

# Pharmakophagie: Drogen, Sex und Schmetterlinge

Michael Boppré

Für viele Insekten sind Pflanzen weit mehr als Nährstoffquellen

Der stürmischen Entwicklung analytisch-technischer Möglichkeiten in den letzten drei Jahrzehnten ist es zu verdanken, daß Substanzen selbst in Mikromengen chemisch charakterisierbar sind. Tausende neuer Naturstoffe konnten so identifiziert werden. Über ihre biologischen Funktionen beginnen wir, mehr und mehr zu lernen, und entdecken ungeahnt komplexe Beziehungen auf allen Ebenen, von der des Individuums bis zur Population und den vielfältig vernetzten Ökosystemen. Chemische Kommunikation spielt eine zentrale Rolle in der belebten Welt. Das Verständnis ihrer Grundlagen ist für uns Menschen zwangsläufig von immenser Bedeutung, nicht zuletzt für Bemühungen um umweltverträgliche Programme zum Management von Schadpopulationen.

Ziele und Aufgaben der jungen und multidisziplinären „Chemischen Ökologie“ sind es, all diejenigen Interaktionen zwischen Organismen zu untersuchen, die durch Naturstoffe vermittelt werden. Zu ihren bislang herausragenden Themengebieten gehören beispielsweise Beziehungen zwischen Insekten und Pflanzen, aber auch Pheromone, das sind Sekrete, die der innerartlichen Kommunikation von Organismen dienen.



Abb. 1. Männchen von *Tirumala petiverana* und *Amauris ochlea* (Danainae) beim 'Drogenkonsum': Sie saugen nicht Nektar von Blüten, sondern Pyrrolizidin-Alkaloide (PA) von einer vertrocknenden Wunde.

Hier wird über Insekten berichtet, die Wehrstoffe („Gifte“) von Pflanzen unabhängig vom Nahrungserwerb aufnehmen können und diese Substanzen sowohl zum eigenen chemischen Schutz vor Gegenspielern als auch zur sexuellen Verständigung nutzen. Die chemische Ökologie solcher „pharmakophager Insekten“ liefert grundlegende Kenntnisse über Insekten-Pflanzen-Beziehungen. Sie verknüpft dabei klassische biologische Forschungsgebiete wie (Balz-)Verhalten, (Sinnes- und Stoffwechsel-)Physiologie, (Funktions-)Morphologie und Taxonomie in einem ökologischen und evolutionsbiologischen Kontext untereinander wie auch mit der Naturstoffchemie.

Zu den Schutzmechanismen von Pflanzen zählen Dornen und Stacheln, aber auch harte Blätter und dichte (oft mikroskopisch kleine) Behaarung. Dieser mechanische Schutz wird von Chemikalien nicht nur ergänzt, sondern meist noch übertroffen [siehe 14], wobei auffällige, weil unmittelbar wirkende Gebilde wie Brennhaare (beispielsweise der Brenneseln) eher selten sind.

Der Chemismus der sogenannten „sekundären“ Stoffwechselprodukte des Pflanzenreiches ist unglaublich vielfältig, wohl noch lange nicht überschaubar und erst recht nicht im Detail verstanden. Trotz einer Fülle an Kenntnissen über chemische Strukturen bleibt deren wahre Bedeutung im ökologi-

## Chemische Schutzstoffe von Pflanzen

Pflanzen sind durch vielfältige Abwehrmechanismen prinzipiell bestens vor dem Gefressenwerden geschützt und somit für Insekten eigentlich denkbar schlechte Nahrungsquellen. Andererseits ziehen diejenigen Gruppen (zum Beispiel Larven vieler Schmetterlinge, viele Käfer, Heuschrecken), die es einmal geschafft haben, mit dem pflanzlichen Wehrarsenal auf irgendeine Weise fertig zu werden, offensichtlich Vorteile aus der pflanzlichen Diät, entwickelten eine große Artenvielfalt und häufig hohe Populationsdichten – so hoch, daß wir viele von ihnen als „Schädlinge“ empfinden.



Abb. 2. Monarchfalter an einem mit getrocknetem *Heliotropium* gefüllten Gazebeutel.

schen Rahmen bisher weitgehend hypothetisch. Die Komplexität ist unter anderem deswegen so hoch, weil in der Regel Gemische aus vielerlei Stoffen vorliegen und eine erstaunliche qualitative und insbesondere quantitative innerartliche Variation auftritt. Diese wiederum wird durch standörtliche Faktoren oder physiologische Zustände beeinflusst, kann aber auch durch Pflanzenfresser induziert werden. Darüber hinaus sind die Substanzen ökologisch multifunktional, was umfassende und voraussagende Erklärungen erschwert oder sogar unmöglich macht.



Abb. 3. Bärenspinner der Gattung *Amerila* beim Extrahieren von PA aus einer trockenen *Heliotropium*-Wurzel.

Wenngleich gewissen pflanzlichen Sekundärstoffen eine anlockende Wirkung zukommt (zum Beispiel Blütendüften), dient die Mehrzahl wohl in erster Linie dem Schutz vor Fressfeinden, Pathogenen, aber auch vor schädlicher Strahlung [siehe 14]. Zusammenfassend bleibt festzustellen, daß streng genommen alle Pflanzen „giftig“ sind. Toxische Effekte treten jedoch nicht zwangsläufig auf, und wenn, dann nicht immer unmittelbar. Es kommt vielmehr auf den Empfängerorganismus an – und: „Dosis facit venenum“ („All Ding sind Gift und nichts ohn Gift; al-

ein die Dosis macht, das ein Ding kein Gift ist“). Dieses auf homöopathische Rezepturen gemünzte Wort von Paracelsus (1493–1541) hat in jüngster Zeit mehr und mehr an Bedeutung gewonnen, denn es trifft auch auf durch Naturstoffe vermittelte ökologische Beziehungen zwischen Organismen zu. Giftigkeit ist keine Stoffeigenschaft, sondern vielmehr eine Stoffwirkung. Nur deshalb können auch wir Menschen Pflanzen als Nahrung und gezielt sogar ihre sekundären Pflanzenstoffe vielfältig nutzen – als homöopathische Arzneimittel, als Gewürze oder als Genußmittel. Vielen Kulturpflanzen wurden übrigens für uns schädliche Sekundärstoffe weggezüchtet, in anderen Fällen eliminieren wir sie durch besondere Zubereitungsformen wie Schalen und/oder Kochen.

Pflanzen müssen – wohl in Ermangelung der Fähigkeit zu fliehen oder sich aktiv zu wehren – viel Energie in ihre (passive) Verteidigung investieren. Dies zwingt ihre Feinde wiederum, viel zu investieren, um sie erfolgreich anzugreifen und ihre Nährstoffe nutzen zu können. Insekten ziehen aber auch Vorteile aus pflanzlichen Wehrstoffen, sie können von ihnen sogar abhängig sein.

### Insekten nutzen Pflanzen „gifte“

Die diversen Pflanzenarten unterscheiden sich chemisch im wesentlichen bezüglich ihrer Sekundärstoffe. So wird die Nährstoffzusammensetzung selbst von auf bestimmte (Wirts-)Pflanzen spezialisierten Insekten letztlich oft vernachlässigt. Wichtig ist, daß sie die Sekundärstoffe beispielsweise durch Umbau in harmlose Substanzen oder durch Ausscheiden unschädlich machen können. Für derart angepasste Arten erlangen die „Gifte“ dann oftmals eine andere (gegenteilige) Funktion, beispielsweise als Reize zum Erkennen von Futter.

