นกพิโทฮิวอิ ... นกมีพิษ

Pitohui ... Poisonous Birds

สุปาณี เลี้ยงพรพรรณ*

สาขาวิชาชีววิทยา คณะวิทยาศาสตร์ มหาวิทยาลัยทักษิณ

ตำบลบ้านพร้าว อำเภอป่าพะยอม จังหวัดพัทลุง 93110

Supanee Liengpornpan*

Division of Biology, Faculty of Science, Thaksin University,

Baan Prao, Papayom, Phatthalung 93110

บทคัดย่อ

นกพิโทฮิวอิเป็นนกพื้นเมืองของหมู่เกาะนิวกินี ประเทศอินโดนีเซีย นกสกุลนี้สามารถสะสมสารพิษที่ร้ายแรงต่อระบบประสาทและหัวใจ พบสารพิษนี้มากที่สุดที่บริเวณผิวหนังและขนนก สารพิษนี้คือโฮโมบาทราโคท็อกซิน (homobatrachotoxin) ซึ่งเป็นสารประเภทสเตียรอยด์อัลคาลอยด์ในกลุ่มบาทราโคท็อกซิน (batrachotoxin, BTXs) สารพิษนี้ได้จากด้วงปีกแข็งที่นกกินเป็นอาหาร สารพิษมีกลิ่นเหม็นเปรี้ยวมักสะสมที่ผิวหนังและขนนกช่วยป้องกันอันตรายจากผู้ล่าและปรสิตภายนอกได้

คำสำคัญ : พิโทฮิวอิ; นกมีพิษ

Abstract

Pitohui are endemic birds to New Guinean of Indonesia. They carry potent neurotoxins and cardiotoxins that are most abundant in skin and feathers. These toxins, homobatrachotoxin, are steroidal alkaloids in batrachotoxin (BTXs). The source of BTXs is the beetles, *Choresine* spp., that take part in their diets. Their toxins and sour odor from skin and feathers protect pitohui birds against predators and ectoparasites

Keywords: pitohui; poisonous bird

1. บทนำ

พิโทฮิวอิ (*Pitohui* spp.) เป็นสกุลของนกพื้นเมืองที่พบได้ทั่วไปในหมู่เกาะนิวกินีของประเทศอินโดนีเซียเป็นเวลานานแล้ว แต่เริ่มได้รับความสนใจมากขึ้นตั้งแต่ปี ค.ศ. 1990 เป็นต้นมา เมื่อ Dumbacher ได้ค้นพบความเป็นพิษของนกสกุลนี้โดยบังเอิญ ขณะแกะนกออกจากตาข่าย แล้วเอานิ้วที่ถูกนกข่วนเข้าปาก ทำให้ปากบวม ไหม้ และชา ซึ่งเป็น

***ผู้รับผิดชอบบทความ :** supanee_33@hotmail.com

อาการของการแพ้สารพิษบางอย่าง จากการสังเกตและรวบรวมข้อมูลเพิ่มเติมทำให้ได้ข้อสรุปในเบื้องต้นว่า “นกพิโทฮิวอิมีพิษ” ซึ่งข้อเท็จจริงนี้คนพื้นเมืองทราบมานานแล้วจึงไม่จับนกสกุลนี้มากิน [1] อุบัติเหตุครั้งนี้ได้จุดประกายให้ Dumbacher และคนอื่น ๆ อีกมากมายศึกษาเกี่ยวกับพฤติกรรมการสร้างสารพิษของนกพิโทฮิวอิอย่างละเอียด เนื่องจากไม่คาดคิดมาก่อนว่าจะมีนกชนิดที่สามารถสร้างสารพิษได้ [2,3] ดังนั้นจึงน่าสนใจและสมควรอย่างยิ่งที่จะรวบรวมองค์ความรู้ต่าง ๆ ที่ศึกษาได้เกี่ยวกับพฤติกรรมนี้อย่างเป็นระบบตามแนวคำถาม 2 ข้อ ของ John Alcock คือ (1) ตอบคำถาม how question โดยอธิบายเกี่ยวกับสารพิษทั้งกลไกการสร้างในตัวนก และการออกฤทธิ์ของสารพิษนี้ต่อสัตว์ชนิดอื่น ซึ่งเป็นเหตุใกล้ตัว (proximate cause) และ (2) ตอบคำถาม why question โดยวิเคราะห์ถึงประโยชน์ที่นกพิโทฮิวอิได้รับจากการสร้างสารพิษนี้ ซึ่งเป็นเหตุไกลตัว (ultimate cause)

