

Institut für Pflanzenschutzforschung
der Akademie der Landwirtschaftswissenschaften der DDR
Kleinmachnow (DDR)

JÖRG MÖHL

Insektenpheromone: Biologie, Chemie, Anwendungsmöglichkeiten

Mit 13 Textfiguren

1. Einleitung

Das Leistungswachstum in der Landwirtschaft wird, wie auf allen Gebieten der gesellschaftlichen Produktion, unmittelbar von den Fortschritten der Intensivierung bestimmt. Die Komplexität des Prozesses der Intensivierung der landwirtschaftlichen Produktion in biologischer und sozialökonomischer Hinsicht erfordert die Bewältigung einer Vielzahl prinzipiell neuer wissenschaftlicher Probleme (SPAAR 1982).

In der Pflanzenproduktion veränderte sich mit steigendem Intensivierungsgrad die Struktur der Agroökosysteme. Der Rückgang ihrer Mannigfaltigkeit hat oft die Verringerung ihrer selbstregulatorischen Fähigkeiten zur Folge. Es kommt zu Massenvermehrungen von Schaderregern, wobei die entstehenden Verluste mit steigendem Intensivierungsgrad der Produktion schnell anwachsen. Ohne zusätzliche Energieaufwendungen können diese Erscheinungen nicht kompensiert werden. Der Pflanzenschutz hat einen entscheidenden Einfluß auf die Effektivität aller anderen ackerbaulichen Maßnahmen, denn die Sicherung und Erhaltung der Erträge besitzt im landwirtschaftlichen Produktionsprozeß einen besonders hohen ökonomischen Stellenwert, da materielle Werte verloren gehen können, deren Produktion bereits hohen gesellschaftlichen Aufwand kostete (SCHAPIO & NOVOSHILOV 1979).

Immer mehr Aufmerksamkeit wird dem Pflanzenschutz auch im Zusammenhang mit aktuellen Problemen unserer Zeit, dem Umweltschutz und der rationellen Nutzung natürlicher Ressourcen, zuteil. Die Entwicklung und der weltweite Einsatz von synthetischen organischen Pflanzenschutzmitteln hatten ohne Zweifel einen tiefgreifenden ökonomischen Effekt auf die landwirtschaftliche Produktion. In zunehmendem Maße mußte man jedoch negative Begleiterscheinungen des massiven und oft unkontrollierten Einsatzes dieser Mittel feststellen, welche auf die Existenz bestimmter ökologischer und toxikologischer Grenzen ihrer Anwendung hinwiesen (METCALF 1980). Darüber hinaus können sich zum Beispiel unter energetischen Aspekten auch ökonomische Grenzen des Einsatzes chemischer Pflanzenschutzmittel abzeichnen (PIMENTEL 1976).

Heute hat man die Risiken eines einseitig an wenigen Wirkstoffen orientierten chemischen Pflanzenschutzes erkannt. In neuen Konzeptionen werden die ökologischen Forderungen an den Pflanzenschutz mit den ökonomischen und sozialen Notwendigkeiten optimiert (FADEJEV & NOVOSHILOV 1981, BOCHOW 1982, SPAAR 1982). Hauptmerkmal dieser neuen Tendenz ist das Streben nach Integration aller wirtschaftlich, ökologisch und toxikologisch vertretbaren Methoden, um Schadorganismen unter der wirtschaftlichen Schadensschwelle zu halten, wobei die bewußte Ausnutzung natürlicher Begrenzungsfaktoren im Vordergrund steht (FRANZ 1978).

Nach SPAAR (1982) muß „nicht die Vernichtung von Schaderregern, sondern der Schutz der Kulturpflanzenbestände und ihrer Erträge unter weitgehender Nutzung der ökologisch-biologischen Beziehungen innerhalb stabiler Agroökosysteme bis hin zu deren Steu-

erung die zu verfolgende Strategie sein. "Chemische Pflanzenschutzmittel, die auch künftig eine maßgebliche Bedeutung bei der Schaderregerbekämpfung einnehmen werden, sind nur dann und dort anzuwenden, wo dies zur Sicherung hoher Produktionsergebnisse ökonomisch und ökologisch, bei vertretbarer Umweltbelastung, unabdingbar ist. Dieses Vorgehen setzt eine exakte Überwachung des Schaderregerauftretens sowie eine konsequente Anwendung von Bekämpfungsrichtwerten voraus. Die Erarbeitung von Prognosen ermöglicht dabei, Bekämpfungsentscheidungen vorzubereiten und effektiver zu gestalten (BOCHOW 1982).

Gegenwärtig stellt sich der Einsatz von Insektenpheromonen zur Überwachung der Abundanzdynamik und Dispersion von Lepidopterenpopulationen sowie zur Befallsprognose als sehr perspektivreich dar. Diese Maßnahmen können dazu beitragen, bestehende Überwachungsmethoden zu präzisieren und schon auf den ersten Etappen der Entwicklung integrierter Pflanzenschutzsysteme die Anzahl regulierender Eingriffe in Agroökosysteme (Bekämpfungsmaßnahmen) auf ein notwendiges Minimum zu reduzieren. Die Senkung der mit dem Einsatz von Insektiziden verbundenen Kosten, Energieaufwendungen und Umweltbelastung ist zugleich ein Beitrag zu einem besseren Verhältnis von Aufwand und Ergebnis im praktischen Pflanzenschutz. Darüber hinaus eröffnen die Pheromone, welche selbst chemische Verbindungen sind, der Pflanzenschutzforschung neue Möglichkeiten zur Entwicklung hochselektiver biotechnischer Verfahren der Bekämpfung von Schadinsekten.

2. Biologie der Insektenpheromone

Jegliche Lebensprozesse sind an den Austausch von Informationen gebunden. Das gilt sowohl für elementare biochemische Vorgänge innerhalb und zwischen Zellen, Geweben und Organen, als auch für die Verständigung zwischen Individuen (LEVINSON 1972). Nach TEMBROCK (1971) ist die chemische Kommunikation die ursprüngliche Form der Zeichenübertragung zwischen Lebewesen, da sie sich der Konstituenten bedienen kann, aus denen die Funktionsgefüge der Sender und Empfänger selbst aufgebaut sind. Man nimmt an, daß die Chemokommunikation heute die primäre Form des Informationsaustausches bei den meisten Klassen tierischer Lebewesen ist (BIRCH 1974a, BARBIER 1976, RITTER 1979, SOKOLOV 1982).

Lebewesen existieren in Wechselwirkung mit Individuen der eigenen und anderer Arten. Die chemischen Kommunikationssignale, welche Wechselwirkungen zwischen Organismen vermitteln, werden als Semiochemikalien bezeichnet (LAW & REGNIER 1971). Nach NORDLUND (1981) werden die Semiochemikalien in die interspezifisch wirkenden Allelochemikalien (Allomone, Kairomone, Synomone, Apneumone) und intraspezifisch wirkenden Pheromone eingeteilt (Fig. 1).

KARLSON & LÜSCHER (1959) prägten erstmals den Begriff „Pheromon“ für Stoffe (Stoffgemische), „... die von einem Individuum nach außen sezerniert werden, von einem zweiten Individuum der gleichen Art aufgenommen werden und dort eine spezifische Reaktion, zum Beispiel ein bestimmtes Verhalten oder eine entwicklungsphysiologische Determination auslösen.“ In dieser Definition wurden noch Einkomponenten-Pheromone mit weitgehender Artspezifität angenommen. Die Ergebnisse der neueren Pheromonforschung zeigen jedoch, daß die meisten Insektenpheromone aus mehreren strukturell unterschiedlichen Komponenten bestehen (SILVERSTEIN & YOUNG 1976, ROELOFS 1977a), bestimmte Pheromonkomponenten oft bei mehr als nur einer Art vorkommen (vergleiche BESTMANN & VOSTROWSKY 1980, ROELOFS 1980a) und auch interspezifische Wirkungsweisen einzelner Komponenten auftreten können (BLUM 1977, PROKOPY & WEBSTER 1978). Nach SCHNEIDER (1980) sind die derzeitigen Schwierigkeiten bei der Pheromondefinition in der unzureichenden Kenntnis der Komponenten, ihrer Wirkungsweise und Funktion begründet. Das Konzept der Definition von KARLSON & LÜSCHER (1959) hat sich im Prinzip bewährt und ist durch die genaue Beschreibung der Wirkungsweise und Funktion einzelner Pheromonkomponenten ergänzbar. Man spricht heute auch bei mehreren Komponenten von einem Pheromon, da bisher nur der Einheit, die die vollständige Information übermittelt, diese Bezeichnung zukommt.

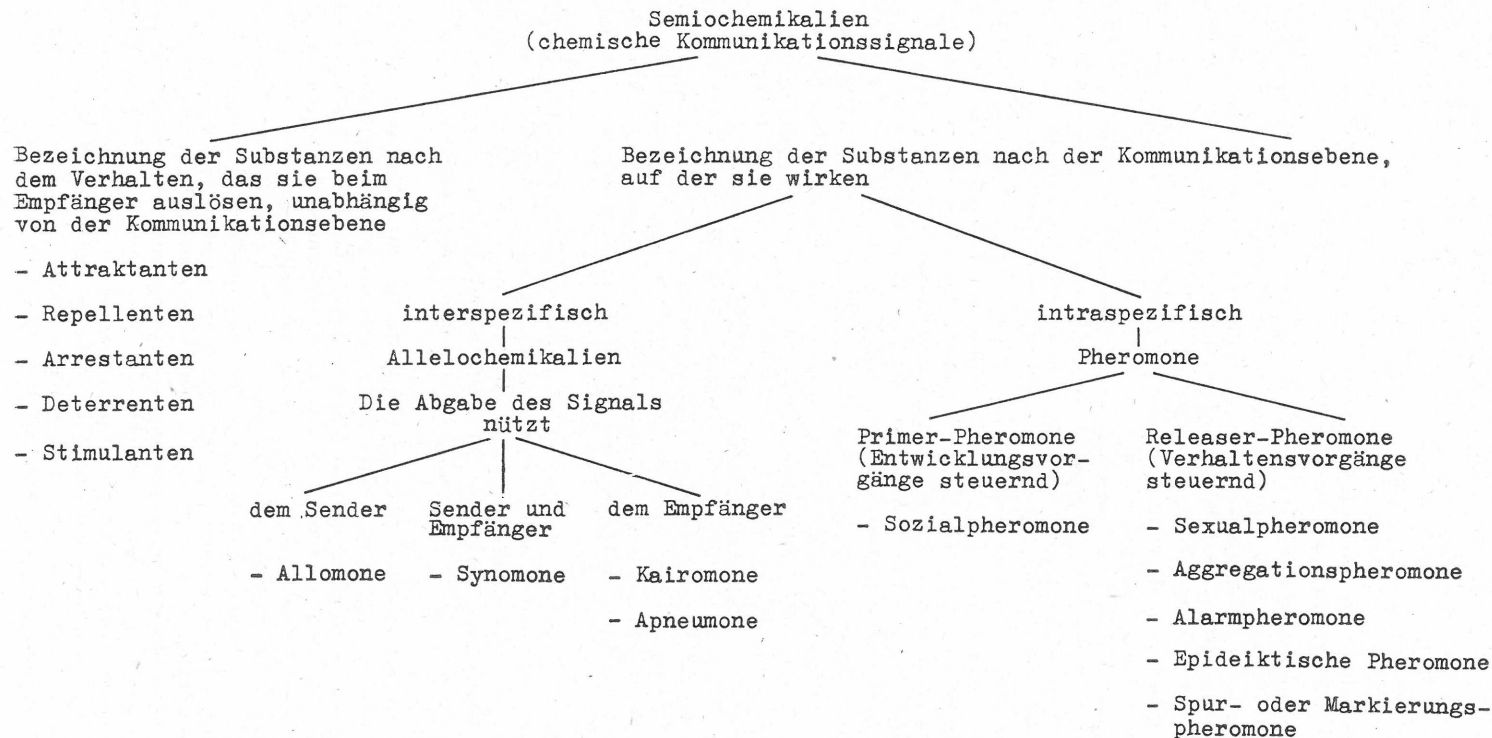


Fig. 1. Übersicht zur Gliederung chemischer Kommunikationssignale

Insektenpheromone wurden unter vielfältigen Gesichtspunkten klassifiziert. Nach ihrer physiologischen Wirkungsweise teilt man die Pheromone in Stoffe mit Releaser- und Primereffekt ein (WILSON 1963). Die Releaser-Pheromone lösen unmittelbar nach dem Empfang eine Verhaltensantwort aus, welche mit dem Verschwinden des Signalstoffs beendet ist (zum Beispiel Sexualpheromone). Die Primer-Pheromone dagegen rufen langanhaltende Veränderungen im Endokrinsystem der betroffenen Individuen hervor (zum Beispiel Königinnen-Substanz der Honigbienen).

Nach ihrer biologischen Funktion kann man in Anlehnung an BUTLER (1967, 1970) und WILSON (1970) die Insektenpheromone in verschiedene Klassen einteilen. Sexualpheromone dienen der intergeschlechtlichen Kommunikation zur Zusammenführung und Kopulation der Individuen einer Art (JACOBSON 1972). Hierzu gehören auch die von den Männchen abgegebenen Aphrodisiaka, welche das Paarungsverhalten des Partners beeinflussen, nachdem diese durch andere Reize zusammengeführt wurden (BIRCH 1974b). Aggregationspheromone bewirken die Ansammlung vieler Individuen beider Geschlechter einer Art an einem bestimmten, für ihre Existenz günstigen Ort (BORDEN 1974, VITÉ & FRANCKE 1976). Epideiktische Pheromone beeinflussen die Dispersion phytophager Insekten im Ökosystem (PROKOPY 1981, SAAD & SCOTT 1981). Alarmpheromone informieren Artgenossen über Gefahr und induzieren zumeist eine fluchtartige Migration der Individuen aus der Pheromon-Emissionszone (BLUM 1969, 1979, WOHLERS 1979). Spur- oder Markierungspheromone dienen der Kennzeichnung eines Weges, zum Beispiel zu einer Nahrungsquelle (BLUM et al. 1970, PARRY & MORGAN 1979) oder der Markierung eines Objektes mit einer bestimmten Information (KATSOYANNOS 1975). Sozialpheromone übertragen in einer Insektenkolonie Informationen. Zum Beispiel regulieren sie das Kastensystem oder die Vermehrung sozialer Insekten (BLUM & BRANDT 1972, BLUM 1974).

Nach dem Verhalten, das sie beim Signalempfänger induzieren, können Semiochemikalien unabhängig von der Kommunikationsebene mit den von DETHIER et al. (1960) vorgeschlagenen Termini charakterisiert werden. Als Attraktanten beziehungsweise Repellentent werden Stoffe bezeichnet, die eine zielgerichtete Bewegung zu ihrer Quelle hin beziehungsweise von ihr weg auslösen; Arrestanten veranlassen ein Individuum zur Verminderung seiner Bewegungsgeschwindigkeit, zum Anhalten oder zu verstärkten Richtungsänderungen der Bewegung; Stimulanten sind Stoffe, die die Bewegungsgeschwindigkeit der Organismen erhöhen, die Anzahl der Richtungsänderungen herabsetzen oder einen reflektorischen Akt auslösen (Phago-, Kopulations- und Ovipositionsstimulanten); Deterrenten sind Stoffe, die den Fraß, die Kopulation oder Eiablage hemmen.

Die Anwendung dieser Klassifikationen beinhaltet einige Probleme, da eine Pheromonkomponente oder ein Pheromon mehr als nur eine biologische Funktion haben beziehungsweise mehr als nur eine Verhaltensreaktion auslösen kann (WOOD 1982). Trotz dieser Einschränkungen haben sich die hier aufgeführten Klassifikationen und ihre wissenschaftlichen Termini in weiten Bereichen durchgesetzt (vergleiche SHOREY 1977a, ELISAROV 1978, NORDLUND 1981).

Sexualpheromone sind neben der Anlockung des jeweils gegensätzlichen Geschlechts auch für den Ablauf der für eine Kopulation erforderlichen kompletten Verhaltenssequenz verantwortlich (ROELOFS & CARDÉ 1977). Auf Grund der zahlenmäßig dominierenden Stellung der als Sexattraktant (Sexuallockstoff) wirkenden Komponenten von Sexualpheromonen werden beide Begriffe häufig synonym verwendet. Die Mehrkomponentensysteme darstellenden Sexualpheromone haben jedoch komplexen Wirkungscharakter (STECK et al. 1977, BAKER & CARDÉ 1979a). Als Sexattraktanten werden natürliche und, solange ihr natürliches Vorkommen nicht nachgewiesen ist, auch in Screening-Programmen entdeckte synthetische chemische Verbindungen bezeichnet, die eine geschlechtsspezifische Erhöhung der Anflugrate bestimmter Insekten auf mit diesen Stoffen behandelte Zielflächen (zum Beispiel Fallen) bewirken (INSCOE & BEROZA 1976a, BESTMANN & VOSTROVSKY 1982a). Wir betrachten im Folgenden vor allem die weiblichen Sexualpheromone der Lepidopteren, nicht nur, weil sie besonders gut erforscht sind, sondern auch, weil die Einsatzmöglichkeiten solcher Stoffe auf Grund ihrer Distanzwirkung im praktischen Pflanzenschutz am perspektivreichsten sind (vergleiche zum Beispiel SHOREY

1976a, BONESS et al. 1977, MINKS 1979a, FADEJEV & SMETNIK 1980; PICCARDI 1980, TAMAKI 1980).

Seit der ersten Isolierung und Identifizierung einer Pheromonkomponente, des „Bombykol“ genannten natürlichen Sexattraktanten des Seidenspinners (*Bombyx mori*) durch BUTENANDT et al. (1959), hat sich die Pheromonforschung schnell entwickelt. In einer Zusammenstellung der Literatur bis zum Jahre 1975 von MAYER & McLAUGHLIN (1975) werden bereits 61 Lepidopteren-Arten aus 10 Familien aufgezählt, von denen die Hauptkomponenten der Sexualpheromone der Weibchen bekannt waren. Für weitere 80 Arten hatte man synthetische Sexattraktanten gefunden. Durch neuere Publikationen, die hier nicht im einzelnen zitiert werden können, ist vor allem die Artenzahl in der zweiten Kategorie noch erheblich angestiegen, so daß zum Zeitpunkt der Niederschrift von mindestens 100 Lepidopteren-Arten aus 15 Familien die Sexualpheromone ganz oder teilweise identifiziert und für mehr als 300 weitere Arten Sexattraktanten bekannt sind. Im Vergleich dazu ist die Biosynthese, Rezeption und sensorische Transduktion dieser Wirkstoffe kaum erforscht.

Die Sexualpheromone der weiblichen Lepidopteren werden in Nanogramm-Mengen ($1 \text{ ng} = 10^{-9} \text{ g}$) in Pheromondrüsen, die Differenzierungen abdominalen Intersegmentalmembranen sind, produziert (PERCY & WEATHERSTON 1971, KUWAHARA & CASIDA 1973) (Fig. 2). Im Gegensatz zu den einzelligen Hautdrüsen der Insekten finden sich hier im allgemeinen keine definierten Gänge zur Abgabe des Drüseninhalts. Die Pheromone diffundieren durch die Kutikula oder treten durch feine Porenkanäle aus und desorbieren von der Drüsenoberfläche (SCHNEIDER 1980). Bei den Männchen sind neben den Pheromon produzierenden Drüsen, welche sich an verschiedenen Stellen des Körpers, der Flügel oder der Beinpaare befinden können, oft morphologisch sehr vielfältige „Verdunstungsorgane“, wie Haarpinsel oder Bürsten, vorhanden (STOBBE 1912, CLEARWATER 1975, BOPPRÉ 1977, GRANT 1978).

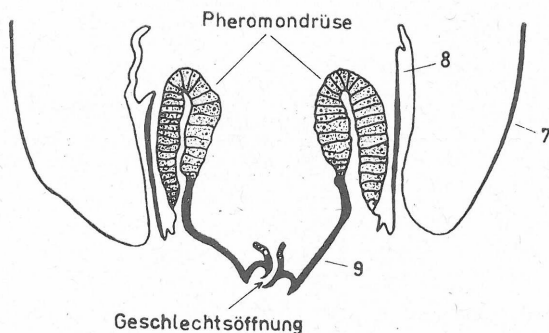


Fig. 2. Frontalschnitt durch das Abdomen der Dörrobstmotte (*Plodia interpunctella*), Weibchen; 7.—9. Hinterleibssegment. Nach BARTH (1937).

Die Pheromonbiosynthese ist ebenso wie die Drüsen-Histologie und Histochemie ein im Vergleich zur Morphologie nur wenig bearbeitetes Gebiet. Die Hypothese, daß Pheromone generell aus pflanzeigenen Stoffen gebildet werden (HENDRY et al. 1975, 1976) hat sich nicht bestätigt (MILLER et al. 1976, HINDENLANG & WICHMANN 1977). Man nimmt an, daß bei Lepidopteren die Biosynthese der Pheromone im allgemeinen von langkettigen Fettsäuren und anderen Stoffen, die im normalen Metabolismus der Individuen vorkommen, ausgeht (LEVINSON 1972, MITLIN & HEDIN 1974). Nur wenige Arten, wie die Männchen der Monarchfalter (*Danaidae*) müssen Pheromonvorstufen (Pyrrolizidin-Alkaloide) aus ihren Futterpflanzen (*Heliotropium*) aufnehmen (SCHNEIDER et al. 1975, BOPPRÉ 1979).

Der Wirkungsbereich von Sexualpheromonen ist durch die Luftströmung in den von Lepidopteren bewohnten Biotopen wesentlich größer als der von zum Beispiel Alarm- oder Spurpheromonen und kann von wenigen bis zu mehreren hundert Metern betragen

(BOSSERT & WILSON 1963, PRIESNER 1973, SOWER et al. 1973). Das Verhalten von in den Luftstrom abgegebenen Pheromonen wurde in mathematischen Modellen dargestellt und in Labor- und Feldversuchen untersucht, denn es hat entscheidende Bedeutung für die Orientierungsmechanismen der Insekten (AYLOR 1976, HIROOKA & SUWANAI 1976, NAKAMURA 1976, MURLIS & JONES 1981). Die Ausbreitung eines Sexualpheromons in bewegter Luft ist von der Abgaberate der Quelle, vom Diffusionskoeffizienten des Stoffes, welcher seinerseits durch den atmosphärischen Druck und die Temperatur bestimmt ist, und von der Luftströmung abhängig (NAKAMURA & KAWASAKI 1977). Als „aktive Wirkungszone“ wird der Bereich der sich bildenden Pheromonfahne oder -wolke bezeichnet, der eine Pheromonkonzentration über der Wahrnehmungsschwelle der Männchen enthält (BOSSERT & WILSON 1963) (Fig. 3).

Die Rezeptororgane für olfaktorische Reize sind bei den Lepidopteren vorwiegend die auf der Antennenoberfläche verteilten „Riechhaare“ vom Typ Sensillum trichodea (SCHNEIDER & STEINBRECHT 1968, STEINBRECHT 1969, VAN DER PEERS 1980). Charakteristisch für diesen Typ ist eine dünne, von Poren durchbrochene Kutikula (Fig. 4). Die

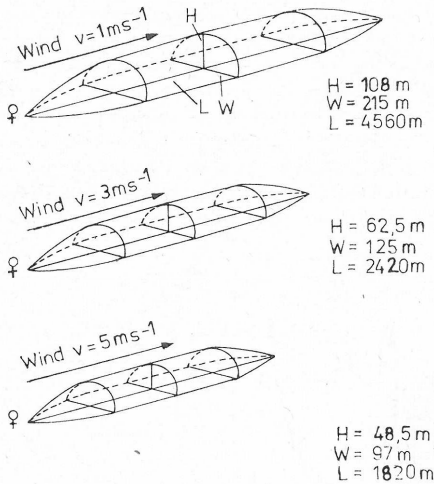


Fig. 3. Schema der berechneten aktiven Wirkungszone des Pheromons eines Schwammspinner-Weibchens (*Porthetria dispar*) bei verschiedenen Windgeschwindigkeiten. Nach BOSSERT & WILSON (1963).

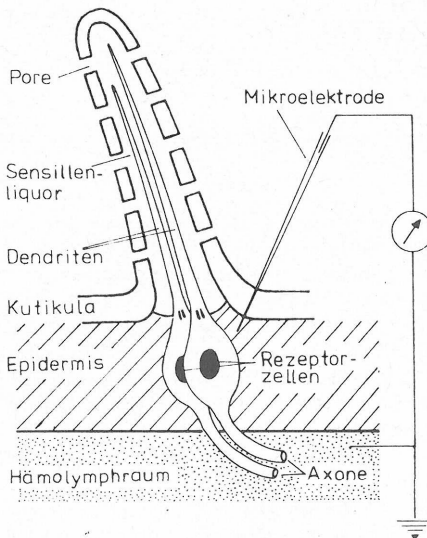


Fig. 4. Schematischer Längsschnitt eines olfaktorischen Sensillums mit Einzelzellableitung. Nach STEINBRECHT & MÜLLER (1971).

Antennen der Männchen sind bei vielen Arten mit solchen Riechhaaren dicht besetzt, die oft noch so geordnet sind, daß sie ein engmaschiges Sieb bilden, welches die Pheromonmoleküle aus der Luft „filtert“ (KAISLING 1971). Auf den Antennen der Weibchen befinden sich nur bei wenigen Arten Rezeptoren für das eigene Sexualpheromon (BIRCH 1977, LIGHT & BIRCH 1979).

