TECHNISCHE UNIVERSITÄT MÜNCHEN

Lehrstuhl für Tierökologie

Waldameisen-Lachniden-Trophobiose und Qualität des Honigtaus von Fichtenrindenläusen (Sternorrhyncha, Lachnidae)

Sonja Weber

Vollständiger Abdruck der von der Fakultät Wissenschaftszentrum Weihenstephan für Ernährung, Landnutzung und Umwelt der Technischen Universität München zur Erlangung des akademischen Grades eines Doktors der Naturwissenschaften genehmigten Dissertation.

Vorsitzender:	**Univ. Prof. Dr. A. Fischer**
Prüfer der Dissertation:	**1. Univ. Prof. Dr. R. Schopf (i.R.)**
	2. Univ. Prof. Dr. W. W. Weisser
	3. Priv.-Doz. Dr. St. Scheurer (Freie Universität Berlin)

Die Dissertation wurde am 22.10.2012 bei der Technischen Universität München eingereicht und durch die Fakultät Wissenschaftszentrum Weihenstephan für Ernährung, Landnutzung und Umwelt am 27.03.2013 angenommen.

In memoriam

an meinen Vater

DANKSAGUNG

Mein ganz besonderer Dank gilt Herrn Prof. Dr. Reinhard Schopf für die geduldige Betreuung und die grosse Hilfsbereitschaft bei der Bearbeitung des Themas. Die ausführlichen Diskussionen und das Interesse an meiner Arbeit, die wertvollen Anregungen zu Änderungen und Verbesserungen haben wesentlich zum Gelingen der Dissertation beigetragen.

Herrn Privatdozent Dr. Stephan Scheurer gilt mein ganz grosser Dank für die fachliche Beratung sowie für die wertvollen Anregungen und die Diskussionen zur Arbeitsthematik. Die fachlichen Tipps waren insbesonders bei der Durchführung der Freilandarbeiten sehr hilfreich.

Weiters bedanke ich mich sehr herzlich bei Herrn Dr. Axel Gruppe für die grosse Hilfsbereitschaft bei der Errichtung der Versuchsstandorte im Freiland und für die wertvollen Tipps und Diskussionsbeiträge insbesonders zur Methodik der Arbeit.

Fr. Elisabeth Sturm danke ich für die Unterstützung bei den Laborarbeiten.

Herrn Prof. Dr. Klaus H. Hoffmann (Lehrstuhl für Tierökologie I der Universität Bayreuth) gilt mein besonderer Dank für die Bereitstellung der HPLC-Anlage, um die Zucker- und Aminosäurenanalyse des Honigtaus durchführen zu können. Herrn Prof. Dr. Joseph Woodring danke ich ganz besonders und sehr herzlich für die Einweisung in die HPLC-Technik, die Hilfe bei technischen Problemen und das Interesse an meiner Arbeit. Herrn Dr. Robert Wiedemann danke ich auch sehr herzlich für seine Hilfs-bereitschaft bei der Einarbeitung an der HPLC-Anlage.

Für die gute Zusammenarbeit möchte ich mich auch beim Forstamt Freising sehr herzlich bedanken. Dem ortsansässigen Ameisenheger, Herrn Josef Stadler, danke ich für seine Hilfsbereitschaft bei der Suche geeigneter Waldameisenneststandorte.

Allen Freunden und Bekannten, die mir während meiner Promotion zur Seite standen, möchte ich auch sehr herzlich danken. Insbesonders seien hier Johann Seidl, Anton Kratzer, Hermann Lachmair und Heinz Wögerbauer namentlich erwähnt. Der größte Dank gilt aber meinen Eltern.

Meinem während der Promotionsphase verstorbenen Vater möchte ich diese Arbeit ganz besonders und aus tiefstem Herzen widmen.

INHALTSVERZEICHNIS

TABELLENVERZEICHNIS

ABBILDUNGSVERZEICHNIS

ABKÜRZUNGSVERZEICHNIS

1. EINLEITUNG……1

2. BIOLOGIE UND ÖKOLOGIE DER UNTERSUCHTEN ARTEN……6

2.1. Wirtspflanze *Picea abies*……6

2.2. Biologie und Ökologie der Fichtenlachniden und –lecanien……...6

2.2.1. *Cinara piceicola*……6

2.2.2. *Cinara pruinosa*……..7

2.2.3. *Cinara pilicornis*…….....9

2.2.4. *Cinara costata*……...10

2.2.5. *Physokermes piceae*……..11

2.3. Biologie und Ökologie der Waldameise *Formica polyctena*……...11

3. MATERIAL UND METHODEN……18

3.1. Versuchsdesign……..18

3.1.1. Standort……18

3.1.2. Lachnidenbesiedlung……19

3.2. Freilandexperimente……..22

3.2.1. Phänologische Erhebungen des Fichtenlachnidenbestandes und des Ameisenbesuches……22

3.2.2. Besiedlungsdynamik der Lachniden innerhalb eines Wirtsbaumes……23

3.2.3. Ameisenabschirmungsexperiment……24

3.2.4. Honigtaugewinnung……..26

3.2.5. Phloemsaftgewinnung an der Fichte……27

3.3. Aufbereitung und Analytik der Proben mittels HPLC……..28

3.3.1. Zuckeranalytik……..28

3.3.2. Aminosäurenanalytik……31

3.4. Auswertung und Statistik……..34

3.4.1. Phänologische Erhebungen……...34

3.4.1.1. Intraspezifischer, saisonaler und interspezifischer Vergleich der Individuenzahlen pro Kolonie und des Ameisenbesuches……34

3.4.1.2. Jahresspezifischer Vergleich der Individuenzahlen pro Kolonie und des Ameisenbesuches…….....34

3.4.1.3. Ermittlung der Parameter der Besiedlungsdynamik innerhalb eines Wirtsbaumes.....35

3.4.1.4. Zusammenhang zwischen Ameisenbesuch und Lauskoloniegröße……35

3.4.1.5. Einfluss des Ameisenbesuches auf die Koloniegröße und die Besiedlungsdynamik innerhalb eines Wirsbaumes……....35

3.4.2. Einflussvariablen der Honigtauqualität……35

3.4.2.1. Artspezifische Unterschiede……...35

3.4.2.2. Tageszeitliche Unterschiede……36

3.4.2.3. Morphenspezifische Unterschiede……...36

3.4.2.4. Saugortspezifische Unterschiede……37

3.4.2.5. Einfluss des Ameisenbelaufes……37

3.4.2.6. Jahresspezifische Unterschiede……...37

3.4.3. Aminosäurenanalyse des Fichtenphloemsaftes und Vergleich der Aminosäurenkonzentrationen von Phloemsaft und Honigtau……..37

4. ERGEBNISSE……..38

4.1. Phänologie der Fichtenlachniden in den Jahren 2003 bis 2005……38

4.1.1. Lauskoloniegröße (Individuenzahl pro Lauskolonie)……...39

4.1.1.1. Häufigkeiten bestimmter Grössenklassen von Lauskolonien……..39

4.1.1.2. Intraspezifischer saisonaler Vergleich der Lauskoloniegröße……41

4.1.1.3. Interspezifischer Vergleich der Lauskoloniegröße.....45

4.1.1.4. Jahresspezifischer Vergleich der Lauskoloniegröße……..47

4.1.2. Ameisenbesuch an verschiedenen Fichtenlachniden……49

4.1.2.1. Intraspezifischer saisonaler Vergleich des Ameisenbesuches…….49

4.1.2.2. Interspezifischer Vergleich des Ameisenbesuches……53

4.1.2.3. Jahresspezifischer Vergleich des Ameisenbesuches……..55

4.1.3. Besiedlungsdynamik der Fichtenlachniden innerhalb eines Wirtsbaumes……...57

4.1.3.1. Saisonale Veränderung der Lauskoloniezahl und der Lauskoloniegröße
innerhalb eines Wirtsbaumes…….57

4.1.3.2. Saisonale Dynamik in der Besiedlung bestimmter Saugorte
innerhalb einzelner Wirtsbäume……..63

4.1.4. Einfluss des Ameisenbesuches auf die Abundanzen der Lachniden……70

4.2. Analyse des Honigtaus……...75

4.2.1. Einfluss der Lausspecies auf die Qualtität des Honigtaus……75

4.2.1.1. Lösliche Kohlenhydrate und Aminosäuren des Honigtaus von Cinara spec.
aus der 3. Maidekade…….76

4.2.1.1.1. Lösliche Kohlenhydrate……76

4.2.1.1.2. Aminosäuren……..81

4.2.1.1.3. Korrelation zwischen der Gesamtzucker- und Gesamtaminosäurenkonzentration.....83

4.2.1.2. Lösliche Kohlenhydrate und Aminosäuren des Honigtaus der V2-Morphe
von *Cinara* spec. aus der 2. Junidekade……...86

4.2.1.2.1. Lösliche Kohlenhydrate……86

4.2.1.2.2. Aminosäuren……..92

4.2.1.2.3. Korrelation zwischen der Gesamtzucker- und Gesamtaminosäurenkonzentration.....96

4.2.1.3. Zucker und Aminosäuren des Honigtaus der V1-Morphe von *C. piceicola*
und *C. pruinosa* im Vergleich zu *Physokermes piceae*……..98

4.2.1.3.1. Lösliche Kohlenhydrate……98

4.2.1.3.2. Aminosäuren……100

4.2.2. Einfluss der Tageszeit und der Kolonie auf die Qualität des Honigtaus……102

4.2.2.1. Variabilität der Zuckerkonzentrationen des Honigtaus von *C. piceicola*, *C. pruinosa*
und *C. pilicornis* in Abhängigkeit der Tageszeit und Kolonie……..102

4.2.2.2. Variabilität der Aminosäurenkonzentrationen des Honigtaus von *C. piceicola*, *C. pruinosa* und *C. pilicornis* in Abhängigkeit der Tageszeit und Kolonie……..107

4.2.3. Einfluss der Morphe auf die Qualität des Honigtaus……..111

4.2.3.1. Zucker des Honigtaus verschiedener Morphen von *C. piceicola* und *C. pruinosa*……..111

4.2.3.1.1. *C. piceicola*……..112

4.2.3.1.2. *C. pruinosa*……..114

4.2.3.1.3. Korrelationen der Zuckerkonzentrationen des Honigtaus der verschiedenen Morphen von *C. piceicola* und *C. pruinosa*……116

4.2.3.2. Aminosäuren des Honigtaus verschiedener Morphen von *C. piceicola* und *C. pruinosa*……121

4.2.3.2.1. *C. piceicola*……..121

4.2.3.2.2. *C. pruinosa*……..125

4.2.3.2.3. Korrelationen der Aminosäurenkonzentrationen des Honigtaus der verschiedenen Morphen von *C. piceicola* und *C. pruinosa*……128

4.2.3.3. Korrelation zwischen der Gesamtzucker- und Gesamtaminosäurenkonzentration……..131

4.2.4. Einfluss des Saugortes auf die Qualität des Honigtaus……...133

4.2.5. Einfluss des Ameisenbesuches auf die Qualität des Honigtaus……..136

4.2.5.1. Zucker des Honigtaus von *C. piceicola*, *C. pruinosa* und *C. pilicornis* auf Fichten „Mit“ und „Ohne“ Ameisenbesuch……..……...136

4.2.5.2. Aminosäuren des Honigtaus von *C. piceicola*, *C. pruinosa* und *C. pilicornis* auf Fichten „Mit“ und „Ohne“ Ameisenbesuch……..149

4.2.5.3. Korrelation zwischen der Gesamtzucker- und Gesamtaminosäurenkonzentration des Honigtaus von *Cinara*-Kolonien „Mit“ und „Ohne“ Ameisenbesuch……..158

4.2.6. Jahresspezifischer Vergleich der Honigtauqualität für *C. piceicola* und *C. pruinosa*……162

4.2.6.1. Jahresspezifischer Vergleich der Zucker des Honigtaus für *C. piceicola* und *C. pruinosa*……..162

4.2.6.1.1. Zuckerkonzentrationen des Honigtaus von *C. piceicola* und *C. pruinosa* auf dem Wirtsbaum N1B8……...163

4.2.6.1.2. Zuckerkonzentrationen des Honigtaus von *C. piceicola* auf dem Wirtsbaum N1B10……166

4.2.6.2. Jahresspezifischer Vergleich der Aminosäuren des Honigtaus für *C. piceicola* und *C. pruinosa*……...168

4.2.6.2.1. Aminosäuren des Honigtaus von *C. piceicola* auf dem Wirtsbaum N1B8……..168

4.2.6.2.2. Aminosäuren des Honigtaus von *C. piceicola* auf dem Wirtsbaum N1B10……170

4.3. Vergleich der Aminosäurenzusammensetzungen von Fichtenphloemsaft und Honigtau……..172

5. DISKUSSION

5.1. Phloemsaft……174

5.2. Phloemsauger als Nahrungsspezialisten……176

5.3. Vom Phloemsaft zum Honigtau……..178

5.3.1. Artspezifische Unterschiede in der Qualität des Honigtaus……...184

5.3.2. Saisonale Unterschiede in der Qualität des Honigtaus……...186

5.4. Jahreszeitliche Aspekte zur Phänologie der Lachniden……...188

5.4.1. Saisonale Veränderungen der Abundanzen der Lachnidenkolonien……..188

5.4.2. Saisonale Veränderungen der Abundanzen und Saugorte in Abhängigkeit der *Cinara*-Species……..189

5.5. Interaktionen der Honigtauerzeuger mit den Ameisen……192

5.5.1. Einfluss des Ameisenbesuches auf die Phänologie und das Verhalten koexistierender Fichtenrindenläuse (*Cinara* spec.)……...194