นกพิโทฮิวอิ หมายถึง นกในสกุลพิโทฮิวอิ (*Pitohui* spp.) ซึ่งเป็นนกเกาะคอนขนาดกลาง มีสีสันสดใส เป็นกลุ่มนกที่มีวิวัฒนาการมาจากหลายบรรพบุรุษ [4,5] ปัจจุบันพบมี 6 ชนิด แต่มีเพียง 4 ชนิดเท่านั้นที่มีพิษ ซึ่งมีระดับความเข้มข้นหรือความรุนแรงของพิษไม่เท่ากัน [6] กล่าวคือ นก Hooded pitohui (*Pitohui dichrous*) และนก Variable pitohui (*P. kirhocephalus*) จะมีพิษมากกว่านก Black pitohui (*P. nigrescens*) และนก Crested pitohui (*P. cristatus*) ส่วนนก Rusty pitohui (*P. ferrugineus*) และนก White-bellied pitohui (*P. incertus*) จะไม่มีพิษ [7] สอดคล้องกับการที่คนพื้นเมืองหลีกเลี่ยงที่จะกินนก Hooded pitohui เนื่องจากมีรสขมและมีกลิ่นเหม็นเปรี้ยวรุนแรง จึงนิยมเรียกนกชนิดนี้ว่า “นกขยะ (Rubbish bird)” [1]

2. สารพิษของนกพิโทฮิวอิ

2.1 กลไกการสร้างสารพิษ

เมื่อนำนก Hooded pitohui ไปวิเคราะห์หาปริมาณสารพิษในส่วนต่าง ๆ ของร่างกาย โดยวิธี radioligand binding assays พบว่าผิวหนังและขนนกบริเวณอก ท้อง และขามีปริมาณสารพิษสูงสุด ส่วนกล้ามเนื้อโครงร่าง หัวใจ และตับพบมีปริมาณสารพิษปานกลาง ซึ่งสารพิษนี้จะไม่เป็นอันตรายต่อตัวนกพิโทฮิวอิเอง แต่ด้วยกลไกใดนั้นยังไม่ทราบแน่ชัด คาดว่าน่าจะเป็นผลจากการกลายทางพันธุกรรม [1,6,8] เช่นเดียวกับพิษของกบลูกศรพิษ (Dendrobatid frog หรือ Poison-dart frog, *Phyllobates* spp.) ที่จะไม่เป็นอันตรายต่อตัวกบเองรวมทั้งกบชนิดอื่น ๆ ที่ไม่มีพิษด้วย เนื่องจากสารพิษดังกล่าวจะไม่มีผลต่อการทำงานของ sodium channel ที่เยื่อหุ้มเซลล์ แต่กบเหล่านี้ยังคงไวต่อสารกระตุ้นการขนส่งโซเดียมอิออนตัวอื่น เช่น veratridine ซึ่งเป็นยาฆ่าแมลงจากพืช และ grayanotoxin ซึ่งเป็นสารพิษจากเกสรดอกไม้ที่กบมีโอกาสได้รับน้อยมากในธรรมชาติ [9]

