

urheberrechtlich geschütztes Material
nur zum persönlichen Gebrauch
auf A4 verkleinertes Format

MICHAEL BOPPRÉ

TROPISCHE BÄRENSPINNER

SCHÖN, ÜBERAUS VIELFÄLTIG UND ÄUßERST LEHRREICH

pp 50–59 in Feest C, Kron C (Hrsg.) (2015) Regenwald. D-Darmstadt: Theiss
ISBN 978-3-8062-2799-4

siehe www.lokschuppen.de

Prof. Dr. Michael Boppré
Albert-Ludwigs-Universität
Professur für Forstzoologie
und Entomologie
D-79085 FREIBURG i.Br.
boppre@fzi.uni-freiburg.de



„Drogenfresser“: Bärenspinner bei der pharmakophagen Aufnahme von „giftigen“ Pyrrolizidin-Alkaloiden (PA) von Pflanzenködern und Schalen mit reinen PA

Viele Arctiinae und andere Insekten nehmen unabhängig vom Nahrungserwerb PA auf und können daher mit getrockneten Pflanzen bestimmter Arten geködert werden.

Die Falter spucken mit ihrem Rüssel Flüssigkeit auf das Substrat (Foto unten rechts), lösen damit die PA und saugen sie anschließend auf. Die attraktiven Pflanzen enthalten weitere Sekundärstoffe, aber die Tatsache, dass Falter von reinen PA in Schalen angelockt werden, beweist, dass sie einzig auf PA aus sind.

TROPISCHE BÄRENSPINNER

SCHÖN, ÜBERAUS VIELFÄLTIG UND ÄUSSERST LEHRREICH

MICHAEL BOPPRÉ

Viele Bärenspinner gehören zu den schönen Nachtfaltern, farbenfroh, oft mit schillernden Flügel- und Körperpartien oder fast kunstvoll anmutenden Mustern. Auch für die Wissenschaft sind sie äußerst interessant: Viele nutzen pflanzliche Gifte zum Schutz vor Feinden, ahmen wehrhafte Insekten nach, besitzen höchst differenzierte Duftorgane, nutzen Duftstoffe als chemische Sprache oder produzieren Töne. Man weiß all das, obgleich bislang nur wenige der allein in der Neotropis wohl mehr als 6000 Arten umfassenden Unterfamilie der Schmetterlinge (Lepidoptera) in einigen Details studiert worden sind – aber die meisten Geheimnisse sind wohl noch zu lüften. In diesem „Werkstattbericht“ geht es um neue Befunde und offene Fragen im Kontext grundsätzlicher Erkenntnisse, aber auch um Beschränkungen und Herausforderungen bei der praktischen Arbeit mit tropischen Insekten.

Bärenspinner (Arctiinae) überhaupt zu finden ist wegen ihrer nächtlichen Lebensweise nicht leicht – es sind Motten im umgangssprachlichen Sinn. Wenn man Motten sucht, bedient man sich üblicherweise des nächtlichen Lichtfangs. Damit kann man zwar nur wenig über ihre Biologie und Ökologie erfahren, aber man bekommt zumindest eine Vorstellung davon, welche Spezies in einem Habitat vorkommen. Jedoch: Viele Arten kommen nie zu künstlichen Lichtquellen. In den Tropen sind zwar zahlreiche Arten tagaktiv, aber sie fliegen nicht einfach umher wie unsere heimischen Tagfalter – und auch von denen sieht man ja längst nicht alle.

Wir ködern Bärenspinner zudem mit speziellen trockenen Pflanzen und Pflanzenextrakten. Mit dieser Methode finden wir zwar auch nur einen Teil der

Arten, aber wir können mit Lichtfang gewonnene Inventuren ergänzen und vor allem direkt und indirekt einiges über ihre Biologie lernen. Biologische Vielfalt (Biodiversität) meint ja nicht alleine Diversität an Arten, sondern auch an Funktionen!

PHARMAKOPHAGIE

Bereits vor mehr als 100 Jahren fielen Charles Morris Woodford auf den Solomon Inseln im Pazifik Schwärme von Tagfaltern auf, die sich an den vertrockneten Blättern eines abgebrochenen Astes eines *Tournefortia*-Baumes versammelten. Er schrieb in seinem Buch *A Naturalist Among the Head-Hunters* (1890): „... in ihrem Eifer, die besondere Süße – oder was auch immer die Blätter enthalten – zu extrahieren, scheinen sie fast verrückt zu werden“. Solch absonderliches Verhalten – Falter erwartet man schließlich an Blüten und nicht an trockenen Pflanzen – wurde einige weitere Male beobachtet, aber es dauerte bis in die 1970er Jahre bis man verstand, was es damit auf sich hat: Bestimmte Schmetterlinge nutzen Pyrrolizidin-Alkaloide (PA = 1,2-Dehydro-Pyrrolizidin-Esteralkaloide); diese zählen zu den sogenannten sekundären Pflanzenstoffen, die Pflanzen unter anderem zum Schutz vor Pflanzenfressern bilden. PA finden sich zwar auch in lebenden Geweben, sind dort aber in den Zellvakuolen eingeschlossen und werden erst beim Trocknen, wenn die Zellen aufbrechen, für die Falter wahrnehmbar und für ihre saugenden Mundwerkzeugen zugänglich.

Von sehr wenigen Ausnahmen abgesehen haben solche PA-Quellen für Falter nichts mit den Wirtspflanzen ihrer Raupen zu tun. Vielmehr ist eine doppelte Evolution von Insekten-Pflanzen-

Beziehungen festzustellen: Einerseits finden sich Anpassungen bezüglich der Ernährung der Raupen und andererseits im Hinblick auf die Nutzung von PA durch Falter. Hinzu kommt die Ernährung der Falter mit Blütennektar, allerdings ist hier keine hohe Spezifität im Spiel.

Man bezeichnet es als Pharmakophagie, wenn Tiere unabhängig vom Nahrungserwerb gezielt bestimmte Stoffe suchen und aufnehmen und zur Steigerung ihrer Biologischen Fitness nutzen (siehe unten). Pharmakophagie ist nicht auf PA beschränkt (z.B. sammeln und nutzen verschiedenste Insekten Cantharidin von Ölkäfern [Meloidae]), aber hinter dem Syndrom PA-Pharmakophagie verbirgt sich eine erstaunliche funktionelle Diversität in mehreren Aspekten und auf unterschiedlichen Betrachtungsebenen. PA-pharmakophage Arten ermöglichen es daher, in einem ganzheitlichen Ansatz sehr unterschiedliche biologische Teildisziplinen integrierend („Integrative Biologie“) zu betrachten – von Taxonomie und Systematik über Ökologie zur Evolutionsbiologie, mit Bezügen zur Sinnesphysiologie, Funktionsmorphologie u.a.m., alles interdisziplinär verknüpft mit Naturstoffchemie.

ARTENVIELFALT

PA-Pharmakophagie ist kein Syndrom, das alle Schmetterlinge zeigen, auch nicht alle Bärenspinner. Aber es ist auch keine seltene Ausnahme. In unseren Untersuchungsgebieten (El Bosque Nuevo, Costa Rica; Panguana, Peru) fanden wir bislang um die 500 Bärenspinner, darunter an die 200 PA-nutzende Arten. Zum Vergleich: In ganz Mitteleuropa kommen insgesamt nur ca. 60 vor.



Neotropische Bärenspinner (Lepidoptera: Erebiidae: Arctiinae) verschiedener Gattungen. Maßstab: 1 cm

Allein bezüglich Größe, Färbung und Gestalt sind diese Nachtfalter äußerst vielfältig. Ihre Determiation ist in sehr vielen Fällen eine große Herausforderung: Umfassende Bestimmungsliteratur fehlt, und die bis ins 18. Jahrhundert zurückreichenden

Original-Beschreibungen der auf viele Museen weltweit verteilten Holotypen (Individuen an denen eine Artbeschreibung vorgenommen wurde) – viele von ihnen mittlerweile verloren gegangen – sind unpräzise. Ständig werden neue Arten entdeckt – sie zu erkennen ist ebenfalls zeitaufwendig und schwierig. Die Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Bärenspinner sind alles andere als endgültig geklärt.

