

Chemische Abwehrmechanismen bei Kurzflüglern (Coleoptera: Staphylinidae)*

KONRAD DETTNER

Mit 3 Abbildungen

Zusammenfassung

In einem Überblick werden die chemischen Abwehrsysteme und das Wehrverhalten von Kurzflüglern (Col.: Staphylinidae) vorgestellt. Neben topikal wirksamen Wehrsekreten wird über Hämolympfgifte, antimikrobielle und fungizide Verbindungen, Klebstoffe, Lockstoffe und spreitungsaktive Verbindungen aus Kurzflüglern berichtet.

Abstract

A survey on chemical defensive systems and defense behavior of rove beetles (Col.: Staphylinidae) is presented. Apart from topically irritant defensive secretions, hemolymph toxins, antimicrobics, fungicides, adhesives and attractants, spreading-active beetle compounds are treated.

Der Kurzflüglerhabitus kann durch verkürzte Elytren und ein außerordentlich bewegliches Abdomen charakterisiert werden (Abb. 2c). Im Gegensatz zu vielen anderen, kompakt gebauten Käfern, können als Lebensraum für die schlanken, beweglichen Staphyliniden Lückensysteme aller Art angegeben werden. Jeder Käfersammler wird bevorzugt solche Kleinstlebensräume im Boden, unter Rinde, in Pilzen oder im Genist inspizieren, wenn er Kurzflügler aufsammeln möchte. Der Vorteil eines beweglichen Hinterleibs ist allerdings mit dem gravierenden Nachteil eines freiliegenden und damit völlig ungeschützten Abdomens verbunden. Viele Kurzflügler kompensieren dies dadurch, daß im Abdominalbereich Wehrdrüsen eingebaut werden. Entfällt der „Räuberdruck“, so können solche Wehrdrüsen auch wieder reduziert werden. Dies zeigt sich bei der Tergaldrüse der Aleocharinae, die bei freilebenden Spezies gut entwickelt ist, bei myrmekophilen und termitophilen Arten jedoch zunehmend rückgebildet wird (PASTEELS 1968).

Die Entwicklung abdominaler Wehrdrüsen erfolgt nicht nur auf dem Niveau der Familie, sondern unabhängig bei Unterfamilien, Triben, ja sogar Gattungen (ARAUJO 1978, DETTNER 1987). Jede Staphylinidengruppe kann durch definierte, für das entsprechende Taxon spezifische Wehrdrüsen systeme charakterisiert werden (Abb. 1, 3c). Hinsichtlich ihrer Drüsenvielfalt nehmen Kurzflügler eine Sonderstellung innerhalb der Coleopteren ein und sind im Hinblick auf ihre exokrinologische Variabilität nur noch mit sozialen Insekten vergleichbar. Darüber hinaus sind diese Drüsen systeme wichtige taxonomische Merkmale, mit deren Hilfe Unterfamilien oder andere Gruppen definiert werden können. Beispielsweise wurde kürzlich diskutiert, die Gattung *Pseudopsis* aufgrund drüsenmorphologischer Kriterien sowie anderer Strukturen in die Nähe der Oxytelinae (NEWTON 1982), die Gattung *Deinopteroloma* von den Silphidae in die Unterfamilie der Omallinae (SMETANA 1985) zu überführen.

In der vorliegenden Zusammenstellung soll versucht werden, eine Übersicht der chemischen Abwehrmechanismen bei Kurzflüglern zu geben. Dabei werden nicht nur exokrine Drüsen, sondern auch in der Hämolymphe gespeicherte Giftstoffe berücksichtigt. Hierbei sollen besonders folgende Fragen diskutiert werden: Welche Wirkstoffe werden synthetisiert? Wo werden diese Verbindungen hergestellt und gespeichert? Wie wirken diese Naturstoffe?

*Kurzfassung eines Vortrages der 15. Entomologischen Wochenendtagung im Fuhrrott-Museum am 20. und 21. 10. 1990