Eine große Zahl phytophager Insekten ist so angepaßt, daß sie toxische Sekundärstoffe für sich selbst nutzen können. So synthetisieren viele Borkenkäfer aus Terpenen der Harze ihrer Wirtsbäume Aggregationspheromone zur Anlockung von Artgenossen [20, 22]. Besonders weit verbreitet ist die Akkumulation und Speicherung pflanzlicher Sekundärstoffe durch Insekten zum eigenem Schutz vor Antagonisten. Hierfür ist der Jakobskrautbär, *Tyria jacobaeae*, ein gutes Beispiel aus der heimischen Fauna. Seine Raupen sind auf das Kreuzkraut *Senecio jacobaea* (Asteraceae) als Wirtspflanze spezialisiert. *Senecio* enthält



Abb. 4. Einige, aber keineswegs alle PA-Pflanzen produzieren PA-haltigen Nektar. Blüten von *Gynura scandens* (Asteraceae; im Bild mit *Euchromia amoena*) werden ausschließlich von PA-Insekten besucht; die Pflanze rekrutiert mit PA-Nektar eine definierte Bestäubergilde. (Vergleiche aber Abbildung 1.)

größere Mengen verschiedener Pyrrolizidin-Alkaloide (PA) (vergleiche Abbildung 5 a, b), welche die Pflanzen effektiv schützen; sie werden üblicherweise von polyphagen Insekten und von Weidetieren strikt gemieden. *Tyria*-Raupen nutzen so eine relativ konkurrenzfreie und vor großen Pflanzenfressern geschützte Nahrungsquelle. Zudem speichern sie PA [13, 15]. Auch die Falter sind dann für viele ihrer Fressfeinde ungenießbar und demonstrieren ihre chemische Wehrhaftigkeit

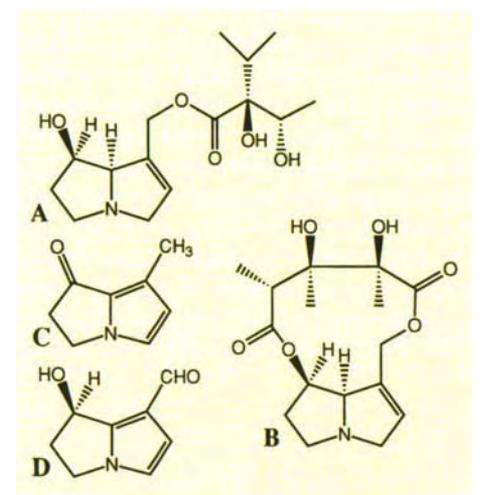


Abb. 5. Beispiele für Molekülstrukturen von Insekten genutzter Pyrrolizidin-Alkaloide (PA) (A,B) und aus ihnen synthetisierten Dihydropyrrolizinen (C,D). (A) Lycopsamin; (B) Monocrotalin; (C) Danaidon; (D) (7R)-Hydroxydanaidal.

durch eine aposematische Tracht; sie sind als Nachtfalter sogar tagaktiv.

*Tyria*-Raupen nehmen die Schutzstoffe zusammen mit der Nahrung auf, vermutlich ohne sie geruchlich oder geschmacklich wahrzunehmen. Die PA spielen nämlich weder für das eierlegende Weibchen noch für die hungrige Raupe eine Rolle als Erkennungssignale, das heißt, die spezielle Wirtspflanze wird offenbar anhand anderer Sekundärstoffe als an den genutzten PA erkannt.

Ähnliches gilt für einige tropische Monarchfalter (Danainae), deren Raupen von Schwal-



Abb. 6. Nicht nur trockene, sondern auch verletzte Blätter von *Heliotropium* sind für PA-Insekten attraktiv. Das Bild zeigt drei Männchen von *Tirumala petiverana*, die von vertrockneten Rändern der von Blattkäfern (*Longitarsus*) gefressenen Löcher angelockt wurden und nun mit den Füßen 'scharren', dabei Gewebe mechanisch zerstören und Pflanzensäfte aufsaugen. Rechts ein von Chrysomeliden angefressenes und später von Danainen zerkratztes *Heliotropium*-Blatt.

Pyrrolizidin-Alkaloide (PA) stellen eine große Gruppe von Esteralkaloiden unterschiedlicher Struktur dar. Sie bestehen aus einem Necinalkohol und einer Necinsäure, die offenkettige Mono- oder Diester oder makrozyklische Diester bilden (Abbildung 5 a, b) und in der Natur (in Pflanzen wie in sie speichernden Insekten) üblicherweise als N-oxide vorliegen. 1,2-Dehydropyrrolizidine werden von Wirbeltieren zu Pyrrolen verstoffwechselt, welche hepatotoxisch wirken. Aus 560 Pflanzenarten, die hauptsächlich den Familien Asteraceae (Eupatorieae, Senecioneae), Bora-

genwurzgewächsen (Asclepiadaceae) zwar keine PA, jedoch wirbeltiertoxische Herzglykoside akkumulieren und speichern, welche dann auch die Falter vor vielen potentiellen Freßfeinden schützen. Danainen sind als Mimikry-Vorbilder berühmt, und in den 70er Jahren wurde an *Danaus plexippus* die bereits 1862 von Henry Bates formulierte Hypothese bewiesen, daß die Ungenießbarkeit der Falter von gespeicherten Pflanzeninhaltsstoffen herrührt. Unter anderem mit diesen Studien begann sich die moderne Chemische Ökologie als eigene Disziplin zu etablieren [vergleiche 9, 19]. (Inzwischen wissen wir, daß Herzglykoside nicht in allen Wirtspflanzen von Danainen vorkommen und die Falter generell einen anderen chemischen Schutzmechanismus haben; siehe unten.)

### Schmetterlinge als „Drogen“-Konsumenten

In den genannten Beispielen steht die Pflanze als Nahrungsressource im Vordergrund, wengleich sie auch als Quelle für Schutzstoffe eine große Bedeutung für die Insekten hat. Danainen illustrieren zusätzlich noch einen ganz anderen Typ von Insekten-Pflanzen-Beziehungen. Zwar decken die Falter ihren Energiebedarf in der für Lepidopteren typischen Weise mit Nektar verschiedener Blüten, die Männchen kann man jedoch auch an verletzten oder trockenen Teilen bestimmter Pflanzen beobachten, wo sie offensichtlich saugen (Abbildungen 1, 2). Sie sammeln dabei PA – unabhängig vom Nahrungserwerb und von Pflanzen, die nichts mit ihren eigentlichen Wirts-(Nahrungs-)Pflanzen zu tun haben.



ginaceae und Fabaceae angehören, wurden bislang etwa 370 Strukturen identifiziert; eine Pflanze produziert in der Regel ein Gemisch verschiedener PA. (Übersicht in [13].)

Im Zusammenhang mit „PA-Insekten“ wird der Begriff PA verallgemeinert verwendet; bei Insekten-Pflanzen-Beziehungen spielen nicht alle PA-Pflanzen und nicht alle Substanzen, die nach der chemischen Definition als Pyrrolizidin-Alkaloid zu bezeichnen sind, eine Rolle, sondern bevorzugt diejenigen, die als Necinalkohol Retronecin oder Heliotridin enthalten.



Abb. 7. Männchen von *Amauris ochlea* (Danainae) bei der Aufnahme von aus *Crotalaria*-Samen extrahierten und gereinigten PA aus einer Schale.

Als PA-Quellen nutzen Danainen eine Vielzahl von Pflanzen verschiedener Taxa, vor allem der Boraginaceae (*Heliotropium*, *Cynoglossum*), Fabaceae (*Crotalaria*) und Asteraceae (*Eupatorium*, *Ageratum*), allerdings fast ausschließlich vertrocknete oder verletzte Pflanzenteile; nur einige wenige „PA-Pflanzen“ produzieren auch PA-haltigen Nektar (siehe Abbildung 4). Mit ihren Saugrüsseln applizieren die Falter eine Flüssigkeit auf das trockene Pflanzenmaterial, extrahieren so die PA und saugen sie in gelöster Form auf (Abbildung 3). Mit entsprechendem Verhalten reagieren die Falter auch auf reine PA (Abbildung 7), und das zeigt, daß PA die einzigen Reize – und gleichzeitig die Zielsubstanzen – sind. (Die Fernanlockung erfolgt durch volatile Abbauprodukte der nicht flüchtigen PA.) Hervorheben muß man, daß intakte, lebende Pflanzen für die Falter keinerlei Attraktivität besitzen, obgleich PA nicht erst beim Welken entstehen – *Tyria*-Raupen (siehe oben) nehmen PA ja nur durch den Verzehr von lebenden Blättern auf. Allerdings sind im lebenden Gewebe die Alkaloide in den Zellvakuolen eingeschlossen, und adulte Schmetterlinge können sie daher weder wahrnehmen, noch mit ihren saugenden Mundwerkzeugen aufnehmen. (Vergleiche aber Abbildung 6!) Wie *Tyria* speichern auch die Danainen PA und schützen sich so vor Feinden. Aber es sind nur die adulten Insekten, die PA nutzen, und zunächst sind nur die Männchen durch diese Pflanzenstoffe geschützt. Dieser Schutz muß erst durch das Sammeln von PA individuell aufgebaut werden. Wie lange dies dauert, hängt unter anderem vom Vorkommen und Zustand der PA-Pflanzen im Habitat ab. Im Vergleich zu *Tyria* sind bei den Danainen also nicht alle Individuen durch PA geschützt, und innerhalb einer Population besteht eine große individuelle Variation.