Bei der Pheromonwahrnehmung werden die mit der Luftströmung herangetragenen Moleküle zunächst in einem unspezifischen Prozeß an der Sensillenoberfläche adsorbiert. Danach diffundieren sie zu den in der Kutikula befindlichen Poren und durch diese und die sie fortsetzenden kutikularen Tubuli bis an die Membran der in die Sensillen hineinreichenden Dendriten (STEINBRECHT & KASANG 1972, STEINBRECHT 1973), wo es vermutlich zu einer spezifischen Adsorption an einem hypothetischen Rezeptormolekül kommt. Trifft ein Pheromonmolekül auf ein Rezeptormolekül, so entsteht in noch ungeklärter Weise in der Dendritenmembran ein Ionenkanal, durch den kurzzeitig Ionen hindurchtreten können (BESTMANN & VOSTROWSKY 1982b). Die durch die Wechselwirkung vieler Pheromonmoleküle mit Rezeptormolekülen ausgelösten Potentialänderungen breiten sich als sogenanntes langsames Rezeptorpotential (Summe der Elementarpotentiale) über die Dendriten aus, werden im Somabereich in Aktionspotentiale (Nervenimpulse) umgesetzt und über die Axone der Sinneszellen in das Zentralnervensystem weitergeleitet, wo sie über Zwischenneurone eine Verhaltensreaktion auslösen können (KAISLING 1974, 1975, BOECKH et al. 1976, MASSON, 1978).

Die langsamen reizinduzierten Potentialschwankungen der ganzen Antenne können mit der von SCHNEIDER (1957) entwickelten Elektroantennogramm-Technik (EAG) gemessen werden (Summenableitung) (Fig. 5). Später wurde auch eine Methode zur Registrierung von Potentialschwankungen einzelner olfaktorischer Zellen (Einzelzellableitung) mit Hilfe von Mikroelektroden entwickelt (BOECKH 1962) (vergleiche Fig. 4). KAISLING & PRIESNER (1970) konnten aus Verhaltensversuchen, extrazellulären elektrischen Ableitungen von Einzelzellen und aus Messungen der Duftstoffadsorption mit tritiummarkiertem Bombykol schlußfolgern, daß die Adsorption eines einzelnen Bombykolmoleküls genügt, um in einer Riechzelle einen Nervenimpuls auszulösen, aber etwa 1% der 25000 Rezeptorzellen innerhalb einer Sekunde erregt werden müssen, um eine signifikante Verhaltensreaktion bei den Männchen des Seidenspinners auszulösen. Im Bereich dieser Reaktionsschwelle enthält die auf die Antennen geblasene Luft etwa 1000 Bombykolmoleküle pro cm^3 .

Die Struktur der Rezeptormoleküle ist noch weitgehend unbekannt. Auf der Grundlage umfangreicher Struktur-Aktivitätsuntersuchungen von Pheromon-Derivaten mit der EAG-Technik (BESTMANN 1976, PRIESNER et al. 1977, BESTMANN 1976) entwickelten BESTMANN & VOSTROWSKY (1980, 1982a) neue Modellvorstellungen über den molekularen Mechanismus der Wechselwirkung zwischen Pheromonmolekülen und einer postulierten „Rezeptorregion“. Sie kamen zu dem Schluß, daß der Reizauslösung an der Dendritenmembran nicht ein starrer Schlüssel-Schloß-Mechanismus zwischen Pheromon- und Rezeptormolekül (DAVIS 1971) oder eine Dreipunktanlagerung des Pheromonmoleküls an ein Rezeptormolekül (KAFKA 1974, KAFKA & NEUWIRTH 1975) zugrunde liegt, sondern

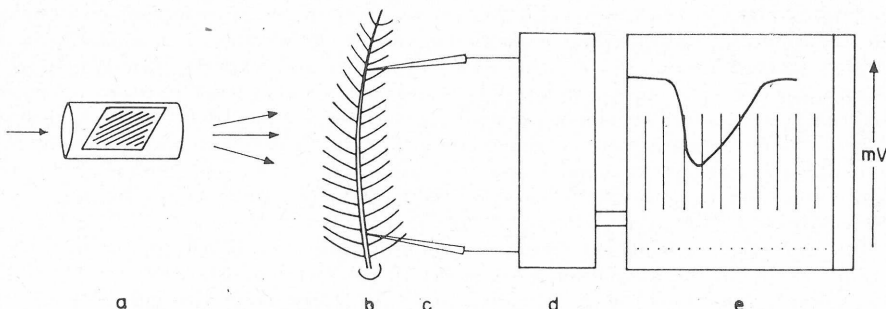


Fig. 5. Meßanordnung für das Elektroantennogramm (EAG). a — Reizquelle, b — Antenne, c — Elektroden, d — Verstärker, e — Schreiber. Nach BESTMANN & VOSTROWSKY (1982a).

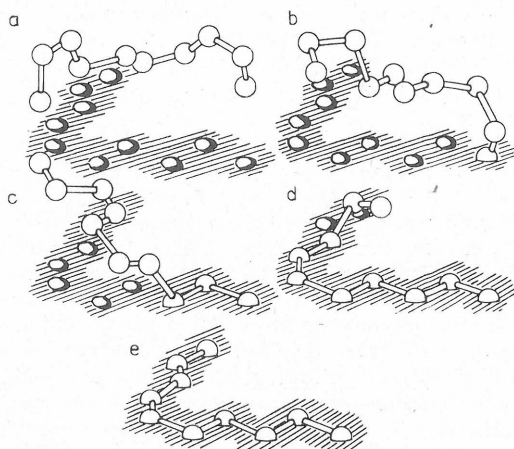


Fig. 6. Schematische Darstellung der flexiblen Einpassung eines Pheromonmoleküls in eine Rezeptorregion. a — Annäherung des Moleküls, b — erster Kontakt zwischen Pheromon und Rezeptorregion, c und d — dynamische Einpassung in den Rezeptor, e — Endstadium. Gleichzeitige dynamisch verlaufende Änderungen in der Rezeptorregion sind nicht berücksichtigt. Nach BESTMANN & VOSTROWSKY (1980).

das Pheromonmolekül sich vielmehr dynamisch in eine Rezeptorregion „einschlingelt“ (Fig. 6). Für die Erregungsauslösung ist die Wechselwirkung des Pheromons an der Grenzregion zwischen Protein- und Lipidbereich der Dendritenmembran von großer Bedeutung. Aus diesem Grunde werden von BESTMANN & VOSTROWSKY (1980) an Stelle der allgemein gebrauchten Termini „Rezeptor“ und „Rezeptormolekül“ die Bezeichnungen „Rezeptorbereich“ und „Rezeptorregion“ eingeführt. Diese Vorstellungen erklären auch, warum Rezeptoren, die auf achirale Sexualpheromonmoleküle maximal antworten, zwischen den Enantiomeren (optische Isomere) chiraler Pheromon-Analoga unterscheiden können (CHAPMAN 1979, SILVERSTEIN 1979), da zusätzlich diastereomere Wechselwirkungen auftreten und nur eines der beiden Enantiomeren weitgehend die von der Rezeptorregion geforderte Konformation einnehmen kann.

Es ist noch unbekannt, ob die Pheromonmoleküle nach der Wechselwirkung mit der Rezeptorregion wieder frei und abtransportiert werden oder einer Strukturveränderung beziehungsweise Metabolisierung unterliegen. Bei einigen Arten konnte gezeigt werden, daß ihre Pheromone auf den Antennen und Körpern beider Geschlechter metabolisiert werden (KASANG 1974, FERKOVICH et al. 1982). Die Prozesse an der Dendritenmembran lassen sich mit diesem offenbar enzymatischen Abbau des Pheromons jedoch nicht erklären, denn er erfolgt im Vergleich zur Reaktionsauslösung relativ langsam.

Nachdem man in den sechziger Jahren generell ein Einkomponenten-Pheromon pro Art annahm und in den siebziger Jahren mit Hilfe moderner Analysemethoden gezeigt werden konnte, daß Lepidopteren in der Regel Mehrkomponenten-Pheromone zur Chemokommunikation benutzen, vergleichbar mit anderen Informationssystemen, die für die Informationsübermittlung verschiedene Symbole oder Zeichen gebrauchen (ROELOFS 1977a, RITTER 1979b), erschienen die Hypothesen und experimentiellen Ergebnisse zur Wirkungsweise und Artspezifität von Pheromonen oder den Orientierungsmechanismen der Insekten in einer Pheromonwolke in einem völlig neuen Licht. Daß Insekten verschiedene „Pheromongemische“ unterscheiden können, impliziert das Vorhandensein verschiedener Rezeptortypen, das heißt von spezifischen Rezeptorregionen für jede Komponente eines Pheromons. Umfangreiche elektrophysiologische Untersuchungen bestätigen diese Annahme (DEN OTTER 1977, PRIESNER 1979a).

Für den Mechanismus der Chemokommunikation mit Mehrkomponenten-Pheromonen nimmt man die im Folgenden dargestellte Hypothese an (BESTMANN 1978, KAISLING 1979, PRIESNER 1979b) (Fig. 7). Von jeder der Rezeptorregionen gehen bei der Erregung durch die verschiedenen Pheromonmoleküle spezifische Nervenimpulse an das Zentralnervensystem. Das Signalmuster der Impulse jeder Rezeptorregion ist verschieden. Die

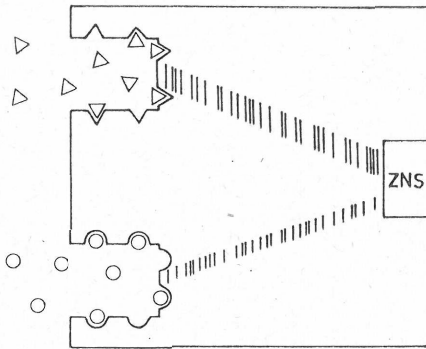


Fig. 7. Schematische Darstellung der Wirkungsweise von zwei verschiedenen Pheromonmolekülen eines Mehrkomponenten-Pheromons auf die für sie spezifischen Rezeptoren und der Signalübertragung zum ZNS. Nach BESTMANN (1978).

Frequenz wird durch die Reizstärke, das heißt durch die Konzentration der erregenden, für die jeweilige Rezeptorregion spezifischen Molekülarart, bestimmt. Nur dann, wenn Signalmuster und Frequenzstärke im richtigen Verhältnis zueinander gleichzeitig im Zentralnervensystem registriert werden, kommt es zu einer typischen Verhaltensauslösung. Verändert man das Mengenverhältnis der Pheromonkomponenten, so wird dadurch die Frequenz der Impulsarten verändert. Entspricht das Erregungsmuster nicht mehr dem nervösen Code eines angeborenen Verhaltensmusters, kann es zu keiner oder einer veränderten Verhaltensauslösung kommen (Disruption oder Inhibition).

Die Wirkungsweise verschiedener Mengenverhältnisse eines Zweikomponenten-Pheromons (zum Beispiel geometrische oder optische Isomere einer Verbindung) kann mit der von ROELOFS (1978, 1979a, b) auf der Grundlage von Freilandversuchen entwickelten Hypothese der Rezeption von Pheromonen zwischen bestimmten Schwellenwerten ihrer Abgaberate von künstlichen Dispensoren erklärt werden (Fig. 8). Die Aktivierungsschwelle der Männchen (geringste Pheromonabgaberate) wird im allgemeinen durch das natürliche Konzentrationsverhältnis der Pheromonkomponenten bestimmt (BAKER et al. 1976). In Labor- und Feldversuchen (ROELOFS 1978) erwies sich, daß bei Veränderung des natürlichen Mengenverhältnisses der Pheromonkomponenten die Aktivierungsschwelle anwächst, das heißt höhere Pheromonabgaberationen notwendig sind, um reproduzierbare Verhaltensreaktionen bei den Männchen auszulösen. Ab einer bestimmten Pheromonabgaberate treten jedoch bei allen Mengenverhältnissen in Olfaktometer- und Freilandversuchen Desorientierungseffekte auf (Desorientierungsschwelle) (ROELOFS & CARDÉ 1977, ROELOFS 1978). Zwischen der Aktivierungsschwelle und der Desorientierungsschwelle

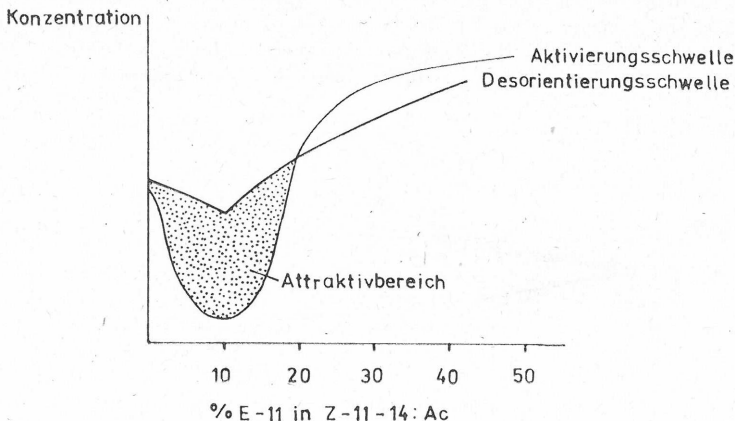


Fig. 8. Postuliertes Schwellenwert-Diagramm für *Argyrotaenia velutinana* (Tortricidae). Der Attraktivbereich (gepunktet) wird durch die Aktivierungs- und Desorientierungsschwelle eingegrenzt. E-11 bzw. Z-11-14: Ac = E-11 bzw. Z-11-Tetradecenylacetat. Nach ROELOFS (1979b).

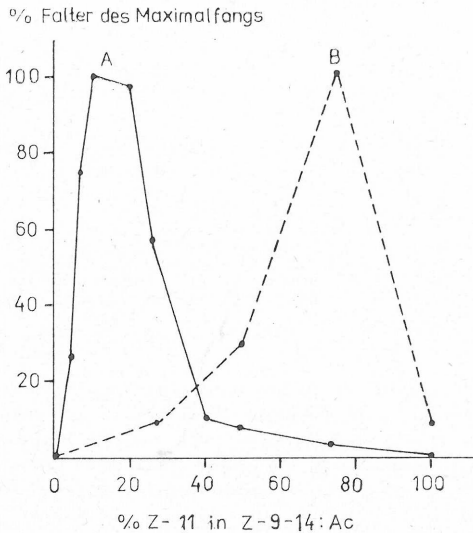


Fig. 9. Effekt verschiedener Mischungsverhältnisse eines Zweikomponenten-Pheromons auf die Falterfänge von zwei syntopen Arten in Pheromonfallen. a — Fruchtschalenwickler (*Adoxophyes reticulana*), b — Geflümmter Rebenwickler (*Clepsis spectrana*). Z-11 beziehungsweise Z-9-14: Ac = Z-11 beziehungsweise Z-9-Tetradecenylacetat. Nach PERSOONS & RITTER (1975).

schwelle liegt ein Bereich, in welchem auch nicht dem natürlichen Konzentrationsverhältnis entsprechende synthetische Mehrkomponenten-Pheromone attraktiv wirken (BAKER et al. 1978).

Mit diesen Hypothesen können viele bisher schwer erklärbare Ergebnisse von praxisorientierten Freilandversuchen mit Sexualpheromonen, wie zum Beispiel die schwache oder sogar repellente Wirkung zu hoher Abgaberaten, falscher Mengenverhältnisse der Komponenten oder von Formulierungen mit geringem Reinheitsgrad, interpretiert werden.

Das natürliche Mengenverhältnis der Komponenten von Pheromonen ist genetisch fixiert (KLUN & MAINI 1979, GRULA & TAYLOR 1979). Innerhalb einer Population variiert dieses Mengenverhältnis kaum (MILLER & ROELOFS 1980) und auch mit zunehmendem Alter der Individuen verändert es sich nicht (MILLER & ROELOFS 1977). Die zum Beispiel beim Maiszünsler (*Ostrinia nubilalis*) zwischen isolierten Populationen beobachteten Unterschiede im natürlichen Mengenverhältnis der Pheromonkomponenten (KLUN et al. 1975) können auf die Existenz von Zwillingen- oder Unterarten hindeuten (CARDÉ et al. 1978). Indem jede Art in einem anderen, genau definierten Mengenverhältnis die Komponenten ihres Pheromons abgibt, können intraspezifische Informationen innerhalb sym-

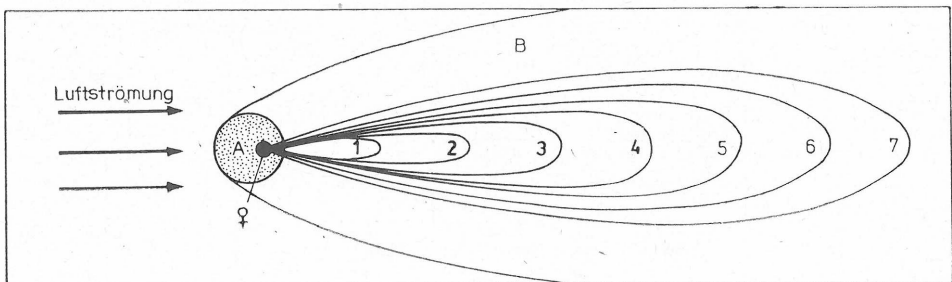


Fig. 10. Schema der Verteilung der Schwellenwert-Konzentrationen eines hypothetischen Mehrkomponenten-Pheromons des Apfelwicklers (*Laspeyresia pomonella*) im Raum. A — Apfelbaum, B — volatile Allelochemikalien des Apfelbaums, 1–7 — aktive Wirkungszonen der Pheromonkomponenten. Nach SKIRKEVICIUS (1979a).

patrisch vorkommender Arten mit den gleichen Molekülen übermittelt werden (ROELOFS & CARDÉ 1974, TAMAKI & HONMA 1976, CARDÉ et al. 1977) (Fig. 9).

Mehrkomponenten-Pheromone können neben der Sicherung der reproduktiven Isolation der Art auch eine Rolle bei der Steuerung der Hierarchie der Verhaltenssequenz von Insekten spielen (vergleiche ROELOFS & CARDÉ 1977, NAKAMURA 1980). Durch unterschiedliche Konzentrationsverhältnisse in einer Pheromonwolke ergeben sich Variationsmöglichkeiten, mit gleichen Molekülen innerhalb einer Art verschiedene Nachrichten zu übermitteln und im Empfangsindividuum verschiedenes Verhalten auszulösen (SKIRKEVIČIUS 1979a). Dabei werden die Wirkungsbereiche der einzelnen Pheromonkomponenten durch ihre Diffusionskoeffizienten geregelt (Fig. 10). In Feldversuchen konnte man für einige Arten nachweisen, daß eine Komponente des Pheromons auf weite Entfernung anlockend wirkt, der Emittor aber (Dispensor oder Weibchen) wird vom Empfänger (Männchen) erst dann richtig angesteuert, wenn eine zweite Komponente, die nur auf kürzere Entfernung wirkt, im richtigen Konzentrationsverhältnis zur Fernwirkungskomponente dazukommt (BAKER & CARDÉ 1979a, NAKAMURA 1979, KAWASAKI 1981).

Für den Mechanismus der Fernorientierung fliegender Insekten auf eine Pheromonquelle wurden in der Literatur vor allem zwei auf der Grundlage von Verhaltensversuchen in Olfaktometern entwickelte Theorien diskutiert (vergleiche FARKAS & SHOREY 1974, KENNEDY 1977a). Die von FARKAS & SHOREY (1972, 1973) aufgestellte Hypothese über die Chemotaxis als Orientierungsmechanismus („Richtungsriechen“ im Konzentrationsgefälle der Pheromonwolke), konnte bei näherer Untersuchung der Struktur von Pheromonwolken nicht aufrecht erhalten werden.

Durch Luftturbulenzen erhält die Pheromonfahne eine irreguläre, wirbelartige Struktur. Zur Positionsbestimmung mußte ein Insekt den Mittelwert der Konzentration des Pheromons in einem Punkt der Pheromonfahne registrieren können und dazu jeweils einige Sekunden an einem Ort verharren (MURLIS & JONES 1981, DAVID et al. 1982). Die von KENNEDY & MARSH (1974) entwickelte Theorie der „Pheromon-regulierten optisch-mitgesteuerten Anemotaxis“ wird, nach ihrer mehrfachen Modifizierung (vergleiche KENNEDY et al. 1981), heute allgemein als wahrscheinlicher Orientierungsmechanismus anerkannt. Danach stellt man sich die anemotaktische Orientierung fliegender Insekten auf eine Pheromonquelle folgendermaßen vor: Bemerkt ein Männchen eine über der Wahrnehmungsschwelle liegende Pheromonkonzentration, so verringert es seine Fluggeschwindigkeit, den Winkel der Bewegungsrichtung zur Luftströmung (direkter Aufwindflug entspricht einem Winkel von 0°) und die Zeitdauer der Schwenkbewegungen in der Luftströmung, wobei sich die Frequenz der Zick-Zack-Bewegungen erhöht. Verliert das Insekt die Pheromonfahne, treten entgegengesetzte quantitative Erscheinungen auf (KENNEDY 1982).

Das Nahbereichsverhalten der Insekten, Annäherung, Werbung und Kopulation umfassend, wird neben der Pheromonkonzentration durch unterschiedliche oder auch kombinierte Stimuli bestimmt, wie zum Beispiel durch zusätzliche Pheromonkomponenten, Aphrodisiaka der Männchen, taktile und optische Reize (vergleiche ONO 1977, BAKER & CARDÉ 1979a, CASTROVILLO & CARDÉ 1980).

Die ausgeprägte Artspezifität der Sexualpheromone von Lepidopteren ist bei ihrem praktischen Einsatz im Pflanzenschutz oft ein wichtiger Vorteil. In einzelnen Fällen kann es jedoch vorkommen, daß mehrere Arten mit strukturell ähnlichen Pheromonen gemeinsam in Fallen mit synthetischen Pheromonquellen gefangen werden. Die Pheromondispensoren arbeiten in der Regel kontinuierlich und mit Pheromonabgaberaten, die weit über denen aktiver Weibchen liegen. Auch die ethologischen Isolierungsfaktoren sind in solchen Fällen ausgeschaltet. In der Natur geben weder die Weibchen ihr Sexualpheromon kontinuierlich ab, noch zeigen die Männchen eine kontinuierliche Bereitschaft darauf zu reagieren (CASTROVILLO & CARDÉ 1979, HENDRIKSE 1979). Die Pheromonkommunikation der Insekten wird von endogenen und exogenen Faktoren stark beeinflusst (BAKER & CARDÉ 1979c).

Zu den endogenen Faktoren zählt man zum Beispiel das Alter der Insekten und den Einfluß der Paarung (STEINBRECHT 1964, HOWELL & THORP 1972, FLURI et al. 1974, SKIRKEVIČIUS & SKIRKEVIČIENE 1978). Zu den exogenen Faktoren gehören die Lichtintensität, Temperatur, Luftfeuchtigkeit und die Windgeschwindigkeit (KAAE & SHOREY 1972,

MANI et al. 1974, SHOREY 1974, TATJANSKAITE 1979, BUDA 1981). Die Kenntnis der Wirkungsweise dieser Faktoren ist eine Voraussetzung für die objektive Interpretation von Verhaltensversuchen mit Pheromonen im Labor und im Freiland.

Die Sexualpheromone sind eine Komponente des komplexen Kommunikationssystems der Lepidopteren, welches ein zielgerichtetes Verhalten der Insekten erst ermöglicht und sich selbst in das übergeordnete Informationssystem des Ökosystems einfügt. Die Chemokommunikation mit Sexualpheromonen läßt sich nicht auf die Emission eines chemischen Kommunikationssignals durch die Weibchen, seine Rezeption durch die Männchen und deren Verhaltensantwort beschränken. Sie ist ein komplexer Prozeß, dessen Verständnis die Erforschung aller seiner Komponenten auf den unterschiedlichsten biologischen Organisationsniveaus (Molekül-, Rezeptor-, Organ-, Individuum-, Populations- und Ökosystemniveau) erfordert. Im Vergleich zum Wissensstand über die Chemie der Pheromone sind auf diesem Gebiet noch viele Probleme ungelöst. Die Kenntnis dieser komplexen Zusammenhänge ist jedoch eine Voraussetzung für die erfolgreiche Anwendung von Pheromonen zur Manipulierung des Verhaltens von Schadinsekten im Rahmen integrierter Pflanzenschutzsysteme.

3. Chemie der Insektenpheromone

Da Pheromone von Insekten generell in sehr geringen Mengen produziert werden, erfordern die Isolierungs- und Identifizierungsmethoden entweder eine große Anzahl von Individuen oder besonders empfindliche Meßverfahren. Zur Isolierung und Identifizierung der Struktur des Sexualpheromons von *Bombyx mori* im Jahre 1959, dem ersten Pheromon, dessen Struktur aufgeklärt wurde, benötigten Nobelpreisträger BUTENANDT und seine Mitarbeiter noch etwa 500 000 Weibchen und zwei Jahrzehnte angestrengter Arbeit (BUTENANDT et al. 1959). Aus dem Extrakt der Abdomen dieser Weibchen konnten sie nach der Ausfällung der aktiven Fraktionen und ihrer Anreicherung ein Derivat des Pheromons in Form von 12 mg eines kristallisierten farbigen Esters gewinnen. Für das später Bombykol genannte Pheromon wurde durch seine katalytische Hydrierung, sein Infrarot-Spektrum und durch oxydativen Abbau seines Esters die Konstitution eines 10, 12-Hexadecadien-1-ols nachgewiesen (BUTENANDT et al. 1961). Anfangs nahm man eine (Z), (E) Konfiguration der Doppelbindungen im Molekül an, doch nach der Synthese der vier möglichen geometrischen Isomeren und ihrer Prüfung im Biotest zeigte sich, daß das Sexualpheromon von *Bombyx mori* die Strukturformel (E, Z)-10, 12-Hexadecadien-1-ol besitzt (BUTENANDT et al. 1962). Als ein Ergebnis der Entwicklung von moderner Analysetechnik und -methoden, vor allem in den letzten zehn Jahren, wurden seit dieser Zeit Hunderte von Pheromonkomponenten mit den verschiedensten biologischen Funktionen identifiziert und synthetisiert. Die heute bereits Tausende von Quellen umfassende Literatur zur Chemie von Pheromonen wurde in Übersichten durch verschiedene Autoren systematisiert und diskutiert (EITER 1970, JACOBSON 1972, BAKER & EVANS 1975, INSCOE & BEROZA 1976b, BRAND et al. 1979, PLIMMER & INSCOE 1979, BESTMANN & VOSTROWSKY 1980). Im Folgenden sollen am Beispiel der Sexualpheromone von Lepidopteren, der größten Gruppe identifizierter Pheromone, die Etappen der Erforschung von Pheromonen bis zu ihrem Einsatz im praktischen Pflanzenschutz aufgezeigt werden (Fig. 11).