Streng genommen ist PA-Pharmakophagie kein Merkmal bestimmter Arten, denn meist sind es nur die Männchen, die PA aufsuchen, aufnehmen und nutzen. Wir glauben, dies zumindest teilweise zu verstehen (siehe unten zu Pheromonen). Aber es gibt auch Arten, bei denen PA-Pharmakophagie von beiden Geschlechtern oder lediglich von Weibchen betrieben wird. Im funktionellen Kontext kann und muss die Gilde der PA-Pharmakophagen noch weiter differenziert werden: tag- gegenüber nachtaktive Arten, solche die (auch) an Lichtquellen kommen, Dufte- oder Laute-erzeugende Organe besitzende, warn- und tartrüchtige, usw. Erst in der Gesamtschau zeigen sich Muster von morphologischen, ethologischen und chemischen Eigenschaften, die die Evolution von Anpassungen zur Koexistenz von Arten in einem Lebensraum erklären können.

Grundlage für alles weitere ist die Bestimmung der Arten – ohne Namen können Befunde nicht dokumentiert und vermittelt werden. Ein Verzeichnis der Arten (Inventar) zu erstellen, ist schon keine leichte Aufgabe, weil die Taxonomie und Systematik tropischer Insekten mehr als unübersichtlich ist. Neuerdings helfen genetische

Fingerabdrücke bei der Unterscheidung von Arten und lassen Aussagen über Verwandtschaftsverhältnisse zu. Zu Namen kommt man mit molekularbiologischen Methoden jedoch nur durch Vergleiche mit DNA-Fingerabdrücken bereits analysierter Arten, und daran fehlt es. Zur Biologie und Ökologie einer Art lässt sich molekularbiologisch derzeit nur wenig feststellen.

SCHUTZSTOFFE

PA finden sich in einer Vielzahl von Pflanzen aus nicht näher miteinander verwandten Familien, z.B. den Rauhlattgewächsen (Boraginaceae), Korbblütlern (Asteraceae), Hülsenfrüchtlern (Fabaceae) und Hundsgiftgewächsen (Apocynaceae). Mit hunderten PA-produzierenden Pflanzenarten und Strukturen von PA sind noch längst nicht alle bekannt; selbst in unseren Untersuchungsgebieten sind die natürlichen PA-Quellen noch immer unentdeckt.

PA schützen die sie produzierenden Pflanzen vor nicht speziell an sie angepassten Parasiten (pflanzenfressende Insekten und Wirbeltiere) –

PA-pharmakophage Insekten speichern und nutzen sie zu ihrem eigenen Schutz vor ihren Gegenspielern (Antagonisten; z.B. Insekten, Reptilien, Vögel, Fledermäuse). Dabei schaden sie den Pflanzen nicht, denn sie sammeln PA ja von vertrockneten Pflanzen(teilen).

Die Schutzwirkung von PA sowohl gegenüber Pflanzen- als auch Insektenfressern beruht wohl auf abschreckendem (für uns bitteren) Geschmack. Aber: Kein Schutzmechanismus ist vollkommen, wenngleich jeder das Risiko reduziert, Antagonisten zum Opfer zu fallen. Indirekt bedeutet dies auch, dass gut geschützte Individuen länger leben und mehr Zeit für ihre Lebensaufgaben (z.B. Verbreitung, Partnerfindung, Eiablage) haben.

Ausgerechnet bei PA-speichernden Bärenspinnern, die besonders hohen Aufwand betreiben, um sich zu schützen und als Falter Schutzstoffe unabhängig vom Nahrungserwerb sammeln, haben wir neue Fliegenarten gefunden, deren Maden in Faltern parasitieren. Parasitoide Fliegen und Wespen sind bestens dafür bekannt, dass sie Eier, Raupen und Puppen von Lepidopteren befallen und sie letztlich töten – es sind sehr wichtige Antagonisten, die

die Populationsdynamik ganz wesentlich bestimmen – aber Fliegen-Maden in Faltern (d.h. den flugfähigen und geschlechtsreifen [= adulten] Schmetterlingen) ist überraschend und prinzipiell neu, und es ist wichtig, dem weiter nachzugehen.

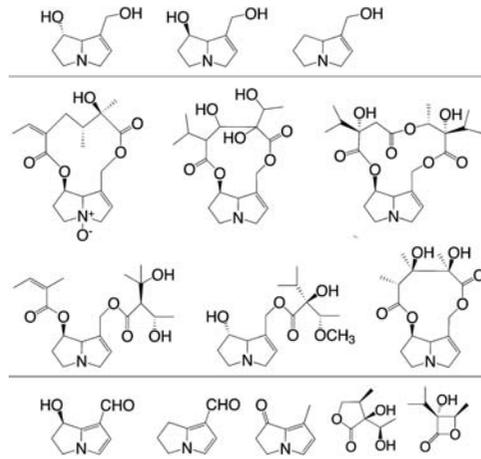
PHEROMON-VORSTUFEN

PA haben noch weitere wichtige Funktionen. Die Männchen vieler Arten nutzen einen Teil der aufgenommenen PA, um daraus Balzpheromone zu synthetisieren. Diese Duftstoffe dienen i.d.R. nicht der Anlockung von Weibchen als potenziellen Partnern, sondern vielmehr deren Stimulation nachdem ein Männchen ein Weibchen mittels weiblicher Sexual-Lockstoffe oder optisch gefunden hat. Weibchen, die in der Natur immer die Partnerwahl treffen, erhalten über die chemischen Signale Informationen über das balzende Männchen (z.B. zu dessen Artzugehörigkeit, Vitalität und Alter), quasi als Entscheidungshilfe.

DIE NUTZUNG VON PYRROLIZIDIN-ALKALOIDEN IST FÜR DIE SCHMETTERLINGE NICHT LEBENSNOTWENDIG – JEDOCH ÜBERLEBENSNOTWENDIG.

PA spielen also sowohl bei der zwischenartlichen als auch bei der innerartlichen chemischen Kommunikation eine wesentliche Rolle und verbinden zwei gemeinhin getrennt betrachtete Forschungsthemen. Spannender ist jedoch der bereits für einige Arten gewonnene Befund, dass Männchen bei der Paarung einen Teil der gesammelten PA zusammen mit Samenzellen dem Weibchen übertragen. PA dienen quasi als Hochzeitsgeschenk für die Weibchen, die mit der Paarung selbst Schutz erzielen und zudem PA in die Eier inkorporieren – somit sind auch diese geschützt. Weibchen können also an der Menge des aus PA gebildeten Pheromons erkennen, ob sie von dem balzenden Männchen ein großes Hochzeitsgeschenk erwarten können.

Schutzstoffe unabhängig vom Nahrungserwerb von Pflanzen zu übernehmen, ist bestimmt ein risikoreiches Unterfangen, das viel Zeit und Energie kostet. Aber gegenüber einer Neusynthese ist das Recyceln von Chemikalien energetisch günstiger. Da die Stoffe zusätzlich der innerartlichen Kommunikation dienen und zudem Partner und Nachkommen schützen, ist Pharmakophagie letztendlich wohl lohnend – wie alle Aktivitäten



Beispiele für Strukturformeln von Necinbasen (oben), die mit Necinsäuren eine Vielzahl von 1,2-Dehydro-Pyrrolizidin-Esteralkaloiden (PA; Mitte) bilden, sowie von Schmetterlingen aus PA synthetisierte Balzdüfte (unten)

Sowohl die PA-produzierenden Pflanzen, als auch die von ihnen gebildeten PA-Strukturen sind sehr vielfältig. Üblicherweise enthält eine PA-Pflanze ein Bukett strukturell verschiedener PA in sehr unterschiedlichen und oft variablen Mengen, als N-Oxide oder freie Basen. Da PA unter feuchten Bedingungen hydrolysieren und flüchtige Derivate bilden, die vermutlich Necinalkoholen (oben) oder Dihydropyrrolizinen (unten links) sehr ähnlich sind, haben viele Pflanzen für die Falter einen gemeinsamen, anlockenden Duft; PA-pharmakophage Insekten sind damit nicht von speziellen PA-Quellen abhängig, sondern können je nach Verfügbarkeit unterschiedliche Pflanzen nutzen. Die von männlichen Schmetterlingen aus PA gebildeten Balzpheromone (unten) sind ebenfalls divers.

in der Natur – auch wenn man dies nicht exakt messen kann.