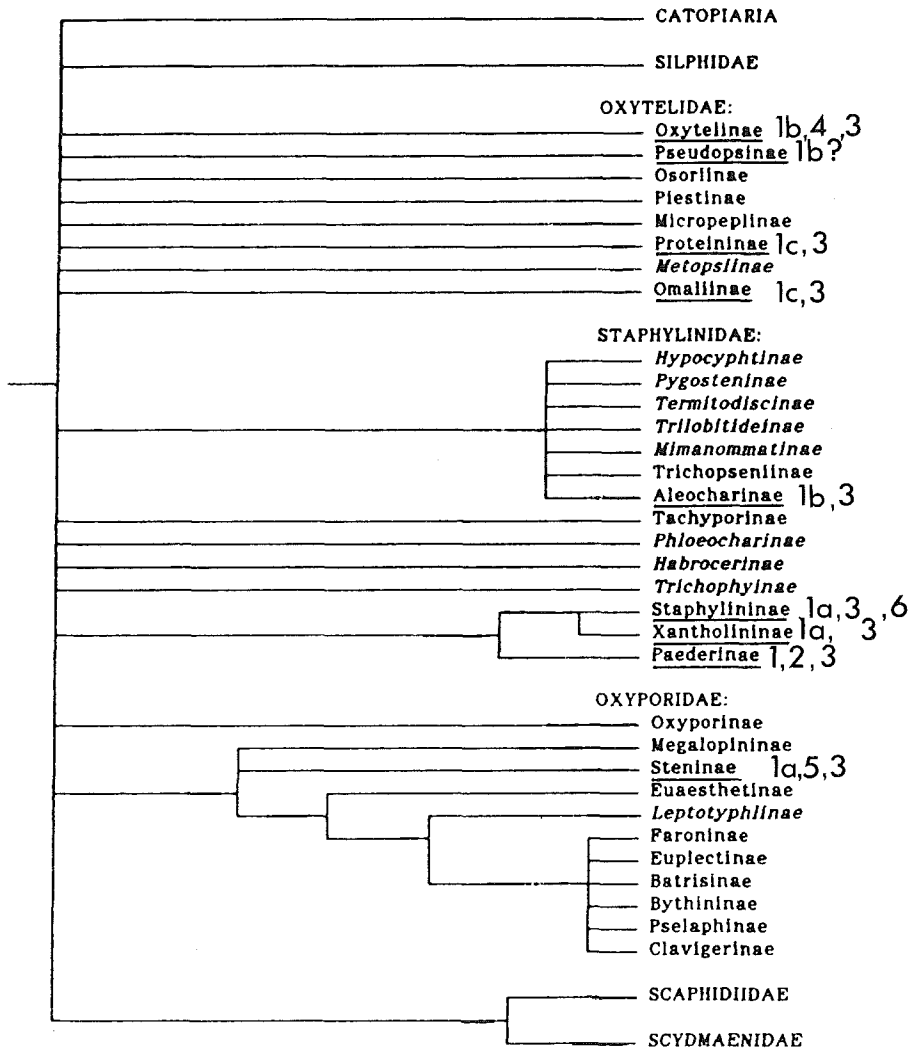


Abb. 1: Stammbaum der Staphylinoida (nach NAOMI 1985, modifiziert nach NEWTON & THAYER 1988). Chemisch geschützte Taxa sind unterstrichen [1: Abwehrstoffe mit topikaler Reizwirkung (a. Terpene, b. Chinone, c. „variable Chemie“); 2: Hämolympfgifte; 3: antimikrobielle Wirkstoffe & Fungizide; 4: Klebstoffe; 5: Spreitungsschwimmen; 6: Anlockung von Beutetieren].