Zur Isolierung von Sexualpheromonen werden im allgemeinen virgine Weibchen (1 bis 3 Tage alt) benutzt. Eine oftmals verwendete Methode besteht darin, die abgetrennten Pheromondrüsen, Abdomen oder sogar den gesamten Insektenkörper mit Lösungsmitteln, wie Dichlormethan, Dichloräthan, Hexan oder Äthylester zu extrahieren (vergleiche JACOBSON 1972). Nach dem Filtrieren der Lösung werden die inaktiven Lipide bei tiefen Temperaturen mit Azeton ausgefällt und anschließend die Pheromon enthaltenden Fraktionen unter kombinierter Anwendung der verschiedenen Chromatographie-Techniken, wie Dünnschichtchromatographie, Säulenchromatographie, Präparative Gaschromatographie und Hochdruckflüssig-Chromatographie angereichert (VOSTROWSKY & BESTMANN 1978). Eine ständige Kontrolle der Aktivität der verschiedenen erhaltenen Fraktionen wird mit Hilfe von biologischen Tests durchgeführt. Diese Methode setzt eine große An-

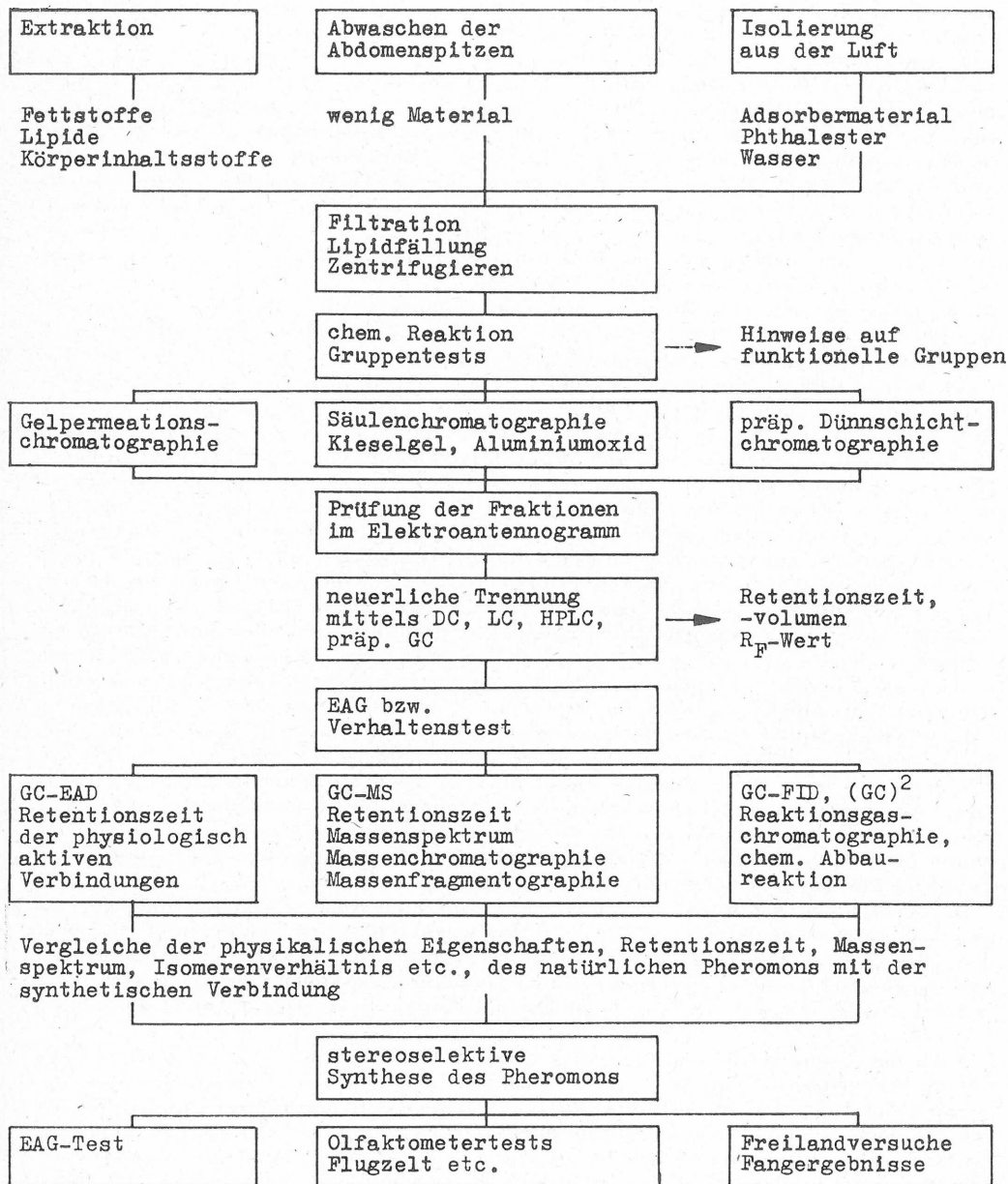


Fig. 11. Schema der Isolierung, Reinigung und Identifizierung eines Sexualpheromons. Nach VOSTROWSKY & BESTMANN (1978).

zahl von Insekten voraus, da die verschiedenen Anreicherungsstufen sich nicht ohne Verlust an aktivem Material durchführen lassen. Die Hauptkomponente des Sexualpheromons von *Ephestia cautella* und *Plodia interpunctella* wurde zum Beispiel aus 1 200 000 ganzen Weibchen beziehungsweise 670 000 Männchen und Weibchen isoliert und identifiziert (KUWAHARA et al. 1971). Außerdem hat diese Methode den Nachteil, daß neben den Pheromonkomponenten auch viele inaktive Substanzen mitextrahiert werden, die vom eigentlichen Pheromon nur durch biologische Tests unterscheidbar sind. Um diese Schwierigkeiten zu überwinden, hat die analytische Pheromonforschung darauf hingezielt, nur die vom Insekt abgesonderten flüchtigen Substanzen (also potentielle Pheromonkomponenten) aufzufangen. Eine weitverbreitete Methode ist auch das einfache Abwaschen der Pheromondrüsen (Abdomenspitzen) mit Äther oder anderen Lösungsmitteln, Verdampfen des Lösungsmittels bei Unterdruck, Einengen unter trockenem Stickstoffstrom und anschließende gaschromatische Untersuchung. Auf diese Weise wurden für viele Arten von einem Ausgangsmaterial von nur 20–30 Weibchen die Sexualpheromone isoliert und identifiziert (SOWER et al. 1973).

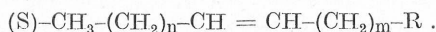
Die Isolierung von Sexualpheromonen aus der Luft durch Adsorption der von den Weibchen produzierten Stoffe auf einer mit Porapak Q (P-Divinylbenzen-Vinylbenzen Kopolymer) oder anderem Adsorptionsmaterial gefüllten Säule hat gegenüber der Extraktion oder Abwaschung von Insektenteilen den Vorteil, daß man mit dieser Methode über längere Zeit den gesamten Pheromonkomplex isolieren kann und nicht nur einen Augenblickszustand festhält (BYRNE et al. 1975). Die Insekten befinden sich bei dieser Methode in einem geschlossenen Behälter. Während der Aktivitäts-Periode der Weibchen (Pheromonemission) wird ein Luftstrom durch diesen Behälter und anschließend durch die Adsorptionssäule geleitet. Nach dem Extrahieren des Adsorbers wird die eingeeengte Lösung analytisch untersucht. Eine andere Isolierungstechnik besteht im Kondensieren der flüchtigen Substanzen bei tiefen Temperaturen (BROWNE et al. 1974). Dabei wird ein Luftstrom über die Insekten und weiter durch eine speziell entwickelte Kühlfalle, die zum Beispiel mit flüssigem Stickstoff gekühlt wird, geleitet. Diese Methode hat jedoch den Nachteil, daß neben den gewünschten Komponenten in den Kühlfallen eine große Menge Wasser kondensiert. Das entstehende Gemisch von Wasser und organischem Material muß deshalb ausgesalzen und danach extrahiert werden. Die erhaltene Lösung kann anschließend mit Natriumsulfat getrocknet, eingeeengt und analysiert werden. Die Adsorption von flüchtigen Substanzen in einem statischen System wird ebenfalls zur Isolierung von Pheromonen angewandt. Man benutzt dabei das Adsorptionsvermögen von Glas, Filterpapier oder anderen Materialien (BRADY et al. 1971, BERGSTRÖM 1973). Kleine Käfige, in denen die Insekten einige Tage gehalten werden können, führt man zum Beispiel in Glasgefäße ein und wäscht die Wände der Glasgefäße nach einer bestimmten Zeit jeweils ab. Durch oftmaligen Wechsel der Insekten kann mit diesem Verfahren eine relativ große Menge an Pheromon isoliert werden (WEATHERSTON et al. 1971).

In neuester Zeit hat man auch Methoden der direkten Analyse von Pheromonen vom einzelnen Individuum entwickelt (DESCOINS & GALLOIS 1979). Die Pheromon produzierenden Drüsen von Lepidopteren-Weibchen werden amputiert, in Mikrokapseln aus Aluminium eingeschlossen und danach direkt im Gaschromatographen untersucht. Bei dieser Methode entfallen somit alle Vorreinigungs- und Extraktionsverfahren zur Isolierung des Pheromons.

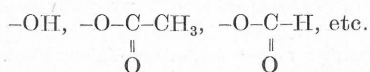
Nach der Primärgewinnung der Drüseninhaltsstoffe, ihrer Vorreinigung durch Lipidfällung bei niedrigen Temperaturen, dekantieren, filtrieren oder zentrifugieren des Präzipitats, der Bestimmung im Stoffgemisch vorhandener funktioneller Gruppen und der Anreicherung einzelner Komponenten durch chromatographische Fraktionierungsoperationen, erfolgen die eigentlichen Identifizierungsschritte und Strukturbeweise. Bei der Identifizierung beziehungsweise Strukturaufklärung von Pheromonen werden die allgemeinen Analysemethoden der physikalischen Chemie angewandt, wie zum Beispiel die Molekularspektroskopie und chromatographische Identifizierungsmethoden, die Determination von physikalisch-chemischen Werten der untersuchten Substanzen und der Vergleich mit synthetisierten Stoffen (vergleiche BENTLEY & KIRBY 1972). Die Fortschritte der molekularspektroskopischen Methoden und insbesondere der kernmagnetischen Resonanzspektroskopie erlauben jetzt die vollständige Strukturaufklärung von Verbindungen

im Mikrogramm-Maßstab (BEROZA 1975, TUMLINSON & HEATH 1976, MORGAN & TYLER 1977). Da aber selbst solche Mengen und eine ausreichende Reinheit der isolierten Pheromonfraktionen nicht immer gewährleistet werden können, sind besonders empfindliche Mikromethoden, welche bis in den Submikrogrammbereich arbeiten, zur Identifizierung von Pheromonen entwickelt worden (COURNOYER et al. 1977). Im allgemeinen kommen folgende Methoden und Verfahren zur Anwendung: Molekular-Spektroskopische Methoden (Ultrarot-, Ultraviolett-, Kernmagnetische Resonanz- und Massenspektroskopie), Massenchromatographie, Massenfragmentographie, Gaschromatographie und davon abgeleitete Verfahren wie zum Beispiel hochauflösende Glaskapillar-Gaschromatographie, Reaktionsgaschromatographie, GC-gekoppelte Massenspektroskopie und GC-gekoppeltes Elektroantennogramm sowie chemische Reaktionen, wie zum Beispiel die Ozonolyse, welche im Mikrogramm-Maßstab durchgeführt werden können (BRAND et al. 1979, BESTMANN & VOSTROWSKY 1980). Die Endstufe einer Pheromonanalyse ist jeweils die Strukturbestätigung durch die Synthese und die Testung des Syntheseprodukts im Elektroantennogramm, Olfaktometer und im Freiland, denn erst die Synthese der vermuteten Verbindung und die Bestimmung ihrer biologischen Aktivität erlaubt, eine endgültige Aussage über die Identifizierung eines Pheromons zu treffen.

Die bisher identifizierten weiblichen Sexualpheromone von Lepidopteren bilden nach ihrer chemischen Struktur im Vergleich zu anderen Pheromontypen eine separate und relativ homogene Gruppe. Sie stellen bis auf wenige Ausnahmen mono- oder polyolefinische Alkohole, deren Ester oder Aldehyde dar, mit einer Kohlenwasserstoffkette von in den meisten Fällen 10 bis 18 Einheiten (vergleiche BESTMANN & VOSTROWSKY 1980). Die Vielfalt der Pheromone im Detail bedingt unterschiedliche Eigenschaften bezüglich ihrer Flüchtigkeit, Löslichkeit, Stabilität etc. und macht es unmöglich, an einer Modells substanz erhaltene Ergebnisse unbesehen auf andere zu übertragen (vergleiche KEISER 1982). Die meisten bekannten Strukturen sind Variationen eines Grundtyps und lassen sich nach PLENCHETTE (1977) mit einer allgemeinen Formel gut darstellen:



Dieses Molekül kann durch vier Parameter gekennzeichnet werden: n — Zahl der Methylengruppen zwischen der Doppelbindung und dem Ende des Moleküls; S — Geometrie der Doppelbindung: (Z) oder (E); m — Zahl der Methylengruppen zwischen der Doppelbindung und der funktionellen Gruppe; R — Funktionelle Gruppe:



Infolge des anhaltenden Interesses an der Möglichkeit der Manipulierung des Verhaltens von Insekten mit Pheromonen, insbesondere im Pflanzenschutz, haben Chemiker eine große Anzahl modifizierter Synthesewege zur Darstellung dieser Stoffe entwickelt. Die hohe Wirksamkeit und Artspezifität von Pheromonen hängt oft von einem genetisch streng fixierten Mengenverhältnis der Positions-, geometrischen oder optischen Isomere (Pheromonkomponenten) ab (ROELOFS 1980a). Das erforderte die Entwicklung spezieller Synthesemethoden von Pheromonen mit hoher stereochemischer Reinheit und Selektivität. Die Diskussion der einzelnen Synthesemethoden von Pheromonen, wie der stereoselektiven WITTIG-Reaktion, Reduktionsreaktionen, Acetylierung, Kupplungsreaktionen mit Metallorganen, [3,3] — Sigmatropischen Reaktionen, metallkatalysierten metathesischen Reaktionen, elektrochemischen Verfahren und stereoselektiven Methoden der Synthese von chiralen Pheromonen, würde den Rahmen dieser Studie überschreiten. Die Methodologie dieser Verfahren wird in zahlreichen Übersichten von verschiedenen Autoren dargestellt (KATZENELLENBOGEN 1976, HENRICK 1977, ROSSI 1977, 1978, LEADBETTER & PLIMMER 1979, HENRICK et al. 1981).

Es hat sich als notwendig erwiesen, die Struktur eines Pheromons in allen drei möglichen Biotests — im Elektroantennogramm (ROELOFS 1977b), im Olfaktometer (KENNEDY 1977b) und im Freiland (MINKS et al. 1977) zu bestätigen, da sich zum Beispiel die geometrischen Isomeren einiger Pheromone in ihrer Wirkung im EAG oft nur um den Faktor 3

unterscheiden, die Art ihrer Verhaltensauslösung jedoch in vielen Fällen vollständig verschieden ist (PRIESNER et al. 1975).

Bei der Aufzeichnung einer Summenableitung der Pheromon-induzierten Potentialschwankungen der ganzen Antenne (EAG) dienen zur Ableitung der elektrischen Potentiale häufig zwei Glaskapillarelektroden, die mit Ringerlösung gefüllt sind (vergleiche Fig. 5). Die indifferente Elektrode liegt an der Basis der Antenne und die differente Elektrode kann an der gewünschten Stelle in den Antennenast oder die Antennenspitze eingeführt werden (SCHNEIDER 1963, STÜRKOW 1965). Bei der Registrierung der elektrischen Potentialschwankungen einzelner Riechzellen wird die indifferente Elektrode im Hämolympfraum der Antenne eingesetzt und die differente Elektrode an der Basis eines Sensillum trichodea eingeführt oder über seine Spitze gestülpt (KAFKA 1974, SCHNEIDER 1974) (vergleiche Fig. 4). Als Reizquelle wird Filterpapier mit bekannter Pheromonmenge benutzt, welches in einem Glasrohr befestigt ist, durch das ein definierter Luftstrom direkt auf die Antenne des Männchens geblasen wird. Nach Verstärkung werden die Potentialänderungen zum Oszillographen weitergeleitet und aufgezeichnet. Die Form des EAG ist von der Struktur und „Reinheit“ der verwendeten Reizquelle (Pheromon) abhängig. Die Amplitude des EAG wird durch die Konzentration des Pheromons und die Geschwindigkeit der Luftströmung bestimmt. In einer Arbeit von ADLER (1971) sind die wichtigsten experimentellen Faktoren beschrieben, welche die mit dieser Methode erhaltenen Resultate beeinflussen können. Diese sehr empfindlichen Methoden eignen sich gut, um die Beziehungen zwischen der Struktur eines Pheromonmoleküls und dessen Aktivität zu untersuchen. Das Studium der Zusammenhänge zwischen Molekülstruktur und Elektroantennogramm-Aktivität (PRIESNER et al. 1975, 1977) sowie Verhaltensauslösung kann zur Auffindung von Attraktant-, Repellent- und Disruptant-Verbindungen führen (ROELOFS et al. 1971, ROELOFS 1977b, STECK et al. 1982), deren Bedeutung für die Entwicklung biotechnischer Pflanzenschutzverfahren auf Pheromonbasis evident ist (EAG-Screening).

Neben elektrophysiologischen Methoden wurden Biotests entwickelt, mit welchen bestimmte stereotype Verhaltensreaktionen auf die Rezeption artspezifisch wirkender Substanzen, wie Sexualpheromone, registriert werden. Bei der Entwicklung solcher biologischer Tests, die sich sowohl qualitativ als auch quantitativ auswerten lassen sollen, müssen mehrere Faktoren beachtet werden. Wichtig ist die Auswahl einer genauen und früh erscheinenden Verhaltensänderung, die einer bestimmten, niedrigen Pheromonkonzentration entspricht. Um das Sexualpheromon bis zum Männchen zu bringen, muß eine Technik verwendet werden, die eine genaue Kontrolle der abdampfenden Lockstoffmenge sowie des Luftstroms erlaubt. Weiter müssen die Meßbedingungen regulierbar sein, damit sie soweit wie möglich den natürlichen Bedingungen angenähert werden können. Endogene und exogene Faktoren, wie zum Beispiel Alter und circadiane Aktivität der untersuchten Insekten, Lichtintensität und Temperatur, Gewöhnung und sensorische Adaptation der Männchen, können die Resultate der Untersuchungen wesentlich beeinflussen (SHOREY 1974). Diese Experimente werden in offenen Gefäßen oder Käfigen, in welchen sich die Versuchsinsekten befinden, oder mit Hilfe von Olfaktometern und Windtunneln durchgeführt. Als klassische Form solcher Verhaltenstests sei hier das Verfahren beschrieben, welches bei den Untersuchungen zur Isolierung und Identifizierung des weiblichen Sexualpheromons von *Bombyx mori*, dem Bombykol, angewandt wurde (BUTENANDT et al. 1961). Die Männchen bewahrte man einzeln in Glasgefäßen auf. Ein Glasstab wurde in eine Lösung der zu untersuchenden Substanz getaucht und dann bis in die Nähe der Antennen des Männchens gebracht. Als Pheromoneinheit (Lockstoffeinheit) wurde die Konzentration der Lösung in $\mu\text{g ml}^{-1}$ Lösungsmittel definiert, die bei der Hälfte der untersuchten Männchen eine eindeutige Reaktion durch Flügelschwirren auslöste. In einkanalen und Y-förmigen Olfaktometern können die Reaktionen der Versuchsindividuen auf verschiedene Substanzen (alternative Stimuli), aber auch Grundprobleme der Chemo-kommunikation von Insekten, wie die Orientierungsmechanismen mit Hilfe von Pheromonen, erforscht werden. In Y-förmigen Olfaktometern kann zum Beispiel die wahlweise Antwortreaktion auf zwei verschiedene Substanzen (zum Beispiel Pheromonkomponenten) geprüft werden (McINDOO 1927, GUERRA 1968). Darüber hinaus können an Hand genau definierter Verhaltensänderungen in einkanalen Olfaktometern und Windtunneln,

unter regelbaren Temperatur- und Lichtverhältnissen, die Wirkungen verschiedener Substanzen oder verschiedener Konzentrationen und Mischungen dieser Substanzen verglichen werden (FLASCHENTRÄGER et al. 1957, HILL et al. 1979, SANDERS 1982).

Nur im Freiland, unter natürlichen Bedingungen durchgeführte Vergleichsuntersuchungen, können den endgültigen Beweis über die Richtigkeit einer für ein Sexualpheromon vorgeschlagenen chemischen Struktur bringen (MINKS et al. 1977). Bei Freilandtests wird die zu untersuchende Substanz meist auf ein Trägermaterial aufgebracht und in Leimfallen getestet. Das Ergebnis von Freilandtests, der effektivsten Methode der Determination der biologischen Aktivität von synthetischen Sexualpheromonen und Sexattraktanten, ist von vielen Parametern abhängig: zum Beispiel von Alter und Vitalität der Testinsekten sowie anderen endogenen Faktoren, von den Luftbewegungen über der Versuchsfläche, Hindernissen, Lufttemperatur, Luftfeuchtigkeit und anderen exogenen Faktoren, aber auch von der Natur des Trägermaterials des Pheromons, des Fallentyps und der Lokalisierung der Falle im Ökosystem. Freilandversuche müssen deshalb von erfahrenen Entomologen durchgeführt werden. Sie sind schwer reproduzierbar, da man zwangsläufig die konkreten Bedingungen eines bestimmten Ökosystems akzeptieren muß. In Freilandversuchen können die Konzentrationsverhältnisse der Komponenten von Mehrkomponenten-Pheromonen optimiert (ARN et al. 1980, 1982) und empirisch synthetische Sexattraktanten, Inhibitoren und Synergisten gefunden werden (Field-Screening) (ANDO et al. 1977, 1981, HRDY et al. 1979, TUMLINSON 1979, VOERMAN 1979, KOLESOVA & RY-ABCHINSKAJA 1982).

Die Produktion von Pheromonen für ihren Einsatz im Pflanzenschutz wird heute trotz ihrer Kompliziertheit nicht nur wegen der äußerst geringen Applikationsdosen (etwa 1 mg pro Falle zur Überwachung oder weniger als 100 g ha⁻¹ Saison⁻¹ zur Bekämpfung von Schad-Lepidopteren), sondern vor allem auf Grund der Ungefährlichkeit dieser Stoffe für die Umwelt, als ökonomisch und sozial gerechtfertigt angesehen (PROMONENKOV & LEBEDJEVA 1980). So konnten alle bisher auf ihre akute und subakute Toxizität gegenüber Ratten und Fischen getesteten Pheromone nach der Klassifikation des FIFRA als nicht oder nur schwach toxisch eingestuft (KNIPLING 1976) und auch keine Kontaminationserscheinungen solcher Stoffe in der Umwelt nachgewiesen werden (HENSON et al. 1976, HENSON 1977). Ungeachtet dessen wurden Pheromone von der Umweltschutzbehörde der USA (EPA) als Pestizide eingestuft, wenn sie zur Bekämpfung von Schadinsekten eingesetzt werden (PHILLIPS 1976). Dementsprechend muß für ihre Registrierung ein kostenintensives Testprogramm absolviert werden (JACOBSON 1976, ROGOFF 1979, SIDDAL 1979), so daß bisher, trotz der inzwischen für „biochemische“ Pestizide neu regulierten Registrierungsbedingungen (ZWEIG 1982), infolge kommerzieller Risiken nur einzelne Pheromone, wie zum Beispiel zur Bekämpfung der Lepidopteren-Arten *Pectinophora gossypiella* und *Lymantria dispar*, bei der EPA angemeldet wurden (BROOKS et al. 1979, KLASSEN et al. 1982). Nicht zulassungspflichtig sind Pheromone beziehungsweise Sexattraktanten, solange sie in verschiedenen Fallensystemen ausschließlich zur Überwachung von Schadinsekten eingesetzt werden (CARDÉ 1976).

In der Sowjetunion erachtet man es als zweckmäßig, unter Berücksichtigung der Ähnlichkeit der Zusammensetzung der Pheromone von Lepidopteren und des Umstandes, daß viele verwandte Schädlingsarten gleiche oder ähnliche Pheromonhauptkomponenten besitzen, mit der Produktion solcher Hauptkomponenten beziehungsweise ihrer Ausgangsstoffe zu beginnen (ANONYM 1980, PJATNOVA et al. 1981). Dabei ist es angebracht, Alkohole, Acetate und Aldehyde ein- und derselben Grundstruktur herzustellen, da diese funktionellen Gruppen in den Pheromonkomplexen verschiedener Lepidopteren-Arten am häufigsten anzutreffen sind. Es handelt sich um Stoffe, wie zum Beispiel Z-9-Tetradecenol, Z-11-Tetradecenol, E-11-Tetradecenol, Z-9, E-12-Tetradecadien-1-ol und Z-11-Hexadecenol, welche selbst als Pheromonkomponenten fungieren und als Ausgangssubstanz für die entsprechenden, noch häufiger als Pheromonkomponente auftretenden Aldehyde und Acetate dienen können. Selbstverständlich erschöpfen sich mit dieser Aufzählung nicht die Substanzen, welche für die Zusammenstellung der vollständigen Pheromonkomplexe verschiedener Insektenarten erforderlich sind. Außerdem wurden bei wirtschaftlich bedeutenden Schad-Lepidopteren Pheromonkomponenten anderer Struktur festgestellt, die auf analogen Synthesewegen produziert werden können. Da Pheromone infolge ihrer

außerordentlich hohen biologischen Aktivität für praktische Ziele nur in relativ geringen Mengen gebraucht werden, gleichzeitig aber im Pflanzenschutz die Pheromone einer ganzen Reihe von Schad-Lepidopteren benötigt werden, ist es notwendig, universelle technologische Verfahren ihrer Synthese nach einem allgemeinen Schema zu erarbeiten. Dieses Herangehen ist auf Grund der oft sehr ähnlichen Struktur der einzelnen Pheromonkomponenten möglich und zweckmäßig (ANONYM 1980). Im allgemeinen muß man jedoch feststellen, daß, abgesehen von der unter Laborbedingungen gelungenen Synthese der Sexualpheromone beziehungsweise Sexattraktanten vieler Lepidopteren-Arten (in der UdSSR werden gegenwärtig die Sexualpheromone beziehungsweise Sexattraktanten von mehr als 50 Arten erprobt), das Problem ihrer Produktion in volkswirtschaftlich notwendigem Maßstab noch nicht gelöst ist. Einerseits behindert das ungenügende Produktionsvolumen der einzelnen Pheromone unter Laborbedingungen (einschließlich der Pheromonfallen, Pheromondispensoren und des Insektenleims) die Entwicklung von Technologien ihrer breiten Anwendung im Pflanzenschutz (MELNIKOV 1980). Andererseits erfordert die Sicherung der ökonomischen Effektivität der Produktion von Pheromonen (benötigt werden relativ geringe Mengen pro Art) die Erweiterung des Produktionssortiments (Pheromone für eine größere Anzahl von Arten), was jedoch beim gegenwärtigen, für die meisten Arten noch nicht praxisreifen Entwicklungsstand der entomologischen Anwendungsforschung (begrenzte Absatzmöglichkeiten) kaum realisierbar ist (MYTTUS et al. 1981). Sortiment und Volumen der Pheromonproduktion sind demzufolge auch durch die Quantität und Qualität der entomologischen Forschungen limitiert, wobei sich erwies, daß bis zum Einsatz solcher Stoffe im Pflanzenschutz mehrjährige Forschungsarbeiten notwendig sind.