เมื่อศึกษาผิวหนังของนกพิโทฮิวอิด้วยกล้องจุลทรรศน์อิเล็กตรอนแบบส่องผ่านและแบบส่องกราด พบว่ามีทั้งชั้นหนังกำพร้าและชั้นหนังแท้ คาดว่ากลไกการหลั่งสารพิษของนกนี้น่าจะแตกต่างจากสัตว์มีกระดูกสันหลังกลุ่มอื่น ๆ [8] ต่อมาในปี ค.ศ. 2014 มีรายงานการใช้เทคนิค osmium-staining (OsO_4) เพื่อศึกษาตำแหน่งของผิวหนังที่เก็บสารพิษด้วยกล้องจุลทรรศน์อิเล็กตรอนชนิดส่องผ่าน พบว่าสารพิษจะถูกเก็บไว้ในอวัยวะของเซลล์ที่มีลักษณะเป็นถุงเล็ก ๆ จำนวนมากที่อยู่ในเซลล์ของผิวหนังชั้นหนังกำพร้า ซึ่งจะถูกขับออกมาเคลือบผิวหนังไว้ [10]

สารพิษนี้เป็นสเตียรอยด์อัลคาลอยด์ กลุ่มบาทราโคท็อกซิน (batrachotoxin, BTXs) ที่มีชื่อว่า “โฮโมบาทราโคท็อกซิน (homobatrachotoxin)”

เป็นสารพิษชนิดเดียวกับสารพิษที่พบครั้งแรกที่ผิวหนังของกบลูกศรพิษ ซึ่งกบในสกุลนี้สามารถสร้างสารพิษที่มีคุณสมบัติทางเคมีแตกต่างกันหลายชนิด เช่น เอมีนเพปไทด์ โปรตีน สเตียรอยด์ และอัลคาลอยด์ทั้งชนิดที่ละลายในน้ำและละลายในไขมัน [11] กบลูกศรพิษมีขนาดเล็ก มีสีสันสดใสสวยงาม พบอาศัยอยู่ตามพื้นดินหรือบนต้นไม้ในป่าฝนในทวีปอเมริกาใต้และอเมริกากลาง ชาวพื้นเมืองนิยมใช้สารพิษนี้อาบหัวลูกศรที่ใช้ล่าสัตว์ [1,12]

นกพิโทฮิวอิและกบลูกศรพิษสามารถสร้างสารพิษชนิดเดียวกันได้คือ โฮโมบาทราโคท็อกซิน แต่คาดว่าวิวัฒนาการในการสร้างสารพิษของสัตว์ทั้งสองสกุลนี้น่าจะไม่เกี่ยวข้องกัน เนื่องจากนกและกบดังกล่าวมีถิ่นอาศัยอยู่ห่างไกลกันมากคนละซีกโลก [1] แต่มีลักษณะที่เหมือนกันคือ มีภูมิอากาศแบบร้อนชื้น ซึ่งในอดีตแผ่นเปลือกโลกของทั้งสองบริเวณนี้อาจอยู่ติดกันหรือเป็นแผ่นเดียวกันก็ได้ ทำให้นกพิโทฮิวอิและกบลูกศรพิษอาศัยอยู่ร่วมกันมาก่อน และอาจมีความเกี่ยวข้องกันในการสร้างสารพิษก็ได้

นกพิโทฮิวอิสร้างสารพิษจากอาหารที่กินเข้าไป [6] เพราะเมื่อผ่าดูภายในกระเพาะอาหารพบมีด้วงปีกแข็ง *Choresine* spp. ที่มีสาร BTXs สะสมอยู่ในตัวสูงมากปะปนอยู่กับแมลงขนาดเล็กชนิดอื่น โดยนกจะย่อยด้วงเหล่านี้แล้วเก็บสารพิษไว้ที่ต่อมน้ำมันหรือต่อมไซร้ขนใต้โคนหาง (uropygial gland หรือ preen gland) เพื่อปล่อยสารพิษออกสู่ผิวหนังและขนนกต่อไป [5]

นอกจากนี้ยังมีความเป็นไปได้ที่ด้วง *Choresine* spp. จะถ่ายทอดสารพิษนี้ให้กับกบลูกศรพิษด้วย เนื่องจากสามารถพบด้วงสกุลนี้ได้ทั่วไปในป่าฝนในอเมริกาใต้ ซึ่งด้วงอาจเป็นอาหารชนิดหนึ่งของกบลูกศรพิษ [13] นอกเหนือจากมด Myrmicine มด Formicine และ Siphonotid millipede (*Rhinotus purpureus*) [14] โดยคาดว่าด้วงเหล่านี้อาจได้รับสารพิษ BTXs จากพืชอาหาร [12,13] และพืชนี้อาจได้รับสารพิษจากดินก็ได้ ตามคำคมที่ว่า “You are what you eat”

