

Aus: Gesunde Pflanzen 51(5): 141-149 (1999)

In der website des FZI mit Genehmigung der Blackwell Wissenschafts-Verlag GmbH

Harlekenschrecken (Orthoptera: *Zonocerus*) – Schadinsekten der besonderen Art

(*Zonocerus variegatus* (Orthoptera) – a peculiar type of pest insect)

Von M. Boppré und O.W. Fischer, Forstzoologisches Institut,
Albert-Ludwigs-Universität, Freiburg i.Br.

Zusammenfassung: Heuschrecken der Gattung *Zonocerus* sequestrieren Pyrrolizidin-Alkaloide (PA) nicht nur von bestimmten Futterpflanzen, sondern auch unabhängig vom Nahrungserwerb. Sie speichern diese sekundären Pflanzeninhaltsstoffe zum Schutz vor Antagonisten. Mit Blüten des eingeschleppten Unkrauts *Chromolaena odorata* (Asteraceae) bekommen Trockenzeit-Populationen eine neue und nahezu unerschöpfliche Quelle für PA und erreichen damit eine höhere Fitness, was sie zu Schädlingen in Land- und Forstwirtschaft macht. Das chemoökologische Verständnis um die "pharmakophage" Beziehung von *Zonocerus* zu PA ermöglicht das selektive Ködern einer schädlichen Heuschreckenart und liefert den Schlüssel für ein flexibel gestaltbares, umweltgerechtes und ökonomisch vertretbares Management der Harlekenschrecken. Das Beispiel erläutert ferner verschiedene grundsätzlich relevante Aspekte zur Biologie und zum Management von Insekten.

Summary: Grasshoppers of the genus *Zonocerus* sequester pyrrolizidine alkaloids (PAs) not only from certain hostplants but also independent of nutritional requirements. They store these secondary plant compounds to gain protection from antagonists. With flowers of the introduced weed *Chromolaena odorata* (Asteraceae) dry-season populations have a new and almost 'inexhaustible' source of PAs and thus gain higher fitness; this makes them pests in agriculture and forestry. The chemoecological knowledge of the pharmacophagous relationship of *Zonocerus* to PAs allows selective baiting of a pest grasshopper and provides the keys for a flexible, environmentally sound and cost-efficient management of *Zonocerus*. This example also implies several general aspects on both biology and management of insects.

Einleitung

Harlekenschrecken, *Zonocerus variegatus** (Orthoptera: Pyrgomorphidae), zählen zu den wichtigsten Schadinsekten in West- und Zentralafrika. Sie sind extrem polyphag und verursachen Schäden an mehr als 60 Nutzpflanzen (z.B. Maniok, Mais, Baumwolle) wie auch in der Plantagenwirtschaft (z.B. *Citrus* und Teak) (Abb. 1). [Zusammenfassende Darstellungen z.B. bei Chapman (1985), Chapman *et al.* (1986) und Chiffaud & Mestre (1990).] Ihr Peststatus variiert je nach klimatischen Bedingungen und den jeweils angebaute Nutzpflanzen bzw. unterschiedlichen Landnutzungs-Systemen. Wegen des offensichtlichen Zusammenhangs zwischen der steigenden Abundanz der Heuschrecken und der eingeschleppten und sich rapide weiter ausbreitenden *Chromolaena odorata* aus Südamerika (s.u.) ist vorauszusehen, daß Probleme mit *Zonocerus* in Land- und Forstwirtschaft zunehmen werden (s. FAO 1990).

Hier diskutieren wir die Biologie von *Zonocerus variegatus*, speziell den Einfluß bestimmter sekundärer Pflanzenstoffe auf ihre Abundanz, und schlagen auf der chemischen Ökologie der Heuschrecken basierende Management-Maßnahmen vor, die auf spezielle Erfordernisse und Bedingungen zugeschnitten in IPM-Konzepte eingearbeitet werden können. Der Beitrag beleuchtet am Beispiel *Zonocerus* einige grundsätzliche Aspekte der Biologie von Insekten sowie des Pestmanagements, und insbesondere, welche 'versteckten Effekte' eine gebietsfremde Nicht-Futterpflanze auf die Populationsdynamik einer indigenen Insektenart haben kann.

Die Biologie von *Zonocerus variegatus*

Saisonalität

Im allgemeinen sind Harlekenschrecken univoltin (Ei-Diapause sechs bis acht Monate; sechs Larvenstadien à ein bis drei Wochen; Adultstadium zwei bis drei Monate). In weiten Teilen ihres Verbreitungsgebietes treten sie jedoch aufgrund bestimmter klimatischer Bedingungen in zwei distinkten, alternierenden Populationen auf, die sich genetisch nicht mischen. Interessanter-, aber auch scheinbar paradoxerweise erreichen dort die Trockenzeit-Populationen seit ca. 20-30 Jahren höhere Dichten als die Regenzeit-Populationen und schwerwiegende Schäden in Kulturflächen treten nur während der Trockenzeit auf (Anonymus 1977; Page 1978; Modder 1986; s.a. Chiffaud & Mestre 1990). Abhängig von der Dichte und der Nahrungsqualität treten kurz- und langflügelige Individuen auf (Chapman *et al.* 1986).

Gegenspieler

Über die Rolle von Antagonisten und über Einflüsse abiotischer Faktoren auf die Popu-

* Die Biologie der in Ost- und Südafrika vorkommenden Schwesterart *Zonocerus elegans* ist von *Z. variegatus* wenig verschieden (vgl. Boppré *et al.* 1984; Wickler & Seibt 1985).

lationsbiologie von *Zonocerus* liegen wenige Studien vor. Die aposematisch gefärbten Harlekenschrecken scheinen durch sekundäre Pflanzenstoffe gut geschützt (s.u.), und es sind ungewöhnlich wenige Prädatoren bekannt (Chapman & Page 1979). Bei Störung verspritzen ältere Larven und Imagines ein repulsives Sekret aus Pyrazinen (W. Francke, pers. Mitt.) aus einer abdominalen Drüse (Idowu 1997). Prädation durch Vertebraten ist nicht bekannt; Mantiden, Spinnen, Solifugen und Tettigoniden (z.B. Page 1978; Chapman 1962) haben offensichtlich genauso wenig Einfluß auf *Zonocerus*-Populationen wie Nematoden (*Mermis*; Matanmi 1979) und Phoriden (*Megaselia*; Gregorio & Leonide 1980).