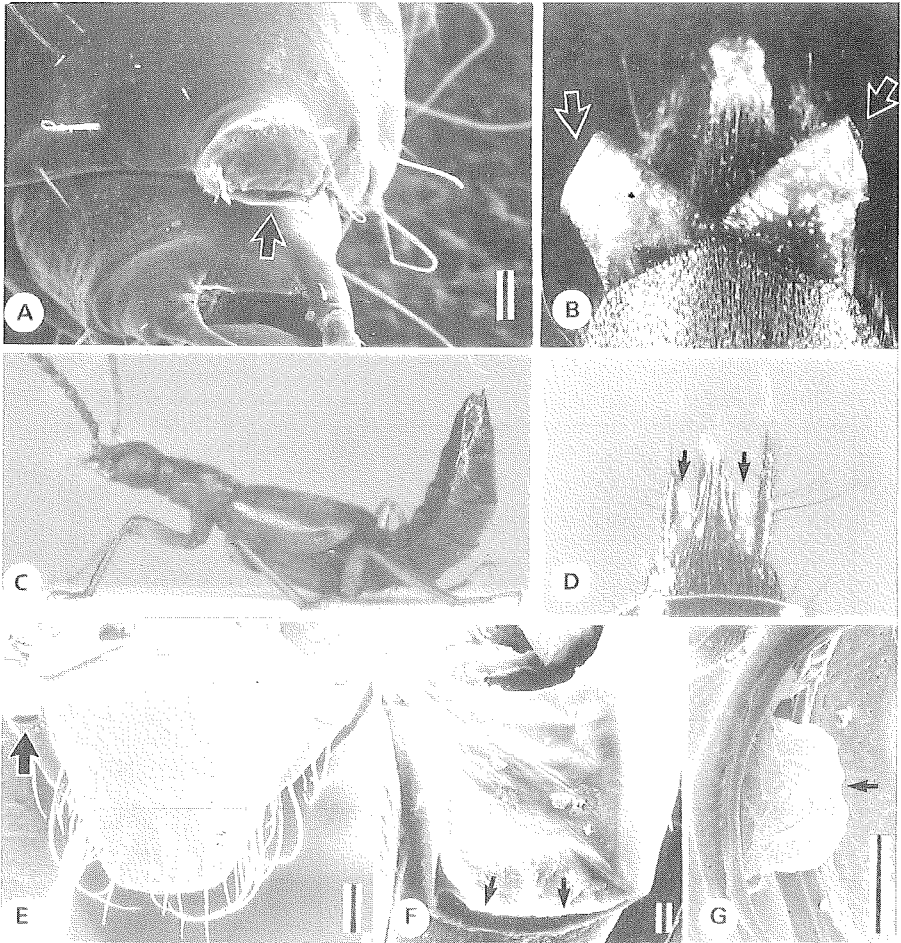


Abb. 2: Abwehrverhalten und Abwehrdrüsen bei Kurzflüglern [A: Aleocharinae, Bolitocharini-larve mit schnauzenförmiger Verlängerung des 8. Abdominalsegmentes, Öffnung Drüsenreservoir: Pfeil; B: Staphylininae, Staphylinina, *Ocyopus olens*, ausgestülpte abdominale Drüsenreservoir: Pfeile; C: Oxytelinae, *Deleaster dichrous*, Abwehrverhalten: Heben des Abdomens; D: Staphylininae, Philonthina, *Philonthus cruenatus*, ausgestülpte abdominale Drüsenreservoir: Pfeile; E, F: Oxytelinae: *Bledius spectabilis*, Dorsalansicht Abdominalspitze mit Öffnung des Drüsenreservoirs: Pfeil (E), Vergrößerung (F); G: Aleocharinae, *Falagria sulcata*, Innenansicht des Tergaldrüsenreservoirs nach Mazeration, Pfeil; Maßstab: A: 40 μm , E: 100 μm , F: 10 μm , G: 100 μm].

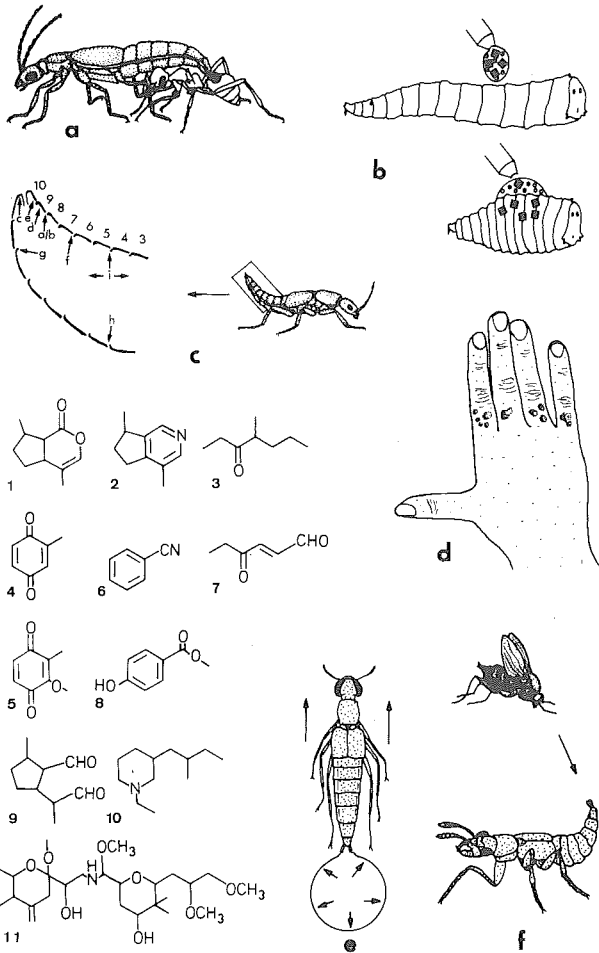


Abb. 3: a: *Deleaster dichrous* gibt bei Reizung Chinon-Abwehrstoffgemisch und Klebstoffe ab; b: Topikale Reizwirkung eines Chinongemisches verdeutlicht durch rasches Zusammensucken der Fliegenmade *Calliphora* und dem Eindringen des Chinons (■) in die Made; c: Längsschnitt durch Staphyliniden-Abdominalspitze und Lage der Reservoiröffnungen der Wehrdrüsen (Nummern: sichtbare Tergite); a/b: Staphylininae: Staphylinina & Philonthina; c: Xantholininae & Steninae; d: Oxytelinae; e: Oxytelinae: *Deleaster*; f: Aleocharinae; g: Omaliinae & Proteininae; h: Paederinae; i: Paederinae (Hämolympfgifte); d: Blasenbildung des Pederins auf dem Handrücken; e: Spreitungsschwimmer *Stenus* preßt spreitendes Analdrüsensekret aus und wird dadurch auf der Wasseroberfläche vorangetrieben; f: *Leistotrophus* gibt abdominale Duftstoffe ab und lockt Buckelfliege (Phoridae) an. 1—11: Typische Kurzflüglersubstanzen: 1: Terpengruppe 1: Nepetalakton, 2: Actinidin, 3: 4-Methyl-3-heptanon; Chinongruppe 4: Toluchinon, 5: 2-Methyl-3-methoxy-1.4-benzochinon; Gruppe mit „variabler“ Chemie 6: Cyanobenzol, 7: 4-Oxo-trans-2-Hexenal; Antimikrobielle Verbindung 8: p-Hydroxybenzoesäuremethylester; Klebstoff 9: Iridodial; Spreitungssalkaloid 10: Stenusin; Hämolympfsubstanz 11: Pederin.