5.5.2. Einfluss des Ameisenbesuches auf die Qualität des Honigtaus koexistierender Fichtenrindenläuse (*Cinara* spec.)……...198

5.6. Ökosystemare Aspekte zur Waldameisen-Lachniden-Trophobiose……...200

6. ZUSAMMENFASSUNG……...205

7. SUMMARY……...208

8. LITERATUR……..211

9. ANHANG……226

TABELLARISCHER LEBENSLAUF

TABELLENVERZEICHNIS – 1

Kapitel	Tabellen	Seite
Kap.3 MATERIAL UND METHODEN	**Tab.1:** Übersicht zu den von Lachniden besiedelten Fichten in den drei Untersuchungsjahren.	20
	Tab.2: Übersicht zu den in den einzelnen Monatsdekaden erfolgten Datenaufnahmen der 3 Untersuchungjahre.	22
	Tab.3: Übersicht zu den in den einzelnen Monatsdekaden untersuchten Versuchsbäumen für….	23
	Tab.4: Klassifikation des Saugortes nach dem Alter des Saugortes.	23
	Tab.5: Klassifikation des Saugortes nach räumlichen Ebenen entlang der Längsachse des Baumes.	23
	Tab.6: Übersicht zu den in den einzelnen Monatsdekaden untersuchten, abgeschirmten Versuchsbäumen für 2004 und 2005.	25
	Tab.7: Verwendete Zuckerstandards in der Reihenfolge der Detektion.	30
	Tab.8: Verwendete Aminosäuren der Standards in der Reihenfolge der Retentionszeiten.	33
	Tab.9: Trennbedingungen für die Analyse von löslichen Kohlenhydraten und Aminosäuren.	33
Kap. 4 ERGEBNISSE	**Tab.10:** Gesamtzahl der für die Berechnungen der Individuenzahlen pro Kolonie und des Ameisenbesuches zur Verfügung stehenden Lauskolonien der verschiedenen *Cinara*-Arten	38
	Tab.11 a-b: Prozentuale Häufigkeiten der 5 Koloniegrößen-Klassen bei *C. piceicola* bezüglich der einzelnen Monatsdekaden von 2004 (**Tab.11a**) bzw. von 2005 (**Tab. 11b**).	39
	Tab.12 a-b: Prozentuale Häufigkeiten der 5 Koloniegrößen-Klassen bei *C. pruinosa* bezüglich der einzelnen Monatsdekaden von 2004 (**Tab.12a**) bzw. von 2005 (**Tab. 12b**).	40
	Tab.13: Prozentuale Häufigkeiten der 5 Koloniegrößen-Klassen bei *C. pilicornis* bezüglich der einzelnen Monatsdekaden von 2005.	40
	Tab.14: Lauskoloniezahl pro Baum für die Dekaden des Jahres 2004	58
	Tab.15: Lauskoloniezahl pro Baum für die Dekaden des Jahres 2005	58
	Tab.16 a-b: Mittlere Koloniegrößen in verschiedenen, von *C. piceicola* innerhalb eines Wirtsbaumes besiedelten Ebenen für die einzelnen Monatsdekaden von 2004 (Tab.16a) bzw. von 2005 (Tab.16b).	68/69
	Tab.17 a-b: Mittlere Koloniegrößen in verschiedenen, von *C. pruinosa* innerhalb eines Wirtsbaumes besiedelten Ebenen für die einzelnen Monatsdekaden von 2004 (Tab.17a) bzw. von 2005 (Tab.17b).	69
	Tab.18: Gesamtzahlen der für die Berechnungen der mittleren Koloniegrößen zur Verfügung stehenden Kolonien mit und ohne Ameisenabschirmung bezüglich der einzelnen Monatsdekaden für *C. piceicola*, *C. pruinosa* und *C. pilicornis*	70
	Tab.19: Übersicht über die beprobten Lauskolonien	75
	Tab.20: Honigtauprobenzahlen (N) für die Berechnungen der Unterschiede der Zucker- und Amino-säurenkonzentrationen verschiedener *Cinara*-Arten sowie *Physokermes piceae*.	76
	Tab.21: Angaben zu den Kolonien der V1-Morphe von *C. piceicola*, *C. pruinosa* und *C. pilicornis*	102
	Tab.22: Einfluss von Kolonie und Tageszeit auf die Gesamtzuckerkonzentration des Honigtaus von *C. piceicola*.	104
	Tab.23: Einfluss von Kolonie und Tageszeit auf die Gesamtzuckerkonzentration des Honigtaus von *C. pruinosa*.	105
	Tab.24: Einfluss von Kolonie und Tageszeit auf die Gesamtzuckerkonzentration des Honigtaus von *C. pilicornis*.	106

TABELLENVERZEICHNIS – 2

Kapitel		Tabellen	Seite
Kap. 4	ERGEBNISSE	**Tab.25:** Einfluss von Kolonie und Tageszeit auf die Gesamtaminosäurenkonzentration des Honigtaus von *C. piceicola*.	108
		Tab.26: Einfluss von Kolonie und Tageszeit auf die Gesamtaminosäurenkonzentration des Honigtaus von *C. pruinosa*.	109
		Tab.27: Einfluss von Kolonie und Tageszeit auf die Gesamtaminosäurenkonzentration des Honigtaus von *C. pilicornis*.	110
		Tab.28: Honigtauprobenzahlen (N) für die statistischen Berechnungen der Zucker- und Aminosäurenkonzentrationsunterschiede des Honigtaus verschiedener Morphen für *C. piceicola* und *C. pruinosa.*	111
		Tab.29: Honigtauprobenzahlen für die Ermittlung von Honigtauqualitätsunterschieden ast- und wurzelsaugender *C. pruinosa.*	134
		Tab.30: Zuckerkonzentrationen des Honigtaus von wurzel- und astsaugenden, oviparen *C. pruinosa* vom Herbst 2005 (23.09., 09.10.)	135
		Tab.31: Aminosäurenkonzentrationen des Honigtaus von wurzel- und astsaugenden, oviparen *C. pruinosa* vom Herbst 2005.	135
		Tab.32: Aminosäurenkonzentrationen des Honigtaus von wurzel- und astsaugenden, oviparen *C. pruinosa* vom Juli 2005.	135
		Tab.33: Honigtauprobenzahlen für die Ermittlung von Honigtauqualitätsunterschieden bei Lauskolonien „Mit“ und „Ohne“ Ameisenbesuch für *C. piceicola*, *C. pruinosa* und *C. pilicornis.*	136
		Tab.34: Honigtauprobenzahlen für die Ermittlung von jahresspezifischen Honigtauqualitätsunterschieden für *C. piceicola* und *C. pruinosa* von den Wirtsbäumen N1B8 und N1B10.	162

ABBILDUNGSVERZEICHNIS – 1

Kapitel	Abbildungen	Seite
Kap.2 BIOLOGIE UND ÖKOLOGIE DER ARTEN	**Abb.1 – Abb.4:** *C. piceicola* .	13
	Abb.5: *C. pruinosa* (Kolonie aus 2 Fundatrices….)	14
	Abb.6: Mischkolonie aus Fundatrices von *C. pruinosa* und 9 adulten Fundatrices von *C. piceicola* vom 25.05.05.	14
	Abb.7: Mischkolonie aus *C. pilicornis* und einigen *C. pruinosa* im Vorjahrestrieb. (Kolonie mit Ameisenabschirmung…).	14
	Abb.8: Mischkolonie aus *C. pilicornis* und einigen *C. pruinosa* im Vorjahrestrieb. (Unter Ameisenabschirmung…..).	14
	Abb.9: *C. pruinosa* an oberflächlich gelegener Wurzel (Unterschiedlich alte, überwiegend alate Larven….).	15
	Abb.10: Freigelegte Wurzellauskolonie von *C. pruinosa* (Unterschiedlich alte, überwiegend alate Larven…..).	15
	Abb. 11: Riesenkolonie aus *C. pilicornis* in Vergesellschaftung mit *C. pruinosa* auf Vorjahrestrieben…..	15
	Abb. 12: *C. pilicornis*. (Einzelne Fundatrices am Vorjahrestrieb mit Ameisenbesuch….).	15
	Abb.13: Grüne Variante von *C. pilicornis*. (Mit Ameisenbesuch. Fundatrix sitzt an der Triebspitze….).	16
	Abb.14: Rote Variante von *C. pilicornis*. (Kolonie mit Ameisenbesuch, bestehend aus einer Fundatrix…..).	16
	Abb. 15: Mischkolonie aus roter und grüner Variante von *C. pilicornis*. (Kolonie an Triebspitze. Rote und grüne….).	16
	Abb.16: *C. pilicornis*. (Rote Variante. Kolonie aus geflügelten und ungeflügelten Tieren der….).	16
	Abb.17: *C. pilicornis*. (Alate der V2-Generation an der Maitriebspitze kurz vorm Ausbreitungsflug….).	17
	Abb. 18: *C. costata* (Kolonie aus 4 an einem Vorjahrestrieb sitzenden Fundatrices und einer….).	17
	Abb.19: *C. costata* (Kolonie aus 2 an der Spitze des Vorjahrestriebes sitzenden Fundatrices und….).	17
	Abb.20: *Physokermes piceae* (3 Brutblasen mit Wachsausscheidung an Quirl zwischen Vorjahrestrieb….).	17
Kap. 3 MATERIAL UND METHODEN	**Abb.21:** Neststandortskizze.	18
	Abb.22: Neststandort 1 – zwei Versuchsbäume für die Honigtaugewinnung und Schutzhülle aus Flies…..	21
	Abb.23: Neststandort 2 – Spitzkegeliges Hügelnest von F. polyctena mit deutlichem Erdauswurfring.	21
	Abb.24: Zwei Versuchsbäume für die Honigtaugewinnung mit Schutzhüllen aus Gartenflies für die Ansiedlung von *C. pilicornis* an Mai- und Vorjahrestrieben.	21
	Abb.25: Schutzhülle aus Flies für die Ansiedlung von *C. pilicornis* – Sichtbar sind eine Fundatrix und …..	21
	Abb.26: Bezeichnung der Saugorte innerhalb einer Fichte.	24
	Abb.27: Ameisenleimring an der Stammbasis einer Fichte.	25
	Abb.28: Schutzhülle aus Gartenflies im Bereich angesiedelter Kolonien von *C. pilicornis* und unter Lauskolonien befestigte Petrischalen für die Honigtaugewinnung.	27
	Abb.29: Vorrichtung für die Phloemsaftgewinnung, bestehend aus einem auf einem Fotostativ befestigten Binokular.	28
	Abb.30: HPLC-Chromatogramm eines typischen Zucker-Standardgemisches aus 8 verschiedenen Zuckerstandards nach der Trennung auf einer Exosil-Säule.	29
	Abb.31: HPLC-Chromatogramm eines typischen Zucker-Standardgemisches aus 8 verschiedenen Zuckerstandards nach der Trennung auf einer Reprosil-Säule.	29
	Abb.32: HPLC-Chromatogramm der Zucker einer Honigtauprobe von *C. pruinosa* vom 01.06.05 nach der Trennung auf einer Reprosil-Säule.	30
	Abb.33: HPLC-Chromatogramm der Zucker einer Honigtauprobe von *C. pilicornis* vom 01.06.05 nach der Trennung auf einer Reprosil-Säule.	30
	Abb.34: HPLC-Chromatogramm eines Aminosäuren-Standardgemisches aus 20 verschiedenen Aminosäuren.	31
	Abb.35: HPLC-Aminosäuren-Chromatogramm einer Honigtauprobe von *C. piceicola* vom 15.05.05.	32
	Abb.36: HPLC- Aminosäuren-Chromatogramm einer Honigtauprobe von *C. pruinosa* vom 15.05.05.	32