Der pathogene Pilz *Entomophaga grylli* ist unter feuchten Bedingungen ein wesentlicher Mortalitätsfaktor (Toye 1982; Chapman & Page 1979), und die parasitische Fliege *Blaesoxipha filipjevi* (Sarcophagidae) soll gelegentlich Populationsgrößen mitbestimmen, da sie in Eiablage-Aggregaten ihre Larven an *Zonocerus*-Weibchen absetzt, und deren schnelle Entwicklung bewirkt, daß Weibchen lediglich noch ein Gelege produzieren können (Page 1978).

Spezielle Verhaltensweisen

Die Aktivitätszeit von Harlekenschrecken beschränkt sich auf direkten Sonnenschein und die heißesten Stunden des Tages. Die ersten drei Larvenstadien bilden Schlafgesellschaften an den Spitzen von Pflanzen, die aus der übrigen Vegetation herausragen. Über Partnerfindung und -wahl ist nichts bekannt. Verpaarte Individuen bleiben tagelang zusammen und wandern zu Eiablage-Plätzen, an denen sich bis zu mehrere hundert Pärchen treffen. Gegen sich dort aufhaltende solitäre Männchen verteidigen verpaarte Männchen ihre Weibchen (Wickler & Seibt 1985).

Primäre Wirtspflanzen

Zonocerus ist nicht nur äußerst polyphag (Zitate bei Chiffaud & Mestre 1990), sondern für eine normale Entwicklung ist i.d.R. ein häufiger Wechsel von Wirtspflanzen sogar erforderlich; d.h. *Zonocerus* verlassen oft eine Pflanze, die durchaus noch viel Futter bietet, und wechseln zu einer anderen Art.

Fütterungsversuche haben gezeigt, daß nur sehr wenige Pflanzen – insbesondere der eingeführte Maniok (*Manihot esculenta*) – die ernährungsphysiologischen Erfordernisse der Heuschrecken erfüllen. In Gefangenschaft ausschließlich mit Maniok gefütterte Individuen entwickeln sich am schnellsten, erreichen höchste Gewichte und legen die meisten Eier (Bernays *et al.* 1975, 1977a; McCaffery *et al.* 1978; Iheagwam 1979).

Zunehmender Anbau von Maniok und die Nutzung von nicht-cyanogenen Varietäten sind offensichtlich Faktoren, die für die heutzutage hohen bzw. steigenden Dichten von Trockenzeit-Populationen der Harlekenschrecken mitverantwortlich sind; verschiedene Kräuter, die eine gute Entwicklung ermöglichen, sind in der Trockenzeit nicht verfügbar, während Maniok lange in die Trockenzeit hinein grün bleibt. Allerdings vermutete Toye bereits 1974, daß ein Zusammenhang zwischen der höheren Abundanz von *Zonocerus*

und der Ausbreitung der eingeführten Asteracee *Chromolaena odorata* besteht, auch wenn er keine Beweise liefern konnte.

Sekundäre Wirtspflanzen und Pharmakophagie

Zonocerus fressen auch an verschiedenen Pflanzen, die Pyrrolizidin-Alkaloide (PA) enthalten, z.B.: *Crotalaria* (Fabaceae), *Heliotropium* (Boraginaceae), *Emilia*, *Ageratum* (Asteraceae). (Zur Verbreitung von PA bei Pflanzen s. z.B. Smith & Culvenor 1980; Rizk 1991; Hartmann & Witte 1995.) Nicht an PA adaptierte Tiere (Vertebraten und Invertebraten) meiden PA-Pflanzen, denn diese sekundären Metabolite wirken als Geschmacks-Repellentien und schützen die sie produzierenden Pflanzen vor Fraß (Lit. bei Boppré 1986, 1995).

Zonocerus sind an die Nutzung von PA angepaßt, sie speichern die mit der Nahrung aufgenommenen PA und erhalten somit chemischen Schutz vor Antagonisten (Bernays *et al.* 1977b; Biller *et al.* 1994; Fischer *et al.* 1999).

PA-Pflanzen sind für *Zonocerus* – wie auch für verschiedene andere Insekten (s.u.) – weit mehr als 'lediglich' Nahrungsquellen, weil sie neben Nährstoffen auch die schützenden Sekundärstoffe bieten; damit bewirken sie im Vergleich zu anderen Futterpflanzen Fitness-Vorteile.

Obgleich die Nutzung sekundärer Pflanzenstoffe durch Insekten üblicherweise mit "Fressen" (Aufnahme von Nährstoffen) einhergeht, gibt es sog. "pharmakophage" Insekten, die direkt nach bestimmten sekundären Stoffen suchen, sie unabhängig von der Nahrungsaufnahme konsumieren und zur Erhöhung ihrer Fitness nutzen. Pharmakophagie bzgl. PA ist für verschiedene Schmetterlinge (Danainae, Arctiidae u.a.), Blattkäfer (*Gabonia*) und Chloropiden (Diptera) bekannt, die von trockenen Teilen von PA-Pflanzen genauso angelockt werden wie durch reine PA. Lepidopteren speichern die Pflanzenmetabolite zum Schutz, einige nutzen PA zudem als Vorstufen für die Biosynthese von Balzpheromonen; für *Cretonotos* spp. (Arctiidae) dienen sie sogar als Morphogene, die spezifisch und quantitativ das Größenwachstum der männlichen Duftorgane regulieren (Zusammenfassungen zur PA-Pharmakophagie bei Boppré 1986, 1990, 1995). Bei pharmakophagen Insekten bestehen also duale Insekten-Pflanzen-Beziehungen: eine, die Nahrung (mit 'primären' Wirtspflanzen) betrifft, und eine, die nicht für die Erhaltung der Lebensfunktionen essentiell ist, aber wichtig für das Überleben und die Fitness steigernd (mit 'sekundären' Wirtspflanzen). Oft haben die beiden Pflanzen'typen' keinerlei verwandtschaftliche Beziehung miteinander, deshalb sind zusätzliche Adaptationen bei den Insekten (u.a. der Rezeptoren) erforderlich.

