

DER HONIGTAU ALS REIZ- UND ENERGIEQUELLE FÜR ENTOMOPHAGE INSEKTEN

Le miellat, source de stimuli et d'énergie pour les insectes entomophages

Hubert WILBERT

*Entomologische Abteilung, Institut für Pflanzenpathologie und
Pflanzenschutz der Universität Göttingen*

SUMMARY

HONEYDEW AS A SOURCE OF STIMULI AND ENERGY FOR ENTOMOPHAGOUS INSECTS

The honeydew of phloem sucking homoptera is utilized as food by many species, especially by entomophagous insects. Differences in honeydew quality strongly influence longevity and fertility of some hymenopterous parasites as well as of the predaceous gall midge *Aphidoletes aphidimyza* (ROND.). Many adult aphid predators are guided to their oviposition sites by the occurrence of honeydew. With *A. aphidimyza*, honeydew gives an important releasing stimulus for oviposition; moreover, it proved to be attractive to the newly hatched larvae. Little drops of a saturated tryptophan solution are also attractive.

ZUSAMMENFASSUNG

Der Honigtau phloemsaugender Homopteren dient zahlreichen Insektenarten als Nahrung, von denen hier nur die entomophagen herausgegriffen werden. Bei einigen Schlupfwespen, aber auch bei der räuberischen Gallmücke *Aphidoletes aphidimyza* (ROND.), werden Lebensdauer und Fruchtbarkeit sehr stark von der Qualität des Honigtaus beeinflusst. Manche erwachsenen Blattlausräuber folgen zur Eiablage dem Duft von Honigtau. Bei *A. aphidimyza* ist er auch an der Auslösung der Eiablage beteiligt und beeinflusst außerdem die Beutesuche der jungen Larven. Tryptophan übt in gesättigter Lösung ebenfalls eine Attraktivwirkung auf die Eilarven aus.

Die phloemsaugenden Homopteren haben im Ökosystem eine wichtige Funktion : Sie transportieren Phloemsaft aus grünen Pflanzen ins Freie, wo er — wenn auch verändert — als Honigtau solchen Organismen zur Verfügung steht, die ihn in der Pflanze nicht erreichen können. ZOEBELEIN hat bereits 1956 eine umfangreiche Liste von Insektenarten aus sechs verschiedenen Ordnungen veröffentlicht, die beim Besuch von Honigtau angetroffen wurden.

In den letzten Jahren sind in dieser Hinsicht besonders die Fruchtfliegen sowie entomophage Arten untersucht worden, da beide Gruppen für den Pflanzenschutz von großer Bedeutung sind. Für manche Entomophagen ist der Honigtau eine willkommene Beikost; bei anderen sind nur die Jugendstadien entomophag, während die Adulten überwiegend von Honigtau und anderen zuckerhaltigen Substanzen leben.

Von Schlupfwespen im weiteren Sinne (*Terebrantes*) ist schon lange bekannt, daß sie als Imagines teilweise die Hämolymphe angestochener Wirte, vor allem aber zuckerhaltige Säfte wie Nektar und Honigtau aufnehmen (CLAUSEN 1940). Zahlreiche Autoren haben berichtet, daß dadurch die Lebensdauer deutlich verlängert wird. Einer der ersten war HARTLEY (1922), der mit einem Blattlausparasiten (*Aphelinus asychis* WALKER) aus der Überfamilie der Erzwespen arbeitete. Ohne Nahrung lebten die Tiere nur 3 Tage, mit Honigtau dagegen 11-12 Tage. Allerdings war die Zahl seiner Versuchstiere sehr gering.

Wir haben einen anderen Stamm dieser Art seit Jahren in Zucht. Er dient uns als Modell für verschiedenartige Untersuchungen. Dabei interessiert uns u. a. auch die Ernährung der Adulten. Wir fingen daher Honigtau auf Glasplatten auf und boten ihn unbegatteten Weibchen in Zuchtgefäßen an. Außerdem stand ihnen in einem Wattebausch jeweils Leitungswasser zur Verfügung. Mit Honigtau von *Myzus persicae* (SULZ.) lebten die Weibchen im Schnitt 34 Tage, ohne Nahrung (nur Leitungswasser) dagegen 3,7 Tage (Abb. 1). Gaben wir statt des Honigtaus einen Wattebausch mit Glucoselösung, so lebten die Tiere im Mittel 33 Tage. Es gab also keinen Unterschied zum *Myzus*-Honigtau. Das deutet darauf hin, daß vom Honigtau hauptsächlich der Zucker genutzt wird. Allerdings hat sich inzwischen gezeigt, daß verschiedene Zuckerarten das Leben von *A. asychis* unterschiedlich lange unterhalten. Glucose gehört mit Fructose, Maltose und Saccharose zu den günstigsten Zuckern.