ปัจจุบันพบว่านอกจากนกพิโทฮิวอิจะสร้างสารพิษ BTXs ได้แล้ว นก Blue-capped ifrita (*Ifrita kowaldi*) สามารถสร้างสารพิษชนิดนี้ได้ด้วย ส่วนนกกระทายุโรป (European quail, *Coturnix coturnix coturnix*) และนกพง (*Reed warbler*) จะสร้างสารพิษในกลุ่มอื่น [7]

ต่อมาเมื่อศึกษาเพิ่มเติมพบว่าสารพิษ BTXs ที่พบในนกพิโทฮิวอิมีอย่างน้อย 6 รูปแบบ [6] คือ (1) batrachotoxinin-A cis-crotonate (2) allylically rearranged 16-acetate (3) Batrachotoxinin-A (4) Batrachotoxin (5) Batrachotoxinin-A 3′-hydroxypentanoate และ (6) homobatrachotoxin ซึ่งรูปแบบที่พบมากที่สุดคือ homobatrachotoxin [13] และเฉพาะ batrachotoxin และ homobatrachotoxin จะพบอยู่ที่ขนเท่านั้น ไม่พบที่ผิวหนัง [6]

2.2 การออกฤทธิ์ของสารพิษ

สารพิษ BTXs จัดเป็น neurotoxin และ cardiotoxin ที่สร้างจากสัตว์ชนิดหนึ่ง แล้วสามารถไปยับยั้งการทำงานของเซลล์ประสาทและเซลล์กล้ามเนื้อหัวใจของสัตว์ชนิดอื่นได้ มีฤทธิ์รุนแรงกว่าสตริกนินที่เป็นยาเบื่อ 250 เท่า [15] โดยจะไปเปิด voltage-gated sodium channel ที่เยื่อหุ้มเซลล์ ทำให้โซเดียมอิออนไหลเข้าสู่เซลล์ตลอดเวลา ส่งผลให้การส่งกระแสประสาทผิดปกติ จึงแสดงอาการของการแพ้สารพิษออกมา [16] ได้แก่ จะขัดขวางการทำงานของเซลล์ประสาทรับความรู้สึกที่อยู่ในช่องปาก ทำให้ปากชา [1] หรือการสัมผัสกับนกพิโทฮิวอิจะทำให้มือชา จาม และคลื่นไส้ [17,18] เป็นต้น ดังนั้นจึงนิยมใช้

Neurotoxins ชนิดต่าง ๆ เพื่อศึกษาการเคลื่อนที่ของอิออนผ่านเยื่อหุ้มเซลล์ [13,15,19]

เนื่องจากสารพิษ BTXs ถูกค้นพบในกบลูกศรพิษก่อนพบในนกพิโทฮิวอิ ทำให้มีการศึกษาเกี่ยวกับสารนี้ที่สร้างจากกบมากกว่าที่สร้างจากนก [12] อย่างไรก็ตาม ข้อมูลที่ได้ก็เพียงพอที่จะสรุปได้ว่าสารพิษ BTXs ที่สร้างจากกบลูกศรพิษมีปริมาณมากกว่าที่สร้างจากนกพิโทฮิวอิประมาณพันเท่า นั่นคือจากการคำนวณพบว่าหนังของกบลูกศรพิษ (*Phyllobates terribilis*) และนกพิโทฮิวอิ (*Pitohui dichrous*) อย่างละ 0.1 กรัม จะมีโฮโมบาทราโคท็อกซินเท่ากับ 200-500 ไมโครกรัม และ 0.3-0.5 ไมโครกรัม ตามลำดับ [20]