Auch Harlekenschrecken aller Stadien und beiderlei Geschlechts werden von trockenen Teilen verschiedener PA-Pflanzen, Extrakten dieser Pflanzen sowie bestimmten reinen PA angelockt (Fischer & Boppré 1999) (Abb. 2, 3); die Insekten nehmen die PA auf und speichern sie wie mit Nahrung aufgenommene PA (s.o.). Demnach sind *Zonocerus*

pharmakophag. Sie nutzen verschiedene Pflanzen als Nährstoffquellen ("Lebensmittel-läden"; z.B. Maniok), andere, um Nährstoffe + PA zu erhalten ("Supermärkte"; z.B. *Heliotropium*), und wieder andere ausschließlich, um Sekundärstoffe zu akkumulieren ("Apotheken"; trockene Teile von PA-Pflanzen) (s.u.).

Zonocerus und *Chromolaena odorata*

Chromolaena odorata K. & R. (*Eupatorium odoratum* L.) (Asteraceae: Eupatoriae) ist eine Staude aus dem tropischen Amerika. Nach ihrer Einführung in Sri Lanka hat sie Südost-Asien invadiert und erreichte vor ca. 60 Jahren von dort aus schließlich Afrika. In ihren neuen Lebensräumen verbreitet sich *C. odorata* rapide und bildet Dickichte von 2-3 m Höhe, die einmal im Jahr während der Trockenzeit blühen; seit den 70er Jahren dominiert sie in Westafrika jegliche Flächen mit Sekundärvegetation. Sie interferiert nicht nur mit Plantagen, Weiden und Feldfrüchten, sondern verdrängt zudem die natürliche Vegetation und verhindert Sukzession; sie zerstört Biozöosen, devastiert große Gebiete und ist damit keineswegs nur ökonomisch, sondern auch ökologisch schädlich (Crutwell McFadyen 1989; Ambika & Jayachandra 1990; Goodall 1995). Die invasiven Eigenschaften dieses Unkrauts (s.u.) werden durch seinen offensichtlichen chemischen Schutz unterstützt: die neue potentielle Nahrungsquelle wird von Wirbeltieren und indigenen phytophagen Insekten völlig gemieden. [Zusammenfassende Darstellungen zu *C. odorata* z.B. bei Audru *et al.* 1988; Crutwell McFadyen (1989), Ambika & Yayachandra (1990), M. Boppré, U. Ladenburger & O.W. Fischer (unveröff.).]

Wenngleich Larven von *Zonocerus* in den Spitzen von *Chromolaena*-Pflanzen häufig Schlafgesellschaften bilden und dann sporadisch an den Blättern knabbern, ist diese Pflanze für eine normale Entwicklung der Harlekenschrecken ungeeignet (Bernays *et al.* 1975; McCaffery *et al.* 1978); ausschließlich mit *Chromolaena* gefütterte Larven entwickeln sich im Vergleich zu anderer Nahrung anfangs nicht nur langsamer, sondern häuten sich auch asynchron und haben letztlich eine 100 %ige Mortalität.

Es stellt sich die Schlüsselfrage: Weshalb wird *Zonocerus* bevorzugt dort zum Schädling wo das eingeführte Unkraut vorkommt bzw.: wenn *Chromolaena* als Nährpflanze inadequat ist, wie kann sie dann für die höheren Populationsdichten verantwortlich sein?

Auch Blüten von *Chromolaena* sind zur Ernährung ungeeignet (Chapman *et al.* 1986), obgleich sie sehr attraktiv sind und in großen Mengen von allen Stadien der Harlekenschrecken konsumiert werden (Modder 1984, 1986). Die Insekten fressen von *C. odorata* jedoch nicht die gesamten Blütenstände (was sie bei anderen Asteraceen durchaus tun): junge Larven verzehren die Stigmata (Abb. 4A), ältere Larven und Adulte höhlen die zusammengesetzten Infloreszenzen aus und konsumieren bevorzugt die Ovarien (Abb. 4B,C).

Biller *et al.* (1994) stellten detaillierte chemische Untersuchungen an und zeigten, daß *C.*

odorata ein Gemisch aus mehreren PA produziert (vgl. Abb. 5), die alle als N-oxide vorliegen, und daß *Z. variegatus* PA aus *Chromolaena* speichern und in die Eigelege inkorporiert. Die höchsten PA-Konzentrationen treten bei *C. odorata* in Wurzeln und in reifen Blüten auf, wobei die Ovarien die größten PA-Mengen enthalten. Das Blattwerk ist allerdings PA-frei! Während für die generelle Ungenießbarkeit von *Chromolaena* andere Sekundärstoffe als PA verantwortlich sein müssen, sind *Chromolaena*-Blüten wegen ihres Gehalts an PA attraktiv.

Das lange bestehende Rätsel der Koinzidenz der Verbreitung von *Chromolaena* und der erhöhten Abundanz der Harlekenschrecken wird durch folgende Hypothese geklärt (vgl. Boppré 1991): Die Beziehung von *Zonocerus* zu *Chromolaena* ist Nahrungs-unabhängig, liefert ihnen jedoch PA. Diese Sekundärstoffe werden gespeichert und schützen die Insekten und insbesondere die lange diapausierenden Eier vor Antagonisten. Damit ist die biologische Fitness und die Abundanz bestimmter (d.h. der Trockenzeit-) Populationen erhöht. Ohne *Chromolaena* – d.h. vor ihrer Einschleppung bzw. in Gebieten wo sie (noch) fehlt oder in der Regenzeit, wenn *Chromolaena* nicht blüht – waren und sind PA eine limitierende Ressource, welche den Fortpflanzungserfolg der Harlekenschrecken begrenzt (vgl. Abb. 6).