Bezüglich der Funktion(en) von PA zeigen sich bei der Betrachtung des Balzverhaltens bedeutende Unterschiede.

### Kein Sex ohne Parfüm – die Chemie von Balzpheromonen

Danainen-Männchen besitzen im Hinterleib verborgene Duftorgane in Form von Haarpinsel (Abbildung 9). Nachdem ein Männchen einen potentiellen Geschlechtspartner optisch gefunden hat, werden die Duftpinsel in der Endphase des anschließenden Balzverhaltens kurzzeitig ausgestülpt. Dabei übertragen sie sogenannte Pheromon-Transfer-Partikel mit einem Bukett flüchtiger Substanzen auf die mit Chemorezeptoren ausgestatteten Fühler des Weibchens [vergleiche 1]. Diese Balzpheromone entscheiden über den Erfolg des Männchens, denn ohne adäquate chemische Stimulation akzeptiert ein Weibchen einen Bewerber nicht [3]. Chemisch sind die männlichen ‚Parfüms‘ aus bis zu 60 Komponenten in einem artspezifischen Muster [17] zusammengesetzt.

Die Beteiligung von Danainen in Müllerschen und Bateschen Mimikry-Beziehungen macht es plausibel, daß die artspezifischen Pheromon-Buketts den weitgehend optisch orientierten Tagfaltern der Arterkennung dienen. („Zeige mir, wie du duftest, und ich weiß, wer du bist.“)



Abb. 8. Wespen besuchen PA-Quellen nicht, wohl aber verschiedene sie nachahmende, tagaktive Nachtfalter der Familie Ctenuchidae (hier: *Pseudosphex* sp.). Die traditionelle Erklärung wäre, daß die Falter ungeschützt sind und sich mit dem ‚Gewand‘ der Wespe vor optisch jagenden Feinden schützen (Batesche Mimikry). Im Lichte der Pharmakophagie kommt die Hypothese auf, daß diese Ctenuchiden selbst geschützt sind und mit Wespen einen Müllerschen Mimikry-Ring bilden. Mehr noch: Der chemische Schutz der Falter wirkt auf ein weiteres Spektrum an Feinden und bezieht vermutlich die Eier ein.



Abb. 9. Männchen von *Tirumala petiverana* mit expandierten Duftpinseln.

Aber: Viele Arten setzen als gemeinsame Hauptkomponente(n) Dihydropyrrrolizine (zum Beispiel Danaidon bei *Danaus*-Arten; Abbildung 5c) ein, und wie zunächst Thomas Eisner und Thomas Pliske am Beispiel von *Danaus gilippus* zeigen konnten, kommt diesen nicht artspezifischen Substanzen eine entscheidende Rolle für die Akzeptanz eines Männchens durch ein Weibchen zu. Welchen Informationsgehalt haben diese Moleküle? Weshalb ist ein Weibchen daran interessiert, daß ein Freier nach Dihydropyrrrolizinen riecht? Warum scheinen gerade diese Pheromonkomponenten die Partnerwahl zu bestimmen?

### Teurer Sex

Die Duftpinsel eines Männchens von *Danaus chrysippus* können bis zu 500 µg Danaidon (Abbildung 5c) enthalten – eine riesige Menge für eine Pheromonkomponente, die im Nahbereich wirkt. (Zum Vergleich: Weibliche Sexuallockstoffe von Nachtfaltern treten in extrahierbaren Mengen von maximal 1 µg auf und locken Männchen über große Distanzen an.) Vor allem aber variiert der Danaidon-gehalt bei Freiland-Männchen; diese Substanz kann sogar völlig fehlen – wie grundsätzlich bei frisch geschlüpften Individuen.

Dihydropyrrrolizine können von den Männchen nicht *de novo* synthetisiert werden! Sie benötigen vielmehr PA als Vorstufen für die Biosynthese dieser Pheromonkomponente(n). Das heißt, der Balz- und damit der Fortpflanzungserfolg des einzelnen Männchens ist von Pflanzengiften abhängig. Nur Männchen, die von trockenen Pflanzen PA gesammelt haben, haben bei den Weibchen überhaupt eine Chance. Und: Über je mehr PA sie verfügen, desto mehr Dihydropyrrrolizin(e) können sie produzieren. (*Danaus*-Männchen müssen hierzu übrigens ihre abdominalen Duftpinsel in einem von der

Balz zeitlich unabhängigen, komplizierten Verhalten mit drüsigen Taschen auf ihren Flügeln in Kontakt bringen [vergleiche 1].)

Balzerfolg bedarf also aufwendiger Vorbereitung, sowohl bezüglich stammesgeschichtlicher Anpassungen als auch bezüglich der vom Individuum aufzuwendenden Energie. Ein frisch geschlüpftes Danainen-Männchen hat keine Chance bei einem Weibchen, obwohl es diverse Duftstoffe und komplizierte Organe zur Produktion und effektiven Verteilung des Parfüms besitzt. Es muß zunächst PA-Pflanzen finden – dazu benötigt es spezialisierte Geruchsorgane und einen Orientierungsmechanismus. Dann muß es PA aus den Pflanzen extrahieren und dazu die Fähigkeit zur Produktion und Abgabe von Lösemitteln besitzen. Ferner muß es über ein Transportsystem sowie über Enzyme zum Umbau von PA in Danaidon verfügen und schließlich auch noch die erwähnten Drüsenkontakte herstellen. Erst dann hat das Männchen eine Paarungschance (vergleiche Abbildung 10).

### Gift als Hochzeitsgeschenk

Wie die Teams von Thomas Eisner und Keith S. Brown [siehe 10, 12] als erste herausfanden, übertragen Danainen-Männchen ihren Weibchen bei der Paarung nicht nur Spermien. Ihr Ejakulat kann bis zu 50% seines Trockengewichts PA enthalten, die die Falter vorher von Pflanzen gesammelt haben. Dieses Hochzeitsgeschenk variiert von Männchen zu Männchen: Je mehr Alkaloide ein Männchen gesammelt hat, desto mehr wird es nach Dihydropyrrrolizinen riechen – und desto mehr PA kann es dem Weibchen geben. Das männliche ‚Parfüm‘ wird von dem Weibchen vermutlich als Indikator dafür ‚gesehen‘, wie groß das PA-Hochzeitsgeschenk ausfallen kann. Nach dem Duft Partnerwahl zu betreiben macht Sinn: Je mehr PA ein Weibchen von einem Männchen erhält, desto besser ist es selbst chemisch geschützt und desto mehr PA kann es in seine Eier einbauen, um auch sie zu schützen.

### PA-Pharmakophagie

Obleich PA alles andere als lebensnotwendig sind, kann die ‚teure‘, von der Ernährung (zumindest potentiell) völlig unabhängige Beziehung zu „ergänzenden Wirtspflanzen“ die biologische Fitness, und damit letztlich den Fortpflanzungserfolg von Danainen gleich zweifach erhöhen: PA verbessern sowohl die Überlebens- als auch die Paarungschancen.