Aber auch verschiedener Honigtau ist nicht gleichwertig. Schon ZOEBELEIN konnte Unterschiede in der Lebensdauer von Schlupfwespen bei Verfütterung von Honigtau unterschiedlicher Herkunft feststellen. In Abb 1 ist oben zum Vergleich die Wirkung des Honigtaus der Wickenlaus (*Megoura viciae* (BUCKT.)) auf *A. asychis* angegeben : Die mittlere Lebensdauer der

Weibchen betrug nur 6,7 Tage. Dieser Honigtau ist also zur Ernährung von *A. asychis* kaum geeignet (WILBERT u. LAUENSTEIN 1974).

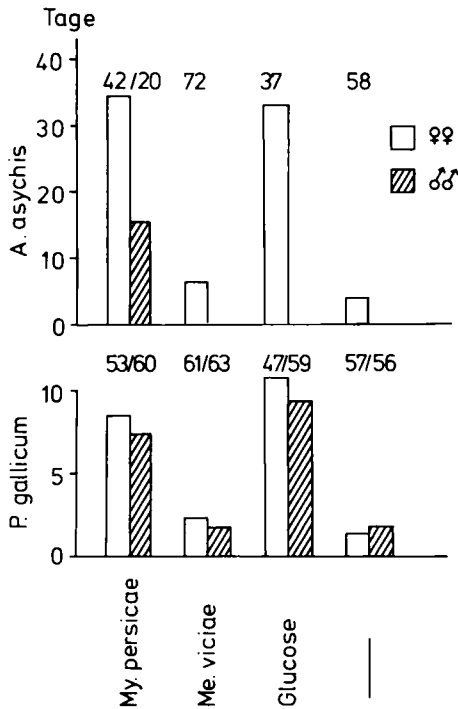


ABB. 1. — Mittlere Lebensdauer von *Aphelinus asychis* und *Praon gallicum* bei Ernährung mit Honigtau von *Myzus persicae*, mit Honigtau von *Megoura viciae*, mit Glucoselösung oder ohne Ernährung. Zahlen über den Säulen: Anzahl der Tiere.

FIG. 1. — Durée de vie moyenne d'*Aphelinus asychis* et de *Praon gallicum*, nourris au miellat de *Myzus persicae*, au miellat de *Megoura viciae*, avec une solution de glucose et sans alimentation. Les nombres au-dessus des colonnes indiquent le nombre d'insectes.

Abb. 1 zeigt unten das Ergebnis entsprechender Versuche mit einer anderen Blattlaus-Schlupfwespe, die von STARÝ (Tschechoslowakei) mit Vorbehalt als *Praon gallicum* STARÝ (Aphidiidae) bestimmt wurde. Sie gehört zur Überfamilie der Ichneumonoidea, ist also mit *A. asychis* nur wenig verwandt. Da die Lebensdauer dieser Art viel kürzer ist, wurde die Ordinate unten anders eingeteilt. Männchen und Weibchen lebten etwa gleich lange. Zwischen *Myzus*-Honigtau und Glucose gab es wieder keinen signifikanten Unterschied; beide führten zu einer wesentlichen Lebensverlängerung gegenüber Hungertieren. Mit Honigtau von *Me. viciae* dagegen war die Lebensdauer kaum verlängert. Honigtau verschiedener Blattlausarten kann also überraschend große Qualitätsunterschiede für Schlupfwespen aufweisen.