Management von Schadpopulationen von *Zonocerus*

Der Peststatus von *Zonocerus variegatus* in West Afrika

In der neueren Literatur werden Harlekenschrecken als ernsthafte Schädlinge bezeichnet ["Es besteht Einigkeit unter Entomologen, daß sich das Insekt in den letzten 15-20 Jahren zumindest in einigen Ländern von einem sporadischen, generell unbedeutenden Schädling zu einem regelmäßigen großen Problem gewandelt hat." Chapman *et al.* 1986.], allerdings fehlen bis heute objektive Daten über das wirkliche Ausmaß ihrer Schädlichkeit (vgl. z.B. Baumgart 1994), obgleich verschiedentlich die Notwendigkeit einer Evaluation des Peststatus als Basis für Kontrollmaßnahmen angemahnt wurde (z.B. Toye 1982). Eine kürzlich durchgeführte Umfrage von J.A. Timbilla (unveröff.) bei Institutionen in 36 afrikanischen Staaten hat kaum Datenrücklauf ergeben, weder zur Schädlichkeit noch zum bislang betriebenen Bekämpfungsaufwand.

Die Gewinnung verlässlicher Daten für Prognosen, aber auch zu ökonomischen Verlusten und zu weiteren Schäden wie der Übertragung bakterieller (CBB) und viröser (OMV) Krankheiten durch *Zonocerus* (Terry 1978; Givord & Den Boer 1980; Nkouka *et al.* 1981), ist wohl deshalb so schwierig, weil *Zonocerus* nicht nur polyphag ist, sondern üblicherweise Futterpflanzen-Wechsel benötigt (s.o.); in der Konsequenz können in einem Feld hohe Dichten gefunden werden ohne daß ein ernster Schaden entsteht, weil die Heuschrecken es verlassen, bevor das Nahrungsangebot völlig konsumiert ist; der ökonomische Schaden ist oft geringer als es der Augenschein zunächst erwarten läßt. Wir

kennen keinen anderen potentiellen Schädling mit einer solchen Eigenschaft. Ortsveränderungen in Beziehung zu Futterpflanzenwechsel wurden auch von Nwana (1984) berichtet, der zudem fand, daß die Insekten in gejäteten Feldern kürzer verbleiben als in verunkrauteten – vermutlich wegen der fehlenden Diversität im Nahrungsangebot.

Obgleich die Frage nach der Rechtfertigung von Bekämpfungsmaßnahmen und ihrer Intensität somit nicht generell beantwortet werden kann, gibt es viele Situationen, die ein Management von *Zonocerus* zweifelsfrei erforderlich machen; z.B. entstehen im Gemüseanbau meist 100%ige Verluste. Man benötigt für Harlekenschrecken ein Pestmanagement-Konzept, welches auf lokale Bedingungen sowohl bzgl. der Abundanz der Heuschrecken als auch der Verfügbarkeit von Bekämpfungsmitteln angepaßt werden kann. Großräumig sind prophylaktische Maßnahmen auf der Ebene von Dorfgemeinschaften erforderlich (s.u.).

Gegenwärtige Mittel und Konzepte zur Kontrolle von *Zonocerus*

Gegen *Zonocerus* sind viele konventionelle Methoden der Kontrolle anwendbar, denn Harlekenschrecken reagieren empfindlich auf verschiedene Insektizide wie z.B. BHC und Fenitrothion (z.B. Anonymos 1977; Oyidi 1984), aber auch auf einige Chitinsynthese-Inhibitoren und auf Naturstoffe wie Dennetia-Öl (Iwuala *et al.* 1981) und Neem (z.B. Olaifa & Adenuga 1988; Baumgart 1994).

Noch immer ist teures und umweltschädigendes Spritzen von Insektiziden verbreitet, obgleich IPM-Ansätze seit langem gefordert werden (Anonymos 1977; Page & Richards 1977; Toye 1982). Der Ansatz von Modder (1986) umfaßt vor allem mechanische Exposition von Gelegen, Spritzen von aggregierenden Larven und Ködern von Larven und Imagines mit Blüten von *Chromolaena*. Dieses Konzept erscheint auf den ersten Blick akzeptabel, jedoch geht es von der Annahme aus, daß *Chromolaena* keinen Effekt auf die Populationsdichten von *Zonocerus* hat, und Modder empfiehlt sogar, *Chromolaena* zu schützen, um die Heuschrecken von ökonomisch bedeutenden Pflanzen fernzuhalten. Dabei übersieht Modder allerdings zum einen, daß Harlekenschrecken nicht auf *Chromolaena* verbleiben (sie benötigen ja auch Nahrung), zum anderen verursacht *Chromolaena* enorme ökonomische wie ökologische Schäden (s.o.). Des Weiteren ist das Ködern mit *Chromolaena*-Blüten nur in Ausnahmefällen praktikabel, denn sie stehen nur dann zum Einsatz als Köder zur Verfügung, wenn sie mit ganzen Landstrichen voller *Chromolaena*-Blüten in Konkurrenz stehen.

Management von *Zonocerus* über PA-Pharmakophagie

Das chemoökologische Wissen um die pharmakophage Beziehung von *Zonocerus* zu PA-enthaltenden Pflanzen und insbesondere die attraktive und phagostimulierende Potenz von PA kann zur Entwicklung von Ködern zum Einsatz im Rahmen von kostengünstigen und umweltverträglichen IPM-Maßnahmen genutzt werden (vgl. Boppré *et al.* 1984; Boppré 1991; Boppré & Fischer 1993, 1994; Fischer & Boppré 1997).

Mit PA-Quellen stehen erstmals natürliche Köder für eine Heuschrecke zur Verfügung, die zudem alle Stadien und beide Geschlechter anlockt. Sie können zur Überwachung wie zur Bekämpfung eingesetzt werden. Sich am Köder einfindende Harlekenschrecken können mechanisch, chemisch oder mit Pathogenen abgetötet werden.

Da PA neben der lockenden auch eine Fraß-stimulierende Wirkung haben, können leicht Attraktizide hergestellt werden – sowohl solche mit Kontaktgiften als auch solche mit Fraßgiften. Mit verschiedensten Typen von PA-Ködern (s. Tabelle 1) und diversen Insektiziden besteht eine Vielzahl von Kombinationsmöglichkeiten, die eine für die jeweiligen Rahmenbedingungen maßgeschneiderte Strategie ermöglichen. In jedem Fall wird das Insektizid nicht zu den Schädlingen gebracht, sondern die Schädlinge zum Insektizid; der damit gegebene sparsame Einsatz von Insektiziden ist sowohl umweltfreundlich als auch kostengünstig.