Wenn die Identifizierung der chemischen Struktur von Insektenpheromonen in den Anfangsjahren das eigentliche und entscheidende Resultat der Pheromonforschung war, ist sie heute jedoch erst der Beginn und die Grundlage der Forschungen. Die Strukturauflösung des Pheromons einer Art ermöglicht die Darstellung relativ großer Mengen von synthetischem, dem natürlichen strukturell identischen Pheromon zur Erforschung seiner Wirkung auf die Ökologie und Ethologie der Art sowie auf das Ökosystem insgesamt. Das Ziel solcher Forschungen ist heute weltweit die Entwicklung von Methoden und Technologien des Einsatzes von Insektenpheromonen als biotechnische Verfahren zur Manipulierung des Verhaltens von Schadinsekten im Rahmen integrierter Pflanzenschutzsysteme.

4. Anwendungsmöglichkeiten von Sexualpheromonen im Pflanzenschutz

Neben der Grundlagenforschung zur Chemie und Biologie der Insektenpheromone gilt in den letzten 10 Jahren die Aufmerksamkeit vieler Wissenschaftler der praktischen Verwertung erforschter Gesetzmäßigkeiten, der Entwicklung von Verfahren und Methoden der Anwendung von Pheromonen in integrierten Pflanzenschutzsystemen (vergleiche BIRCH et al. 1974, CARDÉ 1976, SHOREY 1976b, JACOB & JACOB 1978, LEVINSON 1978, MINKS 1979b, BONESS 1980, FADEJEV & SMETNIK 1980, LEWIS et al. 1980, SZIRAKI & TOTH 1980, MYTTUS 1981).

Daß die Weibchen vieler Lepidopteren-Arten Duftstoffe zur Anlockung der Männchen abgeben, war auf Grund entsprechender Beobachtungen schon im vorigen Jahrhundert bekannt (FABRE 1879). Auch an Versuchen, diesen Effekt nutzbar zu machen, fehlte es nicht (vergleiche GÖTZ 1951). Jedoch erst in den siebziger Jahren unseres Jahrhunderts, mit der Identifizierung und Synthese der Sexualpheromone beziehungsweise Sexattraktanten einer wachsenden Anzahl wirtschaftlich bedeutender Schad-Lepidopteren, zeichneten sich praxisrelevante Möglichkeiten der Entwicklung prinzipiell neuer, biotechnischer Pflanzenschutzverfahren ab. Im weiteren waren die permanenten Probleme und Risiken des konventionellen Pflanzenschutzes mit Insektiziden ein wichtiger Grund für intensive Forschungen auf diesem Gebiet (vergleiche RUKAVISHNIKOV 1979, ROELOFS 1981). Heute werden weltweit bereits für etwa 50 Lepidopteren-Arten synthetische Sexualpheromone und Sexattraktanten, als Dispensoren formuliert, zur Anwendung in Pheromonfallen angeboten.

Die potentiellen Einsatzmöglichkeiten von Insektenpheromonen im modernen Pflanzenschutz lassen sich in zwei Kategorien unterteilen:

- A. Überwachung von Schädlingspopulationen
 - Nachweis und Lokalisierung von Insektenarten
 - Erfassung der Abundanzdynamik und Befallsprognose
- B. Bekämpfung von Schadinsektenarten
 - Massenfang der Imagines zur Senkung der Populationsdichte (Herstellung eines „Männchenvakuum“)
 - Unterbrechung der Pheromonkommunikation zwischen den Geschlechtern zur Verhinderung erfolgreicher Kopulationen („Desorientierung“ der Männchen).

A. Überwachung von Schädlingspopulationen

Die Strategie des Einsatzes von Sexualpheromonen beziehungsweise Sexattraktanten zur Überwachung von Schädlingspopulationen basiert im allgemeinen auf der Imitation der natürlichen Pheromonsignale durch synthetische und der Manipulierung des natürlichen Verhaltens der Zielorganismen auf dieser Grundlage. Die Anwendung von Pheromonen mit Lockwirkung über relativ große Entfernungen zu Indikatorzwecken ist die verbreitetste und am längsten bekannte Form der praktischen Nutzung derartiger Effekte. Schon vor Jahrzehnten wurden zu diesem Zweck eingekäfigte Weibchen oder Extrakte aus ihren Pheromondrüsen verwandt (COLLINS & POTTS 1932, LEMARIE 1933). Beim Einsatz von Pheromonen zur Überwachung von Schädlingspopulationen geht es um den Nachweis und die Lokalisierung von Insekten einer Art (zum Beispiel Quarantäneschädlingen) sowie um die Erfassung der Abundanzdynamik ihrer Populationen als Entscheidungshilfe für die Durchführung von Bekämpfungsmaßnahmen (ALFORD et al. 1979, HOPPE & LEVINSON 1979, TERYTZE & ADAM 1981, DICKLER 1982a). Dabei werden die Männchen der jeweiligen Zielart in mit dem synthetischen Sexualpheromon der Weibchen der gleichen Art oder einem Sexattraktanten beköderten Leim-, Wasser- oder Reusenfallen gefangen, bei den regelmäßigen Fallenkontrollen gezählt und entfernt (NEUFFER 1974, MACAULAY & LEWIS 1977, SATO et al. 1978).

Die Früherkennung einer Schädlingsart und die Erfassung der Abundanzdynamik ihrer Populationen ermöglicht, den Zeitraum, Umfang und Charakter von Bekämpfungsmaßnahmen zu optimieren. Hierfür sind Pheromonfallen anderen Methoden wie zum Beispiel Lichtfallen, Schlupfkäfigen, Temperatursummenberechnung, Klopfproben oder Eikontrollen in Bezug auf ihre Effektivität und Spezifität meist überlegen. Ist die Populationsdichte eines Quarantäne- oder anderen, nicht zu tolerierenden Schädlings (zum Beispiel Vorratschädlinge) so gering, daß er durch visuelle Untersuchungen praktisch nicht mehr nachgewiesen werden kann, wird der Einsatz von Pheromonfallen zu einer unersetzlichen Methode (SMERNIK 1979, 1982, DICKLER 1982a). Kann entsprechend dem Bekämpfungsrichtwert ein bestimmter Befall toleriert werden, so ist neben dem Nachweis und der Lokalisierung der Schaderregerart auch die kontinuierliche Erfassung ihrer Abundanz erforderlich. Beim gegenwärtigen Stand der Forschungen können jedoch auf der Grundlage der Falterfänge in Pheromonfallen erst wenige verwertbare quantitative Informationen über Insektenpopulationen gewonnen werden (SKIRKEVIČIUS 1979b, PRISTAVKO 1980). Der Pheromonfallefang ist nur eine relative Meßmethode der Abundanz von Insektenpopulationen, denn er ist wie die meisten anderen Fangmethoden nicht eindeutig auf eine Fläche bezogen und unterliegt dem Einfluß einer Vielzahl ökologischer Faktoren (vergleiche SOUTHWOOD 1966).

Die Falterfänge in Pheromonfallen sind nach MINKS (1977) neben der Abundanz der Zielart durch fünf weitere Faktoren bestimmt. Das sind die Dispersion der Population, das Verhalten der Insekten (einschließlich der biotischen und abiotischen Einflußfaktoren), die Anzahl Fallen pro Flächeneinheit, die Fallengestalt und die Pheromonkonzentration pro Falle. Eine wachsende Populationsdichte kann die Fängigkeit von Pheromonfallen durch die sich verstärkende Konkurrenz zwischen den Pheromon abgebenden Weibchen und den mit synthetischem Pheromon beköderten Fallen beeinflussen (HOWELL 1974, NAKAMURA & OYAMA 1978), deren Attraktivität für die Männchen im Ergebnis sinkt. Auf Grund der oft ungleichmäßigen Dispersion einer Population können die Fangergebnisse in Pheromonfallen an verschiedenen Punkten des Ökosystems stark variieren, und

es ist oft kompliziert, statistisch signifikante Werte zu erhalten (CHARMILLOT & SCHMID 1981).

Die Pheromonfallenfänge korrelieren eng mit der Flugaktivität der Männchen, welche ihrerseits durch Umweltfaktoren wie Temperatur, Licht, Wind und Feuchtigkeit reguliert wird (BATISTE et al. 1973a, b, MANI et al. 1974, HENDRICKS et al. 1980). In den meisten Fällen muß auch die Platzierung der Fallen im Ökosystem dem Verhalten der Zielart angepaßt werden (SAARIO et al. 1970, RIEDL et al. 1979, McNALLY & BARNES 1981).

Die Verteilung und Dichte der Pheromonfallen im Ökosystem hat einen starken Einfluß auf ihre Fängigkeit, denn die Überlappung ihrer Wirkungsbereiche führt zu Kokurrenzeffekten (WALL & PERRY 1978, 1980, RIEDEL 1980a, CHARMILLOT & SCHMID 1981). Andererseits ist eine bestimmte minimale Ausbringungsdichte erforderlich, denn die mit einer Pheromonfalle erhaltenen Werte sind nur für eine konkrete Fläche repräsentativ (PERRY et al. 1981).

Das Fallendesign (Fallengestalt), einschließlich des Fixierungs- beziehungsweise Abtötungsmechanismus der gefangenen Insekten, beeinflußt ebenfalls ihre Attraktivität beziehungsweise Fangkapazität. Eine große Anzahl von Fallendesigns wurde entwickelt und in Freilandversuchen erprobt (MADSEN & VAKENTI 1973a, CHARMILLOT et al. 1975, PARADIS et al. 1979). Bei Lepidopteren haben sich röhren- oder prismaförmige Fallen bewährt (Fig. 12); denn sie ermöglichen die Bildung einer relativ gleichmäßigen, langgezogenen Pheromonfahne (LEWIS & MACAULAY 1976). Eine direkte Beobachtung des Nahbereichsverhaltens ist bei den zumeist dämmerungs- oder nachtaktiven Schad-Lepidopteren-Arten kompliziert und mit größerem technischem Aufwand verbunden (LINGREN 1978, LINGREN et al. 1980). Bei einigen Arten hat auch die Farbe der Falle Einfluß auf ihre Attraktivität (CHILDERS et al. 1979, ARSURA et al. 1979–80). In den Fallen werden die Insekten meist an nicht trocknenden Leimflächen gefangen (STOCKEL & SUREAU 1981), aber auch Lebendfallen mit Reuseneffekt (STECK & BAILEY 1978), Kombinationen mit elektrischen Fanggittern (HOLLINGSWORTH et al. 1978), Insektiziden (BONESS et al. 1974, RAMASWAMY & CARDÉ 1982) oder konservierenden Flüssigkeiten (NEUMARK & TEICH 1973, KENDALL et al. 1982) wurden entwickelt. Das maximale Zeitintervall zwischen den Kontrollen beziehungsweise der Wartung der Fallen ist durch die Fangkapazität der einzelnen Fallentypen bestimmt (RIEDL 1980a, HOUSEWEART et al. 1981). Zur Rationalisierung von Versuchsarbeiten wurden deshalb automatische Pheromonfallen mit Zeitintervallschaltung entwickelt (DICKLER 1981, RIEDL & CROFT 1981).

Die Attraktivität und Artspezifität der Pheromonfallen ist in starkem Maße von der Reinheit, Stabilität, korrekten Zusammensetzung (bei Mehrkomponenten-Pheromonen) und Abgaberate des Pheromons der jeweiligen Zielart abhängig (BAKER et al. 1981, IDESES et al. 1982). Reproduzierbare Ergebnisse mit Pheromonfallen lassen sich nur er-

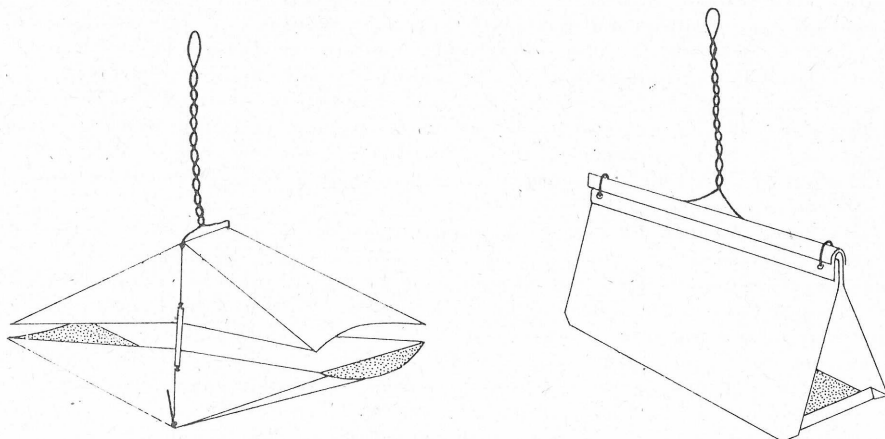


Fig. 12. Pheromonfallen für Lepidopteren. Leimflächen gepunktet.

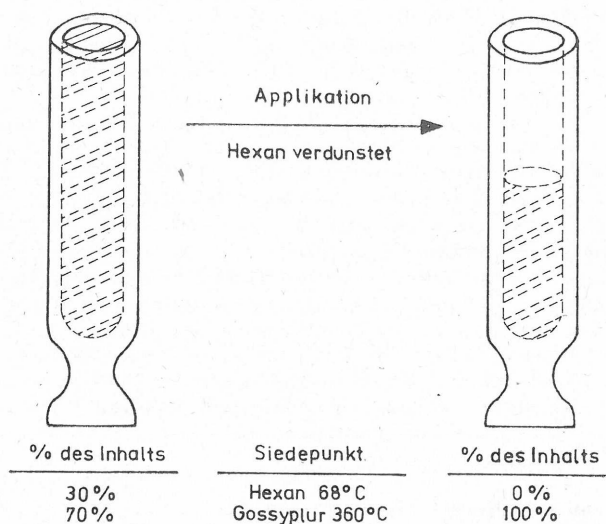


Fig. 13. Schematische Darstellung eines Hohl-faser-Pheromondispensors zur Bekämpfung des Roten Baumwollkapselwurms (*Pectinophora gossypiella*) mit seinem Sexualpheromon Gossyplur. Länge: 1,5 cm; Innendurchmesser: 200 µm. Nach BROOKS et al. (1979).

zielen, wenn eine qualitativ und quantitativ weitgehend konstante Abgaberate des Pheromons von einer Trägersubstanz (Dispensor) über einen bestimmten Zeitraum (Flugperiode der Zielart) gewährleistet ist (vergleiche NIGHTINGALE 1979) (Fig. 13). Zu diesem Zweck wurde eine Vielzahl von Dispensortypen aus verschiedenen Materialien entwickelt (CAMPION et al. 1978, VERSUNOVA et al. 1978, SANDERS 1981). Die Konzentration, in welcher das Pheromon abdampft, ist von besonderer Bedeutung. Vielfach steigt das Fangergebnis mit der Erhöhung der Pheromonabgaberate pro Falle bis zu einer bestimmten Grenze an (Desorientierungsschwelle), bei deren Überschreiten es jedoch signifikant kleiner wird (ROELOFS 1979b, SAUPHANOR & AUDEMARD 1980). In bestimmten Fällen können auch die Pheromone unterschiedlicher Arten in einer Falle kombiniert eingesetzt werden, sofern dabei keine antagonistischen Effekte auftreten und sich die Arten gut unterscheiden lassen (COUDRIET & HENNEBERRY 1976, SATO et al. 1981). Ein wichtiger Punkt beim Einsatz von Pheromonfallen ist die Kenntnis von Nebenfängen für den Anwender, denn obwohl Sexualpheromone unter natürlichen Bedingungen äußerst artspezifisch wirken, werden in Pheromonfallen für einige Zielarten oft auch Männchen anderer Arten gefangen (DURAN 1979).

Das Design und die Anwendungstechnologie von Pheromonfallen sowie die Pheromonabgaberate der Dispensoren können für jede Zielart standardisiert werden (BOGDANOVA & FILIMONOV 1982). Auf der Grundlage der Hypothese von ROELOFS (1978) über die Wahrnehmungsschwellen für Mehrkomponenten-Pheromone werden in letzter Zeit auch Versuche zur Quantifizierung des Einzugsbereiches von Pheromonfallen durchgeführt (BAKER & ROELOFS 1981), um auf diese Weise verwertbare Korrelationen zwischen den Falterfängen von einer definierten Fläche und der Populationsdichte der Adulten zu erhalten. Werden zusätzlich zu den Falterfängen in Pheromonfallen auch die wichtigsten sie beeinflussenden ökologischen Faktoren erfaßt, kann man auf dieser Grundlage Korrekturfaktoren für die unter konkreten ökologischen Bedingungen erhaltenen Fangzahlen berechnen (RIEDL & CROFT 1975, SKIRKEVIČIUS 1979b). Im Idealfall müßte die Summenkurve der Falterfänge in Pheromonfallen die kumulative Kurve der Eiablage widerspiegeln und ihr auf der physiologischen Zeitskala vorausgehen (vergleiche JORGENSEN et al. 1979). Die Falterfänge in Pheromonfallen und auch die Eiablage unterliegen jedoch praktisch dem Einfluß einer Vielzahl komplex wirkender Umweltfaktoren. Der Einsatz von Pheromonfallen zur Überwachung von Schad-Lepidopteren und zur Befallsprognose erfolgt deshalb heute in den meisten Fällen kombiniert mit weiteren Methoden der Erfassung abso-

luter Abundanzen (zum Beispiel Eikontrolle, Klopfprobe) und der Prognose von Entwicklungsstadien der Zielart nach der Temperatursummenregel (vergleiche MADSEN & VAKENTI 1973b, MINKS & JONG 1975, RIEDL et al. 1976, MALEVEZ 1977, WESTOVER & JORGENSEN 1978, TOUZEAU 1979, CHARMILLOT 1980a, GOTTWALD 1982).

Die mit Hilfe von Pheromonfallen kontinuierlich gewonnenen Informationen bilden heute bereits weltweit die Grundlage für hoch effektive, gezielte Bekämpfungsprogramme gegen Schad-Lepidopteren im Obstbau (AUDEMARD 1979, GONTARENKO & KOVALJOV 1979, JONG 1980, RIEDL 1980b), aber auch im Feldbau (MACAULAY 1977, HORAK et al. 1980) und im Vorratsschutz (HOPPE & LEVINSON 1979, REICHMUTH et al. 1980, SIFNER & ZDAREK 1982). Dabei können besonders im Obstbau durch die genaue Terminierung optimaler Bekämpfungszeiträume und die Vermeidung überflüssiger Routinemaßnahmen bis zu 50% der in konventionellen Bekämpfungsprogrammen aufgewendeten Insektizid-Applikationen und somit bedeutende ökonomische Mittel eingespart werden (vergleiche CHARLES & WEARING 1979, BARTOK et al. 1980, FADEJEV & SMETNIK 1980).

Ein besonderes Anwendungsgebiet fanden Pheromonfallen in großflächigen Untersuchungen zur Verbreitung und Migration bestimmter Schad-Lepidopteren (CAMPION et al. 1977, CHAMBON 1979, HRDY et al. 1979, DICKLER 1982a, b).

B. Bekämpfung von Schadinsektenarten

Wenn die Sexualpheromone oder Sexattraktanten von Schad-Lepidopteren im allgemeinen schon kurze Zeit nach der Identifizierung ihrer Struktur und ihrer Synthese in die Überwachungsprogramme bestimmter Arten einbezogen wurden, so sind für den effektiven Einsatz solcher Stoffe zur direkten Bekämpfung von Insekten langjährige Forschungsarbeiten erforderlich (RITTER 1979b). Die Entwicklung biotechnischer Bekämpfungsverfahren mit Pheromonen setzt die genaue Kenntnis der Pheromonbiologie, Ethologie und Ökologie der Zielarten voraus und erfordert die Lösung einer Reihe von chemischen und technologischen Problemen ihrer Applikation (vergleiche PLIMMER & INSCOE 1979, TUMLINSON 1979b, DATERMAN et al. 1980). So wurden bei mehr als 20 Lepidopteren-Arten eine Vielzahl von Bekämpfungsversuchen mit ihren Sexualpheromonen beziehungsweise Sexattraktanten durchgeführt (ROELOFS 1980b), jedoch nur für einzelne Arten konnten bisher praxisreife Verfahren entwickelt werden (BROOKS et al. 1979).

Biotechnische Bekämpfungsverfahren, welche auf der Manipulierung der Pheromonkommunikation zwischen den Geschlechtern einer Art beruhen, haben gemeinsame Grundeigenschaften. Es sind Präventivmaßnahmen, sie reduzieren die Kopulationsrate durch Verhinderung des Zusammentreffens der Geschlechter, sie sind im allgemeinen nur bei geringer Populationsdichte der Zielart effektiv, lassen sich mit beliebigen anderen Bekämpfungsmaßnahmen kombinieren und wirken selektiv im Agroökosystem, die Umwelt nicht belastend. Der Wirkungsgrad dieser Verfahren ist in jedem Fall erst durch die Reduzierung der Populationsdichte der Folgegeneration und somit nicht unmittelbar ersichtlich (ROELOFS 1979c).

Spezielle Probleme ergeben sich bei der Anwendung von Pheromonen in der Praxis aus ihrer flüchtigen Natur. Die Grenzen zwischen behandelten und unbehandelten Flächen sind in Abhängigkeit von den Windverhältnissen fließend und veränderlich. In die gleiche Richtung wirkt die Flugaktivität der Falter, insbesondere der nicht erfaßbaren begatteten Weibchen. Eindeutige Ergebnisse sind deshalb nur bei Versuchen auf hinreichend großen oder gut isolierten Flächen zu erhalten (BONESS et al. 1977). Ein weiteres Problem der Anwendung von Pheromonen zur Bekämpfung von Schadinsekten ist die von CARDÉ (1976) postulierte Möglichkeit der Resistenzentwicklung gegenüber den Bekämpfungsmaßnahmen. Der hohe Selektionsdruck dieser Verfahren könnte zum Beispiel zu einer Veränderung des natürlichen Konzentrationsverhältnisses der Komponenten von Pheromonen oder des Verhaltens der Zielarten führen.

Wie diese bereits hier dargestellten Fakten zeigen, sind die Verfahren, welche auf der Manipulierung des Verhaltens der zu bekämpfenden Insektenart beruhen und auf die Verminderung der Populationsdichte unter einen Bekämpfungsrichtwert hinzielen (In-

sektistasis) (LEVINSON & LEVINSON 1981), weitaus komplexer und stärker von exogenen und endogenen Faktoren beeinflusst, als konventionelle Methoden, die auf eine möglichst schnelle Abtötung einer maximalen Individuenzahl ausgerichtet sind.

Massenfang der Imagines

Wenn der Kontakt zwischen den Geschlechtern einer Art vorwiegend von der Chemo-kommunikation mit Sexualpheromonen abhängig ist, und Pheromonfallensysteme mit hoher Attraktivität und Fangkapazität vorhanden sind, kann man einen großen Teil der Individuen des auf das Pheromon reagierenden Geschlechts einer Population (im allgemeinen die Männchen) mit Hilfe von Pheromonfallen abfangen. So wird durch die drastische „Populationsverdünnung“ eine Depression der Folgegeneration erreicht, weil die meisten Weibchen unbefruchtet bleiben und sterile Eier ablegen (vergleiche KNIPLING 1979).

Prinzipiell gelten hierbei die gleichen Voraussetzungen und Abhängigkeiten wie für den Gebrauch von Pheromonfallen zur Überwachung von Schad-Lepidopteren-Populationen. Die praktische Verwirklichung dieses Konzepts erwies sich jedoch ungleich komplizierter. Abgesehen von wenigen Ausnahmen konnten bisher in Versuchen keine befriedigenden Ergebnisse erzielt werden (ROELOFS 1980 b).

Das Agroökosystem muß sich zum Massenfang der Männchen möglichst vollständig im Einzugsbereich der Pheromonfallen befinden, und die Immigration neuer Männchen und vor allem befruchteter Weibchen muß ausgeschlossen werden (zum Beispiel durch Pheromonfallenbarrieren oder Behandlung genügend großer Flächen). Für den Massenfang von Schad-Lepidopteren müssen die optimale Anzahl, Verteilung und das Design der Pheromonfallen für jede Zielart bestimmt werden (CHARMILLOT & SCHMID 1981), denn unter Umständen können Fallensysteme mit höheren und im Gegensatz zu lebenden Weibchen kontinuierlichen Pheromonabgaberraten die von den Weibchen ausgehende Lockwirkung übertreffen, was jedoch nicht zu Desorientierungseffekten bei den Männchen führen darf (vergleiche ROELOFS 1978).