Beide Schlupfwespenarten entwickeln sich in *My. persicae*, nicht aber in *Me. viciae*. Hier scheint also ein Zusammenhang zu bestehen zwischen der Eignung der Läuse für die Larven und des Honigtaus für die Adulten. Einen solchen Zusammenhang gibt es freilich nicht generell; denn der Honigtau wird auch von Schlupfwespen genutzt, die statt Blattläusen andere Wirte befallen. *Me. viciae* hat offenbar besondere Eigenschaften: Manche räuberischen Feinde zeigen nach dem Verzehr von Wickenläusen Vergiftungserscheinungen. Die Ursachen sind unbekannt. EHRHARDT (1962) hat den Honigtau von *Me. viciae* untersucht. Aus seinen Angaben läßt sich aber keine Erklärung für die schlechte Nahrungsqualität gewinnen.

Neben Parasiten nehmen auch räuberische Insekten Honigtau auf. Von Ameisen ist das uns allen geläufig. Aber auch andere Gruppen ernähren sich so, vor allem Syrphiden, Coccinelliden und *Chrysopa*-Arten.

Wir arbeiten in Göttingen seit einigen Jahren mit einer Gallmückenart, die sich als Larve räuberisch von Blattläusen ernährt (*Aphidoletes aphidimyza* (ROND.)). Imagines von Gallmücken nehmen in der Regel keine Nahrung auf. Aber schon UYGUN (1971) konnte bei uns nachweisen, daß die Weibchen von *A. aphidimyza* auf Pflanzen mit Honigtau länger leben als auf Pflanzen ohne Honigtau. SELL (1975) bestätigte das auch für die Männchen. Er konnte die Aufnahme von Honigtau direkt beobachten und zeigte außerdem, daß etwa die Hälfte der Eier aus larvalen Reservestoffen gebildet wird, die andere Hälfte nach Aufnahme von Honigtau.

Auch für *A. aphidimyza* gibt es Unterschiede in der Honigtau-Qualität. KUO (1976/77) zog Pfirsichläuse auf Rosenkohl und Ackerbohne und fütterte mit ihrem Honigtau die Gallmücken. Es zeigte sich, daß der Honigtau von Ackerbohne minderwertig war: Die Weibchen lebten im Schnitt nur 3 Tage gegenüber 10 Tagen bei Honigtau von Rosenkohl; sie bildeten durchschnittlich nur 12 Eier gegenüber 99 bei Fütterung mit Rosenkohl-Honigtau. Hier beeinflußt also die Pflanze den Räuber über die Blattlaus. Wir wissen noch nicht, ob dieser Einfluß ernährungsphysiologisch bedingt ist oder ob die Tiere den Honigtau von Ackerbohne vielleicht kaum aufnehmen. Ein Substrat ist ja nur dann als Nahrung geeignet, wenn es auch die nötigen Schlüsselreize für die Nahrungsaufnahme abgibt.

Schlüsselreize von Honigtau sind aber auch noch in anderem Zusammenhang wichtig: Sie können Blattlausfeinde zu ihrer Beute führen. Ein solcher Effekt kommt schon dann zustande, wenn die Adulten den Honigtau nur zur Ernährung aufsuchen und anschließend in seiner Nähe Eier ablegen; die Larven haben dann größere Aussicht, Blattläuse als Beute zu finden. So etwa dürfte der Effekt auf *Chrysopa*-Arten zu deuten sein, die ihre Eier wenig gezielt ablegen, aber von Honigtau oder Lösungen von Zucker und Eiweißhy-

drolysaten angelockt werden (SCHIEFELBEIN u. CHIANG 1966, HAGEN *et al.* 1970, BEN SAAD u. BISHOP 1976a).

Andere Blattlausfeinde legen ihre Eier gezielter in die unmittelbare Nähe von Blattläusen. VOLK (1964) hat nachgewiesen, daß bei der Schwebfliege *Syrphus corollae* dafür ein Muster verschiedenartiger Reize ausschlaggebend ist, wobei eine Duftkomponente des Honigtaus eine entscheidende Rolle spielt.