ABBILDUNGSVERZEICHNIS – 2

Kapitel	Abbildungen	Seite
Kap. 4 ERGEBNISSE	**Abb.37 a – c:** Saisonale Veränderung der Individuenzahl pro Kolonie für *C. piceicola* in den Jahren 2003 (a), 2004 (b) und 2005 (c).	42
	Abb.38 a – c: Saisonale Veränderung der Individuenzahl pro Kolonie für *C. pruinosa* in den Jahren 2003 (a), 2004 (b) und 2005 (c).	43
	Abb.39 a – c: Saisonale Veränderung der Individuenzahl pro Kolonie für *C. pilicornis* in den Jahren 2003 (a) und 2005 (b).	44
	Abb.40 a – c: Interspezifischer Vergleich der Individuenzahlen pro Kolonie für 2003 (a), 2004 (b) und 2005 (c).	46
	Abb.41 a – b: Jahresspezifischer Vergleich der Individuenzahlen pro Kolonie für *C. piceicola* (a) und *C. pruinosa* (b).	48
	Abb.42 a – c: Saisonale Veränderung des Ameisenbesuches an *C. piceicola* für 2003 (a), 2004 (b) und 2005 (c).	50
	Abb.43 a – c: Saisonale Veränderung des Ameisenbesuches an *C. pruinosa* für 2003 (a), 2004 (b) und 2005 (c).	51
	Abb.44 a – c: Saisonale Veränderung des Ameisenbesuches an *C. pilicornis* für 2003 (a) und 2005 (b).	52
	Abb.45 a – c: Interspezifischer Vergleich des Ameisenbesuches für 2003 (a), 2004 (b) und 2005 (c).	54
	Abb.46 a – b: Jahresspezifischer Vergleich des Ameisenbesuches an *C. piceicola* (a) und *C. pruinosa* (b).	56
	Abb.47 a – d: Saisonale Veränderung der Individuenzahl pro Kolonie von *C. piceicola* innerhalb einzelner Wirtsbäume für die Jahre 2004 und 2005: (a) N1B2, (b) N1B4, (c) N1B5 und (d) N1B12.	60/61
	Abb.48 a – d: Saisonale Veränderung der Individuenzahl pro Kolonie von *C. pruinosa* innerhalb einzelner Wirtsbäume für die Jahre 2004 und 2005: (a) N1B2, (b) N1B4, (c) N1B5 und (d) N1B12.	61/62
	Abb.49 a – b: Häufigkeiten der von *C. piceicola* 2004 genutzten Saugorte. Klassifikation nach der räumlichene Ebene innerhalb der Längsachse des Wirtsbaumes (a) und nach dem Alter des Saugortes (b).	66
	Abb.50 a – b: Häufigkeiten der von *C. piceicola* 2005 genutzten Saugorte. Klassifikation nach der räumlichene Ebene innerhalb der Längsachse des Wirtsbaumes (a) und nach dem Alter des Saugortes (b).	66
	Abb.51 a – b: Häufigkeiten der von *C. pruinosa* 2004 genutzten Saugorte. Klassifikation nach der räumlichene Ebene innerhalb der Längsachse des Wirtsbaumes (a) und nach dem Alter des Saugortes (b).	67
	Abb.52 a – b: Häufigkeiten der von *C. pruinosa* 2005 genutzten Saugorte. Klassifikation nach der räumlichene Ebene innerhalb der Längsachse des Wirtsbaumes (a) und nach dem Alter des Saugortes (b).	67
	Abb.53 a – b: Häufigkeiten der von *C. pilicornis* 2005 genutzten Saugorte. Klassifikation nach der räumlichene Ebene innerhalb der Längsachse des Wirtsbaumes (a) und nach dem Alter des Saugortes (b).	68
	Abb.54 a – b: Veränderung der Individuenzahl pro Kolonie von *C. piceicola* in Abhängigkeit des Ameisenbesuches für 2004 (a) und 2005 (b).	72
	Abb.55 a – b: Veränderung der Individuenzahl pro Kolonie von *C. pruinosa* in Abhängigkeit des Ameisenbesuches für 2004 (a) und 2005 (b).	73
	Abb.56: Veränderung der Individuenzahl pro Kolonie von *C. pilicornis* in Abhängigkeit des Ameisenbesuches für 2005.	74
	Abb.57 a – c: Gesamtzuckerkonzentrationen (a), Einzelzuckerkonzentrationen (b) und prozentuale Anteile der einzelnen Zucker (c) des Honigtaus der V1-Morphe von *C. piceicola*, *C. pruinosa* und *C. pilicornis*.	78
	Abb.58 a – c: Spearman-Korrelation zwischen der Saccharose- und Melezitosekonzentration des Honigtaus der V1-Morphe von *C. piceicola* (a), *C. pruinosa* (b) und *C. pilicornis* (c).	79
	Abb.59 a – c: Spearman-Korrelation zwischen der Glucose- und Melezitosekonzentration des Honigtaus der V1-Morphe von *C. piceicola* (a), *C. pruinosa* (b) und *C. pilicornis* (c).	80
	Abb.60 a – c: Gesamtaminosäurenkonzentrationen (a), Einzelaminosäurenkonzentrationen (b) und prozentuale Anteile der einzelnen Aminosäuren (c) des Honigtaus der V1-Morphe von *C. piceicola*, *C. pruinosa* und *C. pilicornis*.	82
	Abb.61 a – c: Spearman-Korrelation zwischen der Summe der Konzentrationen der essentiellen Aminosäuren und der Konzentrationssumme der nicht essentiellen Aminosäuren Glutamin und Glutamat bezüglich der V1-Morphe von *C. piceicola* (a), *C. pruinosa* (b) und *C. pilicornis* (c).	83
	Abb.62 a – c: Spearman-Korrelation zwischen der Gesamtzucker- und Gesamtaminosäurenkonzentration des Honigtaus der V1-Morphe von *C. piceicola* (a), *C. pruinosa* (b) und *C. pilicornis* (c).	85
	Abb.63 a – c: Gesamtzuckerkonzentrationen (a), Einzelzuckerkonzentrationen (b) und prozentuale Anteile der einzelnen Zucker (c) des Honigtaus der V2-Morphe von *C. piceicola*, *C. pruinosa* ,*C. pilicornis* und *C. costata*.	87
	Abb.64 a – d: Spearman-Korrelation zwischen der Gesamtzucker- und Melezitosekonzentration des Honigtaus der V2-Morphe von *C. piceicola* (a), *C. pruinosa* (b), *C. pilicornis* (c) und *C. costata* (d).	88

ABBILDUNGSVERZEICHNIS – 3

Kapitel	Abbildungen	Seite
KAP. 4 ERGEBNISSE	**Abb.65 a – d:** Spearman-Korrelation zwischen der Saccharose- und Melezitosekonzentration des Honigtaus der V2-Morphe von *C. piceicola* (a), *C. pruinosa* (b), *C. pilicornis* (c) und *C. costata* (d).	89
	Abb.66 a – d: Spearman-Korrelation zwischen der Fructose- und Melezitosekonzentration des Honigtaus der V2-Morphe von *C. piceicola* (a), *C. pruinosa* (b), *C. pilicornis* (c) und *C. costata* (d).	90
	Abb.67 a – d: Spearman-Korrelation zwischen der Fructose- und Erlosekonzentration des Honigtaus der V2-Morphe von *C. piceicola* (a), *C. pruinosa* (b), *C. pilicornis* (c) und *C. costata* (d).	91
	Abb.68 a – c: Gesamtaminosäurenkonzentrationen (a), Einzelaminosäurenkonzentrationen (b) und prozentuale Anteile der einzelnen Aminosäuren (c) des Honigtaus der V2-Morphe von *C. piceicola*, *C. pruinosa* ,*C. pilicornis* und *C. costata.*	94
	Abb.69 a – b: Spearman-Korrelation zwischen der Konzentrationssumme der essentiellen Aminosäuren und der Konzentrationssumme von Glutamin und Glutamat bezüglich der V2-Morphe von *C.piceicola* (a) und *C. pruinosa* (b).	92
	Abb.69 c – d: Spearman-Korrelation zwischen der Konzentrationssumme der essentiellen Aminosäuren und der Konzentrationssumme von Glutamin und Glutamat bezüglich der V2-Morphe von *C. pilicornis* (a) und *C. costata* (b).	92
	Abb. 70 a – d: Spearman-Korrelation zwischen der Gesamtzucker- und Gesamtaminosäurenkonzentration des Honigtaus der V2-Morphe von *C. piceicola* (a), *C. pruinosa* (b), *C. pilicornis* (c) und *C. costata* (d).	93 / 94
	Abb. 71 a – c: Gesamtzuckerkonzentrationen (a), Einzelzuckerkonzentrationen (b) und prozentuale Anteile der einzelnen Zucker (c) des Honigtaus der V1-Morphe von *C. piceicola*, *C. pruinosa* und *Physokermes piceae.*	96
	Abb. 72 a – c: Gesamtaminosäurenkonzentrationen (a), Einzelaminosäurenkonzentrationen (b) und prozentuale Anteile der einzelnen Aminosäuren (c) des Honigtaus der V1-Morphe von *C. piceicola*, *C. pruinosa* und *Physokermes piceae.*	98
	Abb.73 a – b: Einfluss der Tageszeit (a) und der Kolonie (b) auf die Gesamtzuckerkonzentration des Honigtaus von *C.piceicola.*	104
	Abb.74 a – b: Einfluss der Tageszeit (a) und der Kolonie (b) auf die Gesamtzuckerkonzentration des Honigtaus von *C.pruinosa.*	105
	Abb.75 a – b: Einfluss der Tageszeit (a) und der Kolonie (b) auf die Gesamtzuckerkonzentration des Honigtaus von *C.pilicornis.*	106
	Abb.76 a – b: Einfluss der Tageszeit (a) und der Kolonie (b) auf die Gesamtaminosäurenkonzentration des Honigtaus von *C.piceicola.*	108
	Abb.77 a – b: Einfluss der Tageszeit (a) und der Kolonie (b) auf die Gesamtaminosäurenkonzentration des Honigtaus von *C.pruinosa.*	109
	Abb.78 a – b: Einfluss der Tageszeit (a) und der Kolonie (b) auf die Gesamtaminosäurenkonzentration des Honigtaus von *C.pilicornis.*	110
	Abb.79: Gesamtzuckerkonzentrationen (a), Einzelzuckerkonzentrationen (b) und prozentuale Anteile der einzelnen Zucker (c) des Honigtaus der Fundatrix, V1- und V2-Morphe, Sexupare (L2-, L3-Larven), Sexupare (L4-Larve, Adulte) und der Oviparen von *C. piceicola.*	113
	Abb.80: Gesamtzuckerkonzentrationen (a), Einzelzuckerkonzentrationen (b) und prozentuale Anteile der einzelnen Zucker (c) des Honigtaus der V1- und V2-Morphe, Sexupare und der Oviparen von *C. pruinosa.*	115
	Abb.81 a – d: Spearman Korrelation zwischen der Saccharose- und Melezitosekonzentration des Honigtaus für verschiedene Morphen von *C. piceicola*: V1-Morphe (a), V2-Morphe (b), Sexupare vom Juli (c) und Sexupare vom August (d).	117
	Abb.82 a – d: Spearman Korrelation zwischen der Saccharose- und Fructosekonzentration des Honigtaus für verschiedene Morphen von *C. piceicola*: V1-Morphe (a), V2-Morphe (b), Sexupare vom Juli (c) und Sexupare vom August (d).	118
	Abb.83 a – c: Spearman Korrelation zwischen der Saccharose- und Melezitosekonzentration des Honigtaus für verschiedene Morphen von *C. pruinosa*: V1-Morphe (a), V2-Morphe (b) und Ovipare (c).	119
	Abb.84 a – c: Spearman Korrelation zwischen der Saccharose- und Fructosekonzentration des Honigtaus für verschiedene Morphen von *C. pruinosa*: V1-Morphe (a), V2-Morphe (b) und Ovipare (c).	120
	Abb.85: Gesamtaminosäurenkonzentration des Honigtaus der Fundatrix, V1- und V2-Morphe, Sexupare (L2-, L3-Larven), Sexupare (L4-Larve, Adulte) und der Oviparen von *C. piceicola.*	122
	Abb.86 a – b: Glutaminkonzentration (a) und Glutamatkonzentration (b) des Honigtaus der Fundatrix, V1- und V2-Morphe, Sexupare (L2-, L3-Larven), Sexupare (L4-Larve, Adulte) und der Oviparen von *C. piceicola.*	123