1. Kurzflügler mit topikal wirksamen Substanzen aus exokrinen Drüsen

Die bei verschiedenen Staphylinidentaxa vorhandenen abdominalen Komplexdrüsen sezernieren Gift- und Abwehrstoffe, welche bei Gefahr in Tropfenform abgegeben werden. Damit der Angreifer (z. B. Ameise, Abb. 3a; räuberische Insekten, Kleinsäuger) auch tatsächlich mit dem Wehrsekret in Berührung kommt, wird das Abdomen des Kurzflüglers je nach Drüsentyp in charakteristischer Weise zum Angriffsort gebogen (Abb. 2c). Hierbei wird das Wehrstoffgemisch mittels Haaren (Abb. 2e) oder pinselförmiger Drüsenstrukturen (Abb. 2d) auf dem Zielorganismus verteilt (topikale Applikation; Abb. 3a). Bei der in Japan vorkommenden Spezies *Algon grandicollis* kann das Wehrsekret sogar als Spray abgegeben werden (KANEHISA et al. 1984).

Die aus zahlreichen chemischen Verbindungen zusammengesetzten Abwehrsekrete der Staphyliniden zeichnen sich häufig durch einen intensiven Geruch aus. Auf dieses Phänomen hat bereits C. v. LINNÉ 1732 in seiner „Lappländischen Reise“ hingewiesen. Bei der Inspektion einer Lappenhütte machte LINNÉ folgende Beobachtung: „Wieder fand ich das Insekt, *quod antea, semicoleoptratum* [das nämliche käferartige Insekt, d. h. den Kurzflügler], das Fisch frißt. Ebenso ein anderes schwarzes, *punctatum*, welches mit dem vorherigen zusammen zwischen den [am Boden liegenden] Fischschuppen herumhüpft, und das letztere stets in dem Spreu auf dem Boden der Hütten. *Posterius olet odore Rutae*“ [letzterer riecht nach Raute = *Ruta graveolens*; Die Wiesenraute enthält, wie einige Kurzflügler aus der Gruppe der Staphylinina, ätherische Öle mit zahlreichen Ketonen].

Bei den vor allem topikal wirkenden Abwehrsekreten der Staphylinidae lassen sich im Hinblick auf die jeweils vorhandenen Wirkstofftypen die beiden Gruppen der terpen- (a) und chinonhaltigen (b) Käfer unterscheiden. Eine weitere Käfergruppe zeichnet sich durch eine variable Düsenschemie (c) aus.

a. Terpengruppe

Hierunter fallen die Philonthina und Staphylinina mit ihren paarigen, ausstülpbaren, zwischen den 8. und 9. Tergiten gelegenen Drüsenreservoirn (Abb. 2b, d; 3 c a, b). Während im Wehrsekret der Philonthina Actinidin (Abb. 3/2, gelöst in zahlreichen „Lösungsmitteln“) die Hauptkomponente darstellt (DETTNER 1982; Abb. 2d), sind die Staphylinina durch iridoid- (Abb. 3/1) und ketonhaltige (Abb. 3/3) Drüsenprodukte sowie Spiroverbindungen charakterisiert (HUTH & DETTNER 1990; Abb. 2b). Vertreter der Steninae weisen ebenfalls paarige, jedoch neben dem After nach außen mündende Drüsenreservoirn auf (Abb. 3cc), welche neben dem Spreitungsalkaloid Stenusin (Abb. 3/10) Monoterpene sowie ein Keton enthalten (SCHILDKNECHT et al. 1976). Auch Vertreter der Xantholininae (unpaares, neben dem After mündendes Drüsenreservoir; Abb. 3cc) sezernieren neben iridoiden Verbindungen Monoterpene sowie Ketone (DETTNER & SCHWINGER 1986).