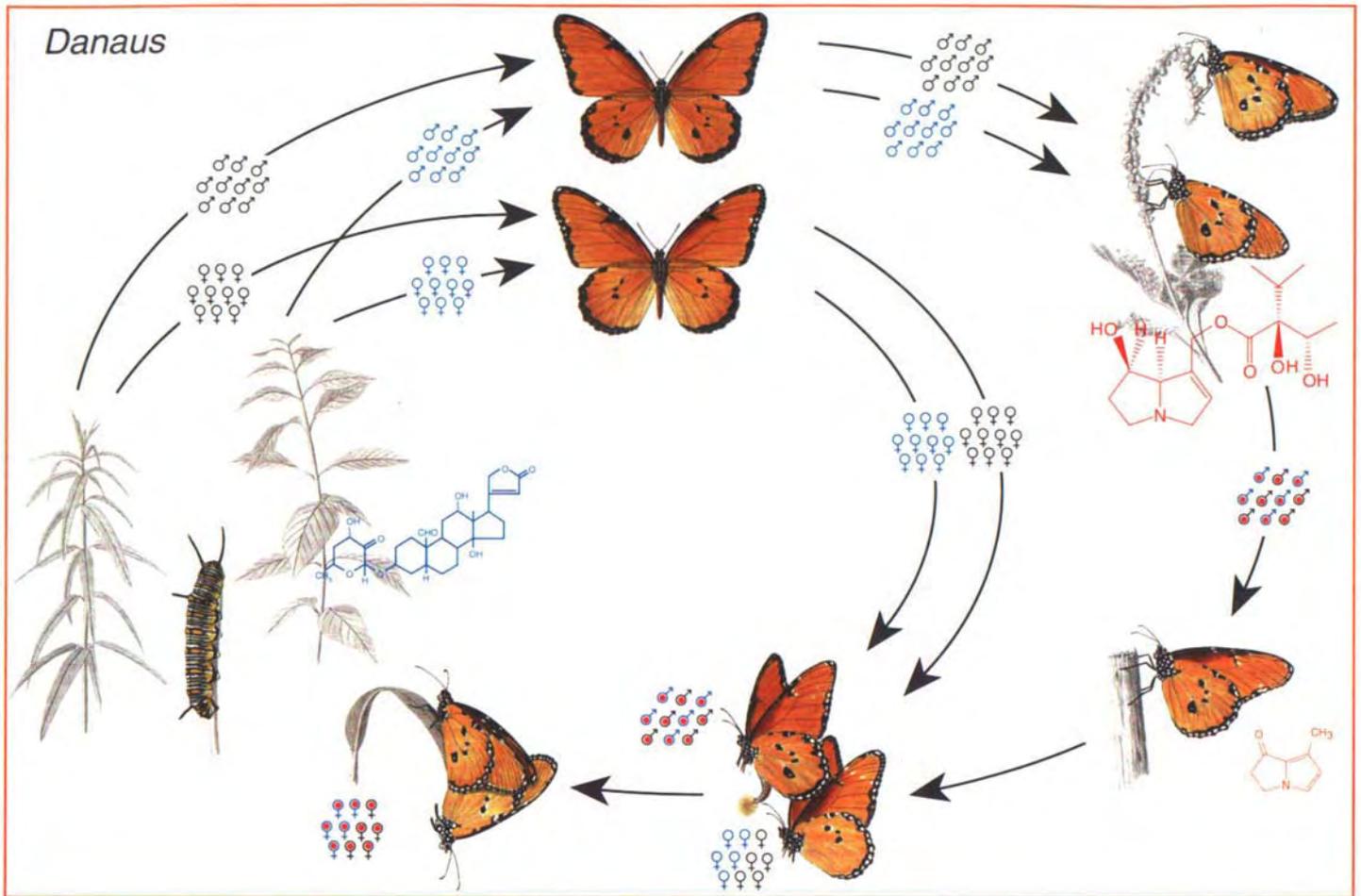


Abb. 10. Schematische Darstellung der Beziehungen von *Danaus chrysippus* (Danainae) zu sekundären Pflanzenstoffen. Die Raupen nehmen von einigen Wirtspflanzen Herzglykoside (zum Beispiel Calotropin) auf. Die adulten Männchen sammeln Pyrrolizidin-Alkaloide (wie Lycoposamin) von vertrockneten „ergänzenden Wirtspflanzen“; erst dann (und nach Kontakten zwischen Hinterleibspinnseln und Flügeltaschen) können die Männchen die Pheromonkomponente Danaidon produzieren und haben eine Paarungschance bei Weibchen, denen sie bei der Kopulation PA übertragen. Vergleiche Text.

Dieser am Beispiel der Monarchfalter vorgestellte besondere Typ von Insekten-Pflanzen-Beziehung wird als Pharmakophagie bezeichnet [2, 6]: Ein Insekt ist pharmakophag, wenn es bestimmte sekundäre Stoffe gezielt aufsucht und aufnimmt, sie aber nicht für seinen Betriebsstoffwechsel benötigt, sondern vielmehr spezifisch zur Steigerung seiner biologische Fitness nutzt. Salopp ausgedrückt könnte man übliche Wirts-Pflanzen als Lebensmittelläden, pharmakophag Insekten als Drogenfresser und die entsprechenden „Gift“-Pflanzen als Drogerien bezeichnen. \*

Die den Danainen nahe verwandten Ithomiinae zeigen eine sehr ähnliche Phänomenologie. Allerdings nutzen deren Männchen zum Teil auch die Säureanteile der PA-Moleküle als Pheromonvorstufen; sie haben auch ein gänzlich anderes Partnerfindungs- und Balzverhalten. Aber nicht nur diese Tagfalter nutzen

PA pharmakophag (vergleiche Abbildung 15). Viele Taxa der Arctiidae (Bärenspinner) und Ctenuchidae, aber auch solche aus anderen Ordnungen wie Harlekenschrecken (Orthoptera: Pyrgomorphae: *Zonocerus*), Blattkäfer (Chrysomelidae: *Gabonia*) und Fliegen verschiedener Gattungen der Chloropidae sammeln PA unabhängig vom Nahrungserwerb. Zum Teil gilt dies für beide Geschlechter, oft sind es ausschließlich die

\* Pharmakophagie ist nicht auf PA beschränkt [siehe 6]. Zum Beispiel sammeln männliche Prachtbienen (Euglossinae) ätherische Öle von bestimmten Orchideen; Insekten verschiedener Taxa suchen gezielt Cantharidin-Quellen – wie Öl-Käfer (Meloidae), aber auch reine Substanz – auf, und einige nutzen diese (tierbürtigen!) Wehrsekrete als männliche Signalstoffe bei der Balz.

Männchen, manchmal nur die Weibchen. PA-Pharmakophagie muß sich also mehrmals und unabhängig voneinander im Laufe der Evolution entwickelt haben. Funktionelle Verallgemeinerungen sind nicht möglich. Bislang kennen wir Details nur von einzelnen Arten, aber wir wissen zum Beispiel, daß nicht alle PA-pharmakophagen Arten Männchen-Duftorgane besitzen; bei ihnen kann die Pheromonvorstufenfunktion der PA nicht zutreffen. Einige PA-pharmakophag Falter verfügen über männliche Duftorgane, produzieren aber ihre Pheromone *de novo*. Und wenn PA als Pheromonvorstufen genutzt werden, so haben die Signalstoffe in teilweise sehr unterschiedlichen Balzstrategien verschiedene Bedeutung. Es kommt – wie in unserer (gesprochenen) Sprache – auch bei chemischer Kommunikation auf den Kontext (oder auf die Betonung) an. („Mir fehlt zum Glück die Frau“ kann unterschiedlich betont

werden und hat so zwei völlig entgegengesetzte Bedeutungen.) Von der besonderen Art des Erwerbs von PA abgesehen, scheint die Speicherung zum Schutz der einzige gemeinsame Nenner der so unterschiedlichen „PA-Insekten“ zu sein. Hierfür sprechen bereits ihre aposematischen Trachten und Verhaltensweisen. PA-Speicherung und der Nachweis eines Schutzeffektes durch PA ist von mehreren Labors erbracht; ein Individuum kann mehrere Milligramm PA speichern, die über 10% des Körpertrockengewichtes ausmachen. Wie bei den pflanzlichen Wehrstoffen ist der Schutz selbstverständlich nicht absolut.

### „Drogen“-Fresser

*Tyria* nutzt PA zum Schutz, ist jedoch nicht PA-pharmakophag. *Tyria* zeigt nämlich auf reine PA keinerlei Verhaltensreaktion. Bei verschiedenen anderen Arten ist dies anders. Ein Beispiel: Die Raupen der tropischen Bärenspinnergattung *Cretonotos* sind polyphag. Sie können sich auf einer Vielzahl krautiger Pflanzen entwickeln – unabhängig davon, ob diese PA enthalten oder nicht. Unter experimentellen Bedingungen reagieren sie auf PA und 'fressen' gierig an vielfältigen Materialien inklusive Glasfaser-Plättchen, wenn diese mit Spuren reiner PA beladen sind (Abbildung 11). Da sie PA zudem zum Schutz speichern und bei der Paarung übertragen können, sind sie definitionsgemäß pharmakophag.



Abb. 11. Raupe von *Cretonotos transiens* beim Verzehr eines mit dem PA Monocrotalin beladenen Glasfaser-Filters.