Theoretische Berechnungen für Lepidopteren auf der Grundlage der Konkurrenzfähigkeit der eingesetzten Fallen, der Populationsdichte, Überlebensrate der Organismen und Protandrieerscheinungen zeigen, daß zur signifikanten Reduzierung des Reproduktionspotentials und damit der Abundanz einer Population die Kopulationshäufigkeit um etwa 95% gesenkt werden muß (KNIPLING & McGUIRE 1966, ROELOFS et al. 1970, BEROZA & KNIPLING 1972). Die Männchen der meisten Lepidopteren-Arten reagieren während ihres ganzen Lebens auf Sexualpheromone und sind zu mehrmaligen Kopulationen fähig, so daß einerseits die Wahrscheinlichkeit ihrer Ausschaltung durch Pheromonfallen genügend groß ist, andererseits aber die übrigbleibenden zur Kompensation der gefangenen fähig sind. Zur Erreichung dieses Effekts ist deshalb theoretisch eine mehrfache zahlenmäßige Überlegenheit der eingesetzten Pheromonfallen gegenüber den Weibchen der Zielart notwendig. Praktisch ist jedoch die Zahl der Pheromonfallen pro ha durch ökonomische Grenzen bestimmt und somit in der Regel um ein Vielfaches geringer, als die Anzahl der Weibchen im Ökosystem.

Ökonomische Überlegungen und die Notwendigkeit durch die Anzahl der eingesetzten Fallen die Konkurrenzfähigkeit der Weibchen zu übertreffen, begrenzen die praktischen Einsatzmöglichkeiten des Massenfangs von Insekten als Bekämpfungsverfahren. Technisch durchführbar wird das Verfahren, wenn nur eine Schaderregerart mit geringer Populationsdichte im Agroökosystem dominiert (MINKS 1979 b). So konnte in Großversuchen gegen *Spodoptera littoralis* (Ägyptische Baumwollraupe) mit der Massenfangmethode durchaus eine signifikante Reduzierung des Schadauftretens erreicht (TEICH & NEUMARK 1979) und in Kostenberechnungen die ökonomische Effektivität dieser Methode, zumindest für Entwicklungsländer, nachgewiesen werden (GUBBINS & CAMPION 1982). Gute Erfolgchancen werden diesem Verfahren vor allem auf isolierten Arealen, wie zum Beispiel im Vorratsschutz, kombiniert mit anderen Bekämpfungsmethoden eingeräumt (LEVINSON & LEVINSON 1978). Wirtschaftlich bedeutende Ergebnisse wurden bisher jedoch nur im Forst beim großflächigen Einsatz von Aggregationspheromonen (locken beide Geschlechter einer Art an) gegen *Ips typographus* (Buchdrucker) erzielt (RIEGE 1979).

Der quantitative Wirkungsgrad der Massenfangmethode läßt sich unmittelbar nur sehr schwer nachweisen. Anhaltspunkte können aus der Anzahl der gefangenen Männchen (TASCHENBERG et al. 1974), durch den Vergleich von Falterfängen aus der natürlichen Population mit der Wiederfangrate markierter Männchen in Pheromonfallen (PROVERBS et al. 1975, MADSEN et al. 1976) und an Hand der Kopulationsrate an dünnen Fäden auf den Versuchsflächen befestigter oder mit anderen Methoden gefangener Weibchen (HOWELL 1980) gewonnen werden. Entscheidendes Kriterium für die Praxisrelevanz der Methode ist die Senkung der durch die zu bekämpfende Zielart verursachten Ertragsseinbußen (MADSEN & CARTY 1979).

Außer den verschiedenen Fixierungs- beziehungsweise Abtötungsmechanismen der gefangenen Insekten wurden in einigen Versuchen in Pheromonfallen auch Chemosterilantien eingesetzt, welche die Reproduktionskapazität der wieder frei werdenden Männchen neutralisieren sollen (ANSHELYEVICH & BULYGINSKAJA 1978, AZARIAN et al. 1980).

Unterbrechung der Pheromonkommunikation

Die zweite Strategie der Pheromonanwendung zur Bekämpfung von Schadinsekten basiert auf der Unterbrechung der Pheromonkommunikation zwischen den Geschlechtern einer Art, hervorgerufen durch ein permanentes Überangebot an Sexualpheromon oder anderen, die Chemokommunikation beeinflussenden Stoffen in allen Punkten des Agroökosystems, so daß das Auffinden der Weibchen und damit die Fortpflanzung verhindert wird („Desorientierung“ der Männchen).

Nach SHOREY (1977b) erfolgt der Unterbrechungsprozeß der Pheromonkommunikation auf der Grundlage von drei Phänomenen (Adaptation, Gewöhnung und Konfusion). Die sensorische Adaptation der olfaktorischen Rezeptoren, nachdem die Männchen eine bestimmte Zeitspanne einer hohen Pheromonkonzentration ausgesetzt waren, erfolgt durch die Anhebung der Reizschwelle, denn die Neuronen beenden die Weiterleitung von Aktionspotentialen oder setzen sie herab. Der Verlust der Pheromonwahrnehmung durch die sensorische Adaptation der Rezeptoren der Männchen ist ein schnell vergängliches Phänomen. Die ursprüngliche olfaktorische Sensitivität wird nach Entfernung des Stimulus innerhalb weniger Sekunden wieder hergestellt (PAYNE et al. 1970, PAYNE 1974).

Die olfaktorische Gewöhnung an die permanente Wirkung eines Pheromonreizes ist im Prinzip der sensorischen Adaptation ähnlich, nur erfolgt sie auf dem Niveau des ZNS der Männchen. Wenn ein Lebewesen längere Zeit einem Reiz ausgesetzt ist und die erfolgreiche Antwortreaktion nicht zu einem resultativen Prozeß führt (Kopulation, in dem Fall, daß ein Männchen weibliche Sexualpheromonreize empfängt), verringert sich durch Gewöhnung (Hemmung bestimmter Zentren im ZNS) die Neigung zur Beantwortung wiederholt wahrgenommener Reize. Diese Erscheinungen können von einigen Minuten bis zu Stunden andauern (TRAYNIER 1970, BARTELL & LAWRENCE 1973, BARTELL 1977).

Die „Konfusion“ der Männchen ist das sichtbare Resultat der Konkurrenzwirkung des Pheromons einer Art, wenn es gleichzeitig von künstlichen (Pheromondispersoren) und natürlichen Quellen (Weibchen) in das Ökosystem abgegeben wird. Ist die Anzahl der synthetischen Pheromonquellen um ein vielfaches größer als die der natürlichen, oder sind diese attraktiver als die Weibchen (zum Beispiel durch eine höhere, kontinuierliche Pheromonabgaberate), dann wird die normale Pheromonkommunikation verhindert, weil die Männchen, bei welchen noch keine Adaptations- oder Gewöhnungseffekte auftreten, gegenüber den Weibchen „desorientiert“ sind und vorrangig auf die synthetischen Pheromonquellen reagieren (SHOREY 1976a).

Ebenso wie die relative Wirksamkeit des Massenfangs der Imagines als Bekämpfungsverfahren mit wachsender Populationsdichte schnell abnimmt, ist auch der Desorientierungseffekt (Grad der Unterbrechung der Pheromonkommunikation) von der Populationsdichte abhängig, jedoch nicht in so hohem Maße (MANI et al. 1978, KNIPLING 1979, DATTERMAN et al. 1980, NAKASUJI & FUJITA 1980).

In einer großen Anzahl von Versuchen (vergleiche ROELOFS 1980b) konnte gezeigt werden, daß dieses schon Anfang der sechziger Jahre postulierte Bekämpfungsverfahren (BABSON 1963, WRIGHT 1963) praxisrelevant ist und ökonomisch vorteilhaft gestaltet

werden kann (vergleiche BROOKS et al. 1979). Die besten Ergebnisse wurden bisher in Versuchen mit synthetischen, dem natürlichen Pheromongemisch identischen Sexualpheromonen erzielt (vergleiche CARDÉ 1976, ROELOFS 1976, ARN 1979). Vielversprechend sind auch die ersten Ergebnisse der Anwendung von Pheromon-Mimetika und Antipheromonen beziehungsweise Pheromon-Inhibitoren (vergleiche MINKS et al. 1976, BEEVOR & CAMPION 1979, HATHAWAY et al. 1979). Die Erregungsmuster-Hypothese (BESTMANN 1978) erlaubt eine systematische Suche nach solchen Verbindungen. Durch gezielte Strukturabwandlungen der natürlichen Pheromone kann man Moleküle synthetisieren, die sich noch verhältnismäßig leicht in die Rezeptorregion einlagern und die Nervenzelle erregen können. Da das Sinneszellen-Erregungsmuster in diesem Fall von dem des Naturstoffes verschieden ist, wird im Zentralnervensystem ein anderes Verhaltensmuster angesprochen beziehungsweise nur eine nervöse Störung hervorgerufen und somit die Pheromonkommunikation zwischen den Geschlechtern der Zielart unterbrochen beziehungsweise blockiert (BOGDANOVA et al. 1980) und die Fortpflanzung verhindert. Nach BESTMANN & VOSTROWSKY (1982a) liegen die größten Erfolgchancen einer angewandten Pheromonforschung mit der Zielrichtung einer umweltfreundlichen Direktbekämpfung von Schadinsekten auf Pheromonbasis in gezielten, systematischen Synthesen von praxisrelevanten Inhibitoren und „Unterbrecherssubstanzen“ der Pheromonkommunikation. Von Interesse ist auch die Möglichkeit der gleichzeitigen Bekämpfung gemeinsam auftretender Arten durch die kombinierte Formulierung ihrer Pheromone (MITCHELL 1975, TUMLINSON et al. 1976) oder durch den Einsatz eines bestimmten Mischungsverhältnisses der Komponenten gegen Arten mit strukturell äquivalenten Mehrkomponenten-Pheromonen (ROELOFS 1976).

Die Applikation von synthetischen Sexualpheromonen oder anderen die Pheromonkommunikation unterbrechenden Stoffen erfolgt nach zwei prinzipiellen Methoden (CAMPION 1976, CARDÉ 1976, ROTHSCCHILD 1979). Der Wirkstoff kann von einer relativ kleinen, nach einem bestimmten Schema im Ökosystem angeordneten Anzahl Quellen, formuliert als Dispensoren mit großer Kapazität, abgegeben werden (ARN et al. 1976, CHARMILLOT & BLASER 1982) oder wird in Form von kleinen Quellen mit geringer Einzeldosis in Mikrokapseln (BEROZA et al. 1974, SCHWALBE et al. 1979), Plastschichtstoffen (HENNEBERRY et al. 1981) oder Hohlfasern (CARDÉ et al. 1977, BROOKS et al. 1979) (Fig. 13) formuliert und in großer Anzahl mit konventionellen Methoden direkt an die Pflanzen appliziert (CAMPION et al. 1978, OVERHULSER et al. 1980). Auch hier muß die Trägersubstanz den Wirkstoff mit einer qualitativ und quantitativ möglichst konstanten Abgaberate über einen längeren Zeitraum freisetzen (vergleiche NIGHTINGALE 1979). Dabei müssen jedoch auf Grund der unkontrollierbaren Umweltfaktoren, welche die Abdampftrate und Ausbreitung des Wirkstoffs im Ökosystem beeinflussen, Kompromisse eingegangen werden (vergleiche CAMPION et al. 1978, CARO et al. 1980). SHOREY & GASTON (1974) postulierten, daß weder der Abstand zwischen den Pheromonquellen noch ihre Pheromonabgaberate die kritischen Faktoren für den Wirkungsgrad der Desorientierungsmethode sind. Entscheidend ist die in einem bestimmten Zeitintervall in die Atmosphäre des Agroökosystems über jeder Flächeneinheit abgegebene absolute Menge an Pheromon. In Abhängigkeit von der Höhe der Desorientierungsschwelle der Zielarten (vergleiche ROELOFS 1978) und dem jeweils dominierenden Mechanismus der Unterbrechung der Pheromonkommunikation kann sich jedoch eine der beiden aufgeführten prinzipiellen Möglichkeiten der Verteilung der synthetischen Pheromonquellen im Ökosystem als effektiver erweisen (ROELOFS 1981, SANDERS 1982). Die optimale Dichte, Anordnung und Abgaberate der Pheromonquellen wird darüber hinaus durch die biologische Funktion der verwendeten Pheromonkomponenten (beziehungsweise Wirkstoffe), ihre aktiven Wirkungszonen und die Anzahl der im Ökosystem aktiven Weibchen beeinflusst (NAKAMURA 1981).

Alle Angaben in der Literatur über die für einen angestrebten Bekämpfungseffekt erforderlichen Pheromonaufwandmengen wurden rein empirisch ermittelt. Sie bewegen sich im allgemeinen im Maßstab von wenigen Gramm bis zu $50 \text{ g ha}^{-1} \text{ Saison}^{-1}$ (vergleiche CHARMILLOT 1981, CHARMILLOT et al. 1981, CHARLTON & CARDÉ 1981).

Der Effekt, welchen die Unterbrechung der Pheromonkommunikation auf die Populationsentwicklung ausübt, ist nicht unmittelbar meßbar. Eine objektive Methode der Ermittlung des Wirkungsgrades dieses Verfahrens ist die bereits beim Massenfang der Ima-

gines erwähnte Exposition unbegatteter Weibchen auf den Versuchsflächen (HATHAWAY 1979, SCHMIDT & SEABROOK 1981) oder die Untersuchung von Weibchen der Wildpopulation (BEROZA et al. 1974) oder von gemeinsam mit Männchen auf den Versuchsflächen eingekäfigten Weibchen auf Spermatophoren (SCHMIDT & SEABROOK 1979). Da diese Verfahren arbeitsaufwendig und störanfällig sind, verwendet man im allgemeinen Pheromonfallen als Indikator für die Unterbrechung der Pheromonkommunikation (CARDÉ et al. 1977, MANI et al. 1978). Entscheidendes Kriterium der Effektivität des Verfahrens ist die Senkung der Ertragseinbußen beziehungsweise des Befalls in der Ernte (vergleiche AUDEMARD et al. 1977). Die Unterbrechung der Pheromonkommunikation von Lepidopteren kann als biotechnisches Bekämpfungsverfahren innerhalb integrierter Pflanzenschutzsysteme vor allem bei großflächigen landwirtschaftlichen Kulturen mit nur einer dominierenden schädlichen Art zur Einsparung von Insektizidapplikationen und Kosten-senkung beitragen (BROOKS et al. 1979, CHARMILLOT 1980 b).

Mit der Entwicklung von Pheromon-Formulierungen und Pheromon-Applikationstechnologien sowie der Erforschung der Pheromonbiologie wichtiger Schad-Lepidopteren-Arten, liegen die wichtigsten Voraussetzungen für die Einführung dieses Bekämpfungsverfahrens in die Praxis vor. Erforderlich ist zukünftig noch die Steigerung des Wirkungsgrades und der Zuverlässigkeit solcher Verfahren, die Erforschung ihrer Abhängigkeit von abiotischen und biotischen Faktoren (zum Beispiel Witterung, Mikroklima, Entwicklungszyklus, Populationsdichte) (RENWICK & VITÉ 1980) und ihre Eingliederung in den Gesamtkomplex der Pflanzenschutz- und ackerbaulichen Maßnahmen.

Für die Anfertigung der Federzeichnungen danke ich Herrn Fachingenieur für Pflanzenschutz H.-J. GRUEL.

Zusammenfassung

Das Verhalten von Insekten wird durch Semiochemikalien beeinflusst und gesteuert. Die Sexualpheromone der Insekten sind eine spezielle Gruppe von Semiochemikalien, deren Wirkung sich auf die intraspezifische Kommunikation zwischen den Geschlechtern beschränkt.

Nach der Erläuterung der Terminologie im Bereich der Chemokommunikation werden aktuelle Forschungsergebnisse zur Biologie, Chemie und Anwendung der Sexualpheromone von Lepidopteren besprochen. Die Biosynthese von Pheromonen, die Struktur und Funktion der Pheromondrüsen und olfaktorischen Sensillen wird dargestellt, unter besonderer Berücksichtigung von Arbeiten zur Rezeption von Mehrkomponenten-Pheromonen und der intergeschlechtlichen Informationsübermittlung.

Die Fortschritte der organischen Chemie in den letzten zwei Jahrzehnten haben die Isolierung, Identifizierung, Synthese und Produktion einer großen Anzahl von Sexualpheromonen ermöglicht. Das ist jedoch nur der erste Schritt bei der Entwicklung und der potentiellen praktischen Anwendung solcher Stoffe im Pflanzenschutz. Dazu ist die Ermittlung der Effektivität von Sexualpheromonen unter verschiedenen Bedingungen sowie die Entwicklung standardisierter Pheromon-Formulierungen und ihrer Anwendungstechnologie erforderlich.

Die Perspektiven und Probleme der Anwendung der Sexualpheromone von Lepidopteren zur Überwachung von Populationen und zur Bekämpfung von Schaderregerarten werden aufgezeigt und diskutiert.

Summary

The behaviour of insects is influenced and regulated by semiochemicals. Insect sex pheromones are a specific group of semiochemicals restricted to intraspecific, intersexual communication.

After an explanation of the terminology in the field of chemical communication, recent advances in the biology, chemistry and utilization of lepidopterous sex pheromones are reviewed. A brief survey is presented on the biosynthesis of pheromones, the structure and function of pheromonal glands and olfactory sensillae, with special emphasis on recent studies of multicomponent pheromone perception and intersexual transmission of pheromonal information.

Advances in organic chemistry during the past two decades made possible the isolation, identification, synthesis and production of many sex pheromones. But this is only the first step in the development and potential practical use of these chemicals in plant protection. It is necessary to establish the efficacy of sex pheromones under various conditions, as well as developing of standardized pheromone-formulations and the technology of its application.

Prospects and problems of employing lepidopterous sex pheromones for population monitoring and pest control are indicated and discussed.

Резюме

Поведение насекомых находится под влиянием и управляется семioxимикатами. Среди них половые феромоны являются особой группой веществ, действие которых ограничивается внутривидовой коммуникацией между особями разного пола. — В настоящей работе после толкования терминологии в области хемокоммуникации, обсуждаются современные результаты исследований по биологии, химии и применению половых феромонов чешуекрылых.

Представлены вопросы биосинтеза феромонов, структура и функция феромонных желез и ольфакторных сенсилл с уделением особого внимания работам по рецепции многокомпонентных феромонов и межполовой передаче информации.

Успехи органической химии за последние два десятилетия сделали возможным выделение, идентификацию, синтез и производство большого числа половых феромонов. Однако, это лишь первый шаг по разработке потенциальных возможностей применения таких веществ в защите растений. Для этого

требуется изучение эффективности действия половых феромонов в различных условиях, развитие стандартных препаративных формулировок феромонов и технологий их применения.

Выявляются и обсуждаются перспективы и проблемы применения половых феромонов чешуекрылых в целях надзора за популяциями и борьбы с вредителями.

Literatur

- ADLER, V. E.: Physical conditions important to the reproducibility of electroantennograms. *Ann. Ent. Soc. Amer.* **64**, 300–302; 1971.
- ALFORD, D. V.; CARDEN, P. W.; DENNIS, E. B.; GOULD, H. J.; VERNON, J. D. R.: Monitoring codling and tortrix moths in United Kingdom apple orchards using pheromone traps. *Ann. appl. Biol.* **91**, 165–178; 1979.
- ANDO, T.; KUROKO, H.; NAKAGAKI, S.; SAITO, O.; OKU, T.; TAKAHASHI, N.: Multi-component sex attractants in systematic field tests of male lepidoptera. *Agric. Biol. Chem.* **45**, 487–495; 1981.
- ANDO, T.; YOSHIDA, S.; TATSUKI, S.; TAKAHASHI, N.: Sex attractants for male lepidoptera. *Agric. Biol. Chem.* **41**, 1485–1492; 1977.
- ANONYM: Arbeitsmaterial des Allunionsforschungsinstitutes für chemische Pflanzenschutzmittel. Moskau, 9 pp; 1980. [Übersetzung aus dem Russischen].
- ANSHELYEVICH, L. L.; BULYGINSKAJA, M. A.: Sterilization of the codling moth natural population by means of sex traps. *Insect Chemoreception (Vilnius)* **3**, 141–145; 1978. [In Russisch].
- ARN, H.: Developing insect control by disruption of sex pheromone communication: Conclusions from programs on lepidopterous pests in Switzerland. In: RITTER, F. J. (ed.): *Chemical Ecology: Odour Communication in Animals*. Elsevier/North-Holland Biomedical Press, Amsterdam, 365–374; 1979.
- ARN, H.; BALTENSWEILER, W.; BUES, R.; BUSER, H. R.; ESBJERG, P.; GUERIN, P.; MANI, E.; RAUSCHER, S.; SZÖCS, G.; TOTH, M.: Refining lepidopteran sex attractants. *Les Colloques de l'INRA* **7**, 261–265; 1982.
- ARN, H.; DELLEY, B.; BAGGIOLINI, M.; CHARMILLAT, P.-J.: Communication disruption with sex attractant for control of the plum fruit moth, *Grapholitha funebrana*: A two-year field study. *Ent. exp. & appl.* **19**, 139–147; 1976.
- ARN, H.; STÄDLER, E.; RAUSCHER, S.; BUSER, H. R.; MUSTAPARTA, H.; ESBJERG, P.; PHILIPSEN, H.; ZETHNER, O.; STRUBLE, D. L.; BUES, R.: Multicomponent sex pheromone in *Agrotis segetum*: Preliminary analysis and field evaluation. *Ztschr. Naturforsch.* **35c**, 986–989; 1980.
- ARSURA, E.; CAPIZZI, A.; PICCARDI, P.; SPINELLI, P.: Some factors influencing the performance of pheromone traps for codling moth, oriental fruit moth and two european grape vine moth species in Italy. *Boll. Zool. agr. Bachic. Ser. II* **15**, 15–28; 1979–80.
- AUDEMAR, H.: Le piégeage du carpocapse (*Laspeyresia pomonella* L.) avec la pheromone sexuelle de synthèse E-8, E-10 DDol dans la lutte raisonnée en verger de pommiers en France. *Ann. Zool. Ecol. anim.* **11**, 565–585; 1979.
- AUDEMAR, H.; BEAUVAIS, F.; DESCOINS, C.: La lutte contre le carpocapse (*Laspeyresia pomonella* L.) avec une pheromone sexuelle de synthèse par la méthode de confusion des males: premier essai en verger commercial de pommiers. *Rev. Zool. Agric. Pathol. Végét.* **76**, 15–24; 1977.
- AYLOR, D. B.: Estimating peak concentrations of pheromones in the forest. In: ANDERSON, J. F.; KAYA, H. K. (eds.): *Perspectives in Forest Entomology*. Academic Press, New York, 177–188; 1976.
- AZARIAN, G. K.; ALAVERDIAN, S. P.; BABAYAN, A. S.; MKRTUMIAN, K. L.; TSATURIAN, A. A.: On the effectiveness of the combined application of pheromone and chemosterilant against the codling moth and the european grape vine moth. *Biol. Shurnal Armenii* **33**, 244–250; 1980. [In Russisch].
- BABSON, A. L.: Eradicating the gypsy moth. *Science* **142**, 447–448; 1963.
- BAKER, J. L.; HILL, A. S.; ROELOFS, W. L.: Seasonal variations in male omnivorous leafroller moth trap catches with pheromone component mixtures. *Environ. Ent.* **7**, 399–401; 1978.
- BAKER, R.; EVANS, D. A.: Biological chemistry. Part I. Insect chemistry. *Annu. Rept. Prog. Chem., Sect. B, Org. Chem.* **72**, 347–365; 1975.
- BAKER, T. C.; CARDÉ, R. T.: Analysis of pheromone-mediated behaviors in male *Grapholitha molesta*, the oriental fruit moth (Lepidoptera: Tortricidae). *Environ. Ent.* **8**, 956–968; 1979a.
- Courtship behavior of the oriental fruit moth (*Grapholitha molesta*): Experimental analysis and consideration of the role of sexual selection in the evolution of courtship pheromones in the Lepidoptera. *Ann. Ent. Soc. Amer.* **72**, 173–188; 1979b.
- Endogenous and exogenous factors affecting periodicities of female calling and male sex pheromone response in *Grapholitha molesta* (BUSCK). *Journ. Insect Physiol.* **25**, 943–950; 1979c.
- BAKER, T. C.; CARDÉ, R. T.; ROELOFS, W. L.: Behavioral responses of male *Argyrotaenia velutinana* (Lepidoptera: Tortricidae) to components of its sex pheromone. *Journ. Chem. Ecol.* **2**, 333–352; 1976.
- BAKER, T. C.; MILLER, W.; ROELOFS, W. L.: Sexpheromone dosage and blend specificity of response by oriental fruit moth males. *Ent. exp. & appl.* **30**, 269–279; 1981.
- BAKER, T. C.; ROELOFS, W. L.: Initiation and termination of oriental fruit moth male response to pheromone concentrations in the field. *Environ. Ent.* **10**, 211–218; 1981.
- BARBIER, M.: Introduction à l'Ecologie Chimique. MASSON, Paris; 1976.
- BARTELL, R. J.: Behavioral responses of Lepidoptera to pheromones. In: SHOREY, H. H.; MCKELVEY, jr., J. J. (eds.): *Chemical Control of Insect Behavior*. WILEY, New York, 201–213; 1977.
- BARTELL, R. J.; LAWRENCE, L. A.: Reduction in responsiveness of males of *Epiphyas postvittana* (Lepidoptera) to sex pheromone following previous brief pheromonal exposure. *Journ. Insect Physiol.* **19**, 845–855; 1973.
- BARTH, P.: Herkunft, Wirkung und Eigenschaften des weiblichen Sexualduftstoffes einiger Pyraliden. *Zool. Jb., Abt. allg. Zool. Physiol.* **58**, 297–329; 1937.
- BARTÓK, M.; DARÓCZI, M.; SEPRŐS, J.; DARVAS, J.; MOLNÁR, B.; SÁNTA, J.: Die Entwicklung einer ungarischen Familie von Sexualpheromonsfallen. Wettbewerbsarbeit. MEM, NAK, Budapest, 28 pp.; 1980. [In Ungarisch].
- BATISTE, W. C.; OLSON, W. H.; BERLOWITZ, A.: Codling moth: Influence of temperature and daylight intensity on periodicity of daily flight in the field. *Journ. Econ. Ent.* **66**, 883–892; 1973a.
- Codling moth: Diel periodicity of catch in synthetic sex attractant vs female-baited traps. *Environ. Ent.* **2**, 673–676; 1973b.
- BEEVOR, P. S.; CAMPION, D. C.: The field use of „inhibitory“ components of lepidopterous sex pheromones and pheromone mimics. In: RITTER, F. J. (ed.): *Chemical Ecology: Odour Communication in Animals*. Elsevier/North-Holland Biomedical Press, Amsterdam, 813–825; 1979.
- BENTLEY, K. W.; KIRBY, B. W. (eds.): *Elucidation of Organic Structure by Physical and Chemical Methods*. 2. ed., vol. 1–3. WILEY, New York; 1972.
- BERGSTRÖM, G.: Studies on natural odoriferous compounds. (VI). Use of a pre-column tube for the quantitative isolation of natural volatile compounds for gas chromatography/mass spectrometry. *Chimia scripta* **4**, 135–138; 1973.
- BEROZA, M.: Microanalytical methodology relating to the identification of insect sex pheromones and related behavior control chemicals. *Journ. Chromatogr. Sci.* **13**, 314–321; 1975.
- BEROZA, M.; HOOD, C. S.; TREFREY, D.; LEONARD, D. E.; KNIPLING, E. F.; KLASSEN, W.; STEVENS, L. J.: Large field trial with microencapsulated sex pheromone to prevent mating of the gypsy moth. *Journ. Econ. Ent.* **67**, 659–664; 1974.