MÄNNLICHE DUFTORGANE

Balzpheromone werden von ebenfalls äußerst vielfältig ausgeprägten sogenannten Androkonien abgegeben – das sind spezielle Schuppen- oder Haarorgane bei Männchen, meist mit Drüsenzellen assoziiert. Sie können an allen Körperteilen vorkommen: als mit Luftdruck ausstülpbare haarbesetzte Schläuche im Hinterleib, als ausklappbare Pinselorgane in Falten der Hinterflügel, zwischen Vorder- und Hinterflügeln oder an Beinen. Typischerweise sind Duftorgane bei Nichtgebrauch versteckt – somit werden nicht unnötig Duftstoffe verschwendet; bei der Präsentation während der Balz bilden sie jedoch eine große Oberfläche, die die Abgabe von volatilen (flüchtigen) Substanzen fördert. Unterschiedliche (Detail)Funktionen sind noch nicht klar (siehe unten), müssen aber erwartet werden – auch wenn sie

alle letztlich der Partnerwahl durch das Weibchen dienen. Bereits das schiere Erkennen der Diversität an Strukturen zur Duftabgabe erlaubt Rückschlüsse auf Verwandtschaftsbeziehungen wie auch funktionsmorphologische Aussagen und chemische Analysen der Duftsekrete.

Androkonien sind nicht zwingend mit PA-Nutzung korreliert – viele Arten ohne Beziehung zu PA verfügen ebenfalls über solche Organe. Und viele PA-Pharmakophage besitzen keine Androkonien. In der Natur gibt es immer viele Wege zu einem Ziel (siehe unten)!

Zu der enormen Diversität an Organen kommt die der von ihnen abgegebenen Duftstoffe – außer den unterschiedlichen PA-Derivaten finden sich oft noch Düfte, die von PA unabhängig sind; nur einige wenige sind für uns riechbar. Die Duftbuketts näher zu kennen ist ein wichtiges, wenngleich schwierig erreichbares (siehe unten) Ziel, das zu verstehen hilft, wie sich koexistierende Arten bei der Fortpflanzung nicht in die Quere kommen.

FITNESS WIRD INDIVIDUELL ERHÖHT

Vermutlich verstehen wir die funktionelle Vielfalt der Bedeutung von PA noch nicht völlig und können weiterhin Überraschungen erwarten. Festzustellen ist dennoch: Die Nutzung von Pyrrolizidin-Alkaloiden ist für die Schmetterlinge nicht lebensnotwendig – jedoch überlebensnotwendig. PA erhöhen die Wahrscheinlichkeit, Antagonisten nicht zum Opfer zu fallen und (bei den Arten, die aus PA Pheromone bilden) von einem Weibchen akzeptiert zu werden.

Wie bei allen Organismen ist das Lebensziel der Falter ihre Biologische Fitness, d.h. letztlich ihre erfolgreiche Fortpflanzung. Dabei geht es primär nicht um die Erhaltung der Art, sondern um die Verbreitung der eigenen Gene; Arterhaltung ist eine sekundäre Folge. Und die Nutzung von PA führt zu individuellen Unterschieden – je nachdem wie erfolgreich ein Falter bei der Suche nach PA ist und wie erfolgreich er PA nutzt, desto höher ist sein potenzieller Fortpflanzungserfolg. Die Individuen einer Art unterscheiden sich somit drastisch in ihrem Schutzstatus, gegebenenfalls auch bezüglich ihres Pheromonstatus – und diese Unterschiede verändern sich zudem – noch über die Lebensspanne. Es wird klar, dass nicht alle Angehörigen einer Art identisch sind – auch das gilt für fast alle Pflanzen und Tiere. Prinzipiell sind Spezies als Fortpflanzungsgemeinschaften definiert und nicht über gemeinsame Merkmale. Selbst



Vielfalt männlicher Androkonien (Duftorgane) bei Bärenspinnern, künstlich expandiert (nicht maßstabsgetreu)

Androkonien finden sich im Hinterleib, an den Flügeln, an der Brust oder an Beinen. Gemeinsam ist ihnen, dass sie bei Nichtgebrauch versteckt sind und beim Gebrauch eine sehr große Oberfläche zur effektiven Abgabe von Duftsignalen bilden.

Auffällig sind auch mit einem aufklappbaren Deckel versehene Höhlen in Hinterleibssegmenten, in denen sich besonders fragile Haare befinden, die wie Zuckerwatte erscheinen, stark haften und letztlich eine Masse ergeben, die das Körpervolumen des Falters um ein vielfaches übertrifft; bei manchen Arten werden sie bei der Balz ausgeworfen.

wenn Individuen einer Art gleich aussehen, weisen sie vielfältige, nicht sichtbare Merkmale auf – und die machen Individualität aus. Insekten einer Art sind nicht identische kleine Automaten, sondern Organismen mit mehr oder weniger großer Individualität! Individuen verhalten sich auch plastisch, d.h. situationsbedingt: So sind PA keine Nährstoffe, die einem Organismus regelmäßig zugeführt werden müssen, sondern eher Medizin im weitesten Sinne. Während die Bärenspinner täglich Nahrung brauchen, ist ihr Interesse an PA irgendwann gestillt und sie suchen nicht mehr danach. Es wäre ja auch kontraproduktiv, wenn sie ständig auf PA aus wären und darüber ihre Fortpflanzung vernachlässigen würden. Dass sie offenbar „Wissen“ über ihren PA-Status haben, ist bemerkenswert; wie sie es bekommen, ist eine besonders interessante aber offene Frage.

MIMIKRY

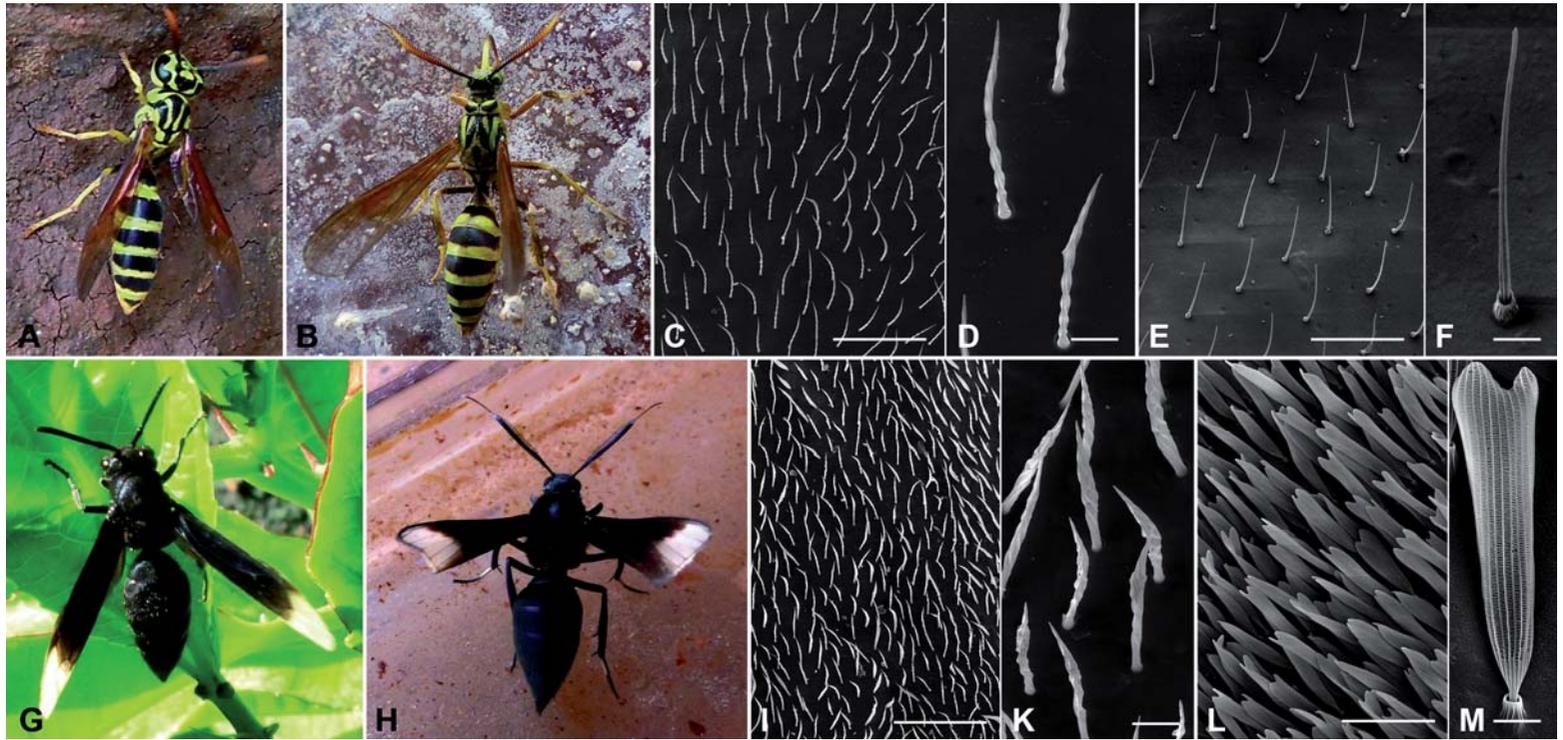
Viele Insekten weisen eine Tarn- oder Verbergetracht auf und schützen sich so optisch vor

