekundärer Pflanzenstoffe (s. z.B. Nishida und Fukami 1990).

PA-pharmacophage Insekten bilden aus PA nicht notwendigerweise Pheromon-Komponenten, aber alle speichern sie und schützen sich mit diesen Pflanzenstoffen vor Freßfeinden, wie bereits ihre aposematische Färbung vermuten läßt. Die Schutzwirkung beruht auf geschmacklichem Vermeiden von PA, welches sowohl Wirbeltiere als auch nicht angepaßte Insekten zeigen; auf Wirbeltiere wirken PA nicht unmittelbar, jedoch langfristig toxisch. Auch für die meisten Danainen sind von den adulten Männchen aufgenommene PA das primäre Schutzprinzip – und nicht die in Zusammenhang mit dem Amerikanischen Monarchfalter (*Danaus plexippus*) berühmt gewordenen Herzglykoside aus bestimmten Raupenwirtspflanzen. Zur Schutzfunktion von PA für Insekten s. z.B. Rothschild et al. (1979), Eisner (1982, 1988), Brown (1984a,b), Eisner und Meinwald (1987) und Boppré (in Vorber.).

Chemische Kommunikation versus chemischer Schutz

Die Pheromonbiologie – zumindest verschiedener – PA-Insekten geht über die Betrachtung sexueller Kommunikation weit hinaus: Pflanzenprodukte (PA), die von den Pflanzen zur Abwehr von Freßfeinden entwickelt wurden, dienen Schmetterlingen und anderen Insekten zu deren eigenem Schutz. Männchen von Danainen und anderen Taxa sind zudem von ihm bezüglich ihres Fortpflanzungserfolges abhängig, weil sie sie zur Synthese eines für den Balzerfolg erforderlichen Pheromons benötigen, und mit *Cretonotos* kommt noch ein entwicklungsphysiologischer Aspekt hinzu: PA bestimmen die Größe der Organe, welche Duftstoffe abgeben, die aus ihnen synthetisiert wurden.

Wie oben angesprochen, verstehen wir pheromonal gesteuerte Kommunikationssysteme bei Insekten evolutionsbiologisch insgesamt noch ungenügend. Für diejenigen PA-Insekten, bei denen chemische Kommunikation und chemischer Schutz über die pflanzlichen Metabolite miteinander korreliert sind, haben Thomas Eisner und Mitarbeiter eine interessante Hypothese aufgestellt (Eisner 1980, 1988; Conner et al. 1981; s. auch Eisner und Meinwald 1987). Sie basiert auf Untersuchungen an *Utetheisa*, einem Bärenspinner, der in einigen Aspekten *Cretonotos* und den Danainen sehr ähnlich ist. Ausgehend von dem Befund, daß *Utetheisa*-Männchen mit der Spermatophore PA übertragen, die das Weibchen zum chemischen Schutz in die Eier inkorporiert, postulieren Eisner und Mitarbeiter, daß das PA-derivierte Männchen-Pheromon einem Weibchen anzeigen könnte, wie groß das 'Hochzeitsgeschenk' im Falle einer Paarung ausfallen würde. PA-Transfer mit der Spermatophore tritt nicht nur bei *Utetheisa*, sondern auch bei Danainen, Ithomiinen, *Cretonotos* und anderen PA-Insekten auf (Brown 1984a,b; Eisner und Meinwald 1987; Eisner 1988; Dussourd et al. 1988, 1989; Boppré unveröff.).

Eine Diskussionsdiskussion der erwähnten Hypothese würde hier zu weit führen; zu ihrer Verifizierung stehen auch noch wichtige Studien aus, aber jetzt existiert endlich ein auf konkreten Befunden basierender plausibler evolutionsbiologischer Erklärungsversuch zum Informationsgehalt eines Männchen-Pheromons, zur "mate-choice" und zu der erstaunlichen Verschränkung von chemischer Kommunikation und chemischem Schutz. Die zitierte Hypothese ist dennoch nicht generalisierbar und sicherlich zu differenzieren, denn die verschiedenen Taxa, welche PA als Schutzstoffe und gleichzeitig als Vorstufen für Männchen-Pheromone nutzen, haben sehr unterschiedliche Paarungsstrategien, auch dient z. B. das PA-Derivat Hydroxydanaidal offensichtlich sehr unterschiedlichen Funktionen, die verhaltensökologisch noch nicht interpretierbar sind.