Die Gallmücke *A. aphidimyza* legt ihre Eier nach AZAB *et al.* (1965) und UYGUN (1971) fast nur bei Blattläusen ab. Nach EL TITI (1972/73) und MIESNER (1975) besteht eine positive Korrelation zwischen der Besiedlungsdichte der Blattläuse auf einer Pflanze und der Anzahl der dort abgelegten Eier. MIESNER hat außerdem gezeigt, daß sich die Weibchen durch den Duft besiedelter Pflanzen leiten lassen. AKEL (im Druck) hat den Anflug auf einzelne Blätter beobachtet : Ein waagrechtes Blatt ohne Duftquelle wurde bei Dämmerung (10 lux) in vier Stunden 42mal angefliegen; alle Anflüge erfolgten von unten, wo ja in der Regel die Beute zu finden ist. War die Unterseite mit Honigtau bespritzt, so gab es unter gleichen Bedingungen 81 Anflüge, wiederum ausnahmslos zur Unterseite. Der Honigtau wirkte also attraktiv. Trug dagegen die Oberseite einen Honigtaubelag, so wurde ein Teil der Tiere zur Oberseite abgelenkt : 16 flogen dorthin und 44 zur Unterseite.

Aber nicht nur für die Anlockung der Weibchen, sondern auch zur Abgabe von Eiern scheint der Honigtau Bedeutung zu haben : AKEL konnte bei fehlendem Honigtau die Anlockung auch erreichen, indem er mit Duft angereicherte Luft an einer blattlausfreien Pflanze ausströmen ließ. Wenn er auf die Blattunterseite dann Exuvien von Blattläusen klebte, wurden Eier abgelegt. Künstliche Attrappen dagegen (kleine Glaskügelchen mit Borsten) hatten keine Wirkung. Ihnen fehlte also etwas, das die Exuvien besaßen. Gab er jedem Glaskügelchen einen kleinen Tropfen Honigtau, so war die Wirkungslücke geschlossen : Es kam wie bei den Exuvien zur Eiablage.

EL TITI (1974) hat den Honigtau von *My. persicae* analysiert und die wesentlichen Aminosäuren dann einzeln in Saccharose-Lösung den Weibchen angeboten. Die stärkste Eiablage erhielt er mit Arginin und Tyrosin. Ohne Zucker hatten die Aminosäuren keine reproduzierbare Wirkung. Dabei blieb offen, ob der Zucker als chemischer Reiz oder durch seine Klebrigkeit als physikalischer Reiz wirkt. Inzwischen hat AKEL gezeigt, daß Blüten- und Waldhonig allein im Gegensatz zum Honigtau die Eiablage nicht auslösen. Die Klebrigkeit scheint also keine Rolle zu spielen. Als Nahrung für die Weibchen sind beide Honigarten geeignet. Eiablage und Nahrungsaufnahme sind also bei *A. aphidimyza* von unterschiedlichen Auslösern abhängig.

Die Orientierung des Räubers ist mit der Eiablage noch nicht beendet. Die schlüpfenden Larven sind nur etwa 0,3 mm lang, und ihr Aktionsradius beträgt nur wenige cm. Wenn sie auf diesem kurzen Weg keine Blattlaus

finden, gehen sie zugrunde. Deshalb wurden die Kriechwege schlüpfender Larven beobachtet, denen seitlich in 3 mm Entfernung vom Ei ein Suchobjekt angeboten wurde. Die Umgebung war in vier Sektoren eingeteilt, und ausgewertet wurde, in welchem Sektor die Larve eine gedachte Kreislinie von 3 mm Radius überschritt.

Zunächst standen eine erwachsene Pfirsichlaus und ein Steinchen gleicher Größe zur Wahl (Abb. 2a). Beide waren festgeklebt. 100 schlüpfende Larven bevorzugten hochsignifikant den Sektor der Blattlaus gegenüber dem des Steichens. In Versuch 2b wurde seitlich ein Tropfen Honigtau der Schwarzen Bohnenlaus (*Aphis fabae* SCOP.) und zum optischen Ausgleich auf der anderen Seite ein Tropfen Glucoselösung angeboten. Der erhöhte Zulauf zur Seite des Honigtaus ist ebenfalls signifikant. Offenbar liegt also eine Duftorientierung vor. In Versuch 2c stammte der Honigtau vom Apfelblattsauger (*Psylla mali*), der nicht zu den Beutearten der Gallmücke gehört. Dieser Honigtau übte keinen signifikanten Einfluß aus.