Die Konzentrierung von *Zonocerus* an PA-Ködern kann durch optische Reize verstärkt werden. Lineare vertikale Muster locken Harlekenschrecken an (vgl. Kaufmann 1965), und an einer frei stehenden Stange befestigte PA-Köder wirken stärker als solche, die am Boden plaziert sind.

Eine mögliche Nebenwirkung des Einsatzes von PA-Attraktiziden ist, daß Nicht-zielorganismen (andere PA-pharmakophage Insekten, insbesondere Bärenspinner (Arctiidae) und Monarchfalter (Danainae)) angelockt werden. Abgesehen davon, daß sie in Schadgebieten von *Zonocerus* üblicherweise sehr selten sind, können sie mit einfachen Mitteln mechanisch von den Ködern abgehalten werden.

In jüngster Zeit wurden gute Erfolge mit *Metarhizium flavoviride* (Douro-Kpindou *et al.* 1995) erzielt, und es lohnt bestimmt, weitere Mycoinsektizide zu testen. Die Kombination von PA-Köder + Pilz reduziert die Aufwandmenge und die erheblichen Ausbringungskosten, zudem reicht eine Infektion von Teilen einer Population aus, da bei diesen in mehreren Stadien aggregierenden Heuschrecken *Metarhizium*-tragende Individuen das Pathogen unter Artgenossen verbreiten (vgl. Thomas *et al.* 1995). Schließlich kann in einer Köderstation ein Pilzpräparat UV-geschützt und damit länger vital gehalten werden.

Tabelle 1 gibt eine Übersicht über die Möglichkeiten, aus PA-Pflanzen Köder für *Zonocerus* herzustellen. Einfache Köder können von Bauern vor Ort selbst gewonnen werden, während andere eine technische Ausstattung erfordern, die allerdings z.B. in überregionalen Pflanzenschutzprojekten leicht und ohne großen finanziellen Aufwand implementierbar ist.

Prophylaxe statt Therapie

Betrachtet man die Kleinflächigkeit der Parzellen der einzelnen Familien in Westafrika und die 'Unstetigkeit' der Harlekenschrecken, dann macht Management nur auf der Basis von Dorfgemeinschaften Sinn. Besonders in den zahlreichen Dauerschadgebieten sollten Köder prophylaktisch eingesetzt werden, um Populationen generell zu reduzieren und

unter der wirtschaftlichen Schadensschwelle zu halten.

Besonderheiten des Köderns mit PA

Beim Einsatz von Ködern (z.B. beim Monitoring mit Nahrungs- oder Pheromon-Ködern) besteht immer Konkurrenz zwischen künstlichen und natürlichen Lockstoffquellen, was die Fängigkeit eines Köders relativiert. Im Falle von PA-Ködern ist zusätzlich zu berücksichtigen, daß PA keine prinzipiellen Voraussetzungen zur Erhaltung der Lebensfunktionen oder zur Fortpflanzung sind, sondern daß diese Sekundärstoffe ergänzend genutzt werden, zur Erhöhung der Chance zum *Überleben*. Daher ist die Motivation der Insekten, nach PA zu suchen, gegenüber normalem Freiß- oder Sexualverhalten eher sekundär, und *Zonocerus* reagiert weniger 'automatisch' als beispielsweise ein Nachtfalter-Männchen auf weibliche Sexuallockstoffe. Eine sofortige Reaktion auf PA-Köder kann also nicht notwendigerweise erwartet werden. Auch deshalb sind PA-Köder weniger zum schnellen Abschöpfen einer Population geeignet, als für Monitoring und längerfristiges Populationsmanagement.

Zonocerus nehmen PA mit ihren gustatorischen (Kontakt-chemo-)Rezeptoren auf den Mundwerkzeugen wahr; die PA wirken dann als Phagostimulantien. (In diesem Zusammenhang ist interessant, daß *Zonocerus* in Kombination mit dem 'guten Geschmack' der PA höhere Insektizid-Dosen akzeptieren, also die repellierenden Eigenschaften von Pestiziden reduziert sind.) Auf Distanz können die Heuschrecken – wie auch andere Insekten – jedoch zwischen unverletzten, lebenden PA-Pflanzen und PA-freien Pflanzen nicht unterscheiden. Die Ursache hierfür liegt darin, daß in lebendem Pflanzen-Gewebe PA in Zellvakuolen eingeschlossen sind und somit olfaktorisch nicht detektiert werden können. Zudem sind PA große Moleküle mit sehr geringer Volatilität. Das ist kein Widerspruch dazu, daß Insekten von trockenen Pflanzen wie von reinen PA angelockt werden, denn wenn Pflanzen mechanisch beschädigt sind (z.B. durch Phytophage) oder wenn sie vertrocknen oder welken, zerfallen die PA unter atmosphärischen Bedingungen in eine Vielzahl von Derivaten, von denen einige hoch volatil sind und nun durch olfaktorische Rezeptoren auf der Insekten-Antenne wahrgenommen werden können. Ein erster wichtiger Schritt bei der Derivatisierung ist die Hydrolyse; daher kann die Attraktivität von trockenem Pflanzenmaterial durch Befeuchten erhöht werden. Auch kann die identische Verhaltensreaktion von *Zonocerus* auf verschiedene PA-Quellen, die unterschiedliche PA beinhalten durch die Existenz eines gemeinsamen volatilen Derivats erklärt werden. (Details zum "PA-Duft" s. M. Boppré *et al.* in Vorb.)