Weitere Verschränkungen im Kontext pheromonaler Kommunikation

In einer verhaltensökologisch und evolutionsbiologisch ausgerichteten Diskussion der Pheromonbiologie von Lepidopteren sollten Weibchen- und Männchen-Pheromone nicht getrennt betrachtet werden, geht es doch letztlich um Systeme, bei denen es auf das Zusammenspiel der Geschlechter ankommt. Die hier dennoch vorgenommene Trennung ist nicht nur durch die zur Verfügung stehende Zeit, sondern auch dadurch begründet, daß einerseits bei einer Vielzahl von Arten ausschließlich weibliche und keine männlichen Pheromone vorkommen, andererseits unser Wissen über Schmetterlingspheromone aus äußerst unterschiedlich angelegten Studien erwachsen ist und jeweils Teilaspekte betrifft, so daß eine Synthese der vielfältigen Detailkenntnisse noch aussteht. Die oben gemachten Ausführungen zeigen, wie aufregend Studien zur Pheromonbiologie von Lepidopteren sind, wenn man nicht nur Partnerfindung und -erkennung betrachtet, und welche weitreichende Erkenntnisse durch die Berücksichtigung sexueller Selektion erwartet werden können. Die dabei auftretende Komplexität, welche bereits die wenigen genannten Beispiele zeigen, wird noch erheblich größer, wenn man z. B. auch intra-sexuelle Funktionen einbezieht. So hat Larry Gilbert berichtet, daß *Heliconius*-Männchen ihre Weibchen bei der Paarung mit einem Duftstoff markieren, welcher andere Männchen repelliert (Gilbert 1976). Weiteren Hinweisen, daß Männchen-Pheromone intra-sexuell verhaltensmodifizierend wirken, d.h. Konkurrenten ausschalten, und solchen, die andeuten, daß Männchen-Pheromone Oogenese und/oder Eiablage induzieren oder auch die Produktion weiblicher Pheromone terminieren, sollte künftig verstärkt nachgegangen werden; möglicherweise haben auch einige Männchen-Pheromone das Potential, im Rahmen umweltfreundlicher Schädlingsbekämpfung eingesetzt werden zu können. Leider erweisen sich solche Studien in der Praxis jedoch als ungleich schwieriger als Lockversuche mit weiblichen Nachtfalter-Pheromonen.

Pheromonale Kommunikation ist bei Insekten oft auch mit Signalen anderer Modalität verschränkt. Erwähnt wurde die visuelle Geschlechterfindung bei Tagfaltern und der mögliche Einfluß von Mimikry auf chemische Kommunikation. Ein Zusammenspiel von Pheromonen mit akustischen Signalen deckten u. a. Studien an *Pyrrharctia* auf (Krasnoff und Jager 1988), deren Weibchen Reizung durch Männchen-Pheromone mit der Produktion von Lauten beantworten; die Balz von *Cycnia tenera* involviert sowohl Männchen-Pheromone als auch männliche Lautproduktion (Conner 1987).

Diese – wie auch verschiedene hier nicht erwähnte – Beispiele liefern sicherlich keine generalisierbaren Erkenntnisse. Für verhaltensökologisches Verständnis pheromonalen Kommunikation, d. h. für das Verständnis ihrer Angepaßtheit und ihrer Beziehung zu ökologischen Bedingungen, sind jedoch gerade 'Ausnahmefälle' von besonderer Bedeutung. Selbst innerhalb einer Art können unterschiedliche Paarungsstrategien auftreten; Willis und Birch (1982) beschrieben, daß beim Bärenspinner *Estigmene acraea* in den frühen Nachtstunden die Männchen ihre Coremata expandieren und mit deren Sekreten weitere Männchen und auch Weibchen anlocken; in diesen "leks" kommt es zu Paarungen. Hingegen locken später in der Nacht Weibchen auf 'konventionelle Art' Männchen an. Bedauerlicherweise können solche Befunde vorläufig noch nicht in Bezug z. B. zu verwandten Arten, die unter anderen ökologischen Bedingungen leben, gesetzt werden.