เมื่อทดสอบการออกฤทธิ์ของสารพิษโฮโมบาทราโคท็อกซินที่ได้จากนกพิโทฮิวอิ 3 ชนิด คือ นก Rusty pitohui, นก Variable pitohui และนก Hooded pitohui โดยฉีดสารพิษนี้เข้าใต้ผิวหนังของหนูบริเวณหลังพบว่าหากฉีดสารพิษความเข้มข้นต่ำคือน้อยกว่า 0.01 ไมโครกรัม จะทำให้ขาหลังของหนูเป็นอัมพาต เคลื่อนที่ได้ยาก และนอนราบหมดแรงในที่สุด และหากฉีดสารพิษความเข้มข้นสูง คือ มากกว่า 0.3 ไมโครกรัม จะทำให้หนูชักกระตุ และตายภายใน 15 นาที [1] อย่างไรก็ตาม ควรศึกษาอาการของหนูเมื่อได้รับสารพิษทางปากด้วย ซึ่งอันตรายที่เกิดขึ้นอาจแตกต่างกัน เนื่องจากหนูมีความไวต่อการได้รับสารพิษจากการฉีดและการกินไม่เท่ากัน [21]

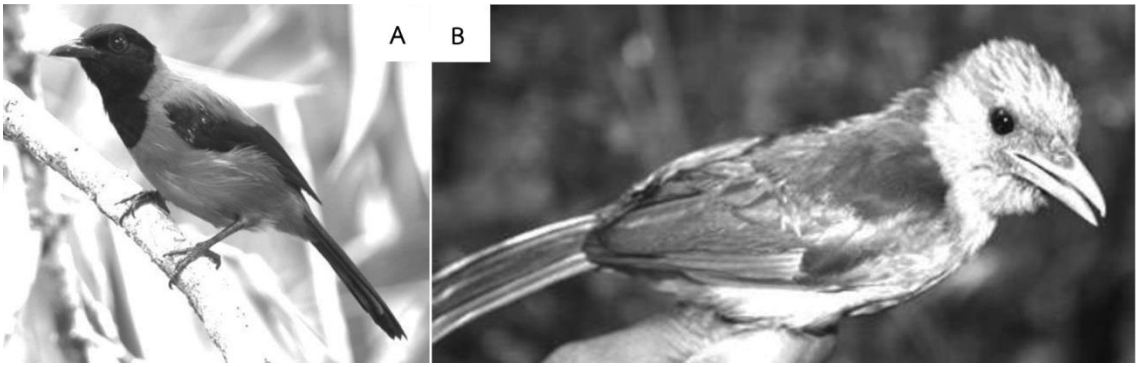
2.3 ประโยชน์ที่นกพิโทฮิวอิได้รับจากการสร้างสารพิษ

สารพิษ BTXs ที่นกพิโทฮิวอิสร้างขึ้นนี้มีประโยชน์อย่างมากต่อตัวนกเอง คือ ทำให้ผู้ล่า ได้แก่ งูหลามต้นไม้เขียว งูปล้องทอง เหยี่ยว หมีโคอาลา และมนุษย์ เป็นต้น ซึ่งทำให้ไม่สนใจที่จะจับนกพิโทฮิวอิมากิน เพราะมีพิษและมีกลิ่นเหม็นเปรี้ยวมาก [1,8,22] ดังนั้นเพื่อให้ผู้ล่าจำง่ายและหลีกเลี่ยงที่จะเข้าใกล้ สัตว์มีพิษชนิดต่าง ๆ ส่วนใหญ่ เช่น งู ผีเสื้อ รวมทั้งกบลูกศรพิษและนก Hooded pitohui จึงเลียนแบบซึ่งกันและกันให้มีสีสันสดใสสะดุดตา โดยจะมีสีดำสลับกับสีแดง สีส้ม หรือสีเหลือง อันเป็นสีที่แสดงถึงความเป็นพิษหรือมีอันตราย เพื่อเตือนภัยแก่ผู้ล่าไม่ให้เข้าใกล้ (aposematism) โดยนก Hooded pitohui จะมีหัว ปีก และขนหางสีดำ ลำตัวสีส้มเข้ม และนก Variable pitohui จะมีลำตัวสีน้ำตาลอ่อน ยกเว้นส่วนหลังมีสีส้มเข้ม (รูปที่ 1) การเลียนแบบนี้เรียกว่า Müllerian mimicry [23,24] ซึ่งนกพิโทฮิวอิจะมีกลิ่นเหม็นเปรี้ยวเป็นกลิ่นเตือนภัยด้วย [1] เช่นเดียวกับนกอีก 80 สกุล ที่มีกลิ่นเหม็นสาบ แต่ไม่มีพิษ [25]