ABBILDUNGSVERZEICHNIS – 4

Kapitel	Abbildungen	Seite
Kap. 4 ERGEBNISSE	**Abb.87 a – b:** Serinkonzentration (a) und Asparaginkonzentration (b) des Honigtaus der Fundatrix, V1- und V2-Morphe, Sexupare (L2-, L3-Larven), Sexupare (L4-Larve, Adulte) und der Oviparen von *C. piceicola.*	123
	Abb.88 a – b: Threoninkonzentration (a) und Argininkonzentration (b) des Honigtaus der Fundatrix, V1- und V2-Morphe, Sexupare (L2-, L3-Larven), Sexupare (L4-Larve, Adulte) und der Oviparen von *C. piceicola.*	124
	Abb.89 a – b: Leucinkonzentration (a) und Valin/Tryptophankonzentration (b) des Honigtaus der Fundatrix, V1- und V2-Morphe, Sexupare (L2-, L3-Larven), Sexupare (L4-Larve, Adulte) und der Oviparen von *C. piceicola*.	124
	Abb.90: Gesamtaminosäurenkonzentration des Honigtaus der V1- und V2-Morphe, Sexupare und der Oviparen von *C. pruinosa.*	125
	Abb.91 a – b: Glutaminkonzentration (a) und Glutamatkonzentration (b) des Honigtaus der V1- und V2-Morphe, Sexupare und der Oviparen von *C. pruinosa.*	126
	Abb.92 a – b: Serinkonzentration (a) und Asparaginkonzentration (b) des Honigtaus der V1- und V2-Morphe, Sexupare und der Oviparen von *C. pruinosa.*	126
	Abb.93 a – b: Threoninkonzentration (a) und Argininkonzentration (b) des Honigtaus der V1- und V2-Morphe, Sexupare und der Oviparen von *C. pruinosa*.	127
	Abb.94 a – b: Leucinkonzentration (a) und Valin/Tryptophankonzentration (b) des Honigtaus der V1- und V2-Morphe, Sexupare und der Oviparen von *C. pruinosa.*	127
	Abb.95 a – d: Spearman-Korrelation zwischen der Summe der Konzentrationen der essentiellen Aminosäuren und der Konzentrationssumme von Glutamin und Glutamat für die V1-Morphe (a), V2-Morphe (b), Sexupare (L2- u. L3-Larven) (c), Sexupare (L4-Larve, Adult) (d) von *C. piceicola.*	129
	Abb.96 a – d: Spearman-Korrelation zwischen der Summe der Konzentrationen der essentiellen Aminosäuren und der Konzentrationssumme von Glutamin und Glutamat für die V1-Morphe (a), V2-Morphe (b), Sexupare (c), Ovipare (d) von *C. pruinosa.*	130
	Abb.97 a – d: Spearman-Korrelation zwischen der Gesamtzucker- und Gesamtaminosäurenkonzentration des Honigtaus verschiedener Morphen von *C. piceicola*: V1-Morphe (a), V2-Morphe (b), Sexupare (L2- und L3-Larven) (c), Sexupare (L4-Larve, Adult) (d).	132
	Abb.98 a – d: Spearman-Korrelation zwischen der Gesamtzucker- und Gesamtaminosäurenkonzentration des Honigtaus verschiedener Morphen von *C. pruinosa*: V1-Morphe (a), V2-Morphe (b), Sexupare (c), Ovipare (d).	133
	Abb.99 a – c: Gesamtzuckerkonzentrationen (a), Konzentrationen (b) und prozentuale Anteile (c) der einzelnen Zucker des Honigtaus von *C. piceicola* „Mit“ und „Ohne“ Ameisenbesuch.	138
	Abb.100 a – b: Spearman-Korrelation zwischen der Saccharose- und Melezitosekonzentration bezüglich des Honigtaus von *C. piceicola* „Mit Ameisenbesuch“ (a) und „Ohne Ameisenbesuch“ (b).	139
	Abb.101 a – b: Spearman-Korrelation zwischen der Glucose- und Melezitosekonzentration bezüglich des Honigtaus von *C. piceicola* „Mit Ameisenbesuch“ (a) und „Ohne Ameisenbesuch“ (b).	139
	Abb.102 a – b: Spearman-Korrelation zwischen der Trehalose- und Saccharosekonzentration bezüglich des Honigtaus von *C. piceicola* „Mit Ameisenbesuch“ (a) und „Ohne Ameisenbesuch“ (b).	140
	Abb.103 a – b: Spearman-Korrelation zwischen der Trehalose- und Melezitosekonzentration bezüglich des Honigtaus von *C. piceicola* „Mit Ameisenbesuch“ (a) und „Ohne Ameisenbesuch“ (b).	140
	Abb.104 a – c: Gesamtzuckerkonzentrationen (a), Konzentrationen (b) und prozentuale Anteile (c) der einzelnen Zucker des Honigtaus von *C. pruinosa* „Mit“ und „Ohne“ Ameisenbesuch.	142
	Abb.105 a – b: Spearman-Korrelation zwischen der Saccharose- und Melezitosekonzentration bezüglich des Honigtaus von *C. pruinosa* „Mit Ameisenbesuch“ (a) und „Ohne Ameisenbesuch“ (b).	143
	Abb.106 a – b: Spearman-Korrelation zwischen der Glucose- und Melezitosekonzentration bezüglich des Honigtaus von *C. pruinosa* „Mit Ameisenbesuch“ (a) und „Ohne Ameisenbesuch“ (b).	143
	Abb.107 a – b: Spearman-Korrelation zwischen der Trehalose- und Saccharosekonzentration bezüglich des Honigtaus von *C. pruinosa* „Mit Ameisenbesuch“ (a) und „Ohne Ameisenbesuch“ (b).	144
	Abb.108 a – b: Spearman-Korrelation zwischen der Trehalose- und Melezitosekonzentration bezüglich des Honigtaus von *C. pruinosa* „Mit Ameisenbesuch“ (a) und „Ohne Ameisenbesuch“ (b).	144
	Abb.109 a – c: Gesamtzuckerkonzentrationen (a), Konzentrationen (b) und prozentuale Anteile (c) der einzelnen Zucker des Honigtaus von *C. pilicornis* „Mit“ und „Ohne“ Ameisenbesuch.	146

ABBILDUNGSVERZEICHNIS – 5

Kapitel	Abbildungen	Seite
Kap. 4 ERGEBNISSE	**Abb.110 a – b:** Spearman-Korrelation zwischen der Saccharose- und Melezitosekonzentration bezüglich des Honigtaus von *C. pilicornis* „Mit Ameisenbesuch“ (a) und „Ohne Ameisenbesuch“ (b).	147
	Abb.111 a – b: Spearman-Korrelation zwischen der Glucose- und Melezitosekonzentration bezüglich des Honigtaus von *C. pilicornis* „Mit Ameisenbesuch“ (a) und „Ohne Ameisenbesuch“ (b).	147
	Abb.112 a – b: Spearman-Korrelation zwischen der Trehalose- und Melezitosekonzentration bezüglich des Honigtaus von *C. pilicornis* „Mit Ameisenbesuch“ (a) und „Ohne Ameisenbesuch“ (b).	148
	Abb.113 a – c: Gesamtaminosäurenkonzentrationen (a), Konzentrationen (b) und prozentuale Anteile (c) der einzelnen Aminosäuren des Honigtaus von *C. piceicola* „Mit“ und „Ohne“ Ameisenbesuch.	150
	Abb.114 a – b: Spearman-Korrelation der Konzentrationssumme von Glutamin und Glutamat mit der Konzentrationssumme der essentiellen Aminosäuren für *C. piceicola* „Mit Ameisenbesuch“ (a) und „Ohne Ameisenbesuch“ (b).	151
	Abb.115 a – c: Gesamtaminosäurenkonzentrationen (a), Konzentrationen (b) und prozentuale Anteile (c) der einzelnen Aminosäuren des Honigtaus von *C. pruinosa* „Mit“ und „Ohne“ Ameisenbesuch.	153
	Abb.116 a – b: Spearman-Korrelation der Konzentrationssumme von Glutamin und Glutamat mit der Konzentrationssumme der essentiellen Aminosäuren für *C. pruinosa* „Mit Ameisenbesuch“ (a) und „Ohne Ameisenbesuch“ (b).	157
	Abb.117 a – c: Gesamtaminosäurenkonzentrationen (a), Konzentrationen (b) und prozentuale Anteile (c) der einzelnen Aminosäuren des Honigtaus von *C. pilicornis* „Mit“ und „Ohne“ Ameisenbesuch.	156
	Abb.118 a – b: Spearman-Korrelation der Konzentrationssumme von Glutamin und Glutamat mit der Konzentrationssumme der essentiellen Aminosäuren für *C. pilicornis* „Mit Ameisenbesuch“ (a) und „Ohne Ameisenbesuch“ (b).	157
	Abb.119 a – b: Spearman-Korrelation zwischen der Gesamtzucker- und Gesamtaminosäurenkonzentration des Honigtaus von *C. piceicola* „Mit Ameisenbesuch“ (a) und „Ohne Ameisenbesuch“ (b).	159
	Abb.120 a – b: Spearman-Korrelation zwischen der Gesamtzucker- und Gesamtaminosäurenkonzentration des Honigtaus von *C. pruinosa* „Mit Ameisenbesuch“ (a) und „Ohne Ameisenbesuch“ (b).	160
	Abb.121 a – b: Spearman-Korrelation zwischen der Gesamtzucker- und Gesamtaminosäurenkonzentration des Honigtaus von *C. pilicornis* „Mit Ameisenbesuch“ (a) und „Ohne Ameisenbesuch“ (b).	161
	Abb.122 a – c: Gesamtzuckerkonzentrationen des Honigtaus der V1-Morphe (a) sowie der V2-Morphe von *C. piceicola* (b) und der V1-Morphe von *C. pruinosa* (c) vom Wirtsbaum N1B8 bezüglich 2004 und 2005.	164
	Abb.123 a – c: Einzelzuckerkonzentrationen des Honigtaus der V1-Morphe (a) sowie der V2-Morphe von *C. piceicola* (b) und der V1-Morphe von *C. pruinosa* (c) vom Wirtsbaum N1B8 bezüglich 2004 und 2005.	165
	Abb.124 a – c: Gesamtzuckerkonzentrationen des Honigtaus der V2-Morphe (a) sowie der Sexuparen von *C. piceicola* (b) vom Wirtsbaum N1B10 bezüglich 2004 und 2005.	167
	Abb.125 a – c: Einzelzuckerkonzentrationen des Honigtaus der V2-Morphe (a) sowie der Sexuparen von *C. piceicola* (b) vom Wirtsbaum N1B10 bezüglich 2004 und 2005.	167
	Abb.126 a – c: Gesamtaminosäurenkonzentrationen des Honigtaus der V1-Morphe (a) sowie der V2-Morphe von *C. piceicola* (b) und der V1-Morphe vom Wirtsbaum N1B8 bezüglich 2004 und 2005.	169
	Abb.127 a – c: Einzelaminosäurenkonzentrationen des Honigtaus der V1-Morphe (a) sowie der V2-Morphe von *C. piceicola* (b) und der V1-Morphe vom Wirtsbaum N1B8 bezüglich 2004 und 2005.	169
	Abb.128 a – c: Gesamtaminosäurenkonzentrationen des Honigtaus der V2-Morphe (a) sowie der Sexuparen von *C. piceicola* (b) vom Wirtsbaum N1B10 bezüglich 2004 und 2005.	171
	Abb.129 a – c: Einzelaminosäurenkonzentrationen des Honigtaus der V2-Morphe (a) sowie der Sexuparen von *C. piceicola* (b) vom Wirtsbaum N1B10 bezüglich 2004 und 2005.	171
	Abb.130 a – c: Gesamtaminosäurenkonzentrationen (a), Konzentrationen (b) und prozentuale Anteile (c) der einzelnen Aminosäuren des Honigtaus von *C. piceicola* und des Fichtenphloemsaftes.	173
Kap.5 Diskussion	**Abb.131:** Schematischer Aufbau des Verdauungstraktes einer Lachnide (*Cinara* spec.).	177

ABKÜRZUNGSVERZEICHNIS – 1

	Abkürzung	Bedeutung
Aminosäuren	Ala	Alanin
	Arg	Arginin
	Asn	Asparagin
	Asp	Aspartat
	Gln	Glutamin
	Glu	Glutamat
	Gly	Glycin
	His	Histidin
	Ilu	Isoleucin
	Leu	Leucin
	Lys	Lysin
	Met	Methionin
	Phe	Phenylalanin
	Pro	Prolin
	Ser	Serin
	Thr	Threonin
	Val /Try	Valin / Tryptophan
	Tyr	Tyrosin
Zucker	Er	Erlose
	Fr	Fructose
	Gl	Glucose
	Ma	Maltose
	Me	Melezitose
	Ra	Raffinose
	Sa	Saccharose
	Tr	Trehalose
	Tu	Turanose
	Xy	Xylose
Verwendete Versuchstiere	Cpic, pic	Cinara piceicola
	Cprui, prui	Cinara pruinosa
	Cpil, pil	Cinara pilicornis
	Ccost, cost	Cinara costata
	Physok.	Physokermes piceae
	Fx	Fundatrix
	V1	Virginopare der 1.Generation
	V2	Virginopare der 2.Generation
	Sp	Sexupare
	L2, L3, L4	2., 3., 4. Larvalstadium
	ad	Adult
Weitere Abkürzungen	Tab.	Tabelle
	Abb.	Abbildung
	µl, µg	Mikroliter, Mikrogramm
	nmol	Nano-Mol
	n, N	Stichprobenzahl
	M	Arithmetischer Mittelwert
	Stab	Standardabweichung

ABKÜRZUNGSVERZEICHNIS – 2

	Abkürzung	Bedeutung
Weitere Abkürzungen	MW	Mann-Whitney-Test
	HPLC	High Performance Liquid Chromatography
	GesAS	Gesamtaminosäurenkonzentration
	GesZu	Gesamtzuckerkonzentration
	N 1, N 2	Neststandort 1 bzw. 2
	B 1,2,3,…..bis 25	Versuchsbaum Nummer 1,2,3….bis 25
	LZ	Individuenzahl pro Lauskolonie
	AZ	Anzahl der Ameisen pro Lauskolonie
	T	Terminalregion der Fichte
	W1, W2, W3, W4, W5, W6, W7	1., 2., 3., 4., 5. , 6. und 7. Stammquirl
	S	Seitenäste
	S1	Seitlicher diesjähriger Trieb (= Maitrieb)
	S2	Seitlicher vorjähriger Trieb
	S3	Seitlicher 2-jähriger Trieb
	S4	Seitlicher 3-jähriger Trieb
	S5	Seitlicher 4-jähriger Trieb
	S6	Seitlicher 5-jähriger Trieb
	S7	Seitlicher 6-jähriger Trieb
	S8	Seitlicher 7-jähriger Trieb
	1., 2., 3. A., Apr.	1., 2., 3. April-Dekade
	1., 2., 3. M.	1., 2., 3. Mai-Dekade
	1., 2., 3. JN	1., 2., 3. Juni-Dekade
	1., 2., 3. JL	1., 2., 3. Juli-Dekade
	1., 2., 3. AU., Aug.	1., 2. 3. August-Dekade
	1., 2., 3. S., Sep.	1., 2. 3. September-Dekade
	1., 2., 3. O., Okt.	1., 2. 3. Oktober-Dekade
	– D.	Monatsdekade
	Fd / Fk	Filterdarm, Filterkammer
	My	Mycetom
	NSDr, HSDr	Neben- und Hauptspeicheldrüsen
	Ph	Pharynx
	Sg	Speichelgang
	Sm	Saugmuskulatur
	Vc	Valvula cardiaca

1. EINLEITUNG

Im 17.Jahrhundert wurde der in der Menschheitsgeschichte schon lange bekannte, bereits im alten Testament als „Manna“ der Tamariske erwähnte Honigtau durch den Abt Boisier de Sauvage erstmals als Ausscheidungsprodukt der Blattläuse beschrieben (nach KÖRNER, 1981). Die wissenschaftliche Lehrmeinung über die ausschließlich tierische Herkunft des Honigtaus setzte sich jedoch erst im 19.Jahrhundert durch (STERN, 1841; STÖHR, 1842; NÖRDLINGER, 1854; BÜSGEN, 1891). Im 19.Jahrhundert wurde ferner auch das Phloem als Leitungsbahn der Pflanzen von HARTIG (1837) entdeckt und BÜSGEN (1891) beschrieb die Art und Weise, wie Pflanzenläuse über spezialisierte Mundwerkzeuge den Assimilat-Leitungsbahnen ihre Nahrung entnahmen.