Allgemeine Erkenntnisse

Die komplexe "Geschichte" der Chemoökologie der Harlekenschrecken demonstriert nicht nur, daß grundlegendes Verständnis chemoökologischer Beziehungen zu umweltverträg-

lichen Management-Maßnahmen führen kann, sondern liefert eine Reihe von Fakten, deren Bedeutung weit über die Heuschreckenproblematik hinausgeht und die in vielen anderen Situationen des Umweltmanagements zu berücksichtigen sind:

- Pflanzliche Sekundärstoffe ohne Nährwert, die unabhängig von Nahrung aufgenommen werden (können), können die Fitness von Insekten erhöhen und ihre Populationsdynamik beeinflussen.
- Pflanzliche Sekundärstoffe bzw. Nicht-Futterpflanzen können Schlüssel für Management liefern.
- Was eine Pflanze für ein adaptiertes Insekt attraktiv macht, d.h. die Fernorientierung ermöglicht, sind nicht notwendigerweise extrahierbare Inhaltsstoffe, sondern können Derivate sein, die bei natürlicher Degradation von Pflanzen in winzigen Mengen entstehen.
- Pflanzliche Sekundärstoffe können innerhalb eines Pflanzenindividuums eine unvorhersehbare Verteilung aufweisen.
- Der 'obligate' Wirtswechsel der Harlekenschrecken stellt einen ganz anderen Ernährungstyp dar als der regelmäßige Wechsel von Wirtspflanzen wie er z.B. für viele Aphiden bekannt ist.
- Insekten können 'doppelte' Beziehungen zu Pflanzen entwickelt haben, wobei die betreffenden Taxa weder miteinander verwandt sind noch chemische Gemeinsamkeiten aufweisen und wofür voneinander unabhängige Anpassungen erforderlich sind.
- Zu der bekannten Tatsache, daß gebietsfremde Pflanzen oft indigene Floren verändern bzw. Biozönosen zerstören können, kommt die Erkenntnis hinzu, daß durch ihre Präsenz nicht nur mittelbar, sondern auch unmittelbar indigene Tiere betroffen sein können. (Entsprechendes gilt auch für gebietsfremde Tierarten.)

Eine nach Afrika eingeführte Nutzpflanze (Maniok) mit hoher Resistenz gegen Heuschrecken (Schaefer 1978) ist heute mitverantwortlich für hohe Populationsdichten von Harlekenschrecken in der Trockenzeit, und diese Populationen werden von einer weiteren eingeführten Pflanze (*Chromolaena*), die für sie keinen Nährwert hat ihnen jedoch Schutzstoffe liefert, gefördert. Dieser Fall erläutert eindrucksvoll die Risiken bei der Einfuhr exotischer Pflanzen in (Agro-)Ökosysteme.

- Viele der gemeinhin als "Unkräuter" bezeichneten Pflanzen sind für den wirtschaftenden Menschen lästig oder mindern seine Profite, allerdings sind sie dennoch wesentliche Elemente von Ökosystemen. Es hat daher seine volle Berechtigung, sie korrekter als "Beikräuter" oder "Begleitflorenelemente" zu bezeichnen. Dabei darf allerdings nicht vergessen werden, daß es tatsächlich Populationen bestimmter Pflanzen gibt, die ökologische Schäden anrichten und für die die genannten neuen Begriffe nur Hohn sein können. Insbesondere für bestimmte gebietsfremde Arten muß der Begriff Unkraut erhalten bleiben oder ein neuer Terminus eingeführt werden. Hierzulande kennen wir glücklicherweise nur relativ wenige solcher wirklichen Unkräuter (Ind. Springkraut,

Japanknöterich u.a.), in anderen Ländern und insbesondere in den Tropen ist die Problematik ungleich gravierender.

- Pharmakophagie ist nicht auf die Nutzung von Pyrrolizidin-Alkaloiden beschränkt, und es ist damit zu rechnen, daß weitere Naturstoffe gefunden (und für das Pestmanagement nutzbar gemacht) werden, die keinen unmittelbaren Bezug zur Ernährung haben. Derzeit werden bereits bestimmte Terpene zum Ködern von Fruchtfliegen-Männchen eingesetzt (z.B. Cunningham *et al.* 1990).

Danksagung

Unsere Studien an Harlekenschrecken wurden weitgehend im Projekt "Integrated Biological Control of Grasshoppers and Locusts" der Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit (GTZ) aus Mitteln des Bundesministeriums für wirtschaftliche Zusammenarbeit und Entwicklung gefördert. Hierfür wie für die Unterstützung durch das FAO Regional Office in Ghana sind wir dankbar.

Literatur

- Ambika SR, Jayachandra (1990) The problem of *Chromolaena* weed. *Chromolaena odorata* Newsletter # 3, 1-6.
- Anonymous (1977) Control of *Zonocerus variegatus* (L.) in Nigeria. Final report and recommendations. (ODM Res. Scheme R 2727) GB-London: Centre for Overseas Pest Research.
- Audru J, Berekoutou M, Deat M, Wispelaere G de, Dufour F, Kintz D, Masson A le, Menozzi PH (1988) L'Herbe du Laos. Etude et Synthesis de l'I.E.M.V.T. **28**. F-Maisons-Alfort: I.E.M.V.T.
- Baumgart M (1994) Untersuchungen zur Wirkung von Öl und anderen Produkten aus den Samen des Niembaumes (*Azadirachta indica* A. Juss.) auf die Stinkheuschrecke *Zonocerus variegatus* L. (Orthoptera: Pyrgomorphidae) in Benin. D-Aachen: Verlag Shaker.
- Bernays EA, Chapman RF, Cook AG, McVeigh LJ, Page WW (1975) Food plants in the survival and development of *Zonocerus variegatus* (L.). *Acrida* **4**, 33-45.
- Bernays EA, Chapman RF, Leather EM, McCaffery AR (1977a) The relationship of *Zonocerus variegatus* (L.) (Acridoidea: Pyrgomorphidae) with cassava (*Manihot esculenta*). *Bull. ent. Res.* **67**, 391-404.
- Bernays EA, Edgar JA, Rothschild M (1977b) Pyrrolizidine alkaloids sequestered and stored by the aposematic grasshopper, *Zonocerus variegatus*. *J. Zool. (Lond.)* **182**, 85-87.
- Billier A, Boppré M, Witte L, Hartmann T (1994): Pyrrolizidine alkaloids in *Chromolaena odorata*. Chemical and chemoecological aspects. *Phytochemistry* **35**, 615-619.
- Boppré M (1986): Insects pharmacophagously utilizing secondary plant substances (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 (1991): A non-nutritional relationship of *Zonocerus* (Orthoptera) to *Chromolaena* (Asteraceae) and general implications for weed management. Pp 153-157 in Muniappan R, Ferrar R (eds) *Ecology and Management of Chromolaena odorata*; Proc 2nd Int. Workshop on Biological Control of *Chromolaena odorata*. (BIOTROP Special Publ No 44.) Bogor, Indonesia: ORSTOM and SEAMEO BIOTROP.