- BEROZA, M.; KNIPLING, E. F.: Gypsy moth control with the sex attractant pheromone. *Science* **177**, 19–27; 1972.
- BESTMANN, H. J.: Zusammenhänge zwischen Molekülstruktur und Wirkung von Pheromonen. *Ztschr. angew. Ent.* **82**, 110–111; 1976.
- Probleme der chemischen Informationsübermittlung bei Insekten. In: *Moderne Methoden in der Bekämpfung von Schadinsekten*. Vorträge, Tagung Dtsch. Ges. allgem. angew. Ent. 7.–10. März 1978, Karlsruhe, 82–88; 1978.
- BESTMANN, H. J.; VOSTROWSKY, O.: Chemistry of insect pheromones. In: WEGLER, R. (Hrsg.): *Chemie der Pflanzenschutz- und Schädlingsbekämpfungsmittel*. Bd. 6. SPRINGER VERLAG, Berlin-Heidelberg-New York, 29–164; 1980.
- Insektenpheromone. *Naturwissenschaften* **69**, 467–471; 1982a.
- Structure-activity relationships in insect pheromones. A dynamic model of pheromone molecule interactions with receptor sites. In: BREIPOHL, W. (ed.): *Olfaction and Endocrine Regulation*. IRL Press Limited, London, 253–265; 1982b.
- BIRCH, M. C. (ed.): *Pheromones*. North-Holland Publishing Company, Amsterdam-London; 1974a.
- Aphrodisiac pheromones in insects. In: BIRCH, M. C. (ed.): *Pheromones*. North-Holland Publishing Company, Amsterdam-London, 115–134; 1974b.
- Response of both sexes of *Tricholusia ni* (Lepidoptera: Noctuidae) to virgin females and to synthetic pheromone. *Ecol. Ent.* **2**, 99–104; 1977.
- BIRCH, M. C.; TRAMMEL, K.; SHOREY, H. H.; GASTON, L. K.; HARDEE, D. D.; CAMERON, E. A.; SANDERS, C. J.; BEDARD, W. D.; WOOD, D. L.; BURKHOLDER, W. E.; MÜLLER-SCHWARZE, D.: Programs utilizing pheromones in survey or control. In: BIRCH, M. C. (ed.): *Pheromones*. North-Holland Publishing Company, Amsterdam-London, 411–461; 1974.
- BLUM, M. S.: Alarm pheromones. *Ann. Rev. Ent.* **14**, 57–80; 1969.
- Pheromonal bases of social manifestations in insects. In: BIRCH, M. C. (ed.): *Pheromones*. North-Holland Publishing Company, Amsterdam-London, 190–199; 1974.
- Behavioral responses of Hymenoptera to pheromones and allomones. In: SHOREY, H. H. & McKELVEY, jr., J. J. (eds.): *Chemical Control of Insect Behavior*. WILEY, New York, 149–164; 1977.
- Hymenopterous pheromones: Optimizing the specificity and acuity of the signal. In: RITTER, F. J. (ed.): *Chemical Ecology: Odour Communication in Animals*. Elsevier/North-Holland Biomedical Press, Amsterdam, 201–211; 1979.
- BLUM, M. S.; BRANDT, J. M.: Social insect pheromones, their chemistry and function. *Ann. Zool.* **12**, 553–576; 1972.
- BLUM, M. S.; CREWE, R. M.; KERR, W. E.; KEITH, L. H.; GARRISON, A. W.; WALKER, M. M.: Citral in stingless bees: Isolation and functions in trail-laying and robbing. *Journ. Insect Physiol.* **16**, 1637–1648; 1970.
- BOCHOW, H.: Bericht zum Symposium. 4. Tag.-Ber. Akad. Landwirtschaftl.-Wiss. DDR, 200, 195–197; 1982.
- BOECKH, J.: Elektrophysiologische Untersuchungen an einzelnen Geruchsrezeptoren auf den Antennen des Totengräbers (*Necrophorus*, Coleoptera). *Ztschr. vergl. Physiol.* **46**, 212–248; 1962.
- BOECKH, J.; ERNEST, K. D.; SASS, H.; WALDOW, U.: Zur nervösen Organisation antennaler Sinneseingänge bei Insekten unter besonderer Berücksichtigung der Riechbahn. *Verh. dtsch. zool. Ges.* **69**, 123–139; 1976.
- BOGDANOVA, T. P.; FILIMONOV, G. J.: Standardisation of pheromone traps for the codling moth. *Acta comm. univ. Tartuensis* **616**, 71–82; 1982. [In Russisch].
- BOGDANOVA, T. P.; WASILJEVA, V. S.; MINOR, A. V.: On the mechanism of the inhibitory effect of cis-8-dodecenyl acetate on the responses to sex attractant trans-8, 10-dodecadienol in males of the codling moth *Laspeyresia pomonella*. *Sh. evol. bioch. fisiol.* **16**, 288–294; 1980. [In Russisch].
- BONESS, M.: Die praktische Verwendung von Insektenpheromonen. In: WEGLER, R. (Hrsg.): *Chemie der Pflanzenschutz- und Schädlingsbekämpfungsmittel*. Bd. 6. SPRINGER Verlag, Berlin-Heidelberg-New York, 165–184; 1980.
- BONESS, M.; EITER, K.; DISSELNKÖTTER, H.: Untersuchungen über Sexuallockstoffe von Lepidopteren und ihre Verwendung im Pflanzenschutz. *Pflanzenschutz-Nachr. „Bayer“* **30**, 212–234; 1977.
- BONESS, M.; SCHULZE, W.; SKATULLA, U.: Versuche zur Bekämpfung der Nonne *Lymantria monacha* L. mit dem synthetischen Pheromon Disparlure. *Anz. Schädlingskde., Pflanzen- und Umweltschutz* **47**, 119–122; 1974.
- BOPPRE, M.: Pheromonbiologie am Beispiel der Monarchfalter (Danaidae). *Biologie in unserer Zeit* (Weinheim) **7**, 161–169; 1977.
- Untersuchungen zur Pheromonbiologie bei Monarchfaltern (Danaidae). Diss., Fak. Biol., LUDWIG-MAXIMILIANS-Univ., München; 1979.
- BORDEN, J. H.: Aggregation pheromones in the Scolytidae. In: BIRCH, M. C. (ed.): *Pheromones*. North-Holland Publishing Company, Amsterdam-London, 135–160; 1974.
- BOSSERT, W. H.; WILSON, E. O.: The analysis of olfactory communication among animals. *Journ. theor. Biol.* **5**, 443–469; 1963.
- BRADY, U. E.; TUMLINSON, J. H.; BROWNLEE, R. G.; SILVERSTEIN, R. M.: Sex stimulant and attractant in the indian meal moth and in the almond moth. *Science* **171**, 802–804; 1971.
- BRAND, J. M.; YOUNG, J. CHR.; SILVERSTEIN, R. M.: Insect pheromones: A critical review of recent advances in their chemistry, biology, and application. *Fortschr. Chem. org. Natur.* **37**, 1–190; 1979.
- BROOKS, T. W.; DOANE, C. C.; STATEN, R. T.: Experience with the first commercial pheromone communication disruptive for suppression of an agricultural insect pest. In: RITTER, F. J. (ed.): *Chemical Ecology: Odour Communication in Animals*. Elsevier/North-Holland Biomedical Press, Amsterdam, 375–387; 1979.
- BROWNE, L. E.; BIRCH, M. C.; WOOD, D. L.: Novel trapping and delivery systems for airborne insect pheromones. *Journ. Insect Physiol.* **20**, 183–193; 1974.
- BUDA, V.: Sensitivity of male codling moth (*Laspeyresia pomonella*) to pheromone and regulation of its responsiveness by temperature change. *Insect Chemoreception* (Vilnius) **6**, 30–39; 1981. [In Russisch].
- BUTENANDT, A.; BECKMANN, R.; HECKER, E.: Über den Sexuallockstoff des Seidenspinners. I. Der biologische Test und die Isolierung des reinen Sexuallockstoffes Bombykol. *HOPPE-SEYLERs Ztschr. Physiol. Chem.* **324**, 71–83; 1961.
- BUTENANDT, A.; BECKMANN, R.; STAMM, D.: Über den Sexuallockstoff der Seidenspinner. II. Konstitution und Konfiguration des Bombykols. *HOPPE-SEYLERs Ztschr. Physiol. Chem.* **324**, 84–87; 1961.
- BUTENANDT, A.; BECKMANN, R.; STAMM, D.; HECKER, E.: Über den Sexuallockstoff des Seidenspinners *Bombyx mori*. Reindarstellung und Konstitution. *Ztschr. Naturforsch.* **14b**, 283–284; 1959.
- BUTENANDT, A.; HECKER, E.; HOPP, M.; KOCH, W.: Über den Sexuallockstoff des Seidenspinners. IV. Die Synthese des Bombykols und der cis-trans-Isomeren Hexadecadien-(10, 12)-ole-(1). *JUSTUS LIEBIGs Ann. Chem.* **658**, 39–64; 1962.
- BUTLER, C. G.: Insect pheromones. *Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc.* **42**, 42–87; 1967.
- Chemical communication in insects: Behavioral and ecologic aspects. In: JOHNSTON, J. W.; MOULTON, D. G.; TURK, A. (eds.): *Advances in Chemoreception*. WILEY, New York, 35–78; 1970.
- BYRNE, K. J.; GORE, W. E.; PEARCE, G. T.; SILVERSTEIN, R. M.: Porapak-Q collection of airborne organic compounds serving as models for insect pheromones. *Journ. Chem. Ecol.* **1**, 1–7; 1975.
- CAMPION, D. G.: Sex pheromones for the control of lepidopterous pests using microencapsulation and dispenser techniques. *Pestic. Sci.* **7**, 636–641; 1976.
- CAMPION, D. G.; BETTANY, B. W.; MCGINNIGLE, J. B.; TAYLOR, L. R.: The distribution and migration of *Spodoptera littoralis* (BOISDUVAL) (Lepidoptera: Noctuidae), in relation to meteorology on Cyprus, interpreted from maps of pheromone trap samples. *Bull. ent. Res.* **67**, 501–522; 1977.
- CAMPION, D. G.; LESTER, R.; NESBITT, B. F.: Controlled release of pheromones. *Pestic. Sci.* **9**, 434–440; 1978.
- CARDÉ, R. T.: Utilization of pheromones in the population management of moth pests. *Environ. Health Persp.* **14**, 133–144; 1976.

- CARDÉ, R. T.; BAKER, T. C.; CASTROVILLO, P. J.: Disruption of sexual communication in *Laspeyresia pomonella* (codling moth), *Grapholitha molesta* (oriental fruit moth), and *G. prunivora* (lesser appleworm) with hollow fiber attractant sources. Ent. exp. & appl. 22, 280–288; 1977.
- CARDÉ, R. T.; CARDÉ, A. M.; HILL, A. S.; ROELOFS, W. L.: Sex pheromone specificity as a reproductive isolating mechanism among sibling species *Archips argyrospilus* and *A. mortuanus* and other sympatric tortricine moths (Lepidoptera: Tortricidae). Journ. Chem. Ecol. 3, 71–84; 1977.
- CARDÉ, R. T.; ROELOFS, W. L.; HARRISON, R. G.; VAWTER, A. T.; BRUSSARD, P. F.; MUTUURA, A.; MUNROE, E.: European corn borer: Pheromone polymorphism or sibling species. Science 199, 555–556; 1978.
- CARO, J. H.; GLOTFELTY, D. E.; FREEMAN, H. P.: (Z)-9-tetradecen-1-ol formate distribution and dissipation in the air within a corn crop after emission from a controlled-release formulation. Journ. Chem. Ecol. 6, 229–239; 1980.
- CASTROVILLO, P. J.; CARDÉ, R. T.: Environmental regulation of female calling and male pheromone response periodicities in the codling moth (*Laspeyresia pomonella*). Journ. Insect Physiol. 25, 659–667; 1979.
- Male codling moth (*Laspeyresia pomonella*) orientation to visual cues in the presence of pheromone and sequences of courtship behaviors. Ann. Ent. Soc. Amer. 73, 100–105; 1980.
- CHAMBON, J. P.: Etude de la repartition géographique de la tordeuse des céréales (*Cnephasia pumicana* ZELLER, Lépidoptère, Tortricidae) en France. Ann. Zool. Ecol. anim. 11, 637–639; 1979.
- CHAPMAN, O. L.: Stereochemical evidence of dual chemoreceptors for an achiral sex pheromone in Lepidoptera. In: GEISSBÜHLER, H. (ed.): Advances in Pesticide Science. Part 2. Pergamon Press, Oxford-New York, 323–329; 1979.
- CHARLES, J. G.; WEARING, C. H.: Codling moth control in gagesales orchards. Orchard. N. Z. 6, 3 pp.; 1979.
- CHARLTON, R. E.; CARDÉ, R. T.: Comparing the effectiveness of sexual communication disruption in the oriental fruit moth (*Grapholitha molesta*) using different combinations and dosages of its pheromone blend. Journ. Chem. Ecol. 7, 501–508; 1981.
- CHARMILLOT, P.-J.: Le piégeage sexuel du carpocapse (*Laspeyresia pomonella* L.) en tant que moyen de prévision. Acta OEologica/OEcologica Applicata 1, 111–122; 1980a.
- La lutte contre le carpocapse (*Laspeyresia pomonella* L.) par la technique de confusion. Revue suisse Vitic. Arboric. Hortic. 12, 159–170; 1980b.
- Technique de confusion contre la tordeuse de la pelure *Adoxophyes orana* F. v. R. (Lep., Tortricidae): II. Deux ans d'essais de lutte en vergers. Mitt. Schweiz. Ent. Ges. 54, 191–204; 1981.
- CHARMILLOT, P.-J.; BAGGIOLINI, M.; MURBACH, R.; ARN, H.: Comparaison de différents pièges à attractif sexuel synthétique pour le contrôle du vol du carpocapse (*Laspeyresia pomonella* L.). Schweiz. Landwirt. Forsch. 14, 57–69; 1975.
- CHARMILLOT, P.-J.; BLASER, C.: Confusion sexuelle contre le carpocapse des prunes (*Grapholitha funebrana* Tr.). II. Contribution à l'étude du comportement des adultes et observations quant à la rémanence de l'attractif dans les diffuseurs. Mitt. Schweiz. Ent. Ges. 55, 65–76; 1982.
- CHARMILLOT, P.-J.; SCHMID, A.: Influence de la densité des pièges sexuels sur les captures de capua, la tordeuse de la pelure (*Adoxophyes orana* F. v. R.). Rev. suisse Vitic. Arboric. Hortic. 13, 93–97; 1981.
- CHARMILLOT, P.-J.; SCRIBANTE, A.; PONT, V.; DERIAZ, D.; FOURNIER, C.: Technique de confusion contre la tordeuse de la pelure *Adoxophyes orana* F. v. R. (Lep., Tortricidae): I. Influence de la diffusion d'attractif sexuel sur le comportement. Mitt. Schweiz. Ent. Ges. 54, 173–190; 1981.
- CHILDERS, S. H.; HOLLOWAY, R. L.; POLLET, D. K.: Influence of pheromone trap color in capturing lesser peachtree borer and peachtree borer males. Journ. Econ. Ent. 72, 506–508; 1979.
- CLEARWATER, J. R.: Structure, development and evolution of the male pheromone system in some Noctuidae (Lepidoptera). Journ. Morphol. 146, 129–175; 1975.
- COLLINS, C. W.; POTTS, S. F.: Attractants for the flying gypsy moths as an aid in locating new infestations. U.S. Dep. Agric. Techn. Bull. 336, 43 pp.; 1932.
- COUDRIET, D. L.; HENNEBERRY, T. J.: Captures of male cabbage looper and pink bollworms: Effect of trap design and pheromone. Journ. Econ. Ent. 69, 603–605; 1976.
- COURNOYER, R.; SHEARER, J. C.; ANDERSON, D. H.: Fourier transform infrared analysis below the one-nanogram level. Anal. Chem. 49, 2275–2277; 1977.
- DAVID, C. T.; KENNEDY, J. S.; LUDLOW, A. R.; PERRY, J. N.; WALL, C.: A reappraisal of insect flight towards a distant point source of wind-borne odor. Journ. Chem. Ecol. 8, 1207–1215; 1982.
- DAVIS, J. T.: Olfactory theories. In: BEIDLER, L. (ed.): Handbook of Sensory Physiology. Vol. 4, part 1. SPRINGER Verlag, Berlin-Heidelberg-New York, 332–350; 1971.
- DATERMAN, G. E.; SARTWELL, C.; SOVER, L. L.: Prospects for controlling forest Lepidoptera with controlled release pheromone formulations. In: BAKER, R. (ed.): Controlled Release of Bioactive Materials. Academic Press, London, 213–226; 1980.
- DEN OTTER, C. J.: Single sensillum responses in the male moth *Adoxophyes orana* (F. v. R.) to female sex pheromone components and their geometrical isomers. Journ. comp. Physiol. 121, 205–222; 1977.
- DESCOINS, C. & GALLOIS, M.: Analyse directe par chromatographie en phase gazeuse des constituants volatils présents dans les glandes à phéromones des femelles de lépidoptères. Ann. Zool. Ecol. anim. 11, 521–532; 1979.
- DETHIER, V. G.; BROWN, L. B.; SMITH, C. N.: The designation of chemicals in terms of the responses they elicit from insects. Journ. Econ. Ent. 53, 134–136; 1960.
- DICKLER, E.: Eine einfache Pheromonfalle mit Zeitintervallschaltung zur automatischen Erfassung der Tagesrhythmik des Insektenfluges. Anz. Schädlingsskde., Pflanzen- und Umweltschutz 54, 129–131; 1981.
- Über die Verbreitung der Quarantäneschädlinge *Anarsia lineatella* ZELL. und *Grapholitha molesta* BUSCK. in der Bundesrepublik Deutschland. Nachrichtenbl. Dtsch. Pflanzenschutzd. 34, 145–152; 1982a.
- Untersuchungen über die Verbreitung der Schalenwicklerarten *Pandemis heparana* DEN. et SCHIFF. und *Adoxophyes orana* FISCH. v. ROESL. in der Bundesrepublik Deutschland: Erste Ergebnisse einer Erhebung mit Pheromonfallen. Nachrichtenbl. Dtsch. Pflanzenschutzd. 34, 65–70; 1982b.
- DURAN, E. J.: Problèmes pratiques d'utilisation des pièges pour les Lépidoptères nuisibles aux cultures, au moyen des phéromones sexuelles synthétiques. Proc. Int. Symp. IOBC/WPRS on integrated control in agriculture and forestry. Vienna 1979, 127–136; 1979.
- EITER, K.: Insektensexuallockstoffe. Fortschr. Chem. org. Natur. 28, 204–255; 1970.
- ELISAROV, J. E.: Chemorezeption der Insekten. Isdat. MGU, Moskva; 1978. [In Russisch].
- FABRE, J. H.: Souvenirs entomologiques. DELAGRAVE, Paris; 1879.
- FADEJEV, J. N.; NOVOSHILOV, K. V. (Hrsg.): Integrierter Pflanzenschutz. Kolos, Moskva; 1981. [In Russisch].
- FADEJEV, J. N.; SMETNIK, A. J.: Anwendung von Insektenpheromonen im Pflanzenschutz der UdSSR. Sszjelskochos. Biologija 15, 803–809; 1980. [In Russisch].
- FARKAS, S. R.; SHOREY, H. H.: Chemical trail-following by flying insects. A mechanism for orientation to a distant odor source. Science 178, 67–68; 1972.
- Odor following and anemotaxis. Science 180, 1302; 1973.
- Mechanisms of the orientation to a distant pheromone source. In: BIRCH, M. C. (ed.): Pheromones. North-Holland Publishing Company, Amsterdam-London, 81–95; 1974.
- FERKOVICH, S. M.; OLIVER, J. E.; DILLARD, C.: Pheromone hydrolysis by cuticular and interior esterases of the antennae, legs, and wings of the cabbage looper moth, *Trichoplusia ni* (HÜBNER). Journ. Chem. Ecol. 8, 859–866; 1982.
- FLASCHENTRÄGER, B.; AMIN EL SAYED; JARCZYK, H. J.: Ein Lockstoffanalysator (Odouranalyser) für Insekten. Mikroschim. Acta 3–4, 385–389; 1957.