Beim Ausscheidungsprodukt Honigtau handelt es sich um eine primär aus unterschiedlichen Zuckern (Trockengewicht von 95 %-98 %) zusammengesetzte wasserklare Lösung, welche zudem auch 0,2 % bis 1,8 % Gesamtstickstoff in Form von Aminosäuren, Amiden und kurzkettigen Eiweißen sowie sekundäre Pflanzenstoffe enthält (MITTLER, 1958 a; MAURIZIO, 1985; BYRNE & MILLER, 1990; MOLYNEUX et al., 1990; NEMEC & STARY, 1990; HENDRIX et al., 1992; DOUGLAS, 1993; VAN HELDEN et al., 1994).

Die als Honigtau-Erzeuger beschriebenen Insekten gehören fast ausschließlich der Insektenordnung der Schnabelkerfe (Hemiptera) an. Diese als sogenannte Phloembibitoren bezeichneten Honigtau-Produzenten umfassen ca. 61% der Schildläuse-Arten (Coccina), ca. 96% der Blattläuse (Aphidina), fast alle Blattflöhe (Psyllina) und alle Weissen Fliegen (Aleyrodina) (KLOFT et al., 1985).

Der Begriff der „Trophobiose“ wurde erstmals von WASMANN (1901/1902) als jene Lebensform definiert, bei der nahrhafte Ausscheidungen des einen Partners dem anderen als Nahrung dienen. Nach KLOFT (1959, 1960, 1965) beruht das Zustandekommen einer Trophobiose auf einer verhaltensphysiologischen und evolutionsbiologischen Grundlage. Er bezieht den Trophobiosebegriff nur auf jene Ameisen-Homopteren-Interaktionen, bei denen seitens der Honigtauspender ein Habitus und ein Verhalten gezeigt werden, das bei den Honigtausammlern die Kotübernahme vom Anus des Spenders auslöst.

Innerhalb der sehr grossen Zahl von Insekten, die Honigtau als Nahrung nutzen (ZÖBELEIN, 1956 a, b), sind Ameisen die einzigen europäischen Insekten, die mit den Pflanzensaftsaugern kommunizieren, den Honigtau direkt vom Anus abnehmen und eine sehr enge, mitunter ganzjährige Pflegebeziehung aufbauen können. Am häufigsten tritt die Trophobiose bei Ameisen der Unterfamilien *Dolichoderinae* und *Formicinae* auf, da diese einen sehr dehnbaren Kropf und ein kräftig entwickeltes Proventriculus-Ventil haben. Vor allem die *Lasius*- und *Formica*-Arten Mitteleuropas sind allesamt trophobiontisch aktiv (SEIFERT, 1996). Bei den Waldameisen werden sogar 70 verschiedene Aphidenarten als Trophobionten genutzt (SEIFERT, 1996) und der Honigtau macht bei ihnen mehr als die Hälfte der Gesamtnahrung aus (WELLENSTEIN, 1952, 1990).

Nach der allgemeinen Auffassung besteht der wechselseitige Nutzen der Trophobiose darin, dass die Ameisen den Honigtauspendern einen gewissen Schutz vor Prädatoren und Parasitoiden gewähren, diese zu vermehrter Nahrungsaufnahme stimulieren und dafür den anfallenden, kohlenhydratreichen Honigtau der Phloemsauger als eine essentielle Energiequelle nutzen (WAY, 1963; BANKS & MACAULAY, 1967; WILSON, 1971; KUNKEL, 1973; TILLES & WOOD, 1982; BUCKLEY, 1987; HÖLLDOBLER & WILSON, 1990; IZUMI et al., 2000).

Bekannt sind sowohl direkt wie indirekt wirksame Einflüsse des Ameisenbesuches auf die Fitness der Honigtauerzeuger. Unter den positiven multiplen Effekten des Ameisenbesuches auf ihre Trophobiosepartner werden neben der nachgewiesenen effizienten Abwehr natürlicher Feinde (BANKS & MACAULAY, 1967, TILLES & WOOD, 1982; BRISTOW, 1984; PIERCE et al., 1987; DEVRIS, 1991; VÖLKL, 1992; ITIOKA & INOUE, 1996, STECHMANN et al., 1996;

KAPLAN & EUBANKS, 2002; BISHOP & BRISTOW, 2003; NAGY et al., 2007; STEWART-JONES et al., 2008) die Zunahme der Fress- und Exkretionsraten (MITTLER, 1958; BANKS & NIXON, 1958; TAKEDA et al., 1982; DEL-CLARO & OLIVEIRA, 1993), die gesteigerten Reproduktionsraten sowie verkürzte Generationszeiten (EL-ZIADY, 1960; ADDICOTT, 1978; BRISTOW, 1984; BAUER-DUBAU, 1997; STADLER & DIXON, 1999), ein mengenmäßig reduziertes und auch verzögertes Erscheinen von Alaten (NIXON, 1951; EL-ZIADY, 1956; TILLES & WOOD, 1982; STADLER & DIXON, 1999) sowie eine Verringerung der Wanderbereitschaft und ein gesteigerter Zusammenhalt von grossen Kolonien (EL-ZIADY, 1960; WAY, 1963; ECKLOFF, 1976; BAUER-DUBAU, 1997; WAGNER & del RIO, 1997) angeführt. Allerdings wurden auch eine Reihe nachteiliger Effekte wie etwa die Reduktion der Körpergrösse und Embryonenzahl (STADLER & DIXON, 1999; YAO et al., 2000) und die verlängerte Entwicklungsdauer bei einigen Lyceniden- und Aphidenlarven (PIERCE et al., 1987; ROBBINS, 1991; STADLER & DIXON, 1998) beschrieben.

Nach der Ansicht vieler Autoren wird die Intensität des Ameisen-Homopteren-Mutualismus am stärksten durch die Honigtau-Quantität und –Qualität (SCHMIDT, 1973; ADDICOTT, 1978; BRISTOW, 1991; SAKATA, 1995; BONSER et al., 1998; BAUER-DUBAU, 1997; VÖLKL et al., 1999; FISCHER, 2001; FISCHER et al., 2001) sowie durch den jahreszeitlich unterschiedlichen Zuckerbedarf der Ameisen (PONTIN, 1978; SUDD & SUDD, 1985; BUCKLEY, 1987; HÖLLDOBLER & WILSON, 1990) bestimmt.

Die jeweilige Stufe der Myrmecophilie (Trophobiosegrad), die die Phloemsauger infolge ökologischer Anpassung erreicht haben, wird in unmittelbaren Zusammenhang mit der Qualität und Quantität des ausgeschiedenen Honigtaus gebracht (VÖLKL et al., 1999; FISCHER et al., 2001). Insgesamt sind nach STADLER (1997) nur etwa ein Drittel der Phloemsauger obligat an den Ameisenbesuch gebunden, während je ein weiteres Drittel fakultativ myrmecophil bzw. von Ameisen kaum oder gar nicht besucht wird. STADLER & DIXON (1999) begründen das nur geringe Vorkommen obligater Aphiden-Ameisen-Mutualismen damit, dass es nur wenige geeignete Habitate gibt, in denen der Prädationsdruck ausreichend stark ist und auch die geeigneten trophobiontischen Ameisenarten leben, damit eine solche Assoziation vorteilhaft wird.

Ein weiteres wichtiges Einflusskriterium für den Aphiden-Ameisen-Mutualismus und die damit zusammenhängenden Konkurrenzmechanismen sind sogenannte „dichteabhängige Effekte“. Letztere rühren aus der Tatsache her, dass die Stärke der Ameisenbesuchs-Effekte auf die Prädationsrate, Fruchtbarkeit, Wachstumsrate, Körpergröße und Koloniepersistenz der Phloemsauger von deren Koloniegröße abhängig ist (ADDICOTT, 1978; BRETON & ADDICOTT, 1992 b; ITIOKA & INOUE, 1996; MORALES, 2000 b; HOLLAND & DE ANGELIS, 2001; BLÜTHGEN et al., 2006; GOVE & RICO-GRAY, 2006; HARMON & ANDOW, 2007; YOO & HOLWAY, 2011). Beispielsweise stellte ADDICOTT (1978) bei *A. varians* und *A. helianthi* fest, dass kleine Kolonien durch den Ameisenbesuch stärker gefördert werden als grosse Populationen und schreibt den Ameisen auch eine regulatorische Funktion bei der Stabilisierung der Abundanz- und Dispersionsverhältnisse der Aphiden zu.

Ein signifikanter Einfluss des Ameisenbesuches auf die quantitative Zuckerzusammensetzung des Honigtaus und eine damit zusammenhängende, mögliche stoffwechselphysiologische Anpassung der Pflanzensaftsauger an die Trophobiose mit Ameisen ist erst seit kurzem bekannt (FISCHER & SHINGLETON, 2001; IZUMI & SHIN-ICHI, 2001; STADLER & DIXON, 2005). Untersuchungen über die Kosten und Vorteile der Trophobiose für die Pflanzensaftsauger im Zusammenhang mit der Konkurrenz um den Mutualisten „Ameise“ und einer dadurch – im Falle mehrerer koexistierender Arten – vermittelten Ameisen-Besuchshierarchie sind bisher nur von einigen wenigen Autoren durchgeführt worden (ADDICOTT, 1978; CUSHMANN & ADDICOTT, 1989; CUSHMAN & WHITHAM, 1991; STADLER & DIXON, 1999, 2005; FISCHER, 2001; FISCHER et al., 2001; WOODRING et al., 2004; MINARRO et. al, 2010; YOO & HOLWAY, 2011).

Eine Schlüsselrolle bei der Entwicklung einer Ameisenbesuchshierarchie kommt dem von Ameisen stark präferierten Trisaccharid Melezitose hinzu (DUCKETT, 1974; KISS, 1981; VÖLKL et al., 1999; FISCHER, 2001). Generell wird den im Verdauungstrakt der Phloemsauger synthetisierten Oligosacchariden die primäre Funktion der osmotischen Regulation des Wasserhaushaltes zugeschrieben (DOWNING, 1978; FISHER et al., 1984; WALTERS & MULLIN, 1988; RHODES et al., 1997; WÄCKERS, 2000; DOUGLAS, 2006; DOUGLAS et al., 2006).

Die quantitative und qualitative Aminosäuren- und Zuckerzusammensetzung des Honigtaus wird in erster Linie von der Aphidenart und ihren jeweiligen stoffwechselphysiologischen Leistungen (DUSPIVA, 1953, 1954, 1955; GÖLZ, 1982; VÖLKL et al., 1999; SANDSTRÖM & MORAN, 2001; FISCHER, 2001; WIEDEMANN, 2005) sowie von der Wirtspflanzenqualität (Ernährungszustand, Alter und Standort) (HERTEL & KUNKEL, 1977; FISHER et al., 1984; CUSHMANN & ADDICOTT, 1991; MITTLER & MEIKLE, 1991; BRETON & ADDICOTT, 1992 b; WILKINSON et al., 1997; FISCHER & SHINGLETON, 2001) bestimmt. FISHER et al. (1984) konnten beispielsweise bei *Myzus persiceae* zeigen, dass der Melezitosegehalt des Honigtaus unmittelbar vom Saccharosegehalt der Nahrungsquelle abhängt. HERTEL & KUNKEL (1977) führen weiters auch die Tageszeit der Probennahme, das Alter der Läuse und die Zusammensetzung der Aphidenkolonie bezüglich verschiedener Morphen als Einflussgrößen für die Honigtauzusammensetzung an.

Während das Aminosäuremuster des Honigtaus näherungsweise als Spiegelbild des Phloemsaftes betrachtet werden kann (MITTLER, 1953, 1958 a; von DEHN, 1961), weicht die Zuckerzusammensetzung des Honigtaus infolge der stoffwechselphysiologischen Umsetzungen im Verdauungstrakt der Pflanzensaftsauger deutlich von der des Phloemsaftes ab (DUSPIVA, 1953, 1954; EHRHARDT, 1962, 1968 a, b, 1969; MITTLER, 1953, 1958 a; MAURIZIO, 1985; MOLYNEUX et al., 1990; HENDRIX et al., 1992; DOUGLAS, 1993; van HELDEN et al., 1994). DUSPIVA (1954) und EHRHARDT (1968) stellten ausserdem auch fest, dass der Amino-Stickstoff kein limitierter Faktor bei der Ernährung der Aphiden sein kann, weil der Ausnutzungsgrad der resorbierten Aminosäuren nur bei 50% – 70% liegt.

Die Aminosäurenaufnahme aus dem Phloemsaft wird jedoch auch vom Druck des in den Siebröhren fließenden Pflanzensaftes bestimmt (AUCLAIR, 1963; SRIVASTAVA, 1987).