Fressfeinden wie Vögeln und Kriechtieren. Aber Schutz geht auch anders: mit auffälligen Signalen, d.h. mit einer Warntracht. Insekten mit effektiven Schutzmechanismen (abschreckende Chemikalien, Stachel o.ä.) weisen oft – aber keineswegs immer – eine Warntracht auf, die sie besonders auffällig macht. Die Erklärung ist, dass Fressfeinde durch eine schlechte Erfahrung mit einer wehrhaften Beute lernen und fortan so oder ähnlich aussehende potenzielle Beute meiden. Die warnträchtige (aposematische) Erscheinung in Färbung und Verhalten erleichtert das Lernen, und die Kombination von Wehrhaftigkeit und Warnsignal führt zu einer Win-win-Situation: Ohne sie würden Feinde ständig falsche Beute machen und sich selbst wie auch der Beute schaden.

Auch viele ungeschützte, schmackhafte Arten haben eine Warntracht und ahmen somit wehrhafte nach. Wie schon Henry Walter Bates 1862 postulierte, sind ähnlich aussehende aber harmlose Insekten ebenfalls geschützt, weil die Feinde Vorbilder und Nachahmer nicht voneinander unterscheiden können. Bei dieser Bateschen

Mimikry werden die (lernenden) Fressfeinde getäuscht. Wenn sich zwei nicht sehr nahe verwandte Arten in ihrem Erscheinungsbild ähneln, muss es sich aber nicht um täuschende Batesche Mimikry handeln. Oft ähneln sich auch geschützte Arten in ihrem äußeren Erscheinungsbild. Das ist dann sogenannte Müllersche Mimikry – dabei wird der Feind nicht getäuscht, sondern eine Signalstandardisierung führt zum Vorteil für Vorbilder, Nachahmer und Fressfeinde als selektive Agenten. Ob ein Falter geschützt ist oder nicht, sieht man ihm nicht an – es muss im Einzelfall überprüft werden.

Bärenspinner haben Mimikry-Beziehungen untereinander, aber auch mit Faltern aus anderen Nachtfalter-Familien und mit Insekten ganz anderer Ordnungen. Betrachten wir als Beispiel die Wespen-Nachahmer: Wie auch in unseren Gefilden haben mit Giftstacheln bewehrte Wespen (Hymenoptera: Vespidae) eine aposematische Erscheinung und werden von harmlosen Arten wie Schwebfliegen (Diptera: Syrphidae) mehr oder weniger gut imitiert. Die Akkuratess der Nachahmung einiger



Beispiele für akkurate Mimikry: räuberische Wespen (A,G; Hymenoptera: Vespidae) und sie nachahmende „Wespenmotten“ (B,H; Lepidoptera: Arctiinae); REM-Aufnahmen von Details der Flügel der Wespen (C, D; I, K) und der Falter (E, F; L, M). Maßstab: C, E, I, L: 100 µm; D, F, K, M: 10 µm (1 µm = 1/1000 mm)

Die zwischen Wespen und Faltern besonders akkurate Nachahmung bezieht sich auf verschiedene Merkmale, insbesondere: transparente, (schein)gefaltete Flügel,

Zeichnung von Rücken und Hinterleib, Taille – aber auch der Flug ist kaum unterscheidbar. Der aufrollbare Saugrüssel, die gefiederten Fühler, die Flügeladerung und die (makroskopisch nicht erkennbare) Beschuppung der Flügel sind diagnostische Charakteristika von Lepidopteren, die sie von Hautflüglern (Hymenoptera) klar unterscheiden. Die Schuppen (L, M) sind haarförmig modifiziert (E, F), wenn die Falter durchsichtige Flügel haben.

tropischer Bärenspinner kann man wohl getrost als optimal bezeichnen. Aber weshalb gibt es solch hohe Akkuratess, wenn geringere Ähnlichkeit offenbar für den Schutz ausreichend ist? Wir denken nicht nur an lernende Wirbeltiere als Gegenspieler und postulieren vielmehr, dass die Falter Wespen als ihre eigenen Feinde nachahmen – Wespen sind nämlich Räuber, auch von Faltern! Sie zeigen angeborenermaßen gegenüber ihren Stockgenossinnen keine Aggressivität und meiden sie als Beute. Sie nachahmende Arten (andere Wespen, aber auch harmlose Insekten oder durch PA-geschützte Falter) werden so mit Artgenossen verwechselt und folglich nicht angegriffen. Mit dieser neuen Hypothese ist Wespen-Mimikry zusätzlich zu Batescher und Müllerscher Mimikry völlig anders erklärbar.

SINGENDE MOTTEN

Viele Bärenspinner produzieren mit sogenannten Tymbalorganen an der Basis der Hinterbeine für uns nicht hörbare Töne im Ultraschallbereich; mit Tympanalorganen können sie hören. Neben chemischer Kommunikation wird bei diesen

Arten also auch akustisch kommuniziert. Es ist bekannt, dass die Falter mit ihren Tönen die Echolot-Orientierung von Fledermäusen stören und so diesen Feinden entgehen. Laute der Arctiinen können ebenfalls im Kontext von Mimikry stehen: Fledermäuse assoziieren schlechten Geschmack mit bestimmten Lautäußerungen der Falter und lernen so, sie künftig zu meiden – dann ist es akustische statt optische Mimikry (siehe oben). Es gibt auch Beispiele von akustischer Kommunikation im Kontext von Balzverhalten.

UNSICHTBARE ÄSTHETISCHE STRUKTUREN

Vermutlich sind für die meisten Menschen viele Bärenspinner ästhetische Lebewesen – selbst wenn sie vor denen, die Wespen nachahmen, sicherlich zurückschrecken. Ästhetik (wie auch immer man sie philosophisch interpretieren mag) findet sich sogar in Details der Körperstrukturen. Wir untersuchen z.B. Schuppen und die Duft- und die Tymbalorgane der Falter in mehrtausendfacher Vergrößerung mit einem Rasterelektronenmikroskop (REM). Mit diesem technischen Hilfsmittel kommt eine Ästhetik zum Vorschein, die

weder die Insekten noch irgendwelche andere Lebewesen mit ihren Sinnesorganen wahrnehmen können. Die Fein(st)struktur ist in vielen Fällen so spezifisch, dass wir aufgrund eines einzelnen Dufthaares die Art erkennen können.

Mikro- und Nanostrukturen lassen uns über die Natur staunen und fragen, ob man jemals all diese Feinheiten wird erklären können. Vielleicht sind gar nicht alle unmittelbarem Selektionsdruck unterworfen? Einige geben aber möglicherweise Ideen für Anwendungen im Kontext von Biomimetik (= Bionik), dem angewandten Forschungsgebiet, das Strukturen und Prozesse der Natur in technischen Produkten nachahmt.

EIN LANGER WEG UND JEDE MENGE HERAUSFORDERUNGEN

Letztendlich möchten wir die Gemeinschaft der Bärenspinner und ihre Beziehungen zu ihrer belebten Umwelt verstehen. Dazu müssen wir vielfältiges Wissen ansammeln, was grundsätzlich viel Freude bringt – aber der Aufwand ist sehr

groß und man muss frustrations-resistent sein. Viele Herausforderungen können weder mit Fleiß noch mit guten Ideen gemeistert werden – man braucht immer wieder glückliche Zufälle.