Ein Teil der iridoiden Verbindungen zeichnet sich durch eine beträchtliche insektizide Wirkung aus. So übertrifft die insektizide Wirkung von Iridomyrmecin die Wirkung von DDT bei weitem (BLUM & HERMANN 1977). Mehrere Ketone sowie das Actinidin haben auf Insekten einen „Knock-down“-Effekt, Ketone oder Spiroverbindungen zeigen überdies auch in der Gasphase eine beträchtliche insektizide Wirkung (DETTNER, in Vorber.).

b. Chinongruppe

Vertreter der Oxytelinae besitzen paarige, am 9. Abdominaltergit mündende Drüsenreservoirn (Abb. 2e, f; 3cd). Der bei allen Arten im Sekret vorhandene, feste Wirkstoff p-Toluchinon (Abb. 3/4) wird vor allem in Lösungsmitteln wie Laktonen und Kohlenwasserstoffen gelöst (DETTNER 1990). Freilebende Aleocharinae-Kurzflügler sind durch eine unpaare, zwischen dem 6. und 7. Tergit liegende Tergaldrüse charakterisiert (Abb. 2g; 3cf), in welcher mehrere, in Kohlenwasserstoffen und Estern gelöste Chinone (Abb. 3/4 & 5) enthalten sind. Vereinzelt finden

sich im Sekret zusätzliche Säuren, Aldehyde und Ketone (STEIDLE & DETTNER, in Vorber.). Larven zahlreicher Aleocharinae (insbes. Bolitocharini) weisen dorsal am 8. Abdominalsegment ein Wehrdrüsenreservoir auf (Abb. 2a), welches neben Chinonen (Abb. 3/4 & 5) zahlreiche Kohlenwasserstoffe und Ester als Lösungsmittel enthält (DETTNER 1987, DETTNER, in Vorber.).

Die bisher bei Kurzflüglern nachgewiesenen Chinone sind toxisch und kanzerogen und zeichnen sich durch eine Breitbandwirkung gegenüber zahlreichen Zielorganismen aus. Die gute topikale Wirkung chinonhaltiger Wehrsekrete beruht in erster Linie darauf, daß diese Verbindungen durch das Integument des Zielorganismus ins Körperinnere gelangen und dort Proteine inaktivieren (Gerbstoffwirkung; DETTNER & GRÜMMER 1986). Experimentell kann dies durch die schnelle Kontraktion einer Fliegenmade nach Aufbringen eines topikal wirksamen Gemisches demonstriert werden (Abb. 3b). Generell dürften durch chinonhaltige Wehrsekrete auch Rezeptorproteine der Sinneszellen geschädigt werden. Wehrstoffgemische werden in den einzelnen Kurzflüglergruppen von primitiven zu abgeleiteten Spezies immer wirksamer. Dies geschieht nicht dadurch, daß laufend neue Wirkstofftypen „erfunden“ werden, vielmehr wird die Formulierung (d. h. Art und Mengenverhältnisse der einzelnen Lösungsmittel) durch zusätzliche Ausnutzung synergistischer Effekte immer mehr optimiert. Dies führt dazu, daß ein optimal zusammengesetztes Lösungsmittelgemisch bei abgeleiteten Arten eine größere Wirksamkeit aufweist, als ein höherkonzentriertes, in Estern oder Kohlenwasserstoffen gelöstes Chinongemisch primitiverer Arten (DETTNER 1987).

c. Kurzflügler mit „variabler Chemie“

Vertreter aus den Unterfamilien Omaliinae & Proteininae sind durch eine unpaare, zwischen dem 8. und 9. Abdominalsternit gelegene Sternaldrüse (Abb. 3cg) charakterisiert (KLINGER & MASCHWITZ 1977). Das Sekret enthält Säuren, Aldehyde, Ketone (Abb. 3/7), Ester, Terpene sowie diverse aromatische Verbindungen (z. B. „Naturstoff“ Cyanobenzol, Abb. 3/6; DETTNER & REISSENWEBER, in Vorber.). Auch hier zeigen die in der Drüse vorhandenen Substanzgemische verglichen mit den jeweiligen Einzelkomponenten die beste topikale Reizwirkung. Manche der gefundenen Naturstoffe wirken auch in der Gasphase.

2. Kurzflügler mit Hämolympfgiften

Vertreter der Paederinae besitzen eine ventral an der Abdominalbasis gelegene Komplexdrüse (Abb. 3ch), deren Bedeutung augenblicklich noch unklar ist (KELLNER & DETTNER, in Vorber.).

Vertreter der auffallend gefärbten Gattung *Paederus* (weltweit 600 Arten!) speichern in der Hämolymphe (Abb. 3ci) die drei Amide Pederin (Abb. 3/11), Pseudopederin und Pederon, die als die bislang kompliziertesten Insektenabwehrstoffe gelten (PAVAN 1975). Die Verbindungen finden sich in allen Entwicklungsstadien (Ei, Larve, Puppe, Imago) und sind vor allem in den inneren weiblichen Geschlechtsorganen von *Paederus* angereichert (FRANK & KANAMITSU 1987). Dies könnte Ursache dafür sein, daß sie auch in *Paederus*-Eiern angereichert werden. Diese Gifte werden über die Hämolymphe erst bei der Verletzung der Insekten freigesetzt. Auf der menschlichen Haut verursachen die Substanzen eine schwere Dermatitis (Abb. 3d), ins Auge gebracht, rufen sie eine Bindehautentzündung hervor, welche sogar zur zeitweisen Erblindung führen kann (PAVAN 1975). Das als Pederosis bezeichnete Krankheitsbild ist vor allem in den Tropen ein Problem. Pederin und seine Derivate stellen als Protein- und DNA-Synthesehemmer für die Medizin interessante Wirkstoffe dar: Sie wurden schon mit Erfolg in der Krebstherapie eingesetzt, gleichzeitig fördern diese Verbindungen den Wundheilungsprozeß.