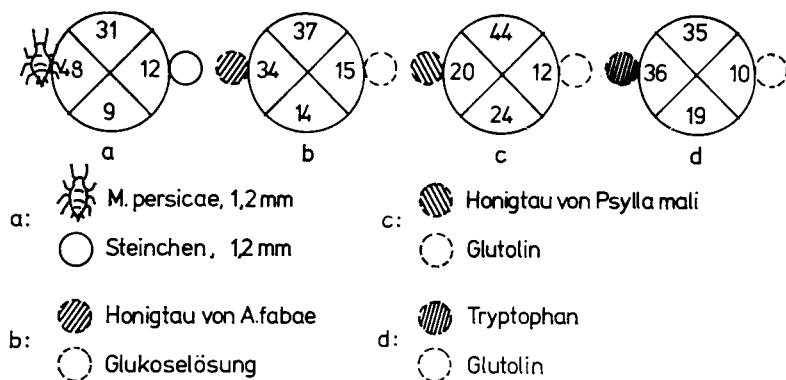


ABB. 2. — Verteilung der Kriechwege frischgeschlüpfter Larven von *Aphidoletes aphidimyza* auf vier Sektoren der Umgebung nach Schlüpfen im Zentrum (oben = Sektor in Schlupfrichtung). Jeweils 100 Larven wurden einzeln beobachtet. Angebot von Suchobjekten seitlich im Abstand von 3 mm mit duftfreier Alternative auf der Gegenseite (a und b nach WILBERT 1974).

FIG. 2. — Répartition des pistes des larves d'*Aphidoletes aphidimyza*, fraîchement écloses, en 4 secteurs autour du point d'éclosion (en haut : secteur dans la direction de l'éclosion). On a observé individuellement chacune des 100 larves et offert à une distance de 3 mm d'un côté un objet odorant, de l'autre côté un objet inodore (a et b d'après WILBERT, 1974).

In der letzten Versuchsreihe befand sich seitlich ein Tropfen einer gesättigten Tryptophanlösung. HAGEN *et al.* haben 1976 berichtet, daß Tryptophan erwachsene Flurfliegen (*Chrysopa carnea*) anlockt. Nach BEN SAAD u. BISHOP (1976b) lassen sich auch mehrere Coccinelliden-Arten sowie die Wanze *Lygus hesperus* durch Tryptophan sehr gut ködern. Wie die Abbildung zeigt, reagieren auch die Larven von *A. aphidimyza* auf diese Aminosäure, aber nur, wenn sie in gesättigter Lösung angeboten wird. Verdünnte Lösungen waren unwirk-

sam. Die Attraktivität des Honigtaus für die Eilarven dieser Gallmücke kann also wohl nicht nur auf den etwaigen Gehalt an Tryptophan zurückgeführt werden.

Tryptophan hat einen sehr geringen Dampfdruck. Die Attraktivwirkung muß also von einem Metaboliten ausgehen. Durch Oxidation entsteht der flüchtige Indol-Acetaldehyd, und VAN EMDEN u. HAGEN (1976) wiesen nach, daß davon die Flurfliegen besonders stark angelockt werden. Es ist denkbar, daß derartige Metaboliten vom Honigtau relativ stärker abgegeben werden als von reiner Tryptophanlösung. Unbekannt ist noch die Wirkung auf die erwachsenen *Aphidoletes*-Weibchen. Entsprechende Versuche sind bei uns im Gange.

Eingegangen im Mai 1977.

Reçu pour publication en mai 1977.

RÉSUMÉ

Le miellat des homoptères succeurs de phloème est utilisé comme nourriture par de nombreux insectes, dont en particulier les entomophages. Les différences de qualité du miellat ont une forte influence sur la longévité de certains hyménoptères parasites et de la cécidomyie prédatrice *Aphidoletes aphidimyza* (Rond.). De nombreux prédateurs de pucerons sont guidés vers leur lieu de ponte par l'odeur de miellat. Chez *A. aphidimyza* le miellat est un stimulus important qui déclenche la ponte; il s'est montré en outre attractif par les larves fraîchement écloses. Le tryptophane en solution saturée exerce également une action attractive.