Die Pheromonbiologie von *Cretonotos* (vergleiche Abbildung 13) zeigt zumindest bei oberflächlicher Betrachtung verschiedene Ähnlichkeiten zu der von Monarchfaltern: Die Männchen besitzen pneumatisch ausstülpbare Duftorgane, Coremata, die ein aus PA gebildetes Dihydropyrrolizin (Hydroxydanaidal, Abbildung 5d) abgeben. Morphologisch sind sie mit den durch Haemolymphdruck expandierbaren Haarpinselfen der Da-

nainen nur bedingt vergleichbar, und es gibt deutliche funktionelle Unterschiede: Bei *Cretonotos* nehmen sowohl Männchen als auch Weibchen PA auf – sie erhalten diese Schutzstoffe ja gemeinsam mit Nährstoffen, aber nur im Larvenstadium. Die kurzlebigen Falter nehmen weder Nahrung noch Drogen auf. Während also Monarchfalter nur als Adulte PA akkumulieren können, schlüpfen *Cretonotos* bereits mit einer bestimmten Menge an Pheromon und an Schutzstoffen. Dennoch variiert der Schutzeffekt wie auch die Menge an Männchen-Pheromon von Individuum zu Individuum. Darüber hinaus verändert sich der PA-Gehalt durch Paarungen.

Männchen von Danainen und *Cretonotos* setzen PA-derivierte Pheromone in gänzlich verschiedenen Partnerfindungs- und Balzverhalten ein, bei einigen Arten vermitteln strukturell identische Dihydropyrrolizine unterschiedliche Informationen. Im Gegensatz zu Danainen und den meisten Schmetterlingen, bei denen männliche Duftorgane erst in der letzten Phase der Balz in Erscheinung treten (nachdem sich die Geschlechter durch den Gesichtssinn (Tagfalter) oder den Geruchssinn (Nachtalter) gefunden haben), expandieren *Cretonotos*-Männchen ihre Organe nach der Abenddämmerung für mehrere Stunden (Abbildung 12) – unabhängig davon, ob ein Weibchen in der Nähe ist oder nicht. Die dabei freigesetzten Pheromone scheinen sowohl Männchen als auch Weibchen anzulocken. Dies führt zur Bildung von Balzplätzen („lecks“), an denen dann Paarungen stattfinden. Aber: Die Weibchen verfügen über für Nachtalter typische Sexuallockstoffe, welche Männchen aus der Ferne anlocken [16, 21]. Hat *Cretonotos* eine doppelte Strategie der Partnerfindung? Ist das Sexualverhalten vom individuellen PA- bzw. Pheromon-Status abhängig (siehe Abbildung 13)? Zumindest scheint der Fortpflanzungserfolg von *Cretonotos* nicht von PA abhängig zu sein, und die oben für Danainen vorgestellte Hypothese kann nicht pauschal übertragen werden.

Leider ist es uns noch nicht gelungen, das Balzverhalten dieser seltenen, nachtaktiven und recht kleinen Motten, die auch nur für kurze Zeit (1–2 Stunden pro Tag) aktiv sind, im Freiland genau zu studieren. Über soziobiologische Aspekte kann also derzeit nur spekuliert werden. Das ist besonders bedauerlich, da *Cretonotos* noch ein einzigartiges morphogenetisches Phänomen zeigt: Ein Teil der Männchen im Freiland besitzt gigantische Coremata, welche die Flügel an Spannweite

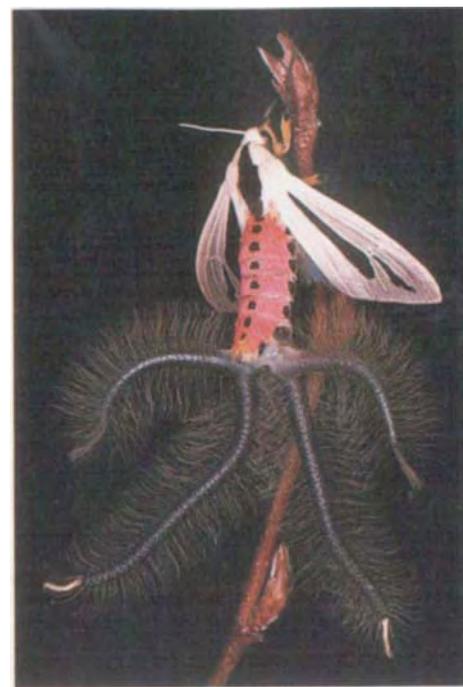


Abb. 12. Männchen von *Cretonotos gangis* mit expandierten Coremata.

übertreffen; andere Individuen haben so kleine Coremata, daß sie kaum zu erkennen sind; und bei wieder anderen finden sich Zwischengrößen. Im Labor haben wir mit Fütterungsexperimenten eine direkte Korrelation der Coremata-Größe zur Menge an aufgenommenen PA zeigen können: Je mehr PA eine männliche Raupe aufgenommen hat, desto größer sind die Coremata, und desto mehr PA-deriviertes Pheromon wird gebildet [7]. Alle anderen Merkmale der Falter sind von PA unbeeinflusst. Eine organspezifische Wachstumsregulation ist für andere Tiere nicht bekannt, schon gar nicht durch einen einzigen sekundären Pflanzenstoff quantitativ gesteuert. Über die sich hieraus ergebenden entwicklungsbiologischen Aspekte kann heute nur spekuliert werden, genauso wie über evolutionsbiologische Konsequenzen aus dem Befund, daß die Coremata-Größe und ihr Pheromon-Gehalt nicht genetisch fixiert, sondern individuell ausgeprägt sind.

### Grundlegende Erkenntnisse und Forschungsperspektiven

Die zwangsläufig lückenhafte und teilweise generalisierende Darstellung der Beziehungen von Danainen bzw. *Cretonotos* zu PA-Pflanzen könnte durch weitere Details (siehe Literaturangaben in [1–7, 16, 17, 21]) sowie durch Beispiele anderer Taxa ergänzt werden. Ausführliche Studien an Schönbären der Gat-