- Boppré M (1995): Pharmakophagie: Drogen, Sex und Schmetterlinge. *Biologie in unserer Zeit* **25**, 8-17.
- Boppré M, Seibt U, Wickler W (1984) Pharmacophagy in grasshoppers? *Zonocerus* being attracted to and ingesting pure pyrrolizidine alkaloids. *Entomol. exp. & appl.* **35**, 713-714.
- Boppré M, Fischer OWF (1993) *Zonocerus* e *Chromolaena* en Afrique de l'Quest. Une approche chimioecologique de lutte biologique. *Sahel PV Info* (Bamako, Mali) # **56**, 7-21.
- Boppré M, Fischer OWF (1994) *Zonocerus* and *Chromolaena* in West Africa. A chemoeological approach towards pest management. Pp 107-126 in Krall S, Wilps H (eds) *New Trends in Locust Control*. D-Eschborn: GTZ.
- Chapman RF (1962) The ecology and distribution of grasshoppers in Ghana. *Proc. Zool. Soc. Lond.* **139**: 1-66.
- Chapman RF (1985) The paradoxial biology of a West African grasshopper. *Proc. R. Entomol. Soc. Queensland* **13**, 51-54.
- Chapman RF, Page WW (1979) Factors affecting mortality of the grasshopper, *Zonocerus variegatus*, in southern Nigeria. *J. Anim. Ecol.* **48**, 271-288.
- Chapman RF, Page WW, McCaffery AR (1986) Bionomics of the variegated grasshopper (*Zonocerus variegatus*) in West and Central Africa. *Annu. Rev. Entomol.* **31**, 479-505.
- Chiffaud J, Mestre J (1990) Le criquet puant *Zonocerus variegatus* (Linné, 1758). F-Paris: CIRAD.
- Crutwell McFadyen RE (1989) Siam weed: a new threat to Australia's north. *Plant Prot. Quart.* **4**, 3-7.
- Cunningham RT, Kobayashi RM, Miyashita DH (1990) The male lures of tephritid fruit flies. Pp 255-267 in Ridgway RL, Silverstein RM, Inscoe MN (eds) *Behavior-modifying Chemicals for Insect Management. Practical Applications of Sex Pheromones and Other Attractants*. New York, Basel: Marcel Dekker.
- Douro-Kpindou O-K, Godonou I, Houssou A, Lomer CJ, Shah PA (1995) Control of *Zonocerus variegatus* by ultra-low volume application of an oil formulation of *Metarhizium flavoviride* conidia. *Biocontrol Sci. Technol.* **5**, 131-139.
- FAO (1990) Groupe de travail sur le *Zonocerus*. *Compte Rendu de la Réunion*, Rome, 31 mai - 1 juin 1990.
- Fischer OW, Boppré M (1997) *Zonocerus* and *Chromolaena* in West Africa. A chemoeological approach towards pest management. Pp 265-279 in Krall S, Peveling R, Ba Diallo D (eds) *New Strategies in Locust Control*. CH-Basel: Birkhäuser Verlag.
- Fischer OW, Boppré M (1999) Attraction of *Zonocerus variegatus* (Orthoptera: Pyrgomorphidae) to *Chromolaena odorata* (Asteraceae) and other sources of pyrrolizidine alkaloids. In Vorb.
- Fischer OW, Biller A, Boppré M, Hartmann T (1999) Sequestration of PAs by *Zonocerus variegatus*. In Vorb.
- Givord L, Den Boer L (1980) Insect transmission of okra mosaic virus in the Ivory Coast. *Ann. appl. Biol.* **94**, 235-241.
- Goodall J (1995) *Chromolaena*: what hope for Southern Africa? *Plant Prot News* **39**: 2-5
- Gregorio R, Leonide JC (1980) Un nouveau cas de phoride parasite d'orthopteres adultes. *Bull. Soc. Entomol. France* **85**, 103-105.
- Hartmann T, Witte L (1995) Chemistry, biology and chemoeology of the pyrrolizidine alkaloids. Pp 155-233 in Pelletier SW (ed.) *Alkaloids: Chemical and Biological Perspectives*. Vol 9. GB-Oxford: Pergamon Press.
- Idowu A.B (1997) The defensive mechanism of *Zonocerus variegatus* (L.) (Orthoptera Pyrgomorphidae) against potential predators. *J. Afr. Zool.* **111**: 199-203.
- Iheagwam EU (1979) Host plant effects on fecundity and adult survival of *Zonocerus variegatus* L. *Rev. Zool. Afr.* **93**, 760-765.