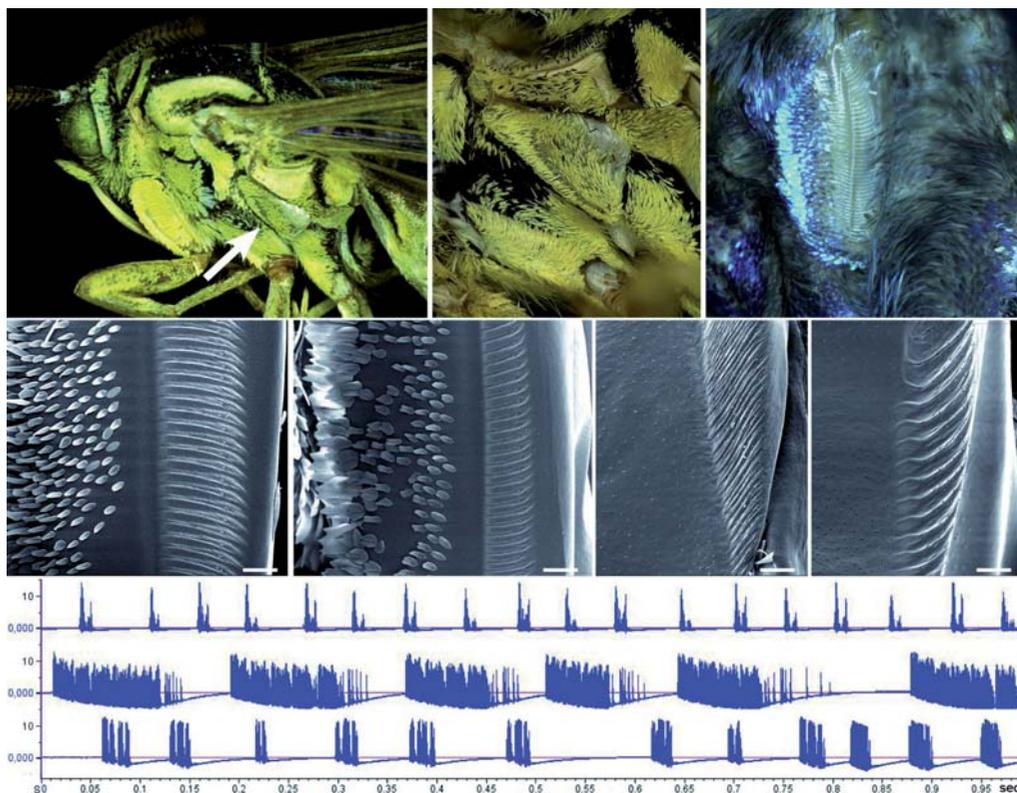
Die Schwierigkeit der Artbestimmung (Determination) wurde bereits erwähnt. Das simpel anmutende Ködern mit PA ist in der Praxis mit verschiedenen Schwierigkeiten verbunden. Auch wenn durchaus immer wieder Dutzende von Faltern binnen Minuten von Ködern angelockt werden, oft sind es nur einzelne Individuen. Denn zum einen konkurrieren von uns ausgebrachtes Pflanzenmaterial oder PA-Schalen mit natürlich vorkommenden PA-Pflanzen, und wir können da auf der Verliererseite sein, je nachdem wie viele PA-Pflanzen sich in der Umgebung und in welchem Zustand befinden. Die Windverhältnisse beeinflussen den Ködererfolg wie auch die sich ständig verändernde Qualität der Köder: Die Attraktivität von trockenen PA-Pflanzen ist sehr variabel und lässt mit der Zeit nach, weil viele PA instabil sind und mehr oder weniger schnell degradieren. Die Luftfeuchtigkeit beeinflusst den Ködererfolg, weil PA an sich nicht flüchtig sind, sondern Insekten sich an deren volatilen Derivaten orientieren, die durch Hydrolyse entstehen. Insbesondere ist jedoch von großem Einfluss, dass PA keine Nährstoffe darstellen; PA-Pflanzen sind für die Falter keine „Lebensmittelläden“, sondern eher „Apotheken“ (siehe oben).

Falter fliegen nicht das ganze Jahr über – auch in den Tropen gibt es Jahreszeiten. Die sind nicht so extrem wie Sommer und Winter bei uns und man sieht das ganze Jahr Insekten; viele Arten haben nur eine Generation pro Jahr, andere jedoch mehrere; einige leben als Falter nur wenige Tage, andere ein paar Wochen. Hinzu kommt, dass für die meisten Tiere (und Pflanzen) der Tropen gilt, dass die Artenzahl sehr hoch, die Individuenzahl aber sehr klein ist. Also: Mit „mal-ein-paar-Tage-Köderauslegen“ kann man keine seriösen Daten erhalten – man braucht viel Zeit und Geduld.

WER SCHMETTERLINGE LIEBT, MUSS AUCH RAUPEN MÖGEN

(Wer Schmetterlinge erforscht,
muss auch Raupen studieren)

Wenn wir über Schmetterlinge reden, meinen wir meist das flugfähige und geschlechtsreife Stadium, den Falter (die Imago). Aber: Kein Falter ohne Raupe. Raupe und Falter sind äußerlich und



Tymbalorgane zur Produktion von Tönen am 3. Brustabschnitt von Bärenspinnern (Pfeil), REM-Aufnahmen von Detailstrukturen (Maßstab: 10 µm) und Beispiele für Oszillogramme (Zeitachse: insgesamt 1 Sekunde)

Auch Tymbalorgane sind bezüglich Größe, Form und Feinstruktur vielfältig, insbesondere bezüglich der Beschuppung (auf den Fotos teilweise entfernt) und der Schalleisten (Stria), ebenso die von ihnen produzierten Laute, hier als Oszillogramme dargestellt.

bezüglich der meisten inneren Merkmale und Verhaltensweisen grundsätzlich verschieden – aber die unterschiedlichen Stadien repräsentieren ein einziges Individuum. Um wirklich integrative Biologie zu betreiben, müssen die Entwicklungsstadien umfassend berücksichtigt werden, doch wird die Forschung ganz wesentlich durch mangelnde Kenntnis über die Raupen und damit deren Haltung und Zucht behindert.

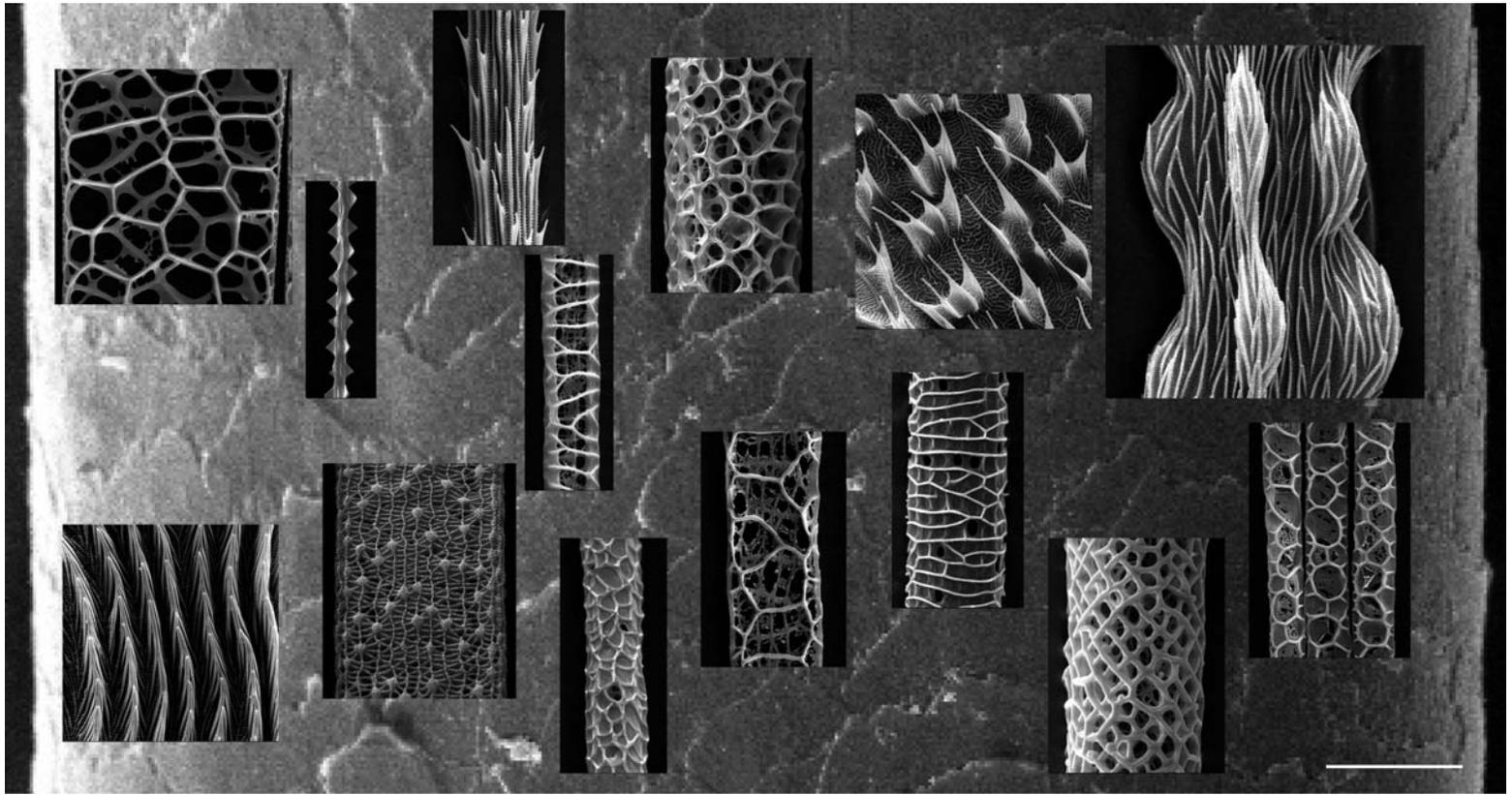
Um Hypothesen (z.B. zu Funktionen von PA) experimentell verifizieren zu können, reicht es nicht aus, Falter zu sammeln. Es ist vielmehr notwendig, Tiere im Labor zu züchten, denn nur dann kann man mit Individuen experimentieren, deren Geschichte bekannt ist. Nur wenn unverpaarte Weibchen zur Verfügung stehen, kann man Experimente zur Partnerwahl machen, nur wenn man Falter ohne vorherigen Zugang zu PA hat, kann man Details der Funktion(en) von PA untersuchen, usw.