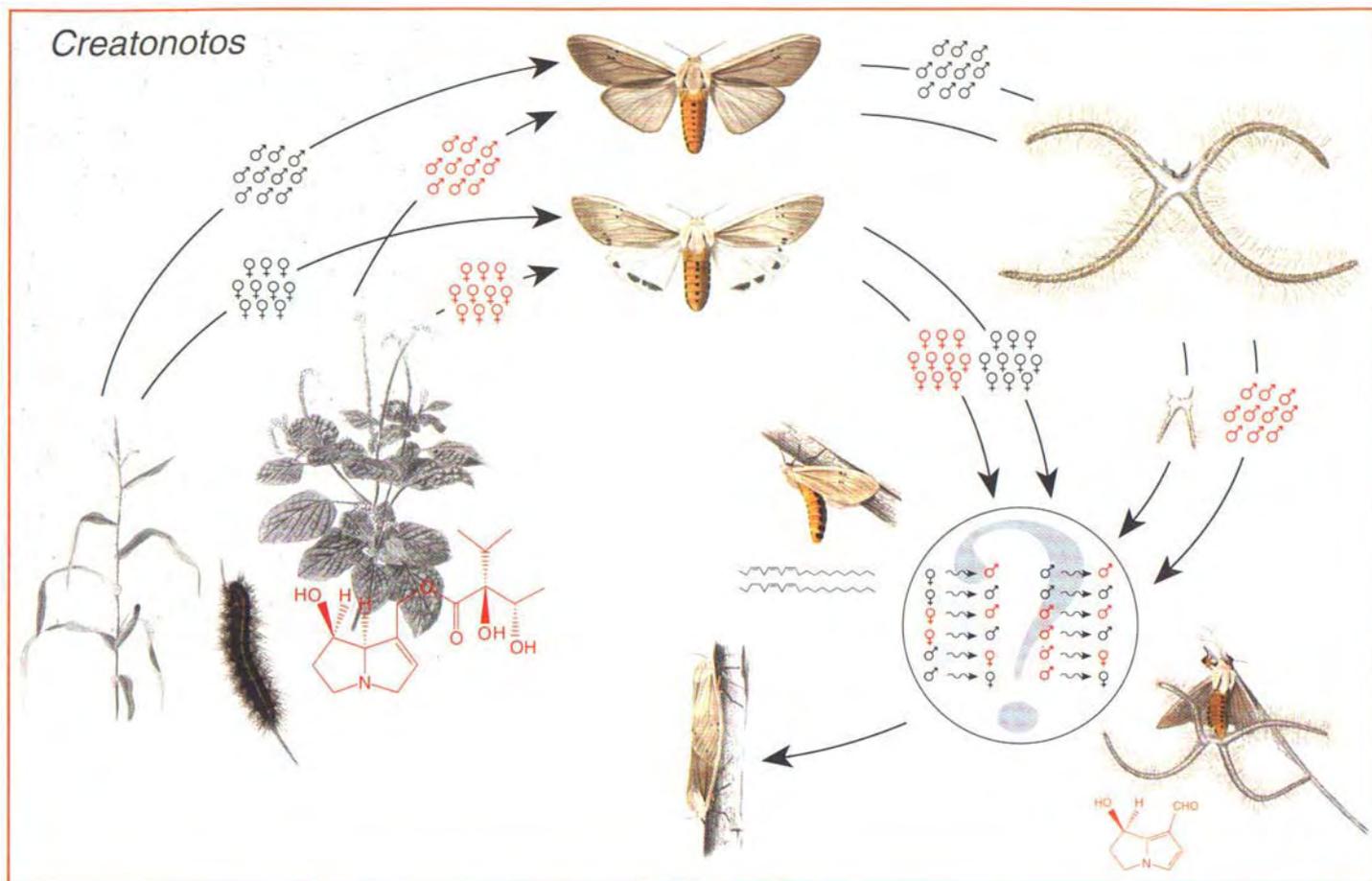


Abb. 13. Schematische Darstellung der Beziehung von *Creatonotos transiens* (Arctiidae) zu Pyrrolizidin-Alkaloiden. Die Raupen ernähren sich polyphag von einem vielfältigen Spektrum an Wirtspflanzen. Wenn diese PA enthalten, werden die Sekundärstoffe gespeichert. Bei Männchen beeinflussen sie spezifisch das Wachstum der Coremata, zum anderen dienen sie als Vorstufen zur Biosynthese von Hydroxydanaidal. Das Balzverhalten ist noch unverstanden; möglicherweise existieren verschiedene Partnerfindungs-Strategien, abhängig von der Ausstattung des Individuums mit PA, das heißt abhängig von der Wirtspflanze seiner Raupe. Vergleiche Text.

zung *Uetbeisa* (Arctiidae) wären hierfür besonders geeignet [12]. Aber es sollte bereits jetzt deutlich geworden sein, welches Beziehungsgeflecht sich zwischen bislang unabhängig voneinander betrachteten biologischen Teilgebieten aufbaut, wenn man physiologische, ethologische und chemische Fragen im ökologischen Kontext multidisziplinär untersucht.

PA-Pharmakophagie ist ein Phänomen mit vielen Facetten, und es gibt kein typisches Beispiel, welches alle Aspekte der vielfältigen Anpassungen illustriert. Wengleich unsere derzeit noch immer sehr lückenhaften Kenntnisse nur wenige verallgemeinerbare Fakten enthalten und keine Voraussagen erlauben, zeigt uns Pharmakophagie nicht nur einige weitere absonderliche Geschichten der Natur: Die Entkoppelung der Aufnahme von „Nahrung“ und „Drogen“ eröffnet neue experimentelle Ansätze bezüglich sinnes- und stoffwechselphysiologischer sowie ökoetho-



Abb. 14. Südamerikanische Orchideen der Gattung *Epidendrum* haben eine sehr spezifische Bestäubergilde: PA-Insekten. Sie scheinen den von PA-Quellen ausgehenden Duft zu immitieren. Auf den Duft von *Epidendrum* reagieren auch afrikanische PA-Insekten (hier *Euchromia* im Gewächshaus).

logischer und biochemischer Aspekte, die letztlich auch das Verständnis für übliche Insekten-Pflanzen-Beziehungen vertiefen und uns stammesgeschichtliche Einsichten näherbringen können. Dabei sind vergleichende Untersuchungen besonders erfolgversprechend, die Anpassungen unterschiedlicher Ausprägung bei Arten verschiedener Verwandtschaftsbeziehung betreffen.

Beispielsweise sind vielfältige Fragen bezüglich Spezifitäten zu untersuchen. Rezeptorantworten pharmakophager Insekten lassen sich mit Verhaltensreaktionen in Beziehung setzen, da bei Pharmakophagie (definitionsgemäß) ein Stoff (beziehungsweise eine Stoffgruppe) Verhalten auslöst. Der Vergleich von Rezeptoren unterschiedlich an PA angepaßter Arten kann Aussagen über die Evolution von Rezeptorspezifitäten liefern. Spezifitäten spielen auch auf anderen Ebenen eine herausragende Rolle: Nutzen Insekten bestimmte

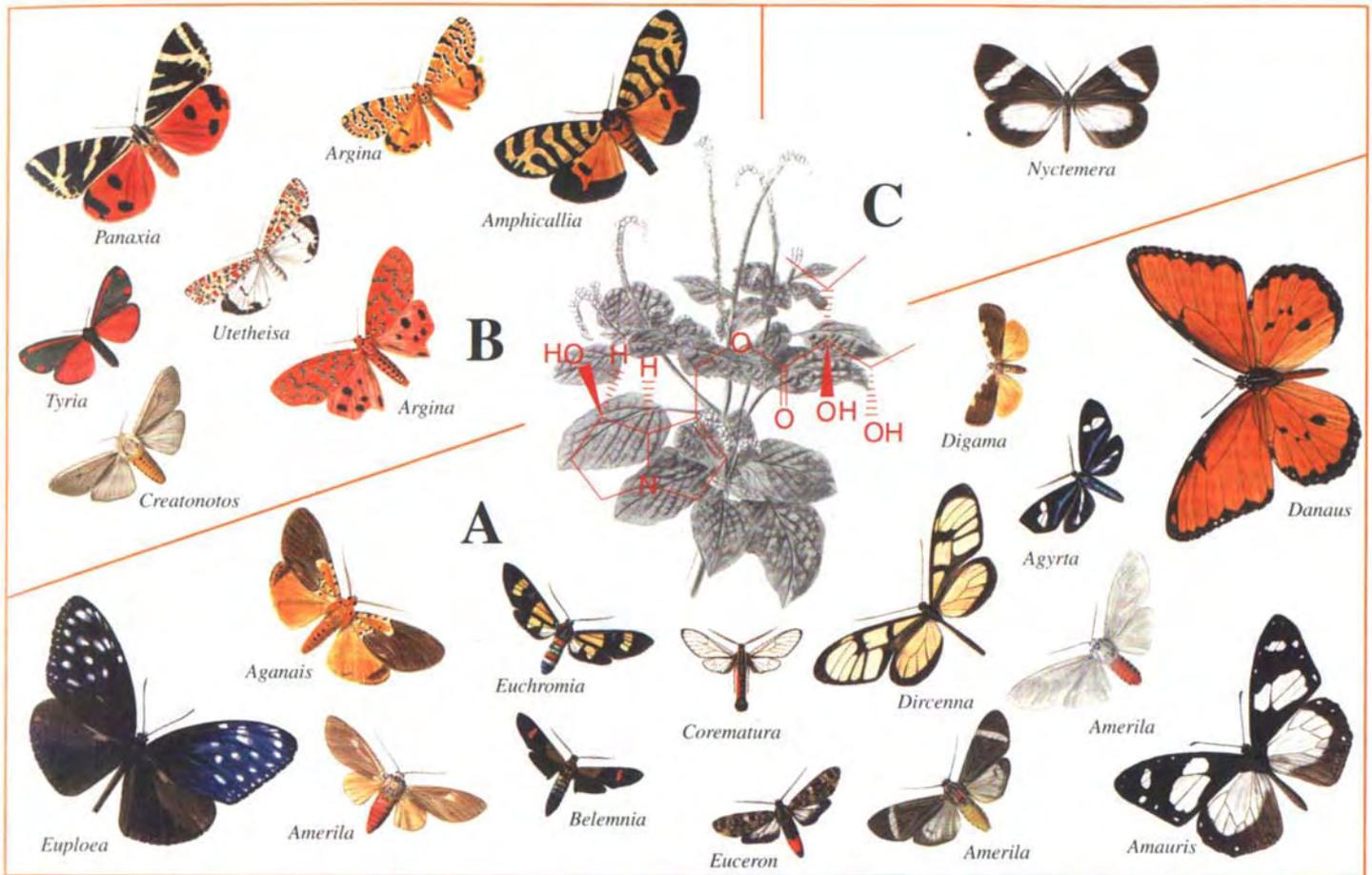


Abb. 15. Einige Schmetterlinge, die eine Beziehung zu PA-enhaltenden Pflanzen (hier stellvertretend für verschiedene Arten *Heliotropium indicum* und *Lycopsamin*) haben. Alle sind warntüchtig (aposematisch) gefärbt, von einigen Arten besuchen ausschließlich adulte Individuen (zum Teil nur die Männchen, zum Teil beide Geschlechter) vertrocknete Pflanzen(teile) bzw. PA-haltige Blüten (Sektor A), von anderen ernähren sich die Larven (mehr oder weniger spezifisch) von PA-Pflanzen (Sektor B), und von wieder anderen sind PA-Pflanzen sowohl larvale Wirtspflanzen als auch PA-Quellen für die adulten Individuen (Sektor C).