Welche Bedeutung haben diese Naturstoffe für den Käfer? Sie wirken (extern aufgebracht) vor allem toxisch gegen Säuger, weniger jedoch gegen Vögel oder Amphibien und erweisen sich

gegen Insekten als unwirksam. Da ihre hautreizende Wirkung beim Säugerorganismus meist erst nach Stunden einsetzt und toxische Hämolymphe nicht durch Reflexbluten abgegeben wird, erscheint ihre biologische Wirkung auf Säuger fraglich. Die antimikrobielle und fungizide Wirkung der Pederinderivate läßt auf den Einsatz dieser Naturstoffe gegen insektenpathogene Bakterien oder Pilze schließen.

Die Pederinforschung befindet sich derzeit in einem enormen Aufschwung, da ähnliche Substanzen kürzlich aus marinen Schwämmen isoliert werden konnten (WILSON et al. 1990). Da eine derartige chemische Konvergenz unwahrscheinlich ist, wird vermutet, diese interessanten Leitstrukturen könnten sowohl bei *Paederus* als auch bei Schwämmen (enthalten große Mengen von Bakterien) von endosymbiontischen Bakterien als „Infektionsschutz“ produziert werden.

Folgende zusätzliche Funktionen von Kurzflüglernaturstoffen sind bislang bekannt geworden:

3. Antimikrobielle und fungizide Wirkung

Alle vorgenannten Sekrete mit topikalereizender Wirkung sowie die Hämolymphegifte zeichnen sich gleichzeitig durch eine antimikrobielle und fungizide Wirkung aus. Beispielsweise speichern Bolitocharinlarven das aus der Lebensmittelindustrie bekannte Konservierungsmittel PHB-Ester (Abb. 3/8; p-Hydroxybenzoesäuremethylester; DETTNER, in Vorber.). Solche Substanzen können beim Putzverhalten auf der Körperoberfläche verteilt werden (Körperhygiene). Weiterhin ist bekannt, daß die Brutkammern dungbewohnender Oxytelinen (z. B. *Platystethus*) nicht verpilzen (HINTON 1944).

4. Klebstoffe

Neben giftigen, topikal reizenden Naturstoffen sowie antimikrobiell und fungizid wirkenden Substanzen werden bei Insekten zur Abwehr häufig Stoffe eingesetzt, welche Mundwerkzeuge oder Antennen des Angreifers verkleben. Dies ruft ein intensives Putzverhalten des Prädatoren hervor und unterbricht die Angriffshandlung. Ein derartiges Verhalten kann beobachtet werden, wenn der Oxyteline *Deleaster dichrous* (Abb. 2c; 3a) von einer Ameise angegriffen wird (DETTNER et al. 1985). Aus den Chinondrüsen wird Sekret mit topikalereizender Wirkung abgegeben, aus mit dem 10. Tergit assoziierten Drüsenreservoir (Abb. 3ce) wird gleichzeitig eine Flüssigkeit ausgepreßt, welche an der Luft zu einer butterartigen Masse erstarrt. Dieser in der genannten Drüse in flüssiger Form vorhandene Dialdehyd Iridodial (Abb. 3/9) polymerisiert auf der Körperoberfläche des Angreifers und könnte überdies als Fixativ die rasche Verdampfung der chinonhaltigen Flüssigkeit verringern.

5. Spreitungsschwimmen

Viele Vertreter der Steninae leben in Gewässernähe und ernähren sich mit Hilfe ihres Klebfangapparates von Collembolen. Die Unterseite der Extremitäten der Gattung *Stenus* ist hydrophob, weshalb sich diese Tiere ohne Schwierigkeit auf der Wasseroberfläche fortbewegen (USA: *Stenus* = „Jesus-Christus-Käfer“). Bei Beschattung oder anderen Störungen zeigen viele *Stenus*-arten ein faszinierendes Fluchtverhalten, um das rettende Ufer zu erreichen: Wie von einer Rakete fortgetrieben und ohne jegliche Beinbewegung schießen die Tiere mit einer Geschwindigkeit bis zu 1,5 m/sec. über die Wasseroberfläche (Abb. 3e; LINSÉNMAIR 1963). Dieses Spreitungsverhalten beruht darauf, daß die Analdrüsen ausgestülpt werden (Abb. 3cc) und das abgegebene Drüsensekret auf der Wasseroberfläche einen monomolekularen Film bietet. *Stenus* wird demgemäß von der Front der spreitenden Substanz weggetrieben. SCHILDKNECHT et al. (1976) konnten in den Analdrüsen von *Stenus bipunctatus* neben diversen Terpenen Spreitungssalkaloide (z. B. Stenusin; Abb. 3/10) nachweisen. Eigene Untersuchungen (WINKENS & DETTNER, in Vorber.) zeigen, daß die Analdrüse der Steninen in erster Linie eine Abwehrdrüse darstellt, deren topikal wirksames Sekret (s. Terpengruppe) gegen räuberische Formen eingesetzt wird. Viele *Stenus*-arten spreiten demgemäß nicht, obwohl sie