Das Problem: Von nur sehr wenigen tropischen Nachtfaltern kennt man die Raupen und deren Wirtspflanzen. Sie zu finden ist eine große Herausforderung, die viel Zeit und insbesondere die

erwähnte Geduld und glückliche Zufälle erfordert. Raupen führen meist ein verstecktes Leben und lassen sich nicht locken. Man muss letztlich das ganze Jahr über suchen, denn wir wissen nicht einmal, wann von einer bestimmten Art die Raupen überhaupt auftreten. Vermutlich machen viele Arten im Puppenstadium eine mehr oder weniger lange Entwicklungsruhe (Dormanz).

War man bei der Suche nach Raupen erfolgreich, dann beginnt eine weitere schwierige Aufgabe – man muss Raupen halten und züchten können, um Individuen für Experimente zur Verfügung zu haben. Dazu muss man die Wirtspflanzen in Kultur nehmen – meist eine weitere Herausforderung. Manchmal hilft unser Kunstfutter auf Bohnenmehl- und Hefe-Basis: Wenn gefangene Weibchen (so sie überhaupt an Köder oder Licht kommen) Eier legen, akzeptieren es die schlüpfenden Räumchen von einigen Arten und wir können sie ohne Kenntnis der natürlichen Wirtspflanzen züchten.

Kenntnisse über Raupen ermöglichen nicht nur die Zucht für experimentelle Studien – sie sind



REM-Aufnahmen von Details von Haaren und Schuppen androkonialer Organe, maßstabsgetreu auf eine Aufnahme eines menschlichen Haars projiziert. Maßstab: 10 µm

Strukturelle Diversität zeigt sich nicht nur makroskopisch, sondern bis hin zu Details in der Feinstruktur. Was uns ästhetisch erscheinen mag, ist funktionell bedeutsam, z.B. besitzen einige Haartypen spezielle Haftigenschaften.

absolut nötig, um eine Art und ihre Beziehungen in Lebensgemeinschaften überhaupt verstehen zu können. So haben natürlich auch die Raupen (wie die Eier und die Puppen) vielfältige Feinde, und wir müssen davon ausgehen, dass viele Raupen sich mit Pflanzenstoffen, die sie von ihren Wirtspflanzen zusammen mit der Nahrung aufnehmen, schützen – über diese „Gifte“ ist wenig bekannt. Zumindest scheinen die Falter einiger der PA-pharmakophagen Arten durch zusätzliche Chemikalien, die bereits die Raupen aufnehmen und sie schützen, geschützt – damit wird ihre Biologie und Ökologie noch ein Stück komplizierter, aber gleichzeitig realistischer. Nicht zu unterschätzen ist auch der Beitrag larvaler Merkmale für die Taxonomie und Systematik.

Zur Bedeutung von Schutzmechanismen muss man sich klar machen: Egal ob ein Weibchen 50 oder 500 oder 1000 Eier legt – in natürlichen Lebensgemeinschaften werden daraus im langfristigen Durchschnitt nur zwei Eltern. Der Rest des Nachwuchses stirbt als Ei, Raupe, Puppe oder Falter, ohne sich fortgepflanzt zu haben. Außer Fressfeinden und Parasitoiden sind auch Krankheitserreger (Pathogene) und abiotische Faktoren (Wetter

etc.) an dem riesigen Schwund beteiligt. Ohne solche natürliche Regulation gäbe es exponentielles Wachstum von Populationen und Lebensgemeinschaften könnten nicht in dynamischen Gleichgewichten bestehen. Massenvermehrungen von Insekten treten in der Regel unter unnatürlichen Bedingungen der Land- und Forstwirtschaft auf bei denen Regulationsmechanismen fehlen.

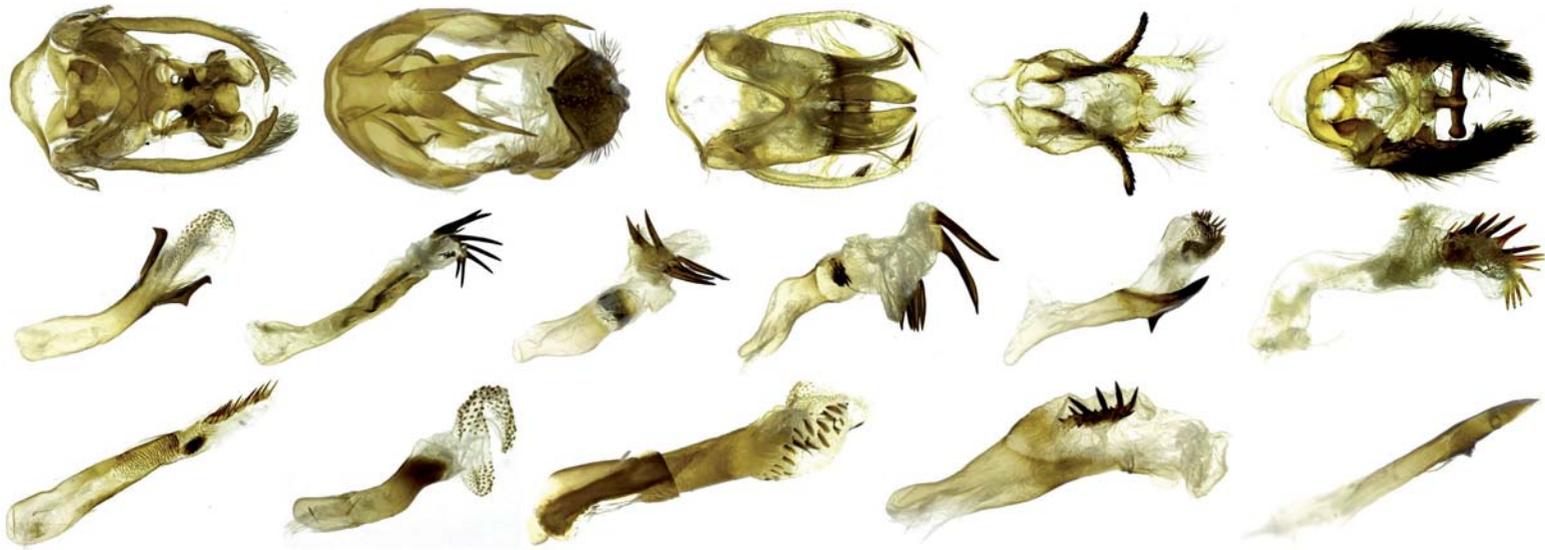
Angesichts der angedeuteten großen Wissensdefizite bezüglich der Lebensweise der Schmetterlinge bedauert man als Tropenbiologe das Fehlen sogenannter Amateur-(Liebhaber-)Entomologen und Citizen Scientists, die hierzulande mit ihrem Engagement die Forschung so wertvoll unterstützen, in tropischen Ländern aber nur sehr selten zu rekrutieren sind.