(unterschiedliche) PA der PA-Gemische, welche Pflanzen enthalten? Werden verschiedene PA selektiv gespeichert? Unterscheiden sie sich bezüglich der Eignung zum (Bio-)Transport, als Schutzstoffe, zur Pheromonbiosynthese? Aber auch: Wie kommt es zur Entwicklung unterschiedlicher PA-Derivate als Pheromonkomponenten?

Neben qualitativen Aspekten der PA-Nutzung gibt es bemerkenswerte quantitative Variation auf verschiedenen Betrachtungsebenen als wesentliches Merkmal der Pharmakophagie. Interspezifische Variation, bedingt durch unterschiedliche Biologien und unterschiedliche Grade von Anpassung der betreffenden Taxa, ist bei einem polyphyletisch, das heißt mehrmals und unabhängig voneinander im Laufe der Stammesgeschichte entwickelten Phänomen selbstverständlich zu erwarten. Intraspezifische Variation erklärt sich einer-

seits schlicht aus Unterschieden zwischen den Geschlechtern bezüglich PA-Pharmakophagie, andererseits aber auch aus dem variablen Vorkommen von PA-Quellen in der Umwelt, aus der Fähigkeit, die Substanzen zu finden und zu verwerten sowie der Aquisition verschiedener Mengen, die letztlich zu intraindividuellen Unterschieden führt.

Schließlich haben wir es sogar mit einer temporären intraindividuellen Variation bezüglich der Ausstattung an Schutzstoffen wie an Pheromonen zu tun; bei Arten, deren Männchen PA mit der Spermatophore übertragen, findet sich bei den Männchen ein plötzlicher Verlust an PA, bei den Weibchen entsprechend ein plötzlicher Gewinn – bei bestimmten Arten gefolgt von erneuter PA-Aufnahme; Weibchen verlieren PA mit der Eiablage, erhalten jedoch vielleicht erneut PA durch weitere Paarungen.

Weil Pharmakophagie von primären metabolischen Prozessen und essentiellen Wirtspflanzen unabhängig ist, sind qualitative und quantitative Manipulationen der Ausstattung mit Schutzstoffen und/oder mit Pheromonen ohne künstliche Störungen für die Insekten möglich. Für Experimente stehen Individuen zur Verfügung, die sich lediglich in der Ausstattung einer Substanz unterscheiden – qualitativ wie quantitativ.

Vergleichende multidisziplinäre Studien von PA-Pharmakophagie geben nicht nur Einblicke in die oben angesprochenen Fragenkomplexe, die an „normalen“ Arten zum Teil gar nicht zu studieren sind, sondern auch in ökologische Faktoren, welche chemischen Schutz und chemische Kommunikation bestimmen. Gezielte Experimente zu Fragen weiblicher Partnerwahl und Mimikry werden möglich.

## Angewandte Aspekte

Unsere Studien an pharmakophagen Insekten waren primär von akademischer Neugierde bestimmt. Daß sich Grundlagenforschung auch für angewandte Probleme lohnt, zeigt ein weiteres PA-Insekt:

Beim Ködern von Lepidopteren mit reinen PA wurden (völlig unerwartet) auch Harlekinschrecken (*Zonocerus* sp.) angelockt. Nachfolgende Studien ergaben, daß *Zonocerus* PA-pharmakophag ist. Nun sind diese auffällig gefärbten afrikanischen Pyrgomorphiden extrem polyphag und verursachen große ökonomische Schäden an über 60 land- bzw. forstwirtschaftlichen Nutzpflanzen (Abbildung 16). In der Konsequenz sind wir derzeit dabei, Management-Maßnahmen zu entwickeln, welche auf grundlegenden Erkenntnissen zur Pharmakophagie basieren [8]. Die Idee ist einfach: Da *Zonocerus* von PA nicht nur angelockt werden, sondern diese Stoffe für die Heuschrecken auch eine fraßstimulierende Wirkung haben, besteht die Möglichkeit, dem Lock- und Freßreiz PA – auf einer geeigneten Trägermasse – ein Insektizid (Krankheitserreger oder Stoffe, die entwicklungshemmend oder toxisch wirken) beizumischen. Statt der oft gesundheits- und umweltgefährdenden, großflächigen Besprühung mit Chemikalien könnte man den Heuschrecken gezielt Hengermahlzeiten bereiten; *Zonocerus* holen sich ihren Tod selbst ab, und weder Nahrungsmittel noch die Umwelt werden mit Schadstoffen kontaminiert. Wir bringen nicht Insektizide zu den Schädlingen, sondern locken die Schädlinge zum Insektizid.

Erst auf der Grundlage des Wissens über das ‚Liebesleben der Schmetterlinge‘ war die PA-Pharmakophagie der Heuschrecken zu erkennen, denn sie erhalten PA üblicherweise beim Fressen bestimmter Pflanzen; daß ihr großes Wirtspflanzenspektrum PA-Pflanzen enthält, war ohne Kenntnisse zur ‚Biologie von PA‘ nicht aufgefallen. Bei den Studien an *Zonocerus* ergab sich eine weitere, ebenfalls unerwartete Problematik, die nur auf der Grundlage von Kenntnissen über Pharmakophagie interpretierbar ist und weitreichende Konsequenzen haben könnte:

In unserem Untersuchungsgebiet in der Republik Bénin kommt die univoltine *Z. variegatus* in zwei distinkten Populationen während der Regen- bzw. der Trockenzeit vor. Erst seit 15 bis 20 Jahren existieren Populationen, die in Land- und Forstwirtschaft



Abb. 16. *Zonocerus variegatus* an Cassava (*Manihot* sp.).

große Schäden verursachen; früher war die Harlekinschrecke indifferent. Erstaunlich ist zum einen, daß lediglich in der Trockenzeit Massenvermehrungen auftreten, zum anderen die Koinzidenz des Schädlich-Werdens mit dem Auftreten von *Chromolaena odorata*, einer südamerikanischen Asteracee, in Westafrika. *C. odorata* stellt in sich ein großes ökonomisches, vor allem aber ein ökologisches Problem dar, denn dieses Unkraut hat enorme Verdrängungseffekte auf die indigene Flora und zerstört wertvolle Ökosysteme. Für *Zonocerus* ist *Chromolaena* keine Futterpflanze. Die Heuschrecken nehmen den Neophyten nur in Gefangenschaft als Futter an, können sich jedoch nicht problemlos entwickeln. Ist es also nur ein irrelevanter Zufall, daß *Zonocerus* mit der Einschleppung von *Chromolaena* schädliche Populationsgrößen erlangt? Veränderungen im landwirtschaftlichen Anbau (insbesondere von *Manihot* sp.) scheinen durchaus positive Effekte für die Heuschrecken zu haben, denn Cassava ist eine bevorzugte Futterpflanze.