Seit MITTLER (1953) ist bekannt, dass der Phloemsaft von den Aphiden nicht gesaugt, sondern durch den Turgor der Siebröhren durch den Rüssel gepreßt wird. Der Turgordruck ist in den Siebröhrensystemen von Holzgewächsen deutlich höher als in Krautgewächsen. Letzteres hat zur Folge, dass auch die Geschwindigkeit des Saftstromes und die Saftausbeute bei den Gehölzpflanzen grösser ist (MITTLER, 1953, 1958; von DEHN, 1961). An Gehölzen saugende, mit einem Filterdarm ausgestattete Aphiden scheiden infolgedessen nicht nur deutlich mehr Honigtau aus, sondern diesen auch in viel höheren Abgabefrequenzen als an Krautgewächsen saugende Aphiden (KUNKEL & KLOFT, 1977).

Bisherige Untersuchungen des Phloemsaftes von Koniferen und Laubgehölzen gehen vor allem auf ZIEGLER (1956, 1962, 1975) und ZIMMERMANN (1957, 1958 a, b, 1961, 1964, 1968, 1969, 1975) zurück. ZIEGLER (1956, 1962) und LEONHARDT (1940) fanden heraus, dass die Zucker- und Aminosäurenkonzentrationen des Phloemsaftes sowohl einem von oben nach unten abfallenden Längsgradienten innerhalb eines Baumes als auch einem von der Assimilationsperiodik abhängigen Tagesgang unterliegen.

Wesentliche Kenntnisse über Pflanzensauger an Waldbäumen und Eigenschaften des produzierten Honigtaus stammen aus Untersuchungen der Waldtracht der Honigbienen (KLOFT et al., 1985; GÖßWALD, 1990; MÜLLER, 1991; LIEBIG, 1999). In Mitteleuropa wurde bei insgesamt 58 Pflanzenlausarten Bienenbeflug festgestellt (KUNKEL & KLOFT, 1977). Die wichtigsten Honigtauerzeuger an der Fichte sind fünf *Cinara*- und zwei *Lecanien*-Arten (KLOFT et al., 1985; LIEBIG, 1999). Die Koniferen-Rindenläuse der Familie der Lachnidae haben nicht nur für die

Bienenwirtschaft eine überragende Bedeutung, sondern sind für Waldameisen auch die mit Abstand wichtigsten Honigtaulieferanten (WELLENSTEIN, 1952; KLOFT, 1953, 1985). Ihre Ökologie wurde bisher von zahlreichen Autoren eingehend untersucht (ZÖBLEIN,1956 a, b; MÜLLER, 1956, 1960, 1991; ECKLOFF, 1972; KLOFT et al., 1985; BAUER-DUBAU, 1997; LIEBIG, 1999).

EASTOP (1972, 1976) und CARTER & MALSEN (1982) befassten sich mit der Taxonomie der Familie der Lachniden und MÜLLER (1956), SCHEURER (1964, 1966), ECKLOFF (1971), FOSSEL (1972), KIDD & TOZER (1984), KIDD (1985), FURUTA (1988), KIDD et al. (1990), BAUER-DUBAU & SCHEURER (1995) sowie BAUER-DUBAU (1997) führten Untersuchungen zur Populationsdynamik und Phänologie der *Cinarinen* durch.

Die aktuellste und umfassendste Studie zur Populationsdynamik von *Cinara*-Arten an der Fichte und ihrer Trophobiose mit Ameisen stammt von BAUER-DUBAU (1997, 1998). Die Schwerpunkte ihrer Untersuchungen lagen darin, inwieweit Formiciden den Entwicklungsverlauf, die Reproduktion, die Koloniebildung, die Aufrechterhaltung und den Zusammenhalt der Kolonien sowie die Honigtauabgabehäufigkeit ausgewählter *Cinarinen* beeinflussen. Zudem untersuchte BAUER-DUBAU (1997) auch die Einflüsse der Witterungsverhältnisse und der Aphidophagen auf den Entwicklungsverlauf der *Cinarinen*.

Die hinsichtlich ihrer Honigtau-Qualität, –Quantität und Ernährungsphysiologie am besten untersuchte Lachnidenart ist die Grosse Weidenrindenlaus *Tuberolachnus salignus* (GMELIN, 1790) (MITTLER, 1957, 1958 a, b, c; KLOFT et al., 1985). KENNEDY & MITTLER (1953) wandten bei dieser Lachnidenart auch erstmals die Aphidentechnik an und lieferten mit dem unmittelbaren Vergleich der Phloemsaftzusammensetzung den wesentlichsten Beitrag zur Ernährungsphysiologie der Aphiden.

Die Aphidentechnik wurde auch bei der Gewinnung des Phloemsaftes der Fichte angewandt (ZIEGLER & MITTLER, 1959). Während an der Weide (*Salix* spec.) aus den gekappten Saugborsten von *Tuberolachnus salignus* tagelang Siebröhrensaft austrat, war die Dauer des Saftaustrittes aus den Saugborsten der an der Fichte saugenden Rindenlaus *C. pilicornis* jedoch sehr kurz und die Saftausbeute entsprechend gering. Die Autoren gaben als Begründung dafür an, dass die Poren der Siebfelder des Fichtenphloems nach der Öffnung des Saugkanals sehr schnell verstopfen. Der Fichtenphloemsaft wurde nur hinsichtlich der relativen Zuckerzusammensetzung untersucht.

Das in den 50iger Jahren sehr häufig angewandte Analyseverfahren zur Bestimmung der Zuckerzusammensetzung von Phloemsaft und Honigtau war die Papierchromatographie.

LIEBIG (1979) ermittelte das Zuckerspektrum des Honigtaus der bienenwirtschaftlich wichtigen Grünen Tannenhoniglaus *Cinara pectinatae* (NÖRDLINGER, 1880) erstmals mit der Gaschromatographie und verglich den Honigtau verschiedener Standorte, Tageszeiten und Bäume. Auch GÖLZ (1982) untersuchte die Zuckerzusammensetzung des Honigtaus verschiedener Lachnidenarten (*C. pectinatae* an der Tanne, *C. piceae*, *C. costata* und *C. pilicornis* an der Fichte, *Lachnus roboris* an der Eiche, *C. nuda* an der Kiefer und *C. laricis* an der Lärche) mit der Gaschromatographie und stellte fest, dass insbesondere der Melezitoseanteil innerhalb einer Art sehr stark schwankte.

Papier- und gaschromatische Untersuchungen zur Honigtauqualität von Koniferen-Lachniden beschränken sich jedoch nur auf die prozentuale Zuckerzusammensetzung (GÖLZ, 1982; FLOHR, 1983; BAUER-DUBAU, 1997). Nach 1988 setzte sich die HPLC-Analytik für Honigtauproben anstelle der Gaschromatographie durch, da bei dieser der Aufwand in der Probenaufbereitung geringer und die Quantifizierung der Meßresultate besser ist (BAUER-DUBAU, 1997). Mit dem Einsatz der HPLC-Analyse konnten folglich auch erstmals konkrete Konzentrationsangaben zu den Zuckern (FISCHER, 2001) und Aminosäuren (WIEDEMANN, 2005) des Honigtaus am Beispiel der an *Tanacetum vulgare* saugenden Aphidenarten ermittelt werden.

BAUER-DUBAU (1997) setzte die HPLC-Analytik erstmals bei der Untersuchung der Zuckerzusammensetzung des

Honigtaus ausgewählter *Cinara*-Arten (*C. laricis* und *C. cuneomaculata* an der Lärche, *C. pilicornis, C. costata, C. pruinosa* und *C. piceicola* an der Fichte) ein. Die einzelnen Saccharide wurden als relative Anteile des Gesamtgehaltes der detektierten Kohlenhydrate ermittelt. Wegen der geringen Anzahl der gesammelten Honigtauproben führte BAUER-DUBAU (1997) jedoch keine Statistik durch und stellte die Ergebnisse nur in deskriptiver Form dar. Der Focus ihrer Honigtauanalysen lag in der Erfassung von Unterschieden in den Zuckerspektren bezüglich einzelner Generationen und Entwicklungsstadien einer Lachnidenart und im interspezifischen Vergleich der relativen Zuckerzusammensetzungen.

Bisher gibt es somit noch keine Untersuchungen zur Aminosäurenanalyse des Honigtaus von *Cinarinen* und des Phloemsaftes der Fichte. Ausserdem fehlen bisher auch noch vergleichende Analysen der quantitativen Aminosäuren- und Zuckerzusammensetzungen des Honigtaus von miteinander koexistierenden Fichtenlachniden.

Bei diesen vier in der vorliegenden Studie untersuchten *Cinarinen* handelt es sich um ökologisch unterschiedliche Arten, welche zum Teil in der Peripherie in jüngerem Holz (Maitrieb, Vorjahrestrieb) siedeln und nur wenig (*C. pilicornis*) bis gar nicht (*C. costata*) von Waldameisen besucht werden sowie um stark von Ameisen besuchte Arten (*C. piceicola*, *C. pruinosa*), welche an älterem Holz (mehrjährige Triebe, Stamm) saugen. *C. piceicola* ist eine obligat und *C. pruinosa* eine fakultativ von Ameisen abhängige Lachnidenart (SCHEURER, 1964, 1993; KLOFT et al., 1985). Die genannten vier Fichtenlachniden können auch in der Natur auf den selben Fichten zusammen vorkommen (BAUER-DUBAU, 1997).

In bisherigen Untersuchungen über die Trophobiose von *Cinarinen* wurden die Interaktionen mit Ameisen jedoch nur aus dem Blickwinkel isolierter Arten und nicht unter dem Aspekt einer Artengemeinschaft betrachtet (SCHEURER, 1993; BAUER-DUBAU, 1997).

Das Hauptziel der vorliegenden Arbeit bestand darin, die Trophobiose zwischen den koexistierenden Fichtenlachniden *C. piceicola*, *C. pruinosa* sowie *C. pilicornis* und der Waldameise *Formica polyctena* erstmals unter einem prozessorientierten Gesichtspunkt zu untersuchen. Dazu war es erforderlich, die drei genannten Fichten-*Cinarinen* in der Situation der Koexistenz hinsichtlich ihrer Abundanzen, der Intensität des Ameisenbesuches, der Besiedlungsdynamik innerhalb eines Wirtsbaumes sowie hinsichtlich der Honigtauqualität miteinander zu vergleichen.

Bei der Untersuchung der Honigtauqualität standen die erstmalig auf Signifikanz geprüften Unterschiede in den qualitativen und quantitativen Aminosäuren- und Zuckerzusammensetzungen im Vordergrund. Die Qualität des Honigtaus, die Abundanzen der Lachniden und der Ameisenbesuch wurden in Abhängigkeit der Lachnidenspecies, der Jahreszeit und des jeweiligen Beobachtungsjahres untersucht.

Mit den Ergebnissen aus den Honigtauanalysen, den bisherigen Kenntnissen zur Ernährungsphysiologie bei Aphiden und der erstmals per HPLC analysierten Aminosäurenzusammensetzung des Fichtenphloemsaftes war es auch möglich, Fragen zum Zucker- und Aminosäurenstoffwechsel der Fichtenrindenläuse zu bearbeiten.

Die Diskussion eines möglichen Zusammenhanges zwischen der Honigtauqualität verschiedener Fichtencinarinen und der Intensität des Ameisenbesuches ermöglicht die Klärung weiterer Aspekte, welche für das Verständnis der Trophobiose als Prozess sehr wichtig sind. In diesem Zusammenhang erschien es auch wichtig, den Einfluss des Ameisenbesuches, der Tageszeit und des Saugortes auf die Qualität des Honigtaus zu untersuchen.

Aus bienenwirtschaftlicher Sicht liefern besonders die Untersuchungen zur Variabilität der Zuckerzusammensetzung des Honigtaus in Abhängigkeit der *Cinara*-Art, der Tageszeit, der Morphe sowie des Ameisenbesuches wertvolle Informationen. Bisherige Erkenntnisse über den Massenwechsel, die Waldtracht und den sich saisonal verändernden Ameisenbesuch können unter dem Aspekt der qualitativen und quantitativen Aminosäuren- und Zuckerzusammensetzung des Honigtaus der einzelnen Morphen einer Lachnidenart besser verstanden werden.