สารพิษ BTXs ที่พบอยู่บริเวณผิวหนังและขนของนกพิโทฮิวอิจะช่วยขับไล่แมลงปรสิตไม่ให้เข้ามากัดกิน และอาศัยอยู่ภายนอกร่างกาย สอดคล้องกับผลการศึกษาที่แมลงในลำดับ Phthiraptera เช่น เหาหมัด และเห็บที่จะไม่เข้าไปหลบอยู่ในขนนกที่มีสารพิษ BTXs แต่เลือกที่จะเข้าไปหลบอยู่ในขนนกที่ไม่มีสารพิษ [22]

ขณะที่แม่นกพิโทฮิวอิฟักไข่ ขนที่มีสารพิษบริเวณอกและท้องจะไปถูกับไข่และรัง ทำให้มีกลิ่นเหม็นเปรี้ยวด้วย ซึ่งผู้ล่าไม่ชอบ [6] และสารพิษนี้ยังทำให้ปรสิตภายนอกที่เพาะเลี้ยงไว้ในห้องปฏิบัติการตายเร็วขึ้น [22] และสามารถช่วยป้องกันการติดเชื้อจากแบคทีเรียได้ด้วย [5]

การศึกษาข้างต้นจะเห็นได้ว่านกพิโทฮิวอิสามารถสร้างสารพิษที่มีอันตรายร้ายแรงมากทั้งต่อระบบประสาทและหัวใจของสัตว์อื่น โดยสร้างจากด้วงมีพิษที่มันกินเข้าไป ซึ่งพฤติกรรมการสร้างสารพิษนี้ช่วยให้มันรอดพ้นจากอันตรายทั้งจากผู้ล่า และปรสิตภายนอก ทำให้สามารถเจริญเติบโตและขยายพันธุ์ได้อย่างปกติ และควรมีการศึกษาเพิ่มเติมเพื่อหาวิธีการที่จะนำสารพิษที่สร้างจากธรรมชาตินี้มาใช้ให้เกิดประโยชน์ต่อมนุษย์และสัตว์ในด้านอื่น ๆ ต่อไป



รูปที่ 1 นกพิโทฮิวอิชนิดที่มีพิษ (A) Hooded pitohui (*Pitohui dichrous*) (http://ibc.lynxeds.com/photo/hooded-pitohui-pitohui-dichrous/bird-looking-food-picnic-area) และ (B) Variable pitohui (*P. kirhocephalus*) (http://pngbirds.myspecies.info/species/pitohui-kirhocephalus)

3. รายการอ้างอิง

[1] Dumbacher, J.P., Beehler, B.M., Spande, T.F., Garraffo, H.M. and Daly, J.W., 1992, Homobatrachotoxin in the genus *Pitohui*: Chemical defense in birds?, Science 258: 799-801.

[2] Bücherl, W., 1968, Introduction, pp. ix-xii, In Bücherl, W., Buckley, E.E., Deulofeu, V. (Eds.), Venomous Animals and Their Venoms, Academic Press, New York.

[3] Dumbacher, J.P. and Pruett-Jones, S., 1996, Avian chemical defense, Curr. Ornithol. 13: 137-174.

[4] Dumbacher, J.P., Deiner, K., Thompson, L. and Fleischer, R.C., 2008, Phylogeny of the avian genus Pitohui and the evolution of toxicity in birds, Mol. Phylogenet. Evol. 49: 774-781.