das Spreitungsalkaloid in ihrer Drüse enthalten; andere Spezies dieser Gattung zeigen hingegen Spreitungsverhalten, obwohl sie gar kein Spreitungsalkaloid besitzen. Es dürfte sich hier demgemäß um eine interessante Zusatzfunktion eines Wehrsekrets handeln, welche von einigen Arten in Zusammenhang mit einem effektiveren Fluchtverhalten „entwickelt“ wurde.

6. Abwehrstoffe als Lockstoffe

Über eine faszinierende Einsatzmöglichkeit von wahrscheinlich analen Abwehrstoffen bei Kurzflüglern wurde kürzlich berichtet (STOWE 1989). Die im tropischen Mittel- und Südamerika verbreitete Kurzflüglerspezies *Leistotrophus versicolor* (Staphylininae; wahrscheinlich verwandt mit *Ontholestes*) lebt am Dung und ernährt sich vor allem von Fliegen. Ist kein Dung vorhanden, so zeigen die Tiere ein eigenartiges Verhalten und wedeln mit ihrer Abdominalspitze (Abb. 3f). Diese Verhaltenssequenz tritt normalerweise bei Räuberkontakt auf, wenn die abdominalen Drüsen ausgestülpt und Sekret abgegeben wird. *Leistotrophus* wehrt jedoch keine Prädatoren ab, sondern lockt zahlreiche Fliegen (insbesondere aus der Gruppe der Buckelfliegen = Phoridae) an, welche anschließend sofort gefressen werden. Es spricht alles dafür, daß hier ein Wehrstoff in einem anderen Verhaltenskontext gleichzeitig als Lockstoff eingesetzt wird. Daß weitgehend nur bestimmte Fliegen angelockt werden, könnte dafür sprechen, daß das *Leistotrophus*-sekret gezielt als Lockstoff für Phoriden fungiert und nicht wie unspezifischer Dung- oder Aasgeruch wirkt. Sowohl mittels chemischer als auch Verhaltensstests muß dieser sensationelle Befund untermauert werden.

Bisher liegen über etwa 150 Staphylinidenarten chemische Daten vor. Es werden bei künftigen Untersuchungen von einheimischen aber vor allem von tropischen Arten sicherlich noch weitere Drüsensysteme gefunden werden. Über die ökologische Bedeutung dieser Naturstoffe sowie ihren Beitrag zur Fitneßerhöhung für den produzierenden Käfer liegen bislang kaum Daten vor. Dies liegt vor allem daran, daß diese Naturstoffe gleichzeitig gegen zahlreiche von Bakterien bis Säugern reichenden Zielorganismen gerichtet sind und zudem in unterschiedlichstem Kontext eingesetzt werden können.

Die bisherigen Daten verdeutlichen jedoch, daß es sich bei Staphyliniden um wahre „chemische Fabriken“ handelt, deren Studium nicht nur im Rahmen der Grundlagenforschung (z. B. Chemotaxonomie) Interesse verdient. Die Linné'schen „Halbkäfer“ und nicht zuletzt auch die heimischen Arten dürften noch für manche Überraschung gut sein, wenn es darum geht, neue natürliche Wirkstoffe für Medizin oder Pflanzenschutz zu entwickeln.

Literatur

- ARAÚJO, J. (1978): Anatomie comparée des systèmes glandulaires de défense chimique des Staphylinidae. — Arch. Biol. (Brux.) **89**: 217—250.
- BLUM, M. S. & HERMANN, H. R. (1977): Venoms and venom apparatuses of the Formicidae: Dolichoderinae and Aneuretinae, 871—894, in: Arthropod venoms (ed. S. Bettini), Berlin (Springer).
- DETTNER, K. (1982): Vergleichende Untersuchungen zur Wehrchemie und Drüsenmorphologie abdominaler Abwehrdrüsen von Kurzflüglern aus dem Subtribus Philonthina (Coleoptera, Staphylinidae). — Z. Naturforsch. **38c**: 319—328.
- (1987): Chemosystematics and evolution of beetle chemical defenses. — Ann. Rev. Ent. **32**: 17—48.
- (1990): Solvent-dependent variability of effectiveness of quinone-defensive systems of Oxytelinae beetles (Coleoptera: Staphylinidae). — Entomol. Gener. **15**: in press.
- DETTNER, K. & GRÜMMER, R. (1986): Quasisynergism as evolutionary advance to increase repellency of beetle defensive secretions. — Z. Naturforsch. **41c**: 493—496.
- DETTNER, K. & SCHWINGER, G. (1986): Volatiles from the defensive secretion of two rove beetle species (Coleoptera: Staphylinidae). — Z. Naturforsch. **41c**: 366—368.