2. Biologie und Ökologie der untersuchten Arten

2. 1. Wirtspflanze *Picea abies*

Die Fichten „*Picea*“ bilden eine der sechs Gattungen der Familie der *Pináceae* (Kieferngewächse) und umfassen insgesamt ca. 40 Arten, die die nördliche, gemäßigte Zone Europas, Nordamerikas und Asiens besiedeln.
In Zentral-Europa sind nur zwei Arten heimisch: Die gemeine Fichte oder Rottanne „*Picea abies*“ und die Serbische Fichte „*Picea omorika*“. Die Verbreitungsregion von *Picea abies* umfaßt Mittel- und Südeuropa sowie den Norden von Skandinavien bis Sibirien (SCHMIDT-VOGT et al., 1986; SCHMEIL & FITSCHEN, 1996).
Mit einer Fläche von 3,5 Mill. Hektar ist die Fichte neben der Kiefer die häufigste Baumart in Deutschland und für die Forstwirtschaft der bedeutendste Holzlieferant. Bundesweit beträgt der Flächenanteil der Fichte 28,2%. In Bayern liegt dieser sogar bei 43,8% und rangiert somit innerhalb der Bundesländer noch vor Thüringen an der 1.Stelle. Geeignete Standorte für diese Halbschattenbaum- und Flachwurzlerart sind frische, lockere Böden mit mittlerer Nährstoffversorgung vor allem auf Nord- und Osthängen. Infolge der vielseitigen Verwendbarkeit und des Einsatzes als Pionierbaumart wurde die Fichte auch außerhalb des natürlichen Verbreitungsgebietes und auf für diese Baumart ungeeigneten Standorten wie z.B. trockenen Kalkböden der Ebenen, untere Gebirgslagen und Flußtälern angebaut (SCHMIDT-VOGT et al., 1986; HANDSTANGER et al., 1993; PROFF et al., 2007).
Kennzeichnend für die gemeine Fichte sind: der geradschaftige, schlanke bis über 50 m hohe Stamm mit bräunlich-roter Rinde, dunkelgrüne, etwas flachgedrückte Nadeln – ein gesunder Fichtenzweig weist bis zu 7 Nadeljahrgänge auf; weiters die scharlachroten bis hellroten zapfenähnlichen weiblichen Blüten am Ende der vorjährigen Kronentriebe (erscheinen im April/Mai) und männliche Blüten zwischen den Zweigen in hoher Zahl, welche mit dem gelben Pollen einen „Schwefelregen“ erzeugen. Das maximale Alter liegt bei etwa 600 Jahren (im Wirtschaftswald liegt das Nutzungsalter bei 100 bis 120 Jahre) (SCHMIDT-VOGT et al., 1986; HANDSTANGER et al., 1993).
Neben der für zahlreiche Tierarten sehr grossen ökologischen Bedeutung des Fichtenwaldbestandes als Lebensraum-, Nist- und Nahrungshabitat ist die gemeine Fichte *Picea abies* auch die bedeutsamste Honigtauquelle für Waldhonig und beherbergt sieben bienenwirtschaftlich wichtige Honigtauerzeuger (KLOFT et al., 1985; LIEBIG, 1999).

2. 2. Biologie und Ökologie der Fichtenlachniden und -lecanien

Zu den sieben bienenwirtschaftlich bedeutsamen Fichtenphloemsaugern zählen die fünf Lachnidenarten (Rindenlausarten) *Cinara piceicola* (CHOLODKOWSKY, 1970), *C. piceae* (PANZER, 1801), *C. pruinosa* (HARTIG, 1841) , *C. pilicornis* (HARTIG, 1841) sowie *C. costata* (ZETTERSTEDT, 1828) und die beiden Fichtenlecanien (Fichtenqirlschildläuse) *Physokermes piceae* (SCHRANK, 1801) und *P. hemigryphus* (DALMAN, 1825/26).
In der vorliegenden Studie wurde der Honigtau von vier Lachnidenarten (*C. piceicola*, *C. pruinosa*, *C. pilicornis* und *C. costata*) und der Grossen Fichtenlecanie *Physokermes piceae* untersucht.

2.2.1. *Cinara piceicola* (CHOLODKOWSKY, 1970) – Grüngestreifte Fichtenrindenlaus

Die Grüngestreifte Fichtenrindenlaus ist eine holozyklische Lachnidenart, die die *Picea*-Arten *P. abies*, *P. pungens*, *P. glauca*, *P. obovata* und *P. sitchensis* als Wirtspflanzen nutzt und in Mittel- und Nordeuropa verbreitet ist (CARTER & MASLEN, 1982; BLACKMANN & EASTOP, 1994).
C. piceicola kommt wie *C. pilicornis* in den beiden Farbvarianten rötlich-braun und graugrün vor (Abb.2 und Abb.3). Kennzeichnend sind weiters zwei mehr oder weniger ausgeprägte, dunkelgrün bis grünlich-braune abdominale Streifen und das Fehlen jeglicher Wachsbepuderung. Als Saugorte werden 2- und mehrjährige Triebe und bei Massenbefall auch diesjährige Triebe und Stammpartien genutzt. (FOSSEL, 1972; KLOFT et al., 1985, BAUER-DUBAU, 1997). Insbesonders bei sehr warmer Witterung saugt *C. piceicola* bisweilen auch an den Wurzeln (BAUER-DUBAU, 1997; SCHEURER, Mündliche Mitteilung 2005). Die Beziehung zu Ameisen ist obligat und es handelt sich vorwiegend um dominante Arten wie etwa *Formica* spec., *Camponotus* spec. und *Lasius fuliginosus* (FOSSEL, 1972; KLOFT et al., 1985, BAUER-DUBAU, 1997). Die bienenwirtschaftliche Bedeutung von *C. piceicola* wird als gering eingestuft, obwohl sie in allgemein guten Lachnidenjahren an der Fichtentracht beteiligt ist (LIEBIG, 1999).
Der Entwicklungszyklus von *C. piceicola* startet mit dem Schlüpfen der Fundatrices aus den Wintereiern zwischen Anfang und Ende April. Die Geburt der ersten viviparen Tochtergeneration (V1) fällt in den Zeitraum von etwa Mitte Mai bis Ende der 1.Junidekade (Abb.1). Nur ein kleiner Teil der V1-Individuen (< 25%) ist alat. Die V1-Generation bildet innerhalb der 1.Junidekade ein Populationsmaximum. Die Geburt der zweiten viviparen Tochtergeneration (V2) setzt, je nach Witterungsbedingungen, bereits in der 1.Junidekade oder erst am Beginn der 3.Junidekade ein und erstreckt sich in etwa bis in die 1.Julidekade. Je später die V2-Generation erscheint, desto größer wird der Anteil der sich zu Sexuparen entwickelnden V2-Individuen; mitunter können auch alle Tiere der V2-Generation Sexupare sein, sodass nur drei Generationen auf die Fundatrices folgen. Häufig erfolgt jedoch eine Spaltung der Tochterindividuen der V1-Generation in eine die Mehrheit bildende V2-Generation, welche die Sexuparen gebärt und in eine die Minderheit bildende unmittelbare Sexuparen-Generation. Die fast ausschließlich geflügelten Kolonien der V2-Generation (Abb. 4) erreichen Ende Juni/ Anfang Juli die höchste Abundanz im Jahresverlauf und gründen nach dem Anfang Juli einsetzenden Ausbreitungsflug neue Kolonien auf dies- und vorjährigen Trieben (insbesonders der Wipfelregion). Die Sexuparen sind zumeist ebenso alat, während die Sexuales ungeflügelt sind. Im Spätsommer bis Herbst kann somit eine weitere Massenvermehrung zustandekommen. Die Geburt der Sexuales fällt hierbei in den Zeitraum Mitte bis Ende Juli. Die Eiablage durch mit weißem Wachswollring gekennzeichneten Oviparen findet, beginnend in der 2.Septemberdekade, bis Anfang November statt (SCHEURER, 1964, 1965; BAUER-DUBAU, 1997).

2.2.2. *Cinara pruinosa* (Hartig, 1841) – Graugrün gescheckte Fichtenrindenlaus

C. pruinosa nutzt als ebenso holozyklische Lachnidenart ein ähnlich grosses Wirtsspektrum von *Picea*-Arten wie *C. pilicornis* und ist im europäischen Raum ostwärts bis zur Türkei ebenso wie in Nordamerika und in Japan verbreitet. Zum Wirtsspektrum gehören *P. abies*, *P. asperata*, *P. bicolor*, *P. glauca*, *P. jezoensis*, *P. meyeri*, *P. omorika*, *P. schrenkiana* und *P. smithiana*. (CARTER & MASLEN, 1982; BLACKMANN & EASTOP, 1994).
Alle Entwicklungsstadien der Graugrün gescheckten Fichtenrindenlaus sind dunkelgrün bis gräulich-grün oder braun gefärbt, manchmal auch mit metallischem Glanz, dorsal mit schwärzlichen Flecken und abdominal mit zwei mehr oder weniger stark ausgeprägten dunkel graugrünen Längsstreifen und ventral mit Wachswolle versehen.

Als signifikantes Merkmal gelten die häufig großen schwarzen, seitlich abstehenden Siphone (PINTERA, 1966; BAUER-DUBAU, 1997) (Abb.5). Nach LIEBIG (1999) sind die Larven von *C. pruinosa* und *C. piceicola* wegen der starken äußeren Ähnlichkeit mit freiem Auge kaum zu unterscheiden.

Als Saugorte werden mindestens 3-jährige Zweige, bei Massenvermehrung auch nadelfreie Ast- und Stammpartien und während der Sommerdepression die Wurzeln der Fichte genutzt (SCHEURER, 1964; KLOFT et al., 1985; BAUER-DUBAU, 1997).

Während der Massenvermehrung in der 2.Mai- bis 2.Juni-Dekade bildet *C. pruinosa* mit *C. piceicola* oft Mischkolonien (Abb.6). Entgegen bisheriger Erkenntnisse geht *C. pruinosa* bei Vergesellschaftung mit *C. pilicornis* unter Ameisenausschluss auch in vorjährige Triebe und bildet mit dieser *Cinara*-Art Mischkolonien (Eigene Beobachtung, 2005; Abb.7, 8 und 11).

Genau wie bei *C. piceicola* ist die bienenwirtschaftliche Bedeutung von *C. pruinosa* nur gering (LIEBIG, 1999). BAUER-DUBAU (1997) beobachtete jedoch an Kolonien mit nur geringem Ameisenbesuch Bienen- und Wespenbeflug, wobei primär der abgespritzte Honigtau aufgeleckt wurde, doch auch eine direkte Honigtauabnahme vom Anus vorkam. *C. pruinosa* wird vor allem von dominanten Ameisenarten häufig besucht, gilt jedoch als ameisenunabhängige Lachnidenart. Ihre Honigtauabgabe ist nicht an die Anwesenheit von Ameisen gebunden und es besteht auch kein Einfluss auf die Generationenzahl und die Vermehrungsquote (SCHEURER, 1965, 1993; KLOFT et al., 1985). Allerdings stellten FUTURA & TAKAI (1983) in von *Lasius niger* LINNAEUS betreuten Kolonien von *C. pruinosa ezoana* eine höhere Individuendichte fest als in wenig oder selten von Formiciden belaufenen Kolonien. Genauere Untersuchungen zeigten, dass der Eintritt der Geburtsphasen bei den ameisenfrei gehaltenen Kolonien der V1-, V2- und Sexuparen-Generationen zeitlich verzögert war und die Nachkommenzahlen aller Generationen von *C. pruinosa* in von Ameisen belaufenen Kolonien wesentlich höher lagen als in unbelaufenen; letzteres gilt insbesonders für die V1- und V2-Generationen. Ferner wurde auch festgestellt, dass der Ameisenbesuch für den Zusammenhalt und eine anhaltende Aufrechterhaltung von grossen Kolonien notwendig ist (BAUER-DUBAU, 1997).

Ameisen besuchen auch die an Wurzeln saugenden *pruinosa*-Kolonien und legen sogenannte Erdgalerien (Formicidenhöhlen) an (WELLENSTEIN, 1952; FUTURA & TAKAI, 1983; Eigene Beobachtung, 2005 in Abb.9 und 10). Es scheint plausibel, dass unterirdisch saugende, von Ameisen betreute Kolonien besser vor Witterungsbedingungen und Aphidophagen geschützt sind als außerhalb der „Erdgalerien“ saugende *Cinarinen* (WELLENSTEIN, 1952; FUTURA & TAKAI, 1983).

SCHEURER (1964, 1965) und BAUER-DUBAU (1997) beschreiben den Jahreszyklus von *C. pruinosa* wie folgt:

Der Entwicklungszyklus von *C. pruinosa* setzt mit dem Schlüpfen der Fundatrices aus den Wintereiern so etwa zwischen dem 10.März und 10.April, bei mildem Winter auch schon im Februar, ein. Danach folgen noch drei vivipare Tochtergenerationen und die ovipare Generation. Die Geburt der V1-Generation fällt in den Zeitraum Ende April bis Ende Mai und es gibt dabei bereits erste Geflügelte (max. 10%); Abbildung 5 zeigt Fundatrices und junge V1-Larven. Das Populationsmaximum wird ebenso wie bei *C. piceicola* in der 1.Junidekade erreicht. Zwischen Anfang und Ende Juni werden die V2-Töchter geboren. Die immer größer werdenden und verstärkt am Stamm saugenden Kolonien wandern noch vor der Massengeburt der V2-Individuen stammabwärts zur Wurzelregion. Die höchste Abundanz erreicht die aus 50% bis 70% Alaten bestehende V2-Generation somit unterirdisch etwa im Zeitraum Ende Juni bis Anfang Juli. Wie in den Untersuchungen von BAUER-DUBAU (1997) gezeigt wird, ist jedoch eine Migration zur Wurzelregion nicht zwangsläufig. Die Geburt der 3.Tochtergeneration, der Sexuparen, setzt in etwa gegen Ende der 2.Juni-, Anfang der 3.Junidekade ein und dauert bis Ende August an. Mit Ende August bzw. mit Beginn September erscheinen dann die ersten Sexuales, deren Geburt bis in die 3.Septemberdekade andauern

kann. Der Anteil der ausschließlich geflügelten Männchen beträgt hierbei nicht mehr als 20%. Mit Beginn der 2.Septemberdekade erscheinen die ersten oviparen Weibchen an oberirdischen älteren Astabschnitten bevorzugt in der unteren Stammhälfte. Die Zahl der vorerst großteils larvalen Oviparen, die mit der Geschlechtsreife den typischen weißen abdominalen Wachswollring erhalten, steigt zunehmend an und um Mitte Oktober bis Ende der 1.Novemberdekade werden die Wintereier auf die Nadelunterseite dies- und vorjähriger Triebe abgelegt.