Synopsis

Die vorgenommene Ausrichtung auf verhaltensökologische Aspekte der Pheromonbiologie und die sich hieraus ergebende Vernachlässigung chemischer, sinnesphysiologischer und angewandter Befunde und Fragestellungen stellt keine Wertung dar, auch nicht die

Vernachlässigung detailliert untersuchter pheromonaler Kommunikationssysteme an Arten aus anderen Insektenordnungen (s. z. B. Hölldobler 1984). Vielmehr sollte dargelegt werden, wie umfassend Pheromonbiologie verstanden werden kann und muß. Dann ist sie keineswegs eine Domäne der angewandten Entomologen, sondern bietet Zoologen (fast) jeglicher 'Couleur' – insbesondere Ökologen, Verhaltensökologen, Evolutionsbiologen, Morphologen, Sinnesphysiologen – spannende Betätigungsfelder. Aber nicht nur Zoologen sind gefordert. Auch Botaniker sind einbezogen und – in besonderer Weise – Naturstoffchemiker mit Interesse an biologischen Mechanismen, Strategien und Konzepten. Schmetterlinge stellen aus vielerlei Gründen eine für die Untersuchung sexueller Selektionsmechanismen interessante Gruppe dar, die u.a. wegen der vielfältigen aus anwendungsbezogener Motivation gewonnenen Einzelbefunde gute Aussichten dafür bietet, ökologische Anpassungen von Kommunikationsmechanismen verstehen zu lernen.

Chemische Ökologie

Wir verstehen Chemische Ökologie als den Wissenschaftszweig, der all diejenigen Beziehungen zwischen Organismen untersucht, welche durch Naturstoffe vermittelt werden und Interaktionen auf allen Ebenen – von Individuen und Populationen bis zu Ökosystemen – betrifft. Chemische Ökologie integriert Ökologie und Chemie und hat letztlich das Ziel, im evolutionsbiologischen Rahmen die Bedeutung von Naturstoffen aufzuklären; sie versucht, durch vergleichende Studien den Einsatz von Naturstoffen in organismischen Beziehungen im Kontext ökologischer Bedingungen zu beschreiben und damit Anpassungswerte und Selektionsvorteile zu verstehen (vgl. Boppré und Malcolm 1990). Pheromonbiologie gehört – neben z.B. interspezifischen Kommunikationsmechanismen, Ernährungs- und Konkurrenzbeziehungen – sicherlich zu den herausragenden Themen der Chemischen Ökologie.

Danksagung

Ich möchte den Kollegen, mit denen ich unmittelbar und bereits seit Jahren zusammenarbeite, danken: Wittko Francke (Hamburg), Thomas Hartmann (Braunschweig), Jerrold Meinwald (Ithaca/N.Y.), Dietrich Schneider (Seewiesen) und Stefan Schulz (Hamburg). Herzlicher Dank gebührt auch meinen Mitarbeitern und der Deutschen Forschungsgemeinschaft, die meine Arbeiten fördert.

Literatur

(Bevorzugt sind neuere zusammenfassende Darstellungen aufgenommen, welche weiterführende Literatur vermitteln.)

- Ackery PR, Vane-Wright RI (1984) Milkweed Butterflies: Their Cladistics and Biology. British Museum (Natural History), London
- Arn H, Tóth M, Priesner E (1988, addendum 1990) List of Sex Pheromones of Lepidoptera and Related Attractants. Intern Organs Biol Contr Work Group: Pheromones. Swiss Fed Res Station, Wädenswil
- Baker TC (1989) Sex pheromones in the Lepidoptera: new research progress. *Experientia* 45: 248-262
- Bestmann HJ, Vostrowsky O (1982) Insektenpheromone. *Naturwissenschaften* 69: 457-471
- Birch MC, Poppy GM, Baker TC (1990) Scents and eversible scent structures of male moths. *Annu Rev Entomol* 135: 25-58