- DETTNER, K., SCHWINGER, G. & WUNDERLE, P. (1985): The sticky secretion from two pairs of defensive glands of the rove beetle *Deleaster dichrous* (Grav.) (Coleoptera: Staphylinidae). — *J. Chem. Ecol.* **11**: 859—883.
- FRANK, J. H. & KANAMITSU, K. (1987): *Paederus*, sensu lato (Coleoptera: Staphylinidae): Natural history and medical importance. — *J. Med. Entomol.* **24**: 155—191.
- HINTON, H. E. (1944): Some general remarks on sub-social beetles, with notes on the biology of the staphylinid, *Platystethus arenarius* (Fourcroy). — *Proc. R. Ent. Soc. Lond. (A)* **19**: 115—128.
- HUTH, A. & DETTNER, K. (1990): Defence chemicals from the abdominal glands of 13 rove beetle species of the subtribe Staphylinina (Coleoptera: Staphylinidae, Staphylininae). — *J. Chem. Ecol.* **16**: 2691—2711.
- KANEHISA, K., SHIRAGA, T. & KAWAZU, K. (1984): Defensive secretory organs of the rove beetles (Coleoptera: Staphylinidae). — *Nogaku Kenkyu* **60**: 111—121.
- KLINGER, R. & MASCHWITZ, U. (1977): The defensive gland of Omaliinae (Coleoptera: Staphylinidae). — *J. Chem. Ecol.* **3**: 401—410.
- LINNÉ, C. v. (1732): *Lappländische Reise*. — *Insel-Taschenbuch* (1975), Frankfurt a. M. (Inselverlag).
- LINSENMAIR, K. E. (1963): Eine bislang unbekannte Fortbewegungsart bei Insekten: Das Entspannungsschwimmen. — *Kosmos* **59**: 331—334.
- NAOMI, S.-I. (1985): The phylogeny and higher classification of the Staphylinidae and their allied groups (Coleoptera, Staphylinodea). — *Esakia* **23**: 1—27.
- NEWTON, A. F. (1982): Redefinition, revised phylogeny, and relationships of Pseudopsinae (Coleoptera, Staphylinidae). — *Am. Mus. Nov.* **2743**: 1—13.
- NEWTON, A. F. & THAYER, M. K. (1988): A critique on Naomi's phylogeny and higher classification of Staphylinidae and allies (Coleoptera). — *Entomol. Gener.* **14**: 63—72.
- PASTEELS, J. M. (1968): Le système ganglionnaire tégumentaire des Aleocharinae (Coleoptera, Staphylinidae) et son évolution chez les espèces termitophiles du genre *Termitella*. — *Arch. Biol. (Liège)* **79**: 381—469.
- PAVAN, M. (1975): Sunto delle attuali conoscenze sulla pederina. — *Publ. Ist. Entomol. Agrar. Univ. Pavia*, 35 p.
- SCHILDKNECHT, H., BERGER, D., KRAUSS, D., CONNERT, J. & ESSENBREIS, H. (1976): Defensive chemistry of *Stenus comma* (Coleoptera: Staphylinidae). — *J. Chem. Ecol.* **2**: 1—23.
- SMETANA, A. (1985): Systematic position and review of *Deinopteroloma* Jansson, 1946, with description of four new species (Coleoptera, Silphidae and Staphylinidae [Omaliinae]). — *Syst. Ent.* **10**: 471—499.
- STOWE, M. K. (1989): Chemical mimicry, in: *Chemical mediation of coevolution* (K. C. Spencer, ed.), San Diego (Academic Press).
- WILLSON, T. M., KOCIENSKI, P., JAROWICKI, K., ISAAC, K., FALLER, A., CAMPBELL, S. F. & BORDNER, J. (1990): Studies related to the synthesis of (+)-pederin. Part I. Synthesis of ethyl pederate and benzoylselenopederic acid. — *Tetrahedron* **46**: 1757—1766.

Dank

Für großzügige finanzielle Unterstützung danke ich der Deutschen Forschungsgemeinschaft. Für ihre Mithilfe bin ich weiterhin dankbar: Frau B. Dettner (Bayreuth), Frau Dr. R. Grümmer (Aachen), Frau E. Helldörfer (Bayreuth), Frau Dipl.-Biol. A. Huth (Bayreuth), Herrn R. Kellner (Bayreuth), Herrn Dipl.-Biol. F. Reißerweber (Bayreuth), Herrn Dipl.-Biol. J. Steidle (Bayreuth) und Herrn Dipl.-Biol. H. Winkens (Aachen).

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. Konrad Dettner, Lehrstuhl für Tierökologie II, Universität Bayreuth, Postfach 101251, D-8580 Bayreuth