- FLURI, P.; MANI, E.; WILDBOLZ, T.; ARN, H.: Untersuchungen über das Paarungsverhalten des Apfelwicklers (*Laspeyresia pomonella* L.) und über den Einfluß von künstlichem Sexuallockstoff auf die Kopulationshäufigkeit. Mitt. Schweiz. Ent. Ges. 47, 253–259; 1974.
- FRANZ, J. M.: Das Konzept des Integrierten Pflanzenschutzes. Gesunde Pflanzen 30, 177–181; 1978.
- GÖTZ, B.: Die Sexualduftstoffe an Lepidopteren. Experientia 7, 406–418; 1951.
- GONTARENKO, M. A.; KOVALJOV, B. G.: Bestimmung der Populationsdichte und der Schadschwelle des Apfelwicklers mit Hilfe von Pheromonfallen. Nov. met. zasc. rast. (Kischinjev) 2, 28–36; 1979. [In Russisch].
- GOTTWALD, R.: Bisherige Erfahrungen beim Einsatz von Pheromonfallen in Apfelintensivanlagen der DDR. Nachr.-Bl. Pflanzenschutz DDR 36, 216–220; 1982.
- GRANT, G. G.: Morphology of the presumed male pheromone glands on the forewings of tortricid and phycitid moths. Ann. Ent. Soc. Amer. 71, 423–431; 1978.
- GRULA, J. W.; TAYLOR, O. R.: The inheritance of pheromone production in the sulphur butterfly *Colias eurytheme* and *C. philodice*. Heredity 42, 359–371; 1979.
- GUBBINS, K. E.; CAMPION, D. G.: Economic aspects of pheromone trapping techniques for the control of egyptian cotton leafworm. Outlook Agric. 11, 62–66; 1982.
- GUERRA, A. A.: New techniques to bioassay the sex attractant of pink bollworms with olfactometers. Journ. Econ. Ent. 61, 1252–1254; 1968.
- HATHAWAY, D. O.: Codling moth: Tethering females to determine mating in field populations. USDA, SEA, Adv. Agric. Techn. 6, 6 pp.; 1979.
- HATHAWAY, D. O.; McDONOUGH, L. M.; GEORGE, D. A.; MOFFITT, H. R.: Antipheromone of the codling moth: Potential for control by air permeation. Environ. Ent. 8, 318–321; 1979.
- HENDRICKS, D. E.; PEREZ, C. T.; GUERRA, R. J.: Effects of nocturnal wind on performance of two sex pheromone traps for noctuid moths. Environ. Ent. 9, 483–485; 1980.
- HENDRIKSE, A.: Activity patterns and sex pheromone specificity as isolating mechanism in eight species of *Yponomeuta* (Lepidoptera: Yponomeutidae). Ent. exp. & appl. 25, 172–180; 1979.
- HENDRY, L. B.; KOSTELC, J. G.; HINDENLANG, D. M.; WICHMANN, J. K.; FIX, C. J.; KORCENIOWSKI, S. H.: Chemical messengers in insects and plants. Biochem. Interact. Plants and Insects. Proc. 5th Annu. Meet., 351–384; 1976.
- HENDRY, L. B.; WICHMANN, J. K.; HINDENLANG, D. M.; MUMMA, R. D.; ANDERSON, M. E.: Evidence of the origin of insect sex pheromones: Presence in food plants. Science 188, 59–62; 1975.
- HENNEBERRY, T. J.; GILLESPIE, J. M.; BARIOLA, L. A.; FLINT, H. M.; LINGREN, P. D.; KYDONIEUS, A. F.: Gossypure in laminated plastic formulations for mating disruption and pink bollworm control. Journ. Econ. Ent. 74, 376–381; 1981.
- HENRICK, C. A.: The synthesis of insect sex pheromones. Tetrahedron 33, 1845–1889; 1977.
- HENRICK, C. A.; CARNEY, R. L.; ANDERSON, R. J.: Some aspects of the synthesis of insect sex pheromones. In: LEONHARDT, B. A. & BEROZA, M. (eds.): Insect Pheromone Technology: Chemistry and Applications. ACS Symp. Ser. 190, 27–60; 1981.
- HENSON, R. D.: Environmental fate of gossypure. Environ. Ent. 6, 821–822; 1977.
- HENSON, R. D.; BULL, D. L.; RIDGWAY, R. L.; IVIE, G. W.: Identification of the oxidative decomposition products of the boll weevil pheromone, grandure, and the determination of the fate of grandure in soil and water. Journ. Agric. Food. Chem. 24, 228–231; 1976.
- HILL, A. S.; RINGS, R. W.; SWIER, S. R.; ROELOFS, W. L.: Sex pheromone of the black cutworm moth, *Agrotis ipsilon*. Journ. Chem. Ecol. 5, 439–457; 1979.
- HINDENLANG, D. M.; WICHMANN, J. K.: Reexamination of tetradecenyl acetates in oak leaf roller sex pheromone and in plants. Science 195, 86–89; 1977.
- HIROOKA, Y.; SUWANAI, M.: Role of insect sex pheromone in mating behavior. I. Theoretical consideration on release and diffusion of sex pheromone in the air. Appl. Ent. Zool. 11, 126–132; 1976.
- HOLLINGSWORTH, J. P.; HARTSTACK, A. W.; BUCK, D. R.; HENDRICKS, D. E.: Electric and nonelectric moth traps baited with synthetic sex pheromone of the tobacco budworm. USDA Tech. Bull. ARS-S-173, 13 pp.; 1978.
- HOPPE, T.; LEVINSON, H. Z.: Befallserkennung und Populationsüberwachung vorrattschädlicher Motten (Phycitinae) in einer Schokoladenfabrik mit Hilfe pheromonbekämpfter Klebefallen. Anz. Schädlingskde., Pflanzen- und Umweltschutz 52, 177–183; 1979.
- HORÁK, A.; HRDY, I.; KRAMPL, F.; KALVODA, L.: Polin zkoušky feromonových lapáku pro monitorování ablače hrachového, *Cydia nigricana*. Sborn. uvt. ochr. rost. 16, 213–225; 1980.
- HOUSEWEART, M. W.; JENNINGS, D. T.; SANDERS, C. J.: Variables associated with pheromone traps for monitoring spruce budworm populations (Lepidoptera: Tortricidae). Can. Ent. 113, 527–537; 1981.
- HOWELL, J. F.: The competitive effect of field populations of codling moth on sex attractant efficiency. Environ. Ent. 3, 803–807; 1974.
- Codling moth: Measuring removal of males by sex pheromone trapping. USDA, SEA, Agric. Research Res.-W-14/ July, 6 pp.; 1980.
- HOWELL, J. F.; THORP, K. D.: Influence of mating on attractiveness of female codling moths. Environ. Ent. 1, 125–126; 1972.
- HRDY, I.; KRAMPL, F.; KULDOVA, J.; MAREK, J.; SIMKO, K.: Mapování obaleče východního (*Cydia molesta*) feromonovými lapáky. Sbor. uvt. ochr. rost. 15, 259–269; 1979.
- HRDY, I.; MAREK, J.; KRAMPL, F.: Sexual pheromone activity of 8-dodecenyl and 11-tetradecenyl acetates for males of several lepidopteran species in field trials. Acta Ent. Bohemoslov. 76, 65–84; 1979. [In Tschechisch].
- IACOB, M.; IACOB, N.: The use of pheromones in the monitoring and integrated control of plant pests. Research Institute for Plant Protection, Bucharest, 36 pp.; 1978.
- IDESER, R.; SHANI, A.; KLUUG, J. T.: Sex pheromone of European grapevine moth (*Lobesia botrana*). Its chemical transformations in sunlight and heat. Journ. Chem. Ecol. 8, 973–980; 1982.
- INSCOE, M. N.; BEROZA, M.: Insect-behavior chemicals active in field trials. In: BEROZA, M. (ed.): Pest Management with Insect Sex Attractants. ACS Symp. Ser. 23, 145–181; 1976a.
- Analysis of pheromones and other compounds controlling insect behavior. In: ZWEIF, G. & SHERMA, J. (eds.): Analytical Methods for Pesticides and Plant Growth Regulators. Vol. VIII. Academic Press, New York-London, 31–114; 1976b.
- JACOBSON, M.: Insect sex pheromones. Academic Press, New York-London; 1972.
- Impact of natural plant protectants on the environment. Pontif. acad. sci. ser. varia 41, 409–430; 1976.
- JONG, D. J. DE: Monitoring techniques, forecasting systems and extension problems in relation to the summer fruit tortricid *Adoxophyes orana* (F. v. R.). EPPO Bull. 10, 213–221; 1980.
- JORGENSEN, C. D.; MARTINSEN, M. E.; WESTOVER, L. J.: Validating Michigan State University's codling moth model (MOTHMDL) in an arid environment: A test in Utah. Great Lakes Ent. 12, 203–212; 1979.
- KAAE, R. S.; SHOREY, H. H.: Sex pheromones of noctuid moths. XXVII. Influence of wind velocity on sex pheromone releasing behavior of *Trichoplusia* females. Ann. Ent. Soc. Amer. 65, 436–440; 1972.
- KAFKA, W. A.: Physicochemical aspects of odour reception in insects. Ann. N.Y. Acad. Sci. 237, 115–128; 1974.
- KAFKA, W. A.; NEUWIRTH, J.: A model of pheromone molecule – acceptor interaction. Ztschr. Naturforsch. 30c, 278–282; 1975.
- KAISLING, K. B.: Insect olfaction. In: BEIDLER, L. (ed.): Handbook of Sensory Physiology. Vol. 4, part 1. SPRINGER Verlag, Berlin-Heidelberg-New York, 351–431; 1971.

- Riechphysiologische Untersuchungen an Insekten. Mitt. MAX-PLANCK-Ges. (München) 1974, 400—423; 1974.
- Sensorische Transduktion bei Riechzellen von Insekten. Verh. dtsch. zool. Ges. 67, 1—11; 1975.
- Recognition of pheromones by moths, especially in saturniids and *Bombyx mori*. In: RITTER, F. J. (ed.): Chemical Ecology: Odour Communication in Animals. Elsevier/North-Holland Biomedical Press, Amsterdam, 43—56; 1979.
- KAISSLING, K. E.; PRIESNER, E.: Die Riechschwelle des Seidenspinners. Naturwissenschaften 57, 23—28; 1970.
- KARLSON, P.; LÜSCHER, M.: Pheromone. Ein Nomenklaturvorschlag für eine Wirkstoffklasse. Naturwissenschaften 46, 63—64; 1959.
- KARLSON, P.; SCHNEIDER, D.: Sexualpheromone der Schmetterlinge als Modelle chemischer Kommunikation. Naturwissenschaften 60, 113—121; 1973.
- KASANG, G.: Uptake of the sexpheromone ³H-bombykol and related compounds by male and female *Bombyx antennae*. Journ. Insect Physiol. 20, 2407—2422; 1974.
- KATSOYANNOS, B. J.: Oviposition-detering, male-arresting, fruit-marking pheromone in *Rhagoletis cerasi*. Environ. Ent. 4, 801—807; 1975.
- KATZENELLENBOGEN, J. A.: Insect pheromone synthesis: New methodology. Science 194, 139—148; 1976.
- KAWASAKI, K. A.: Functional difference of the individual components of *Spodoptera litura* (F.) (Lepidoptera: Noctuidae) sex pheromone in the attraction of flying male moths. Appl. Ent. Zool. 16, 63—70; 1981.
- KEISER, A. S.: On some aspects of creating preparation forms containing insect pheromones. Acta comm. univ. Tartuensis 616, 134—144; 1982. [In Russisch].
- KENDALL, D. M.; JENNINGS, D. T.; HOUSEWEART, M. W.: A largecapacity pheromone trap for spruce budworm moths (Lepidoptera: Tortricidae). Can. Ent. 114, 461—463; 1982.
- KENNEDY, J. S.: Olfactory responses to distant plants and other odor sources. In: SHOREY, H. H. & MCKELVEY, jr., J. J. (eds.): Chemical Control of Insect Behavior. WILEY, New York, 67—91; 1977a.
- Behaviorally discriminating assays of attractants and repellents. In: SHOREY, H. H. & MCKELVEY, jr., J. J. (eds.): Chemical Control of Insect Behavior. WILEY, New York, 215—230; 1977b.
- Mechanism of moth sex attraction: A modified view based on wind-tunnel experiments with flying male *Adoxophyes*. Les Colloques d'INRA 7, 189—192; 1982.
- KENNEDY, J. S.; LUDLOW, A. R.; SANDERS, C. J.: Guidance of flying male moths by wind-borne sex pheromone. Physiol. Ent. 6, 395—412; 1981.
- KENNEDY, J. S.; MARSH, D.: Pheromone-regulated anemotaxis in flying moths. Science 184, 999—1001; 1974.
- KLASSEN, W.; RIDGWAY, R. L.; INSCOE, M.: Chemical attractants in integrated pest management programs. In: KYDONIEUS, A. F.; BEROZA, M. (eds.): Insect Suppression with Controlled Release Pheromone Systems. CRC Press, Inc., Florida, 13—130; 1982.
- KLUN, J. A. et cooper.: Insect sex pheromones: Intraspecific pheromonal variability of *Ostrinia nubilalis* in North America and Europe. Environ. Ent. 4, 891—894; 1975.
- KLUN, J. A.; MAINI, S.: Genetic basis of an insect chemical communication system: The european corn borer. Environ. Ent. 8, 423—426; 1979.
- KNIPLING, E. F.: Role of pheromones and kairomones for insect suppression systems and their possible health and environmental impacts. Environ. Health Persp. 14, 145—152; 1976.
- The Basic Principles of Insect Population Suppression and Pest Management. USDA, Agric. Handbook 512, Washington; 1979.
- KNIPLING, E. F.; MCGUIRE, jr., J. U.: Population models to test theoretical effects of sex attractants used for insect control. USDA Inform. Bull. 308, 2—4; 1966.
- KOLESOVA, D. A.; RYABCHINSKAJA, T. A.: Field trials of synthetic sex attractants for leafroller moths. Acta comm. univ. Tartuensis 616, 100—111; 1982. [In Russisch].
- KUWAHARA, Y.; CASIDA, J. E.: Quantitative analysis of the sex pheromones of several phycitid moths by electron capture gas chromatography. Agr. Biol. Chem. 37, 681—684; 1973.
- KUWAHARA, Y.; KITAMURA, C.; TAKAHASHI, S.; HARA, H.; ISHII, S.; FUKAMI, H.: Sex pheromone of the almond moth and the indian meal moth: Cis-9, trans-12-tetradecadienyl acetate. Science 171, 801—802; 1971.
- LAW, J. H.; REGNIER, F. E.: Pheromones. Ann. Rev. Biochem. 40, 533—548; 1971.
- LEADBETTER, G.; PLIMMER, J. R.: An improved preparation of some insect sex attractants: Synthesis and separation of geometrical isomers by formation of urea complexes. Journ. Chem. Ecol. 5, 101—108; 1979.
- LEMARIE, J.: Neue Kontrollmethode des Nonnenvorkommens. Anz. Schädlingskunde 9, 43; 1933.
- LEVINSON, H. Z.: Zur Evolution und Biosynthese der terpenoiden Pheromone und Hormone. Naturwissenschaften 59, 477—484; 1972.
- LEVINSON, H. Z.; LEVINSON, A. R.: Schädlingsmanipulation mit Insektistatika. Mitt. dtsch. Ges. allg. angew. Ent. 2, 228—230; 1981.
- Integrierte Steuerung vorratsschädlicher Insektenarten mit Lockstoffallen. Mitt. dtsch. Ges. allg. angew. Ent. 1, 158—164; 1978.
- LEWIS, W. J.; HAGEN, K. S.; ROELOFS, W. L.; SCHOONHOVEN, L. M.: Status and potential use of behavioural chemicals in pest management. FAO Plant Prot. Bull. 28, 121—128; 1980.
- LEWIS, T.; MACAULAY, E. D. M.: Design and elevation of sexattractant traps for pea moth, *Cydia nigricana* (STEPH.) and the effect of plume shape on catches. Ecol. Ent. 1, 175—187; 1976.
- LIGHT, D. M.; BIRCH, M. C.: Electrophysiological basis for the behavioural response of male and female *Trichoplusia ni* to synthetic pheromone. Journ. Insect Physiol. 25, 161—167; 1979.
- LINGREN, P. D. (Convener): ESA symposium: Night vision equipment for studying nocturnal behavior of insects. Bull. Ent. Soc. Amer. 24, 197—213; 1978.
- LINGREN, P. D.; BURTON, J.; SHELTON, W.; RAULSTON, J. R.: Night vision goggles: For design, evaluation, and comparative efficiency determination of a pheromone trap for capturing live adult male pink bollworms. Journ. Econ. Ent. 73, 622—630; 1980.
- MACAULAY, E. D. M.: Field trials with attractant traps for timing sprays to control pea moth. Plant. Path. 26, 179—188; 1977.
- MACAULAY, E. D. M.; LEWIS, T.: Attractant traps for monitoring pea moth, *Cydia nigricana* (FABR.). Ecol. Ent. 2, 279 to 284; 1977.
- MADSEN, H. F.; CARTY, B. E.: Codling moth (Lepidoptera: Olethreutidae): Suppression by male removal with sex pheromone traps in three British Columbia orchards. Can. Ent. 111, 627—630; 1979.
- MADSEN, H. F.; VAKENTI, J. M.: The influence of trap design on the response of codling moth (Lepidoptera: Olethreutidae) and fruittree leafroller (Lepidoptera: Tortricidae) to synthetic sex attractants. Journ. ent. Soc. B. C. 70, 5—8; 1973a.
- Codling moth: Use of codlemone-baited traps and visual detection of entries to determine need of sprays. Environ. Ent. 2, 677—679; 1973b.
- MADSEN, H. F.; VAKENTI, J. M.; PETERS, F. E.: Codling moth: Suppression by male removal with sex pheromone traps in an isolated apple orchard. Journ. Econ. Ent. 69, 597—599; 1976.
- MALEVEZ, N.: Lutte intégrée contre le Carpocapse des pommes et des poires. *Laspeyresia pomonella* L. (Lepidoptera: Olethreutidae). 1. Intégration des moyens de prevision des attaques du Carpocapse. Parasitica 33, 25—52; 1977.
- MANI, E.; ARN, H.; WILDBOLZ, T.: Inhibition of moth catch by evaporating the pheromone of the codling moth. Mitt. Biol. Bund.-Anst. Id.- u. Forstw. 180, 50—52; 1978.

- MANI, E.; ARN, H.; WILDBOLZ, T.; HAURI, H.: Ein Feldversuch zur Bekämpfung des Pflaumenwicklers mit der Desorientierungsmethode bei hoher Populationsdichte. Mitt. Schweiz. Ent. Ges. 51, 307–314; 1978.
- MANI, E.; RIGGENBACH, W.; MENDIK, M.: Tagesrhythmus des Falterfanges und Beobachtungen über die Flugaktivität beim Apfelwickler (*Laspeyresia pomonella* L.). Mitt. Schweiz. Ent. Ges. 47, 39–48; 1974.
- MANI, E.; WILDBOLZ, T.: The dispersal of male codling moths (*Laspeyresia pomonella* L.) in the Upper Rhine Valley. Ztschr. angew. Ent. 83, 161–168; 1977.
- MASSON, C.: Central olfactory pathways and plasticity of responses to odorous stimuli in insects. Proc. 6th Int. Symp. Olfaction and Taste, Paris 1977, Information Retrieval, London-Washington, 305–314; 1978.
- MAYER, M. S.; McLAUGHLIN, J. R.: An annotated compendium of insect sex pheromones. University of Florida Agric. Exp. Station Monograph Ser. 6; 1975.
- McINDOO, N. E.: An insect olfactometer. Journ. Econ. Ent. 24, 827–833; 1927.
- McNALLY, P. S.; BARNES, M. M.: Effects of codling moth pheromone trap placement, orientation and density on trap catches. Environ. Ent. 10, 22–26; 1981.
- MELNIKOV, N. N.: Insektenpheromone im Pflanzenschutz. Chim. szjelsk. choz. 12, 7–8; 1980. [In Russisch].
- METCALF, R. L.: Changing role of insecticides in crop protection. Ann. Rev. Ent. 25, 219–256; 1980.
- MILLER, J. R.; BAKER, T. C.; CARDÉ, R. T.; ROELOFS, W. L.: Reinvestigation of oak leaf roller sex pheromone components and the hypothesis that they vary with diet. Science 192, 140–143; 1976.
- MILLER, J. R.; ROELOFS, W. L.: Sex pheromone titer correlated with pheromone gland development and age in the red-banded leafroller moth, *Argyrotaenia velutinana*. Ann. Ent. Soc. Amer. 70, 136–139; 1977.
- Individual variation in sex pheromone component ratios in two populations of the redbanded leafroller moth, *Argyrotaenia velutinana*. Environ. Ent. 9, 359–364; 1980.
- MINKS, A. K.: Trapping with behavior-modifying chemicals: Feasibility and limitations. In: SHOREY, H. H. & McKELVEY Jr., J. J. (eds.): Chemical Control of Insect Behavior. WILEY, New York, 385–394; 1977.
- Present status of insect pheromones in agriculture and forestry. Proc. Int. Symp. IOBC/WPRS on integrated control in agriculture and forestry. Vienna 1979, 127–136; 1979a.
- Insect pheromones and integrated plant protection: Some practical considerations. In: RITTER, F. J. (ed.): Chemical Ecology: Odour Communication in Animals. Elsevier/North-Holland Biomedical Press, Amsterdam, 291–299; 1979b.
- MINKS, A. K.; JONG, D. J. DE: Determination of spraying dates for *Adoxophyes orana* by sex pheromone traps and temperature recordings. Journ. Econ. Ent. 68, 729–732; 1975.
- MINKS, A. K.; VOERMAN, S.; HERREBOUT, W. M.: Attractants and inhibitors of Lepidoptera: Field evaluation of pheromones and related compounds. In: McFARLANE, N. R. (ed.): Crop Protection Agents — their Biological Evaluation. Academic Press, New York-London, 223–233; 1977.
- MINKS, A. K.; VOERMAN, S.; KLUN, J. A.: Disruption of pheromone communication with micro-encapsulated antipheromones against *Adoxophyes orana*. Ent. exp. & appl. 20, 163–169; 1976.
- MITCHELL, E. R.: Disruption of pheromonal communication among coexistent pest insects with multicomponent formulations. Bioscience 25, 493–499; 1975.
- MULLIN, N.; HEDIN, P. A.: Biosynthesis of grandlure, the pheromone of the boll weevil, *Anthonomus grandis* from acetate, mevalonate, and glucose. Journ. Insect Physiol. 20, 1825–1831; 1974.
- MORGAN, E. D.; TYLER, R. C.: Microchemical methods for identification of volatile pheromones. Journ. Chromatogr. 134, 174–177; 1977.
- MURLIS, J.; JONES, C. D.: Fine-scale structure of odour plumes in relation to insect orientation to distant pheromone and other attractant sources. Physiol. Ent. 6, 71–86; 1981.
- MYBURGH, A. C.: Relation between monitored activity and expected codling moth infestation. Decid. Fruit Grower 31, 8–11, 1981.
- MYTTUS, E. R. (Hrsg.): Thesen der wissenschaftlich-methodischen Konferenz „Probleme des Einsatzes von Pheromonen im landwirtschaftlichen Pflanzenschutz“. 2. – 5. Februar 1981, Tartu; 1981. [In Russisch].
- MYTTUS, E. R.; RODIMA, T.; MYTTUS, U.: Perspektiven der Produktion von Pheromonen in der PO „Flora“. In: MYTTUS, E. R. (Hrsg.) Thesen der wissenschaftlich-methodischen Konferenz „Probleme des Einsatzes von Pheromonen im landwirtschaftlichen Pflanzenschutz“. 2. – 5. Februar 1981, Tartu, 133–134; 1981. [In Russisch].
- NAKAMURA, K.: The effect of wind velocity on the diffusion of *Spodoptera litura* (F.) sex pheromone. Appl. Ent. Zool. 11, 312–319; 1976.
- Effect of the minor component of the sex pheromone on the male orientation to pheromone source in *Spodoptera litura* (F.). Insect Chemoreception (Vilnius) 4, 153–156; 1979.
- Pheromonal control of male searching behaviour in Lepidoptera. XVI. Int. Congr. Ent. Kyoto, Aug., 1980, 23 pp.; 1980.
- Ecological problems for application of sex pheromones to pest control. 1st Japan/USA Symp. on IPM, Tsukuba (Japan), Sept. 29–30. 1981, 12–18; 1981.
- NAKAMURA, K.; KAWASAKI, K.: The active space of the *Spodoptera litura* (F.) sex pheromone and the pheromone component determining this space. Appl. Ent. Zool. 12, 162–177; 1977.
- NAKAMURA, K.; OYAMA, M.: An equation for the competition between pheromone traps and adult females for adult males. Appl. Ent. Zool. 13, 176–184; 1978.
- NAKASUJI, F.; FUJITA, K.: A population model to assess the effect of sex pheromones on population suppression. Appl. Ent. Zool. 15, 27–35; 1980.
- NEUFFER, G.: Pheromonfallen zur Bestimmung des Apfelwicklerfluges. Anz. Schädlingsskde., Pflanzen- und Umweltschutz, 47, 116–119; 1974.
- NEUMARK, S.; TEICH, J.: Pink bollworm: Constant level liquid device for use in trapping moths. Journ. Econ. Ent. 66, 298; 1973.
- NIGHTINGALE, W. H.: Improved means of obtaining sustained uniform emission of bioactive substances. Proc. 1979 British Crop Prot. Conf., 401–407; 1979.
- NORDLUND, D. A.: Semiochemicals: A review of the terminology. In: NORDLUND, D. A.; JONES, R. L.; LEWIS, W. J. (eds.): Semiochemicals, their Role in Pest Control. WILEY, New York, 13–28; 1981.
- ONO, T.: The scales as a releaser of the copulation attempt in Lepidoptera. Naturwissenschaften 64, 386; 1977.
- OVERHULSER, D. L.; DATERMAN, G. B.; SOWER, L. L.; SARTWELL, C.; KOERBER, T. W.: Mating disruption with synthetic sex attractants controls damage by *Eucosma sonomana* (Lepidoptera: Tortricidae, Olethreutinae) in *Pinus ponderosa* plantations. II. Aerially applied hollow fiber formulation. Can. Ent. 112, 163–165; 1980.
- PARADIS, R. O.; TROTTIER, R.; MACLELLAN, C. R.: Essais de différents modèles de pièges à phéromone sexuelle de synthèse pour la capture de *Laspeyresia pomonella* (L.) dans l'Est du Canada. Ann. Soc. ent. Québec 24, 3–11; 1979.
- PARRY, K.; MORGAN, E. D.: Pheromones of ants: A review. Physiol. Ent. 4, 161–189; 1979.
- PAYNE, T. L.: Pheromone perception. In: BIRCH, M. C. (ed.): Pheromones. North-Holland Publishing Company, Amsterdam-London, 35–61; 1974.
- PAYNE, T. L.; SHOREY, H. H.; GASTON, L. K.: Sex pheromones of noctuid moths: Factors influencing antennal responsiveness in males of *Trichoplusia ni*. Journ. Insect Physiol. 16, 1043–1055; 1970.
- PERCY, J. E.; WREATHERSTON, J.: Studies of physiologically active arthropod secretions. IX. Morphology and histology of pheromone producing glands of some female Lepidoptera. Can. Ent. 103; 1733–1739; 1971.
- PERRY, J. N.; MACAULAY, E. D. M.; EMMETT, B. J.: Phenological and geographical relationships between catches of pea moth in sex-attractant traps. Ann. appl. Biol. 97, 17–26; 1981.