- Boppré M (1984a) Chemically mediated interactions between butterflies. Symp R ent Soc 11: 259-275 (= Biology of Butterflies, Vane-Wright RI, Ackery PR (eds), Academic Press, London; paperback edition 1989 by Princeton University Press)
- Boppré M (1984b) Redefining "pharmacophagy". J Chem Ecol 10: 1151-1154
- Boppré M (1986) Insects pharmacophagously utilizing defensive plant chemicals (pyrrolizidine alkaloids). Naturwissenschaften 73: 17-26
- Boppré M (1990) Lepidoptera and pyrrolizidine alkaloids: exemplification of complexity in chemical ecology. J Chem Ecol 16: 165-185
- Boppré M, Malcolm SB (1990) Chemoecology - a new journal. Chemoecology 1: 1-2
- Boppré M, Schneider D (1985) Pyrrolizidine alkaloids quantitatively regulate both scent organ morphogenesis and pheromone biosynthesis in male *Cretonotos* moths (Lep.: Arctiidae). J Comp Physiol 157: 569-577
- Boppré M, Schneider D (1990) The biology of *Cretonotos* (Lepidoptera: Arctiidae) with special reference to the androconial system. Zool j Linn Soc 96: 339-356
- Boppré M, Vane-Wright RI (1989) Androconial system in Danainae (Lepidoptera): functional morphology of *Amauris*, *Danaus*, *Tirumala* and *Euploea*. Zool J Linn Soc 97: 101-133
- Brown KS jr (1984a) Adult-obtained pyrrolizidine alkaloids defend ithomiine butterflies against a spider predator. Nature 309: 707-709
- Brown KS jr (1984b) Chemical ecology of dehydropyrrolozine alkaloids in adult Ithomiinae (Lepidoptera: Nymphalidae). Rev Brasil Biol 44: 425-460
- Butler CG (1967) Insect Pheromones. Biol Rev 42: 42-87
- Butenandt A, Beckmann R, Stamm D, Hecker E (1959) Über den Sexuallockstoff des Seidenspinners *Bombyx mori*. Reindarstellung und Konstitution. Z Naturforsch 124b: 283-284
- Cardé RT, Charlton RE (1985) Olfactory sexual communication in Lepidoptera. Strategy, sensitivity and selectivity. Symp R ent Soc Lond 12: 241-264
- Conner WE (1987) Ultrasound: its role in the courtship of the arctiid moth, *Cycnia tenera*. Experientia 43: 1029-1031
- Conner WE, Eisner T, Vander Meer RK, Guerrero A, Ghiringelli D, Meinwald J (1980) Sex attractant of an arctiid moth (*Utetheisa ornatrix*): a pulsed chemical signal. Behav Ecol Sociobiol 17: 55-63
- Conner WE, Eisner T, Vander Meer RK, Guerrero A, Meinwald J (1981) Precopulatory sexual interaction in an arctiid moth (*Utetheisa ornatrix*) – role of a pheromone derived from dietary alkaloids. Behav Ecol Sociobiol 19: 227-235
- Dickens JC, Lang EB, Light DM, Alford AR (1990) Enhancement of insect pheromone responses by green leaf volatiles. Naturwissenschaften 77: 29-31
- Dussourd DE, Ubik K, Harvis C, Reschj, Meinwald J, Eisner T (1988) Biparental defensive endowment of eggs with acquired plant alkaloid in the moth *Utetheisa ornatrix*. Proc Natl Acad Sci USA 85: 5992-5996
- Dussourd DE, Harvis CA, Meinwald J, Eisner T (1989) Paternal allocation of sequestered plant pyrrolizidine alkaloid to eggs in the danaine butterfly, *Danaus gilippus*. Experientia 45: 896-898
- Eisner T (1980) Chemistry, defence, and survival: case studies and selected topics. In: Locke M, Smith DS (eds) Insect Biology of the Future. Academic Press, London, 847-878
- Eisner T (1982) For love of nature. exploration and discovery at biological field stations. BioScience 32: 321-326
- Eisner T (1988) Insekten als fürsorgliche Eltern. Verh Dtsch Zool Ges 81: 9-17
- Eisner T, Meinwald j (1987) Alkaloid-derived pheromones and sexual selection in Lepidoptera. In: Prestanlwich GD, Blomquist GJ (eds) Pheromone Biochemistry.