[5] Jønsson, K.A., Bowie, R.C., Norman, J.A., Christidis, L. and Fjeldså, J., 2008, Polyphyletic origin of toxic Pitohui birds suggests widespread occurrence of toxicity in corvoid birds, Biol. Lett. 4: 71-74.

[6] Dumbacher, J.P., Spande, T.F. and Daly, J.W., 2000. Batrachotoxin alkaloids from passerine birds: A second toxic bird genus (*Ifrita kowaldi*) from New Guinea, Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 97: 12970-12975.

[7] Ligabue-Braun, R. and Carlini, C.R., 2015, Poisonous birds: A timely review, Toxicon 99: 102-108.

[8] Dumbacher, J.P., Menon, G.K. and Daly, J.W., 2009, Skinas a toxin storage organ in the endemic New Guinean genus *Pitohui*, The Auk 126: 520-530.

[9] Daly, J.W., Myers, C.W., Warnick, J.E. and Albuquerque, E.X., 1980, Levels of batrachotoxin and lack of sensitivity to its action in poison-dart frogs (Phyllobates). Science 208: 1383-1385.

[10] Menon, G.K. and Dumbacher, J.P., 2014, A toxin mantle as defensive barrier in a tropical bird: Evolutionary exploitation of the basic permeability barrier forming organelles, Exp. Dermatol. 23: 288-290.

[11] Daly, J.W., 1995, The chemistry of poisons in amphibian skin, Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 92: 9-13.

[12] Daly, J.W., 1998, Thirty years of discovering arthropod alkaloids in amphibian skin, J. Nat. Prod. 61: 162-172.

[13] Dumbacher, J.P., Wako, A., Derrickson, S.R., Samuelson, A., Spande, T.F. and Daly, J.W., 2004, Melyrid beetles (Choresine): A putative source for the batrachotoxin alkaloids found in poison-dart frogs and toxic passerine birds, Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 101: 15857-15860.

[14] Clark, V.C., Raxworthy, C.J., Rakotomalala, V., Sierwald, P. and Fisher, B.L., 2005, Convergent evolution of chemical defense in poison frogs and arthropod prey between Madagascar and the Neotropics, Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 102: 11617-11622.

[15] Brown, G.B., 1988, Batrachotoxin: a window on the allosteric nature of the voltage-sensitive sodium channel, Int. Rev. Neurobiol. 29: 77-116.

[16] Albuerque, E.X., Daly, J.W. and Witkop, B., 1971, Batrachotoxin: Chemistry and pharmacology, Science 172: 995-1002.

[17] Dumbacher, J.P., Menon, G.K. and Daly, J.W., 2009. Skin as a toxin storage organ in the endemic New Guinean genus *Pitohui*. The Auk 126: 520-530.

[18] Bartram, S. and Boland, W., 2001. Chemistry and ecology of toxic birds, ChemBioChem 2: 809-811.

[19] Strichartz, G., Rando, T. and Wang, G.K., 1987, An integrated view of the molecular toxinology of sodium channel gating in excitable cells, Annu. Rev. Neurosci. 10: 237-267.

[20] Poulsen, B.O., 1994, Poison in pitohui birds: Against predators or ectoparasites?, Emu 93: 128-129.

[21] Glendinning, J.I., 1993, *Pitohui*: how toxic and to whom?, Science 259: 582-583.

[22] Dumbacher, J.P., 1999, The evolution of toxicity in Pitohuis: I. Effects of homobatrachotoxin on chewing lice (Order Phthiraptera), The Auk 116: 957-963.

[23] Baker, R.R. and Parker, G.A. 1979, The evolution of bird coloration, Phil. Trans. R. Soc. Lond. B 287: 63-130.

[24] Dumbacher, J.P. and Fleischer, R.C., 2001, Phylogenetic evidence for colour-pattern convergence in toxic pitohuis: Müllerian mimicry in birds?, Proc. R. Soc. Lond. B 268: 1971-1976.

[25] Weldon, P.J. and Rappole, J.H., 1997, A survey of birds odorous or unpalatable to humans: possible indications of chemical defense, J. Chem. Ecol. 23: 2609-2633.