NEUGIERDE LOHNT SICH

Trotz sehr vieler Unwägbarkeiten, die wir nicht oder nur sehr wenig beeinflussen können, wird Neugierde immer wieder belohnt. Ökologische Studien an Insekten in den Tropen sind wie ein Puzzle: Scheinbar unsystematisch findet man

Teile, die mehr und mehr zu einem Bild zusammengefügt werden können – einem Bild, das man vorab jedoch nicht kennt. Erfreulicherweise liefern oft bereits kleine Bereiche des Gesamtbildes grundsätzlich neue Erkenntnisgewinne und bieten eine zusätzliche Rechtfertigung für das Studium nur langfristig beantwortbarer Fragen.

Studien an Bärenspinnern stehen im größeren Kontext der Erforschung der Ökologie von Pyrrolizidin-Alkaloiden, und zusätzlich zu den oben angesprochenen Erkenntnissen gibt es viele weitere: Nicht nur viele Bärenspinner und Tagfalter (Monarchfalter und Glasflügler; *Danainae*), sondern auch Heuschrecken (Orthoptera: *Pyrgomorphidae*), verschiedene afrikanische Blattkäfer (Coleoptera: *Alticinae*) und sogenannte Halmfliegen (Diptera: *Chloropidae*) besuchen als Imagines pharmakophag PA-Quellen – PA-Pharmakophagie hat sich, wie auch die Bildung von PA durch Pflanzen, in der Stammesgeschichte mehrmals unabhängig voneinander entwickelt; Erkenntnisse zur PA-Pharmakophagie haben z.B. für Schadpopulationen von Harlekinschrecken die Möglichkeit für nachhaltiges Pest-Management eröffnet; mit dem Ködern wurden bislang



Freipräparierte Genitalien (primäre Geschlechtsorgane) von männlichen Bärenspinnern, Phalli separiert (nicht maßstabsgetreu; ihre absolute Größe beträgt 1,4–7,7 mm, meist 2–3 mm)

Männliche Genitalien haben einen Grundbauplan, der jedoch vielfach modifiziert ist und zu einer riesigen Vielfalt führt, uns von filigran bis martialisch erscheinend. Artunterschiede lassen sich an ihnen eindeutiger feststellen als bei der Betrachtung

der Falter. Die Artspezifität ihrer Strukturen verhindert Kopulationen von artfremden Individuen und bietet der Taxonomie diagnostische Merkmale, die auch in Zeiten der Molekularbiologie alles andere als überflüssig sind. Da Genitalien aus Chitin bestehen, können sie mit Kalilauge selbst aus getrockneten Insekten freigelegt werden. Die Rolle der Dornen (Cornuti) an den Phalli ist noch weitgehend unverstanden.

unbeschriebene Schmetterlings- und Käferarten gefunden; das Verhalten von Schmetterlingen (Falter als Bioindikatoren für Präsenz von PA) führte zum Erkennen neuer PA-Pflanzen, was für das Verständnis phylogenetischer Zusammenhänge in der Botanik wichtig ist; über die Anlockung zu PA verschiedener Molekülstruktur lernt man über chemische Reaktionen; usw.

Wir befassen uns mit heute oft als altmodisch titulierter Organismischer Biologie und betreiben Neugier-orientierte Forschung bei der nicht unmittelbare praktische Anwendungen im Focus stehen, sondern Erkenntnisgewinn im evolutionsbiologischen Kontext. Anwendungen ergeben sich quasi unbeabsichtigt. Naturschutz spielt ebenfalls eine Rolle, denn „Nur, was man kennt, das kann man schätzen, und nur was man schätzt, das kann man schützen“. Über die Frage, was man über einen Organismus wissen muss, um ihn zu kennen, kann man genauso trefflich streiten (oder auch nicht) wie darüber, wann man einen Menschen kennt. Ein direkter Zusammenhang zu unserem täglichen Leben, besteht obendrein: PA sind nämlich nicht nur geschmacklich abschreckend, sondern toxisch: Im Stoffwechsel der meisten Wirbeltiere (einschließlich des Menschen) werden sie in gesundheitsschädliche Pyrrole umgewandelt, die z.B. akut oder chronisch Leberleiden hervorrufen – ursprünglich sind PA ein Thema der Veterinär- und Humanmedizin und nicht der Entomologie.

Wie kommen Menschen hierzulande mit PA in Kontakt? Zwar kennen wir in Mitteleuropa keine PA-pharmakophagen Insekten, jedoch eine ganze Reihe PA-haltiger Pflanzen, z.B. Kreuzkräuter (*Senecio* spp.) und Natternkopf (*Echium* spp.). Kräutertees (aus z.B. Huflattich [*Tussilago* spp.]), die durchaus heilende Naturstoffe enthalten, können daneben mehr oder weniger hohe Dosen PA aufweisen. Wenn Bienen an PA-Pflanzen gesammelt haben, können Blütenpollen und Honig PA enthalten, quasi als natürliche Kontamination. Ob uns PA schaden, hängt dann wesentlich von der aufgenommenen Menge ab, wie schon Paracelsus (1493–1541) gelehrt hat: „Allein die Dosis macht das Gift“. Neben der Dosis kommt es auch auf den Empfänger an (und da dachte Paracelsus ausschließlich an den Menschen), ob eine Chemikalie giftig wirkt. Bereits Titus Lucretius Carus (97–55 v.Chr.) hat uns gesagt: „Des einen Nahrung ist des anderen Gift“. Was also für Pferde und Rinder akut und für uns potenziell chronisch toxisch ist, ist für die angepassten Schmetterlingsarten eine fitnessfördernde Droge. Über die Schmetterlinge und über Studien zur Ökologie von Pyrrolizidin-Alkaloiden wurden wir völlig unbeabsichtigt und unerwartet mit Fragen der menschlichen Gesundheit befasst.

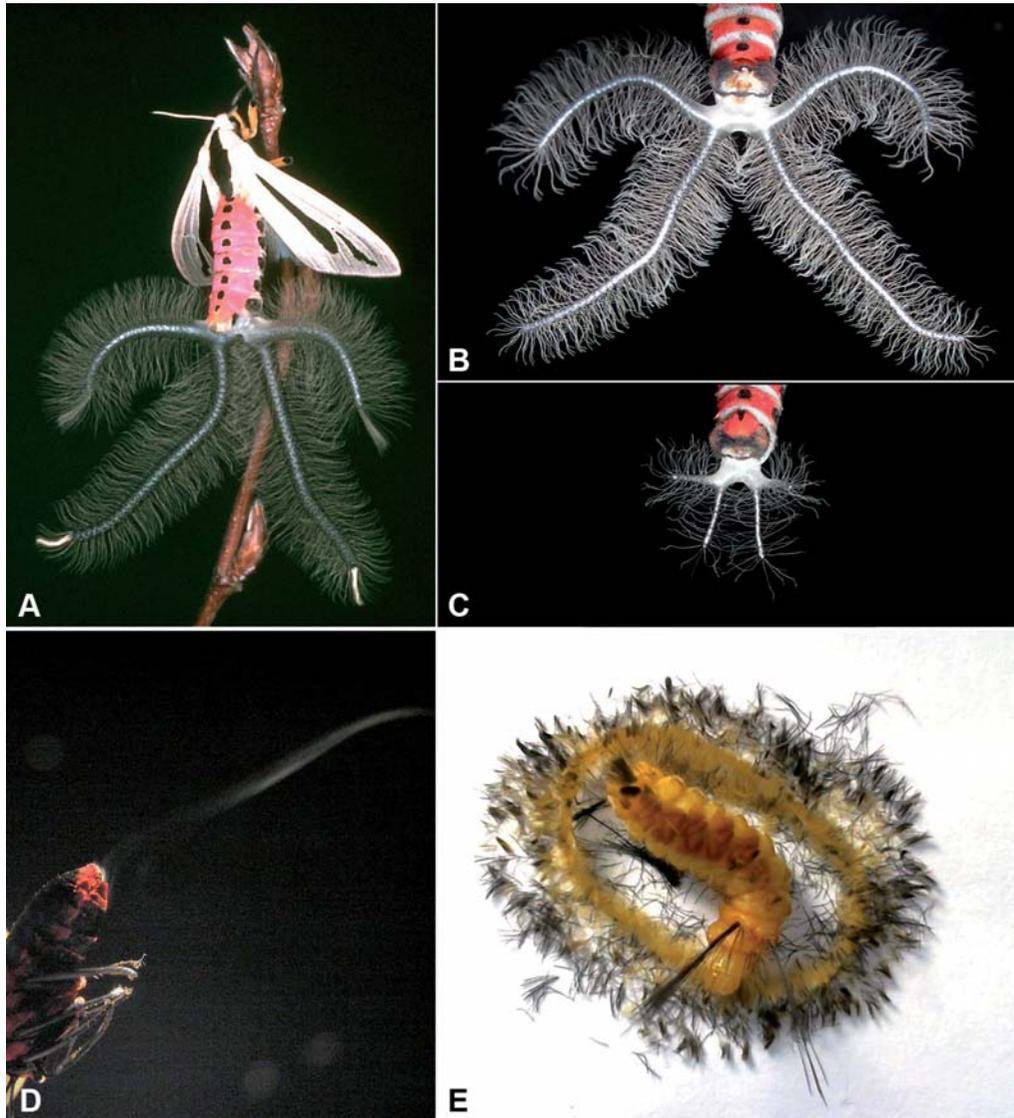
(Übrigens: Das deutsche Arzneimittel-Gesetz setzt Obergrenzen für PA-Gehalte in Arzneien fest, die allerdings (noch?) nicht für Lebensmittel oder Nahrungsergänzungsmittel gelten. Dennoch