- Academic Press, Orlando/Florida, 251-269
- Francke W (1991a) Semiochemistry. In: Freese H (ed.) Pesticide Chemistry. Verlag Chemie, Weinheim, 605-614
- Francke W (1991b) Semiochemicals: mevalogenins in systems of chemical communication. In: Müller PM, Lamparsky D (eds) Perfumes – Art, Science, and Technology. Elsevier, London & New York, 61-99
- Gilbert LE (1976) Postmating female odour in *Heliconius* butterflies: a male-contributed anti-aphrodisiac? Science 193: 419-420
- Greenfield MD (1981) Moth sex pheromones: an evolutionary perspective. Fla Entomol 64: 4-17
- Hölldobler B (1984) Evolution of insect communication. In: Lewis T (ed.) Insect Communication. Academic Press, London, New York, 349-377
- Hummel HE, Miller TA (eds) (1984) Techniques in Pheromone Research. Springer Verlag, Heidelberg
- Kaissling KE (1987) R.H. Wright-Lectures on Insect Olfaction. Colbow K (ed). Simon Fraser Univ, Burnaby
- Kaissling KE, Kramer E (1990) Sensory basis of pheromone-mediated orientation in moths. Verh Dtsch Zool Ges 83: 109-131
- Krasnoff SB, Jager DD (1988) Acoustic response to a pheromonal cue in the arctiid moth *Pyrrharctia isabella*. Physiol Entomol 13: 433-440
- Krasnoff SB, Roelofs WL (1990) Evolutionary trends in the male pheromone system of arctiid moths: evidence from studies of courtship in *Phragmatobia fuliginosa* and *Pyrrharctia isabella* (Lepidoptera: Arctiidae). Zool J Linn Soc 99: 319-338
- Masson C, Mustaparta H (1990) Chemical information processing in the olfactory system of insects. Physiol Rev 70: 199-245
- McNeil JN (1991) Behavioral ecology of pheromone-mediated communication in moths and its importance in the use of pheromone traps. Annu Rev Entomol 36: 407-430
- McNeil JN, Delisle J (1989) Are host plants important in pheromone-mediated mating systems of Lepidoptera? Experientia 45: 236-240
- Mayer MS, McLaughlin JR (eds) (1990) CRC Handbook of Insect Pheromones and Sex Attractants. CRC Press, Boca Raton/Florida
- Morgan DE, Mandava NB (1988) CRC Handbook of Natural Pesticides. Vol. IV. Pheromones. CRC Press, Boca Raton/Florida
- Nishida R, Fukami H (1990) Sequestration of distasteful compounds by some pharmacophagous insects. J Chem Ecol 16: 151-165
- Phelan PL, Baker TC (1987) Evolution of male pheromones in moths: reproductive isolation through sexual selection? Science 235: 205-207
- Priesner E (1985) Pheromone als Sinnesreize. In: Karlson P, Bettendorf G, Marko H, Sachsenmaier W, Schneider D, Staab HA, Gibian H (Hrsg.) Information und Kommunikation. Wiss Verlagsges, Stuttgart, 207-226 (= 113. Verh Ges Dtsch Naturforsch Ärzte)
- Ridgway RL, Silverstein RM, Inscoc MN (1990) Behavior-modifying Chemicals for Insect Management. Practical Applications of Sex Pheromones and Other Attractants. Marcel Dekker, New York
- Rothschild M, Aplin RT, Cockrum PA, Edgar JA, Fairweather P, Lees R (1979) Pyrrolizidine alkaloids in arctiid moths (Lep.) with a discussion on host plant relationships and the role of these secondary plant substances in the Arctiidae. Biol J Linn Soc 12: 305-326
- Rutowsky RL (1982) Mate choice and lepidopteran mating behavior. Fla Entomol 165: 72-82
- Schneider D (1983) Kommunikation durch chemische Signale bei Insekten: alte und neue Beispiele von Lepidopteren. Verh Dtsch Zool Ges 1983: 5-16

- Schneider D (1984) Insect olfaction – our research endeavor. In: Dawson WW, Enoch JM (eds) Foundations of Sensory Science. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, 381-418
- Schneider D (1987) The strange fate of pyrrolizidine alkaloids. In: Chapman RF, Bernays EA, Stoffolano JG (eds) Perspectives in Chemoreception and Behavior. Springer Verlag, Heidelberg, 123-142
- Schneider D (1988) Chemoreceptor cells as behavioural and ecophysiological sensors for key-stimuli. In: Elsner N, Barth FG (eds) Sense Organs. Interfaces between Environment and Behaviour. Georg Thieme Verlag, Stuttgart, 79-88
- Schneider D, Boppré M, Zweig J, Horsley SB, Bell TW, Meinwald J, Hansen K, Diehl EW (1982) Scent organ development in *Cretonotos* moths: regulation by pyrrolizidine alkaloids. Science 215: 1264-1265
- Schulz S, Boppré M, Vane-Wright RI (1991) Specific mixtures of secretions from male scent organs of milkweed butterflies. Manuskript
- Steinbrecht RA, Schneider D (1980) Pheromone communication in moths. Sensory physiology and behaviour. In: Locke M, Smith DS (eds) Insect Biology of the Future. Academic Press, London, 685-703
- Tamaki Y (1985) Sex pheromones. In: Kerkut GA, Gilbert LS (eds) Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry, and Pharmacology. Pergamon Press, Oxford, vol. 9: 145-191
- Willis MA, Birch MC (1982) Male lek formation and female calling in a population of the arctiid moth, *Estigmene acrea*. Science 218: 168-170
- Wunderer H, Hansen K, Bell TW, Schneider D, Meinwald J (1986) Sex pheromones of two Asian moths (*Cretonotos transiens*, *C. gangis*; Lepidoptera - Arctiidae): behavior, morphology, chemistry and electrophysiology. Exp Biol 146: 11-27