- Iwuala MOE, Osisiogu IUW, Agbakwuru EOP (1981) Dennettia oil, a potential new insecticide: tests with adults and nymphs of *Periplaneta americana* and *Zonocerus variegatus*. J. Econ. Entomol. **74**, 249-252.
- Kaufmann T (1965) Observations on aggregation, migration, and feeding habits of *Zonocerus variegatus* in Ghana (Orthoptera: Acrididae). Ann. Entomol. Soc. Am. **58**, 426-436.
- Matanmi BA (1979) *Mermis* sp. (Nematoda: Mermithidae) as a parasite of *Zonocerus variegatus* Linnaeus (Orthoptera: Pyrgomorphidae). Ife J. Agric. **1**, 150-161.
- McCaffery AR, Cook AG, Page WW, Perfect TJ (1978) Utilisation of food by *Zonocerus variegatus* (L.) (Orthoptera: Pyrgomorphidae). Bull. ent. Res. **68**, 589-606.
- McCaffery AR (1982) A difference in the acceptability of excised and growing cassava leaves to *Zonocerus variegatus*. Entomol. exp. & appl. **32**, 111-115.
- Modder WWD (1984) The attraction of *Zonocerus variegatus* (L.) (Orthoptera: Pyrgomorphidae) to the weed *Chromolaena odorata* and associated feeding behaviour. Bull. ent. Res. **74**, 239-247.
- Modder WWD (1986) An integrated pest management strategy for the African grasshopper *Zonocerus variegatus*. Nigerian Field **51**, 41-52.
- Nkouka N, Onore G, Fabres G (1981) Éléments d'un inventaire de l'entomofaune phytophage du manioc en vue de l'identification des insectes vecteurs de la bactériose vasculaire. Cahiers O.R.S.T.O.M. sér Biol **44**, 9-10.
- Nwana IE (1984) The dispersal of the variegated grasshopper, *Zonocerus variegatus* (Linnaeus)(Orthoptera, Acridoidea, Pyrgomorphidae), in open fields and cultivated farms. Insect Sci. Appl. **5**, 273-278.
- Olaifa JI, Adenuga AO (1988) Neem products for protecting field cassava from grasshopper damage. Insect Sci. Appl. **9**, 267-270.
- Oyidi O (1984) A preliminary note on laboratory and field tests of some insecticides against *Zonocerus variegatus* in northern Nigeria. Sumaru J. Agric. Res. **2**, 75-85.
- Page WW (1978) The biology and control of the grasshopper *Zonocerus variegatus*. PANS **24**, 270-277.
- Page WW, Richards P (1977) Agricultural pest control by community action: the case of the variegated grasshopper in southern Nigeria. Afr. Environm. **2**: 127-141.
- Rizk A-FM (ed.) (1991) Naturally Occurring Pyrrolizidine Alkaloids. Boca Raton/CA: CRC Press.
- Schaefers GA (1978) Grasshoppers (*Zonocerus* spp.) on cassava in Africa. Pp 221-226 in Brekelbaum T, Bellotti A, Lozano JC (eds) Proc Cassava Protection Workshop. Cali, Colombia: Centro Internacional de Agricultura Tropical.
- Smith LW, Culvenor CCJ (1980) Plant sources of hepatotoxic pyrrolizidine alkaloids. J. nat. Prod. **44**, 129-152.
- Terry ER (1978) Cassava bacterial diseases. Pp 75-84 in Brekelbaum T, Bellotti A, Lozano JC (eds) Proc Cassava Protection Workshop. Cali, Colombia: Centro Internacional de Agricultura Tropical.
- Thomas MB, Wood SN, Lomer CJ (1995) Biological control of locusts and grasshoppers using a fungal pathogen: the importance of secondary cycling. Proc. R. Soc. Lond. **B 259**, 265-270.
- Toye SA (1974) Feeding and locomotory activities of *Zonocerus variegatus* (L.) (Orthoptera, Acridoidea). Rev. Zool. afr. **88**, 205-212.
- Toye SA (1982) Studies on the biology of the grasshopper pest *Zonocerus variegatus* (L.) (Orthoptera: Pyrgomorphidae) in Nigeria: 1911-1981. Insect Sci. Appl. **3**, 1-7.
- Wickler W, Seibt U (1985) Reproductive behaviour in *Zonocerus elegans* (Orthoptera: Pyrgomorphidae) with special reference to nuptial gift guarding. Z. Tierpsychol. **69**, 203-223.

Tabelle 1

Möglichkeiten der Herstellung von Ködern für *Zonocerus variegatus* aus Pflanzen, die Pyrrolizidin-Alkaloide enthalten

Ködermaterial	Vor- und Nachteile
Mechanisch verletzte Blätter PA-haltiger Pflanzen (z.B. <i>Heliotropium</i> , <i>Crotalaria</i> , u.a).	Leicht und das ganze Jahr über verfügbar. Attraktivität läßt nach einigen Tagen nach, kann durch Befeuchten wiedererlangt werden.
Getrocknete, kleingehackte und angefeuchtete Wurzeln von PA-Pflanzen (z.B. <i>Heliotropium</i> , <i>Chromolaena</i> , u.a).	Leicht und das ganze Jahr über verfügbar; attraktiv über mehrere Wochen, wenn sie trocken gelagert werden. Attraktivität kann durch Befeuchten auch nach Jahren wiedererlangt werden.
Methanolische Roh-Extrakte von PA-Pflanzen ^{1,2,3} .	Mit einfachster Laborausstattung herzustellen; standardisierbar, Haltbarkeit mehrere Jahre.
Gereinigte Extrakte von PA-Pflanzen ^{1,2,3} .	Mit einfacher Laborausstattung herzustellen; standardisierbar, Haltbarkeit mehrere Jahre.
Reine PA ^{1,2,3,4} (z.B. Heliotrin, Monocrotalin, Axillarin, Retrorsin) aus Pflanzen extrahiert.	Mit professioneller Laborausstattung herzustellen; standardisierbar, Haltbarkeit mehrere Jahre.

¹ Appliziert auf Karton, Filterpapier, Schwammtüchern o.ä. Materialien

² Kombination mit oral wirkenden Insektiziden ist möglich, wäre jedoch Verschwendung

³ Auch von Arten, die nicht im Lebensraum von *Zonocerus* vorkommen

⁴ Obgleich in Pflanzen PA meist als N-Oxide vorkommen, sind die entsprechenden freien Basen lockwirksam

Abbildungslegenden

Abb. 1 Fraßschäden von *Zonocerus variegatus* an *Manihot esculenta*, *Gmelina arborea* und Kohl

Abb. 2 Von mit Pyrrolizidin-Alkaloiden imprägniertem Filterpapier bzw. einer Schale mit reinen PA angelockte Larven von *Zonocerus variegatus*

Abb. 3 *Zonocerus elegans* beim Konsumieren eines mit Pyrrolizidin-Alkaloiden imprägnierten Glasfaser-Filters

Abb. 4 Larven von *Zonocerus variegatus* beim Abfressen der Stigmata von Blüten von *Chromolaena odorata* (A) und von älteren Harlekenschrecken augehöhlte Blütenstände von *C. odorata* (B, C)

Abb. 5 Strukturen der häufigsten in *Chromolaena odorata* gefundenen Pyrrolizidin-Alkaloide und ihre Verteilung in verschiedenen Organen

Abb. 6 Die Populationsdichten von *Zonocerus variegatus* sind in der Trockenzeit (November bis Februar) höher als in der Regenzeit (April - September), offenbar wegen der Blüte von *Chromolaena odorata* und der damit gegebenen Möglichkeit, in großen Mengen Pyrrolizidin-Alkaloide zum Schutz aufzunehmen