hat das Bundesinstitut für Risikobewertung (BfR) über PA-Kontamination in einigen handelsüblichen Kräutertees berichtet und rät Verbrauchern zu Abwechslung und Vielfalt bei der Auswahl. Bereits 2007 tauchten im Handel Salatmischungen auf, die auch Blätter von *Senecio* enthielten.)

GIBT ES EIN MODELLSYSTEM?

In der Zusammenschau finden wir eine verwirrende Vielfalt und Komplexität und schier unvorstellbare Zusammenhänge, selbst wenn wir mit vielen Einschränkungen nur einen kleinen Ausschnitt tropischer Lebensgemeinschaften betrachten – und hier gar nicht einmal alle Befunde auch nur kurz erwähnt werden können.

Selbst wenn wir verschiedenste grundsätzliche Adaptationen (Anpassungen), Mechanismen und Strategien erkennen, PA-Pharmakophagie kann nicht an einem Modellorganismus untersucht werden, denn den gibt es nicht, ja es kann ihn gar nicht geben. Aus dem Studium einer Art können nur sehr begrenzt Voraussagen für andere Arten getroffen werden. Wenn wir z.B. erstmals ein Männchen einer bestimmten Spezies beim Besuch an einer trockenen PA-Pflanze finden, können wir nicht zwingend schließen, dass nur Männchen PA-pharmakophag sind, auch nicht, ob und gegebenenfalls welches Pheromon sie aus PA synthetisieren – wir können „lediglich“ eine Vielfalt



Männchen des Bärenspinners *Cretonotos gangis* beim Präsentieren seiner sonst im Hinterleib verborgenen Duftorgane (A), deren Größe individuell variiert (B,C); Bärenspinner-Weibchen bei der Abgabe eines Pheromons als Aerosol (D); Bärenspinner-Raupe beim Bau eines Kokons aus ihren eigenen Haaren (E)

Wenn man den gesamten Lebenszyklus einer Art kennt und sie im Labor züchten kann, kommen oft völlig unerwartet grundsätzliche Befunde auf:

A–C: Einige Bärenspinner ernähren sich als Raupen von PA-Pflanzen, sind also Parasiten, die den Wirtspflanzen schaden können. Auch diese Arten speichern PA zum Schutz, einige synthetisieren Pheromone aus PA und machen den Weibchen PA-Hochzeitsgeschenke. Im Experiment nehmen Raupen reine PA auf. Völlig überraschend war der Befund, dass bei einigen Arten

die Duftorgane der Männchen in ihrer Größe variieren – je nachdem wie viel PA die Raupen aufgenommen hatten, sind sie winzig (C) oder größer als die Spannweite der Falter (A,B), d.h. PA wirken als Morphogene, die spezifisch die Größe eines Organs regulieren. (Bei adult Pharmakophagen sind morphogenetische Effekte nicht möglich, denn mit dem Schlüpfen aus der Puppe ist die Körperentwicklung endgültig abgeschlossen.) D: Ein weiblicher Bärenspinner gibt bei Berührung ein Aerosol ab, das sich als Sexuallockstoff herausstellte – eine außergewöhnliche Neuigkeit.

E: Eine Bärenspinner-Raupe reißt sich mit ihren Mundwerkzeugen systematisch in Büscheln ihre Haare aus und baut daraus einen Kokon; auf dem Foto ist sie bereits teilweise nackt. Viele Strategien zum Schutz des Puppenstadiums sind bekannt – diese ist neu.

möglicher Funktionen als Hypothesen formulieren. Genau das macht Biologie so spannend! Leben zeichnet sich durch Vielfalt aus, und Forschung in der Biologie ist in weiten Teilen zwingend anders als beispielsweise in der Physik. In

der Tropenökologie gilt das ganz besonders. Aber dennoch: In der Praxis muss man sich auf ausgewählte Arten konzentrieren, um biologische Mechanismen und Strategien im Detail zu untersuchen. Welche – das bestimmt leider oft der Zufall.

WEITERFÜHRENDE LITERATUR

Der Text erfordert viele Dutzend Literaturverweise, die jedoch den Rahmen sprengen würden. Daher wird hier eine Auswahl an Veröffentlichungen mit weiterführender Originalliteratur genannt:

BOPPRÉ, M., 1995 Pharmakophagie: Drogen, Sex und Schmetterlinge. *Biologie in unserer Zeit* 25: 8–17.

BOPPRÉ, M., 2011 The Ecological Context of Pyrrolizidine Alkaloids in Food, Feed and Forage: An Overview. *Food Additives & Contaminants* 28: 260–281.

BOPPRÉ, M., R. I. VANE-WRIGHT, 2015 Fresh Perspectives on „Wasp Mimicry“. In Vorbereitung.

BUNDESINSTITUT FÜR RISIKOBEWERTUNG, 2013 <http://www.bfr.bund.de/cm/343/analytik-und-toxizitaet-von-pyrrolizidinalkaloiden.pdf>

BUNDESINSTITUT FÜR RISIKOBEWERTUNG, 2014 <http://www.bfr.bund.de/cm/343/fragen-und-antworten-zu-pyrrolizidinalkaloiden-in-lebensmitteln.pdf>

CONNER, W. E. (Hg.), 2009 *Tiger Moths and Woolly Bears. Behavior, Ecology, and Evolution of the Arctiidae*. Oxford University Press.

DETTNER, K., 2007 Gifte und Pharmaka aus Insekten – ihre Herkunft, Wirkung und ökologische Bedeutung. *Entomologie heute* 19: 3–21.

EDGAR, J. A., S. M. COLEGATE, M. BOPPRÉ, R. J. MOLYNEUX, 2011 Pyrrolizidine Alkaloids in Food: A Spectrum of Potential Health Consequences. *Food Additives & Contaminants* 28: 308–324.

EUROPEAN FOOD SAFETY AUTHORITY, 2011 <http://www.efsa.europa.eu/de/efsajournal/doc/2406.pdf>

TRIGO, J. R., 2008 Chemical Ecology of Ithomiine Butterflies. *Current Trends in Phytochemistry* 2008: 141–165.

WIEDENFELD, H., J. EDGAR, 2011 Toxicity of Pyrrolizidine Alkaloids to Humans and Ruminants. *Phytochemistry Reviews* 10: 137–151.

Mein herzlicher Dank gilt meinen Mitarbeiterinnen und Mitarbeitern und vielen Studierenden für ihre mit mir geteilte Neugier, den Verantwortlichen von El Bosque Nuevo (Costa Rica) und Panguana (Peru) für die vielfältige Unterstützung, MINAET und SERFOR für die Forschungsgenehmigungen und der 3MBé gGmbH sowie der Felix Morgenroth-Stiftung für finanzielle Hilfen. Otti Fischer danke ich für die Herstellung der REM-Aufnahmen, Julio Monzón für die Überlassung von drei Fotos von Faltern an Kødern und Philipp Klein für die Oszillogramme.