- PERSOONS, C. J.; RITTER, F. J.: Binary sex pheromone mixtures in Tortricidae. Role of positional and geometrical isomers. Ztschr. angew. Ent. 77, 342–346; 1975.
- PHILLIPS, W. G.: EPA's registration requirements for insect behavior controlling chemicals — philosophy and mandates. In: BEROZA, M. (ed.): Pest Management with Insect Sex Attractants. ACS Symp., Ser. 23, 1976.
- PICCARDI, P.: Insect sex communication and prospects for pheromones in pest management. Boll. Zool. 47, 397–408; 1980.
- PIMENTEL, D.: World food crisis: Energy and pests. Bull. Ent. Soc. Amer. 22, 20–26; 1976.
- PJATNOVA, J. B.; KOVALJEVA, A. S.; SAVISON, S. J.; SAVISON, L. P.; TAXIDI, V. Ch.: Spezifik im Herangehen an die Synthese und Produktionstechnologie der Pheromone von Lepidopteren. In: MYTTUS, E. R. (Hrsg.): Thesen der wissenschaftlich-methodischen Konferenz „Probleme des Einsatzes von Pheromonen im landwirtschaftlichen Pflanzenschutz“ 2.–5. Februar 1981, Tartu. 131–132; 1981. [In Russisch].
- PLENCHETTE, A.: Die Synthese und biologische Aktivität des (Z, E)-9, 12-Tetradecadienylacetates und einiger Umwandlungsprodukte. Diss. Naturwiss. Fachber., FRIEDRICH-ALEXANDER-UNIV., Erlangen-Nürnberg; 1977.
- PLIMMER, J. R.; INSCOE, M. N.: Insect pheromones: Some chemical problems involved in their use and development. In: RITTER, F. J. (ed.): Chemical Ecology: Odour Communication in Animals. Elsevier/North-Holland Biomedical Press, Amsterdam, 249–260; 1979.
- PRIESNER, E.: Artsspezifität und Funktion einiger Insektenpheromone. Fortschr. Zool. 22, 49–135; 1973.
- Specificity studies on pheromone receptors of noctuid and tortricid Lepidoptera. In: RITTER, F. J. (ed.): Chemical Ecology: Odour Communication in Animals. Elsevier/North-Holland Biomedical Press, Amsterdam, 57–71; 1979a.
- Progress in the analysis of pheromone receptor systems. Ann. Zool. Ecol. anim. 11, 533–546; 1979b.
- PRIESNER, E.; BESTMANN, H. H.; VOSTROWSKY, O.; RÖSEL, P.: Pheromone. XIV. Sensory efficacy of alkyl-branched pheromone analogues in noctuid and tortricid Lepidoptera. Ztschr. Naturforsch. 32c, 979–991; 1977.
- PRIESNER, E.; JACOBSON, M.; BESTMANN, H. J.: Pheromone. VI. Structure-response relationships on noctuid sex pheromone reception. Ztschr. Naturforsch. 30c, 283–293; 1975.
- PRISTAVKO, V. P.: Anwendung von Pheromonen zur Erfassung der Abundanz von Insekten. Chim. szjelsk. choz. 12, 11–12, 1980. [In Russisch].
- PROKOPY, R. J.; WEBSTER, R. P.: Oviposition deterring pheromone of *Rhagoletis pomonella*: A kairomone for its parasitoid *Opus lectus*. Journ. Chem. Ecol. 4, 481–494; 1978.
- Epidectic pheromones that influence spacing patterns of phytophagous insects. In: NORDLUND, D. A., JONES, R. L. & LEWIS, W. J. (eds.): Semiochemicals, their Role in Pest Control. WILEY, New York, 181–213; 1981.
- PROMONENKOV, V. K.; LEBEDJEVA, K. V.: Forschungen auf dem Gebiet der Insektenpheromone. Chim. szjelsk. choz. 12, 9–11; 1980. [In Russisch].
- PROVERBS, M. D.; LOGAN, D. M.; NEWTON, J. R.: A study to suppress codling moth (Lepidoptera: Olethreutidae) with sex pheromone traps. Can. Ent. 107, 1265–1269; 1975.
- RAMASWAMY, S. B.; CARDÉ, R. T.: Nonsaturating traps and longlife attractant lures for monitoring spruce budworm males. Journ. Econ. Ent. 75, 126–129; 1982.
- REICHMUTH, Ch.; SCHMIDT, H.-U.; LEVINSON, A. R.; LEVINSON, H. Z.: Das jahreszeitliche Auftreten von Speichermotten (*Ephestia kuehniella* HBN.) in Berliner Getreideschüttbodenlagern sowie der zeitentsprechende Einsatz von Bekämpfungsmaßnahmen. Ztschr. angew. Ent. 89, 104–111; 1980.
- RENWICK, J. A. A.; VITÉ, J. P.: Biology of pheromones. In: WEGLER, R. (Hrsg.): Chemie der Pflanzenschutz- und Schädlingsbekämpfungsmittel. Bd. 6. SPRINGER Verlag, Berlin-Heidelberg-New York, 1–28; 1980.
- RIEDL, H.: The importance of pheromone trap density and trap maintenance for the development of standardized monitoring procedures for the codling moth (Lepidoptera: Tortricidae). Can. Ent. 112, 655–663; 1980a.
- Monitoring and forecasting methods for codling moth management in the United States and Canada. EPPO Bull. 10, 241–252; 1980b.
- RIEDL, H.; CROFT, B. A.: Use of the pheromone trap to quantitatively assess the phenology and density of the codling moth. Proc. nat. Ext. Fruit Pest Management Workshop. Yakima, Wash., 58–67; 1975.
- A timing trap for segregating catches of insects by discrete intervals. Can. Ent. 113, 765–768; 1981.
- RIEDL, H.; CROFT, B. A.; HOWITT, A. J.: Forecasting codling moth phenology based on pheromone trap catches and physiological-time models. Can. Ent. 108, 449–460; 1976.
- RIEDL, H.; HOYING, S. A.; BARNETT, W. W.; DETAR, J. E.: Relationship of within-tree placement of the pheromone trap to codling moth catches. Environ. Ent. 8, 765–769; 1979.
- RIEGE, L. A.: On the pheromone system of *Ips typographus*, practical applications. Abstracts EÜCHEM Conference: Chemistry of insects. BORGHOLM, Sweden, August 13–17; 1979.
- RITTER, F. J. (ed.): Chemical Ecology: Odour Communication in Animals. Elsevier/North Holland Biomedical Press, Amsterdam; 1979a.
- Chemical Ecology: Odour Communication in Animals. General introduction and overview. In: RITTER, F. J. (ed.): Chemical Ecology: Odour Communication in Animals. Elsevier/North-Holland Biomedical Press, 1–15; 1979b.
- ROELOFS, W. L.: Communication disruption by pheromone components. In: KONO, T.; ISHII, S. (eds.): Proc. Symp. Insect Pheromones and their Applications. Nagaoka and Tokyo, 123–134; 1976.
- An overview — the evolving philosophies and methodologies of pheromone chemistry. In: SHOREY, H. H.; MCKELVEY jr., J. J. (eds.): Chemical Control of Insect Behavior. WILEY, New York, 287–293; 1977a.
- The scope and limitations of the electroantennogram technique in identifying pheromone components. In: MCFARLANE, N. (ed.): Crop Protection Agents — their Biological Evaluation. Academic Press, New York-London, 147–165; 1977b.
- Threshold hypothesis for pheromone perception. Journ. Chem. Ecol. 4, 685–699; 1978.
- Pheromone perception in Lepidoptera. In: NARAHASHI, T. (ed.): Neurotoxicology of Insecticides and Pheromones. Plenum Press, New York-London, 5–25; 1979a.
- Production and perception of lepidopterous pheromone blends. In: RITTER, F. J. (ed.): Chemical Ecology: Odour Communication in Animals. Elsevier/North-Holland Biomedical Press, Amsterdam, 159–168; 1979b.
- Establishing Efficacy of Sex Attractants and Disruptants for Insect Control. Ent. Soc. Amer., Washington, 97 pp.; 1979c.
- Pheromones and their chemistry. In: LOCKE, M.; SMITH, D. S. (eds): Insect Biology in the Future. Academic Press, New York, 583–602; 1980a.
- Developing the potential of lepidopterous pheromones in insect control. In: LUNDHOLM, B.; STACKERUD, M. (eds.): Environmental Protection and Biological Forms of Control of Pest Organisms. Ecol. Bull. (Stockholm) 31, 25–40; 1980b.
- ESA founders' memorial award lecture: pheromones, plateaus and platitudes. Bull. Ent. Soc. Amer. 27, 3–7; 1981.
- ROELOFS, W. L.; CARDÉ, R. T.: Sex pheromones in the reproductive isolation of lepidopterous species. In: BIRCH, M. C. (ed.): Pheromones. North-Holland Publishing Company, Amsterdam-London, 96–114; 1974.
- Responses of Lepidoptera to synthetic sex pheromone chemicals and their analogues. Ann. Rev. Ent. 22, 377–405; 1977.
- ROELOFS, W. L.; COMEAU, A.; HILL, A.; MILICEVIC, G.: Sex attractant of the codling moth: Characterization with electroantennogram technique. Science 174, 297–299; 1971.
- ROELOFS, W. L.; GLASS, E. H.; TETTE, J.; COMEAU, A.: Sex pheromone trapping for red-banded leaf roller control: Theoretical and actual. Journ. Econ. Ent. 63, 1162–1167; 1970.

- ROGOFF, M. H.: Testing requirements for registering biological pesticides in the United States — current status. In: LUNDHOLM, B.; STACKERUD, M. (eds.): Environmental Protection and Biological Forms of Control of Pest Organisms. Ecol. Bull. (Stockholm) 31, 111–134; 1980.
- ROSSI, R.: Insect pheromones. I. Synthesis of achiral components of insect pheromones. Synthesis, 1977, 817–836; 1977. — Insect pheromones. II. Synthesis of chiral components of insect pheromones. Synthesis, 1978, 413–434; 1978.
- ROTHSCHILD, G. H. L.: A comparison of methods of dispensing synthetic sex pheromone for the control of oriental fruit moth, *Cydia molesta* (BUSCK) (Lepidoptera: Tortricidae), in Australia. Bull. ent. Res. 69, 115–127; 1979.
- RUKAVISHNIKOV, B. I.: Grundrichtungen und Elementarintegrierter Systeme des Pflanzenschutzes vor Schädarthropoden. Teil II. Strategie, Taktik und Organisation des Integrierten Pflanzenschutzes. Itogi nauki i tehniki. Serija Entomologija. Tom 4. Moskva, 30–127; 1979. [In Russisch].
- SAAD, A. D.; SCOTT, D. R.: Repellency of pheromones released by females of *Heliothis armigera* and *H. zea* to females of both species. Ent. exp. & appl. 30, 123–127; 1981.
- SAARIO, C. A.; SHOREY, H. H.; GASTON, L. K.: Sex pheromones of noctuid moths. XIX. Effect of environmental and seasonal factors on captures of males of *Trichoplusia ni* in pheromone-baited traps. Ann. Ent. Soc. Amer. 63, 667–672; 1970.
- SANDERS, C. J.: Release rates and attraction of PVC-lures containing synthetic sex attractant of the spruce budworm, *Choristoneura fumiferana* (Lepidoptera: Tortricidae). Can. Ent. 113, 103–111; 1981.
- SANDERS, C. J.: Disruption of male spruce budworm orientation to calling females in a wind tunnel by synthetic pheromone. Journ. Chem. Ecol. 8, 493–506; 1982.
- SATO, R.; YAGINUMA, K.; KANNO, K.; KUMAKURA, M.: Simultaneous trapping of several fruit-tree pest insects by one trap baited with multiple sex lures. Jap. Journ. Appl. Ent. Zool. 25, 176–181; 1981.
- SATO, Y.; FUJIWARA, H.; NAGANO, M.; SAKAI, M.: A dry pheromone trap for capturing males of *Spodoptera litura* (F.). Appl. Ent. Zool. 13, 185–189; 1978.
- SAUPHANOR, B.; AUDEMARD, H.: Amélioration du piégeage sexuel de la tordeuse orientale du pêcher (*Grapholitha molesta* BUSCK) par l'utilisation de capsules chargées à faible dose d'attractif. Def. Vegetaux 205, 247–254; 1980.
- SCHAPIRO, J. D.; NOVOSHILOV, K. V.: Probleme des Pflanzenschutzes vor Schädereggern unter den Bedingungen der Intensivierung und Spezialisierung der landwirtschaftlichen Produktion. In: Čtenija pamjati N. A. Cholodovskogo. Dokl. na 31-m jeshegodnom čteniji 11. aprlja 1978 g. Nauka, Leningrad, 3–50; 1979. [In Russisch].
- SCHMIDT, J. O.; SEABROOK, W. D.: Mating of caged spruce budworm moths in pheromone environment. Journ. Econ. Ent. 72, 509–511; 1979.
- Thetereed moths as a measure of mating disruption in sex pheromone atmospheric permeation studies. Journ. Georgia Ent. Soc. 16, 60–64; 1981.
- SCHNEIDER, D.: Elektrophysiologische Untersuchungen von Chemo- und Mechanorezeptoren der Antenne des Seiden-spinners *Bombyx mori* L. Ztschr. vergl. Physiol. 40, 8–41; 1957.
- Electrophysiological investigation of insect olfaction. Proc. Int. Symp. Olfaction and Taste, 1st, Stockholm, 1963. Pergamon Press, Oxford-New York, 85–104; 1963.
- The sex-attractant receptor of moths. Sci. Amer. 231, 28–35; 1974.
- Pheromone von Insekten: Produktion-Reception-Inaktivierung. Nova acta Leopoldina N. F. 51, 249–278; 1980.
- SCHNEIDER, D.; BOPPE, M.; SCHNEIDER, H.; THOMPSON, W. R.; BORJACK, C. J.; PETTY, R. L.; MEINWALD, J.: A pheromone precursor and its uptake in male *Danaus* butterflies. Journ. Comp. Physiol. 97, 245–256; 1975.
- SCHNEIDER, D.; STEINBRECHT, R. A.: Checklist of insect olfactory sensilla. Symp. Zool. Soc. Lond. 23, 279–297; 1968.
- SCHWALBE, C. P.; PASCEK, E. C.; WEBB, R. E.; BIERL-LEONHARDT, B. A.; PLIMMER, J. R.; MCCOMB, C. W.; DULL, C. W.: Field evaluation of controlled release formulations of disparlure for gypsy moth mating disruption. Journ. Econ. Ent. 72, 322–326; 1979.
- SHOREY, H. H.: Environmental and physiological control of insect sex pheromone behavior. In: BIRCH, M. C. (ed.): Pheromones. North-Holland Publishing Company, Amsterdam-London, 62–80; 1974.
- Current state of the field use of pheromones in insect control. Pontif. acad. sci. ser. varia 41, 385–408; 1976a.
- Application of pheromones for manipulating insect pests of agricultural crops. In: KONO, T.; ISHII, S. (eds.). Proc. Symp. Insect Pheromones and their Applications. Nagaoka and Tokyo, 97–108; 1976b.
- Interaction of insects with their chemical environment. In: SHOREY, H. H.; MCKELVEY, jr., J. J. (eds.): Chemical Control of Insect Behavior. WILEY, New York, 1–5; 1977a.
- Concepts and methodology involved in pheromonal control of Lepidoptera by disruption of premating communication. In: McFARLANE, N. R. (ed.): Crop Protection Agents — their Biological Evaluation. Academic Press, New York, 187–200; 1977b.
- SHOREY, H. H.; GASTON, L. K.: Programs utilizing pheromones in survey or control: The cabbage looper. In: BIRCH, M. C. (ed.): Pheromones. Elsevier/North-Holland Publishing Company, Amsterdam-London, 421–425; 1974.
- SIDDAI, J. B.: Commercial production of insect pheromones — problems and prospects. In: RITTER, F. J. (ed.): Chemical Ecology: Odour Communication in Animals. Elsevier/North-Holland Biomedical Press, Amsterdam, 389–402; 1979.
- ŠIFNER, F.; ŽDAREK, J.: Monitoring of stored food moths (Lepidoptera, Pyralidae) in Czechoslovakia by means of pheromone traps. Acta Ent. Bohemoslov. 79, 112–122; 1982.
- SILVERSTEIN, R. M.: Enantiomeric composition and bioactivity of chiral semiochemicals in insects. In: RITTER, F. J. (ed.): Chemical Ecology: Odour Communication in Animals. Elsevier/North-Holland Biomedical Press, Amsterdam 133–146; 1979.
- SILVERSTEIN, R. M. & YOUNG, J. C.: Insects generally use multicomponent pheromones. In: BEROZA, M. (ed.): Pest Management with Insect Sex Attractants and other Behavior-controlling Chemicals. ACS Symp. Ser. 23, 1–29; 1976.
- SKIRKEVICIUS, A. V.: On the reasons of pheromone traps being unequal in attractiveness for insects. Insect Chemoreception (Vilnius) 4, 147–151; 1979a. [In Russisch].
- Grundlegende Aufgaben, deren Lösung zur Einschätzung der Werte von Pheromonfallen erforderlich ist. In: Biologisch aktive Substanzen im Pflanzenschutz. Kolos, Moskva. 24–27; 1979b. [In Russisch].
- SKIRKEVICIUS, A.; SKIRKEVICIENE, Z.: Sensitivity of coding moth different age males olfactory receptors to trans-8, trans-10-dodecadienol. Insect Chemoreception (Vilnius) 3, 61–68; 1978. [In Russisch].
- SKUHRAY, V.; ZUMR, V.: Zur Migration der Nonnenmännchen (*Lymantria monacha* L.), untersucht durch Markierung und Fang an Pheromon-Lockfallen. Anz. Schädlingsskde, Pflanzen- und Umweltschutz 51, 39–42; 1978.
- SMETNIK, A. I.: Stand und Perspektiven des Einsatzes von Pheromonen zur Bekämpfung von Quarantäneschädlingen in der UdSSR. In: Biologisch aktive Substanzen im Pflanzenschutz. Kolos, Moskva, 27–33; 1979. [In Russisch].
- Pheromone in der praktischen Pflanzenquarantäne (Stand und Perspektiven). XIII. Konferenz der Mitgliedsländer des RGW über Pflanzenschutz und Pflanzenquarantäne (Arbeitsmaterial). Magdeburg, 218–227; 1982.
- SOKOLOV, V. E. (Hrsg.): Pheromone und Verhalten. Nauka, Moskva; 1982. [In Russisch].
- SOUTHWOOD, T. R. E.: Ecological Methods. CHAPMAN and HALL, London, 1966.
- SOWER, L. L.; COFFEY, J. A.; VICK, K. W.: Sex pheromone: A simple method of obtaining relatively pure material from females of five species of moths. Journ. Econ. Ent. 66, 1220–1222; 1973.
- SOWER, L. L.; KAAE, R. S.; SHOREY, H. H.: Sex pheromones of Lepidoptera. XLI. Factors limiting potential distance of sex pheromone communication in *Trichoplusia ni*. Ann. Ent. Soc. Amer. 66, 1121–1122; 1973.

- SPAAR, D.: Volkswirtschaftlich effektive pflanzliche Rohstoffproduktion und Verarbeitung pflanzlicher Produkte in einer planmäßig gestalteten Umwelt. Tag-Ber. Akad. Landwirtsch.-Wiss. DDR, 200, 75–94; 1982.
- STECK, W.; BAILLY, B. K.: Pheromone traps for moths: Evaluation of cone trap designs and design parameters. *Environ. Ent.* 7, 449–455; 1978.
- STECK, W.; UNDERHILL, E. W.; CHISHOLM, M. D.: Attraction and inhibition in moth species responding to sexattractant lures containing Z-11-hexadecen-1-yl acetate. *Journ. Chem. Ecol.* 3, 603–612; 1977.
- Structure-activity relationships in sex attractants for North American noctuid moths. *Journ. Chem. Ecol.* 8, 731–754; 1982.
- STEINBRECHT, R. A.: Die Abhängigkeit der Lockwirkung des Sexualduftorgans weiblicher Seidenspinner (*Bombyx mori*) von Alter und Kopulation. *Ztschr. vergl. Physiol.* 48, 341–356; 1964.
- Comparative morphology of olfactory receptors. In: PFAFFMANN, C. (ed.): *Olfaction and Taste. III.* ROCKEFELLER University Press, New York, 3–21; 1969.
- Der Feinbau olfaktorischer Sensillen des Seidenspinners (Insecta, Lepidoptera). *Rezeptorfortsätze und reizleitender Apparat. Ztschr. Zellforsch. mikr. Anat.* 139, 533–565; 1973.
- STEINBRECHT, R. A.; KASANG, G.: Capture and conveyance of odour molecules in an insect olfactory receptor. In: SCHNEIDER, D. (ed.): *Olfaction and Taste. IV.* Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft, Stuttgart, 193–199; 1972.
- STEINBRECHT, R. A.; MÜLLER, B.: On the stimulus conducting structures in insect olfactory receptors. *Ztschr. Zellforsch.* 117, 570–575; 1971.
- STOBBE, R. H.: Die abdominalen Duftorgane der Männlichen Sphingiden und Noctuiden. *Zool. Jb.* 32, 493–632; 1912.
- STOCKEL, J.; SUREAU, F.: Comparaison des propriétés adhesives de cinq échantillons de glu en utilisation pour le piégeage sexuel des insectes. *Def. Vegetaux* 35, 3–7; 1981.
- STÜRKOW, B.: The electroantennogram (EAG) as an assay for the reception of odours by the gypsy moth. *Journ. Insect Physiol.* 11, 1573–1584; 1965.
- SZIRAKI, G.; TOTI, M.: Anwendung von Insektenpheromonen im Pflanzenschutz. MS Agroiinform, Budapest, 89 pp.; 1980. [In Russisch].
- TAMAKI, Y.: Insect sex pheromones and pest management: Recent advances in Japan. *Japan Pestic. Inf.* 37, 22–25; 1980.
- TAMAKI, Y.; HONMA, K.: Sex pheromone and reproductive isolation in Lepidoptera with special reference to *Adoxophyes* spp. in Japan. In: KONO, T. & ISHII, S. (eds.): *Proc. Symp. Insect Pheromones and their Applications.* Nagaoka and Tokyo, 13–22; 1976.
- TASCHENBERG, E. F.; CARDÉ, R. T.; ROELOFS, W. L.: Sex pheromone mass trapping and mating disruption for control of the redbanded leafroller and grape berry moth in vineyards. *Environ. Ent.* 3, 239–242; 1974.
- TATJANSKAITÉ, L. J.: Some peculiarities of sex pheromone release by codling moth (*Laspeyresia pomonella* L.). *Insect Chemoreception (Vilnius)* 4, 101–112; 1979. [In Russisch].
- TEICH, J.; NEUMARK, S.: Mass trapping of males of Egyptian cotton leafworm (*Spodoptera littoralis*) and large-scale synthesis of prodlure. In: RITTER, F. J. (ed.): *Chemical Ecology: Odour Communication in Animals.* Elsevier/North-Holland Biomedical Press, Amsterdam, 343–350; 1979.
- TEMBROCK, G.: Biokommunikation. Teil 1. Akademie Verlag, Berlin; 1971.
- TERYZZE, K.; ADAM, H.: Zur Verwendung von Pheromonfallen für die biologische Bekämpfung der Kohleule (*Barathra brassicae* L.) mittels Eiparasiten der Gattung *Trichogramma* (*Trichogramma evanescens* WESTW.) (Lepidoptera, Noctuidae; Hymenoptera, Trichogrammatidae). *Arch. Phytopathol. und Pflanzenschutz* 17, 387–396; 1981.
- TOUZEAU, J.: L'utilisation du piégeage sexuel pour les avertissements agricoles et la prévision des risques. *Ann. Zool. Ecol. anim.* 11, 547–563; 1979.
- TRAYNIER, R. M. M.: Habituation of the response to sex pheromone in two species of Lepidoptera, with reference to a method of control. *Ent. exp. & appl.* 13, 179–187; 1970.
- TUMLINSON, J. H.: Recent discoveries in insect pheromone chemistry. In: GEISSBÜHLER, H. (ed.): *Advances in Pesticide Science. Part 2.* Pergamon Press, Oxford-New York, 315–322; 1979a.
- The need for biological information in developing strategies for applying semiochemicals. In: RITTER, F. J. (ed.): *Chemical Ecology: Odour Communication in Animals.* Elsevier/North-Holland Biomedical Press, Amsterdam, 301–311; 1979b.
- TUMLINSON, J. H.; HEATH, R. R.: Structure elucidation of insect pheromones by microanalytical methods. *Journ. Chem. Ecol.* 2, 87–99; 1976.
- TUMLINSON, J. H.; MITCHELL, E. R.; CHAMBERS, D. L.: Manipulating complexes of insect pests with various combinations of behavior-modifying chemicals. In: BEROZA, M. (ed.): *Pest Management with Insect Sex Attractants.* ACS Symp. Ser. 23, 53–56; 1976.
- VAN DER PEERS, J. N. C.: Olfactory receptors in small ermine moths (Lepidoptera, Yponomeutidae): Electrophysiology and morphology. Thesis University of Groningen; 1980.
- VERSUHOVA, L. I.; TERECHOVA, A. I.; ČALOVA, S. I.; PROMONENKOV, V. K.; KONDRATJEV, J. A.: Über die präparativen Formen von Attraktanten. *Chim. szjel. choz.* 2, 56–58; 1978. [In Russisch].
- VITÉ, J. P.; FRANCKE, W.: The aggregation pheromones of bark beetles: Progress and problems. *Naturwissenschaften* 63, 550–555; 1976.
- VOERMANN, S.: Synthesis, purification, and field screening of potential insect sex pheromones. In: RITTER, F. J. (ed.): *Chemical Ecology: Odour Communication in Animals.* North-Holland Biomedical Press, Amsterdam, 353–363; 1979.
- VOSTROWSKY, O.; BESTMANN, H. J.: Isolierung und Strukturaufklärung von Pheromonen. *Mitt. Dtsch. Ges. allgem. angew. Ent.* 1, 152–157; 1978.
- WALL, C.; PERRY, J. N.: Interactions between pheromone traps for the pea moth, *Cydia nigricana* (F.). *Ent. exp. & appl.* 24, 155–162; 1978.
- Effects of spacing and trap number on interactions between pea moth pheromone traps. *Ent. exp. & appl.* 28, 313–321; 1980.
- WEATHERSTON, J.; ROELOFS, W. L.; COMEAU, A.; SANDERS, C. J.: Studies of physiologically active arthropod secretions. X. Sex pheromone of the eastern spruce budworm, *Choristoneura fumiferana* (Lepidoptera: Tortricidae). *Can. Ent.* 103, 1741–1747; 1971.
- WESTOVER, L. J.; JORGENSEN, C. D.: Degree days and pheromone trap catches in predicting codling moth phenology in Utah Valley, Utah. *Encyclopedia* 55, 26–38; 1978.
- WILSON, E. O.: Pheromones. *Sci. Amer.* 208, 100–114; 1963.
- Chemical communication within animal species. In: SONDEHEIMER, E. SIMEONE, J. B. (eds.): *Chemical Ecology.* Academic Press, New York, 133–155; 1970.
- WILSON, E. O.; BOSSERT, W. H.: Chemical communication among animals. *Rec. Progr. Hormone Res.* 19, 673–716; 1963.
- WOHLERS, P.: Laboruntersuchungen zur Anwendbarkeit des Alarmpheromones (E)- β -Farnesen bei der Manipulation von Blattlauspopulationen. Diss. GEORG-AUGUST-UNIV., Göttingen; 1979.
- WOOD, D. L.: The role of pheromones, kairomones, and allomones in the host selection and colonization behavior of bark beetles. *Ann. Rev. Entomol.* 27, 411–446; 1982.
- WRIGHT, R. H.: Chemical control of chosen insects. *New Sci.* 20, 598–600; 1963.
- ZWIG, G.; COHEN, S. Z.; BETZ, F. S.: Registration requirements for biochemical pesticides, with special emphasis on pheromones. In: KYDONIUS, A. F.; BEROZA, M. (eds.): *Insect suppression with Controlled Release Pheromone Systems.* CRC Press, Florida, 159–167; 1982.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Beiträge zur Entomologie = Contributions to Entomology](#)

Jahr/Year: 1985

Band/Volume: [35](#)

Autor(en)/Author(s): Möhl Jörg

Artikel/Article: [Insektenpheromone: Biologie, Chemie, Anwendungsmöglichkeiten. 181-215](#)