LITERATUR

- AKEL O. — Der Einfluß von Honigtau und Blattlaus- Attrappen auf die Eiablage der Gallmücke *Aphidoletes aphidimyza* (ROND.) (im Druck).
- AZAB A. K., TAWFIK M. F. S. u. ISMAIL I. I., 1965. — Morphology and biology of the aphidophagous midge, *Phaenobremia aphidivora* Rübsaamen (Diptera, Cecidomyiidae). *Bull. Soc. ent. Egypte*, **49**, 25-45.
- BEN SAAD A. A. u. BISHOP G. W., 1976 a. — Attraction of insects to potato plants through use of artificial honeydews and aphid juice. *Entomophaga*, **21**, 49-57.
- BEN SAAD A. A. u. BISHOP G. W., 1976 b. — Effect of artificial honeydews on insect communities in potato fields. *Environmental Entomol.*, **5**, 453-457.
- CLAUSEN C. C., 1940. — *Entomophagous insects*, 688 S., New York u. London.
- EHRHARDT P., 1962. — Untersuchungen zur Stoffwechselphysiologie von *Megoura viciae* Buckt., einer phloemsaugenden Aphide. *Z. vergl. Physiol.*, **46**, 169-211.
- EL TITI A., 1972/73. — Einflüsse von Beutedichte und Morphologie der Wirtspflanze auf die Eiablage von *Aphidoletes aphidimyza* (ROND.) (Diptera : Itonididae). *Z. angew. Ent.*, **72**, 400-415.
- EL TITI A., 1974. — Zur Auslösung der Eiablage bei der aphidophagen Gallmücke *Aphidoletes aphidimyza* (Diptera : Cecidomyiidae). *Ent. exp. appl.*, **17**, 9-21.
- VAN EMDEN H. F., u. HAGEN K. S., 1976. Olfactory reactions of the green lacewing, *Chrysopa carnea*, to tryptophan and certain breakdown products. *Environmental Entomol.*, **5**, 469-473.

- HAGEN K. S., SAWALL E. F. u. TASSAN R. L., 1970. — The use of food sprays to increase effectiveness of entomophagous insects. *Tall Timbers Conf. Ecol. Anim. Contr. by Habitat Management*, 59-81.
- HAGEN K. S., GREANY P., SAWALL E. F. u. TASSAN R. L., 1976. — Tryptophan in artificial honeydews as a source of an attractant for adult *Chrysopa carnea*. *Environmental Entomol.*, **5**, 458-468.
- HARTLEY E. A., 1922. — Some bionomics of *Aphelinus semiflavus* (HOWARD). *Ohio J. Sci.*, **22**, 209-236.
- KUO H.-L., 1976/77. — Auswirkungen zweier Wirtspflanzen von *Myzus persicae* (SULZ.) auf den räuberischen Blattlausfeind *Aphidoletes aphidimyza* (ROND.) (Diptera : Cecidomyiidae). *Z. angew. Ent.*, **82**, 229-233.
- MIESNER H., 1975. — Einfluß unterschiedlicher Beuteverteilung auf den Sucherfolg von *Aphidoletes aphidimyza* (ROND.) (Diptera : Cecidomyiidae). Landw. Diss. Göttingen.
- SCHIEFELBEIN J. W. u. CHIANG H. C., 1966. — Effects of spray of sucrose solution in a corn field on the populations of predatory insects and their prey. *Entomophaga*, **11**, 333-339.
- SELL P., 1975. — Nebenwirkungen einiger Pestizide auf *Aphidoletes aphidimyza* (ROND.) (Diptera : Cecidomyiidae) unter besonderer Berücksichtigung von Fraßleistung und Fruchtbarkeit. Landw. Diss. Göttingen.
- UYGUN N., 1971. — Der Einfluß der Nahrungsmenge auf Fruchtbarkeit und Lebensdauer von *Aphidoletes aphidimyza* (ROND.). *Z. angew. Ent.*, **69**, 234-258.
- VOLK S., 1964. — Untersuchungen zur Eiablage von *Syrphus corollae* FABR. (Diptera, Syrphidae). *Z. angew. Ent.*, **54**, 365-386.
- WILBERT H., 1974. — Die Wahrnehmung von Beute durch die Eilarven von *Aphidoletes aphidimyza* (Cecidomyiidae). *Entomophaga* **69**, 173-181, 1974.
- WILBERT H. u. LAUENSTEIN G., 1974. — Die Eignung von *Megoura viciae* (BUCKT.) (Aphid.) für Larven und erwachsene Weibchen von *Aphelinus asychis* WALKER (Aphelin.). *Öcologia* (Berl.), **16**, 311-322.
- ZOEBELEIN G., 1956. Der Honigtau als Nahrung der Insekten. I. *Z. angew. Ent.* **38**, 369-416.
-