Stark verkürzt läßt sich die Beziehung von *Zonocerus* zu *Chromolaena* wie folgt zusammenfassen: 1. *Chromolaena* ist eine PA-Pflanze, allerdings enthalten nur ihre Wurzeln und ihre Blüten größere Mengen dieser Alkaloide. 2. *Chromolaena* blüht nur in der Trockenzeit. 3. *Zonocerus* reagiert positiv auf die Blüten und konsumiert sie in großer Zahl; bemerkenswert ist, daß die Blüten nicht komplett gefressen werden, sondern bevorzugt die PA-haltigen Teile (Abbildung 17). Der Erklärungsversuch lautet demnach: *Zonocerus* haben eine von der Ernährung unabhängige Beziehung zu *Chromolaena*, von der sie PA erhalten; diese pflanzlichen Sekundärstoffe werden gespeichert und schützen die Heuschrecken, besonders ihre diapausierenden Eier vor Freßfeinden und anderen Antagonisten. Dies bedingt die erhöhte Fitness der Trockenzeit-Populationen. Ohne *Chromolaena*, das heißt vor der Einschleppung bzw. in Gebieten, die sie noch nicht erreicht hat, oder aber in der Regenzeit, wenn *Chromolaena* nicht blüht, scheinen PA eine begrenzende Ressource zu sein, die den Fortpflanzungserfolg der Heuschrecken reduziert.

Damit soll nicht gesagt werden, daß ausschließlich die Präsenz von *Chromolaena* für die großen Trockenzeit-Populationen der Harlekinschrecke verantwortlich ist. Vermutlich spielen mehrere Faktoren zusammen. Jedoch: Es spricht mehr und mehr dafür, daß PA zumindest einen wichtigen Faktor darstellen.

Verallgemeinert ausgedrückt könnte man sagen: Eine eingeschleppte Pflanze kann aus-



Abb. 17. Von *Zonocerus variegatus* ‚ausgehöhlte‘ Blüten von *Chromolaena odorata*. Die Blüten werden nicht gänzlich gefressen, sondern nur die PA-reichen Teile konsumiert.

schließlich über ihre Sekundärstoffe die Populationsdynamik einer indigenen Insektenart beeinflussen. Ein solcher versteckter chemoökologischer Effekt könnte auch bezüglich anderer Arten existieren – nicht nur in den Tropen, sondern auch bei uns in Mitteleuropa, wo die (Entomo-)Faunistik fremdländischer Zier- und Nutzpflanzen bislang kaum untersucht ist.

### Danksagung

Diese Arbeit ist meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Dr. h.c. Dietrich Schneider, zum 75. Geburtstag gewidmet. Unsere chemoökologischen Studien werden von der Deutschen Forschungsgemeinschaft wesentlich gefördert. Die Arbeiten an *Zonocerus* und *Chromolaena* werden von der Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit (GTZ) finanziell unterstützt. Gunnar Brehm hat die Aquarelle für die Abbildungen 10, 13 und 15 angefertigt, L. E. Gilbert das Foto für die Abbildung 8 zur Verfügung gestellt. Ihnen allen, aber auch meinen Kooperations-Partnern, danke ich herzlich. Mein ganz besonderer Dank gilt meinem Team, ohne dessen Engagement vieles nicht möglich wäre.

### Literatur

Bevorzugt werden Übersichtsartikel aufgeführt, die viele zusätzliche Literaturzitate enthalten. Ein ausführlicheres Literaturverzeichnis kann beim Autor angefordert werden.

- [1] M. Boppré (1977) Pheromonbiologie am Beispiel der Monarchfalter (Danainae). *Biologie in unserer Zeit* **7**, 161-169.
- [2] M. Boppré (1984) Redefining „pharmacophagy“. *J. Chem. Ecol.* **10**, 1151-1154.
- [3] M. Boppré (1984) Chemically mediated interactions between butterflies. – In: R. I. Vane-Wright, P. R. Ackery (eds) *The Biology of Butterflies*, 259-275. Academic Press, London. Nachdruck 1989, Princeton University Press.
- [4] M. Boppré (1986) Insects pharmacophagously utilizing secondary plant substances (pyrrolizidine alkaloids). *Naturwissenschaften* **73**, 17-26.
- [5] M. Boppré (1990) Lepidoptera and pyrrolizidine alkaloids: exemplification of complexity in chemical ecology. *J. Chem. Ecol.* **16**, 165-185.
- [6] M. Boppré (1996) Pharmacophagy – non-nutritional insect-plant relationships. *Annu. Rev. Entomol.* **41**, im Druck.
- [7] M. Boppré, D. Schneider (1989) The bio-

logy of *Cretonotos* (Lepidoptera: Arctiidae) with special reference to the androconial system. *Zool. J. Linn. Soc.* **96**, 339-356.

- [8] M. Boppré, O.W. Fischer (1994) *Zonocerus* and *Chromolaena* in West Africa. – In: S. Krall, H. Wilps (eds): *New Trends in Locust Control*, 107-126. GTZ, Eschborn.
- [9] L.P. Brower (1969) Ecological Chemistry. *Sci. Amer.* **220**(2), 22-29.
- [10] K. S. Brown jr., J. R. Trigo, R. B. Francini, B. Barros de Morais, P. C. Motta (1991) Aposematic insects on toxic host plants: coevolution, colonization, and chemical emancipation. – In: P.W. Price, T. M. Lewinsohn, G.W. Fernandes, W.W. Benson (eds): *Plant-Animal Interactions*, 375-402. Wiley & Sons, New York.
- [11] A. Egelhaaf, K. Cölln, B. Schmitz, M. Buck, M. Wink, D. Schneider (1990) Organ specific storage of dietary pyrrolizidine alkaloids in the arctiid moth *Cretonotos transiens*. *Z. Naturforsch.* **45c**, 115-120.
- [12] T. Eisner, J. Meinwald (1987) Alkaloid-derived pheromones and sexual selection in Lepidoptera. – In: G. D. Prestwich, G. J. Blomquist (eds): *Pheromone Biochemistry*, 251-269. Academic Press, Orlando/FL.
- [13] T. Hartmann, L. Witte (1994) Chemistry, biology and chemocology of the pyrrolizidine alkaloids. – In: S.W. Pelletier (ed.) *Alkaloids: Chemical and Biological Perspectives*, Vol. 9, im Druck. Pergamon Press, Oxford.
- [14] H. Menke (1990) Sekundärstoffe – eine Überlebensstrategie der Pflanzen. *Biologie in unserer Zeit* **20**, 94-101.
- [15] M. Rothschild, R. T. Aplin, P. A. Cockrum, J. A. Edgar, P. Fairweather (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.
- [16] D. Schneider (1987) The strange fate of pyrrolizidine alkaloids. – In: R. F. Chapman, E. A. Bernays, J. G. Stoffolano (eds) *Perspectives in Chemoreception and Behavior*, 123-142. Springer Verlag, Heidelberg.
- [17] D. Schneider (1994) 100 Jahre Pheromonforschung. *Naturw. Rdsch.* **47**, 337-344.
- [18] S. Schulz, M. Boppré, R. I. Vane-Wright (1994) Specific mixtures of secretions from male scent organs of African milkweed butterflies (Danainae). *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* **342**, 161-181.
- [19] E. Sondheimer, J. B. Simeone (eds) (1970) *Chemical Ecology*. New York: Academic Press.
- [20] J. P. Vité, W. Francke (1985) Waldschutz

gegen Borkenkäfer: Vom Fangbaum zur Falle. *Chemie in unserer Zeit* **19**, 11-21.

[21] H. Wunderer, K. Hansen, T.W. Bell, D. Schneider, J. Meinwald (1986) Sex pheromones of two Asian moths (*Cretonotos transiens*, *C. gangis*; Lepidoptera - Arctiidae): behavior, morphology, chemistry and electrophysiology. *Exp. Biol.* **46**, 11-27.

[22] M. Zuber (1994) Ökologie der Borkenkäfer. *Biologie in unserer Zeit* **24**, 144-152



### Zum Autor

Michael Boppré (geboren 1950) studierte an der Philipps-Universität, Marburg/L., Biologie und promovierte an der Ludwigs-Maximilians-Universität, München, mit einer am Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, Seewiesen, angefertigten Dissertation. Seine Habilitation erfolgte an der Universität Regensburg. Seit 1990 ist Boppré o. Professor und Direktor des Forstzoologischen Instituts der Albert-Ludwigs-Universität, Freiburg i. Br.; er ist Herausgeber der internationalen Fachzeitschrift „Chemoecology“ die vom Birkhäuser Verlag, Basel · New York verlegt wird.

### Anschrift

Prof. Dr. Michael Boppré, Forstzoologisches Institut der Albert-Ludwigs-Universität, D-79098 Freiburg i. Br.