2.2.3. *Cinara pilicornis* (Hartig, 1841) – Rotbraune Bepuderte Fichtenrindenlaus

Die Rotbraune Bepuderte Fichtenrindenlaus ist eine holozyklische Lachnidenart, die ein breites Wirtsspektrum von *Picea*-Arten (*P. abies, P. asperata, P. engelmanni, P. glauca, P. koyamai, P. likiangensis, P. obovata, P. orientalis, P. pungens, P. rubens* und *P. sitchensis*) nutzt und ursprünglich in Europa beheimatet ist, jedoch auch nach Australien, Neuseeland sowie Nord- und Südamerika eingeführt wurde (CARTER & MASLEN, 1982; BLACKMANN & EASTOP, 1994). Nach LIEBIG (1999) ist *C. pilicornis* der aus imkerlicher Sicht mit Abstand wichtigste Honigtaulieferant der Fichte.

C. pilicornis erscheint in zwei Farbvarianten: rotbraun und seltener graugrün; kennzeichnend sind weiters 2 rotbraune, wachsfreie Längsstreifen des ansonsten mehr oder weniger stark wachsbepuderten und dadurch weiß aussehenden Rückens. Anders als bei LIEBIG (1999), der ein Auftreten von grünlich gefärbten Tieren erst in der V3-Generation festgestellt hat, konnten in der vorliegenden Untersuchung grün-gefärbte Kolonien sowie Mischkolonien von roten und grünen Tieren bereits in den V1- und V2-Generationen beobachtet werden (Abb.13, 14 und 15). Primärer Saugort von *C. pilicornis* sind die Vorjahrestriebe mit sofortigem Überwechseln auf die etwa ab Ende April erscheinenden Maitriebe; d.h. wenn diese das „Pinselstadium“ erreichen (KLOFT et al., 1985; LIEBIG, 1999).

Der Entwicklungszyklus von *C. pilicornis* setzt zwischen Anfang März bis Mitte April mit den aus den Wintereiern schlüpfenden Fundatrices (Stammütter) ein. Im weiteren Jahresverlauf erscheinen zwei lebendgebärende Generationen (V1- und V2-Generation) und eine sich zum Großteil direkt in Sexuales entwickelnde V3-Generation, welche zu einem kleineren Teil auch noch eine aus Sexuales bestehende 4.Generation hervorbringt. Die Oviparen der V3-Generation und der vierten, reinen Sexualesgeneration legen im Zeitraum von Mitte Juli bis in die 2.Septemberhälfte die Wintereier (6 – 9 Eier pro Weibchen) einzeln an die Nadelunterseite ab. Die etwa aus 10 – 20% Geflügelten bestehende V1-Generation erscheint zwischen Mitte April und Anfang Mai und bildet sog. „Primärkolonien“ auf den Vorjahres- und den sich öffnenden Maitrieben (Abb.13, 14 und 15). Die zwischen Mitte und Ende Mai geborene V2-Generation besteht aus rund 70% Geflügelten, die über den zwischen Anfang und Mitte Juni stattfindenden Ausbreitungsflug die sog. „Sekundärkolonien“ an Maitrieben bilden (Abb.16 und 17). Die Sekundärkolonien halten sich infolge der zunehmenden Verholzung der Maitriebe nur etwa 2 bis 4 Wochen und sterben ab, sodass nur ein Bruchteil der V3-Generation adult wird und sich in die beiden besagten Formen spaltet (SCHEURER, 1964; LIEBIG, 1999; BAUER-DUBAU, 1997).

Die trophobiontische Beziehung zu Ameisen wird bei *C. pilicornis* kontrovers diskutiert. Nach BÖRNER & FRANZ (1956), FOSSEL (1972), KLOFT et al. (1985), LIEBIG, 1990, 1999, SCHEURER (1993) gilt *C. pilicornis* als ameisenunabhängig mit nur gelegentlichem Ameisenbesuch durch vorwiegend subdominante Ameisenarten (*Myrmica* spec., *Serviformica*-Arten). SCHEURER (1993) stellte zudem auch einen saisonbedingten Ameisenbesuch an Fundatrices im Frühjahr bei noch sehr rarem Kohlenhydratangebot durch *Lasius*- und *Formica*-Arten fest. PINTERA (1966) und CARTER & MASLEN (1982) beobachteten diese *Cinara*-Art jedoch größtenteils im Beisein von Ameisen. Weitere Hinweise für einen möglichen förderlichen Einfluss des Ameisenbesuches auf *C. pilicornis* werden durch FOSSEL

(1972) und BAUER-DUBAU & SCHEURER (1994) geliefert. FOSSEL (1972) stellte im Vergleich zu ameisenarmen Wäldern ein dichteres und regelmäßigeres Vorkommen von *C. pilicornis* in ameisenreichen Wäldern fest und BAUER-DUBAU & SCHEURER (1994) beobachteten in Gegenwart von Ameisen größere Kolonien geflügelter Tiere der ersten Tochtergeneration (V1).

In der vorliegenden Studie konnte hingegen an *C. pilicornis* ein häufiger Ameisenbesuch durch *F. polyctena* festgestellt werden, welche zu den dominanten Ameisenarten zählt. Ein wiederholter Ameisenbesuch wurde zudem auch bei den meisten *pilicornis*-Kolonien beobachtet, welche sich auf den selben Bäumen in Koexistenz mit Kolonien der beiden stark myrmecophilen *Cinarinen C. piceicola* und *C. pruinosa* befanden. Ein Ameisenbesuch konnte hierbei nicht nur an aus Fundatrices und ersten V1-Tocherindividuen bestehenden Kolonien, sondern auch an geflügelten V2-Tieren und vereinzelt auch an Kolonien von Oviparen beobachtet werden (Abb.12, 13, 14 und 16). Allerdings waren von Ameisenbesuch frei gehaltene Bäume wesentlich koloniestärker und zeigten ein starkes Anwachsen von aus V1- und V2-Tieren bestehenden Kolonien (Abb.11).

2.2.4. *Cinara costata* (Zetterstedt, 1828) – Stark bemehlte Fichtenrindenlaus

Die ebenso holozyklische, stark bemehlte Fichtenrindenlaus ist eine weitverbreitete in Europa, Ostasien, Australien, Grönland, Kanada und USA heimische Lachnidenart, die zahlreiche *Picea*-Arten (*P.abies*, *P. glauca*, *P. glehnii*, *P. jezoensis*, *P. mariana*, *P. omorika*, *P. orientalis*, *P. pungens* und *P. sitchensis*) nutzt (PINTERA, 1966; CARTER & MASLEN, 1982; BLACKMANN & EASTOP, 1994).

C. costata unterscheidet sich durch ihre nahezu dreieckige Körperform und durch den von einem dichten mehligen, grauweißen Wachsbelag bedeckten glänzenden, fast bronzefarbenen Körper sehr deutlich von anderen *Cinarinen* (Abb.18 und 19). Die beiden schwarzen Siphone sind bei *C. costata* ebenso deutlich ausgeprägt (BAUER-DUBAU, 1997). Die bevorzugten Saugorte von *C. costata* sind die Unterseiten der vorjährigen bis 2-jährigen Triebe dünner, schwachwüchsiger beschatteter Zweige. Obwohl diese Lachnidenart hohe Honigtaumengen produziert und auch an den versteckt liegenden Saugorten von Bienen beflogen wird, besteht keine trophobiontische Beziehung zu Ameisen. Ein nur gelegentlicher Ameisenbelauf durch subdominante Arten wie *Serviformica* spec. und *Myrmica* spec. konnte allerdings schon festgestellt werden (SCHEURER, 1964; KLOFT et al., 1985; BAUER-DUBAU, 1997). Weiters ist *C. costata* sehr empfindlich gegenüber direkter Sonnenbestrahlung sowie gegenüber Erschütterungen und bevorzugt Standorte mit hohem Feuchtigkeitsgrad (BAUER-DUBAU, 1997).

Der Entwicklungszyklus von *C. costata* beginnt mit dem Schlüpfen der Fundatrices aus den Wintereiern am Ende der 3.Märzdekade oder erst am Ende der ersten Aprildekade. An die Fundatrices schließen noch drei vivipare Tochtergenerationen und die Sexualesgeneration an. Die Geburt der V1-Generation setzt Mitte Mai ein und Ende Mai bzw. Anfang Juni kommt ein Populationsmaximum zustande. Während SCHEURER (1964) eine Nachkommenszahl von 36 V1-Individuen pro Fundatrix festgestellt hat, gibt BAUER-DUBAU (1997) nur 5 bis 11 V1-Töchter pro Fundatrix an. Der Anteil an Geflügelten in der V1-Generation ist mit 50% –70% sehr hoch (BAUER-DUBAU, 1997). Mitte Juni werden die ersten V2-Individuen geboren und der Anteil Alater beträgt hier 10%–20%. Witterungsbedingte Migrationen und Aufspaltungen in kleinere Kolonien sind sehr häufig, sodass oft nur sehr kleine Kolonien von nur 5 bis 12 Tieren bevorzugt im unteren Baumdrittel vorherrschen (BAUER-DUBAU, 1997). Die Geburt der Sexupare fällt in das Ende der zweiten Julidekade und dauert bis in die 3.Augustdekade an. Ende der 3.Augustdekade werden bereits die ersten Sexuales geboren und in der dritten Septemberdekade wird das Maximum er-

reicht. Die Eiablage der reifen, mit abdominalen Wachswollringen versehenen Oviparen beginnt Anfang Oktober. Im Gegensatz zu anderen *Cinarinen* sind die Eier glänzend-schwarz und werden zu mehreren perlschnurartig an die Nadelunterseite von dies- und vorjährigen Trieben abgelegt (SCHEURER, 1964).

2.2.5. *Physokermes piceae* (Schrank, 1801) – Grosse Fichtenlecanie

Die auf einigen Untersuchungsbäumen aufgetretene und mit Lachniden koexistierende Grosse Fichtenlecanie ähnelt in Aussehen und Biologie der Kleinen Fichtenlecanie (*Physokermes hemigryphus*). Im Gegensatz zu den Lachniden gibt es bei den Lecanien jedoch nur eine Generation im Jahr, die nicht als Ei, sondern im Larvenstadium überwintert. Anders als bei der Kleinen Fichtenlecanie sind die bevorzugten Aufenthaltsorte starkwüchsige Zweige im Wipfelbereich bzw. in der Peripherie des Baumes (vorwiegend jüngere Fichten im Alter von 3 – 15 Jahren) und nutzen hier nicht nur den Quirlbereich (Abb.20), sondern auch ungeschützt die Rinde. Die Grosse Fichtenlecanie gilt, verglichen mit der kleineren Schwesternart, als häufiger von Ameisen besucht, jedoch mit seltenerem Vorkommen. Außerdem tritt bei *P. piceae* nur eine rein zweigeschlechtliche Fortpflanzung auf. Die Eiablage findet im Zeitraum Mitte Mai bis Mitte Juni statt. Von einer ca. 7 – 8 mm grossen Brutblase (= totes Weibchen) stammen etwa 1600 Eier. Der Bienenbeflug setzt bei den etwa 2 bis 3 mm grossen Weibchen während der Zeit der sich öffnenden Maitriebe (Pinselstadium) in der ersten Maihälfte ein und der aus austretende Honigtau wird hierbei häufig direkt vom Analspalt abgenommen. Die verglichen mit *P. hemigryphus* etwa 3 bis 4 Wochen früher einsetzende Entwicklung von *P. piceae* beginnt bereits im März mit den sich zu erwachsenen Weibchen häutenden Larven. Die Wachswollausscheidung (zuerst als sog. „Engelshaarstadium“) und die weiße Körperfarbe weisen darauf hin, dass die Tiere noch nicht ausgewachsen sind. Die Verfärbung nach kirschrot zeigt hingegen Geschlechtsreife an und geflügelte Männchen fliegen zur Begattung herbei. Die Eireifung findet in den größer werdenden, sich dunkelrotbraun verfärbenden Panzer der Weibchen statt. Die Umfärbung der sich zu hellbraunen, mit weißen Flecken versehenen „Brutblasen“ (Abb.20) deutet darauf hin, dass die Weibchen abgestorben sind (KLOFT et al., 1985; LIEBIG, 1999).

Die nur bei trockener Witterung zwischen Mitte Juli und Ende August aus dem Analspalt der Brutblasen schlüpfenden Wanderlarven siedeln sich zum Teil auf den Fichtenzweigen unter den Quirlschuppen an und stechen dort die Rinde an, um Phloemsaft zu saugen. Der Großteil der Wanderlarven fällt jedoch auf den Boden, wo sie verenden. Die Überlebensrate der „Überwinterungslarven“ liegt bei 10% bis 50%. In diesem Brutblasenstadium läßt die Honigtauproduktion und der Ameisenbesuch allmählich nach (LIEBIG, 1999).

Bei Anwesenheit von Fichtenlachniden scheint der Ameisenbesuch bei *P. piceae* auch im von starker Honigtauabgabe charakterisierten, unreifen Brutblasenstadium zu stagnieren. KLOFT et al. (1965) beobachtete dieses „*Switching*“ der Honigtauquelle seitens der Waldameisen auch bei der Kleinen Fichtenlecanie. In diesem Kontext war es interessant, die Honigtauzusammensetzungen der koexistierenden *P. piceae*, *C. piceicola* und *C. pruinosa* miteinander zu vergleichen.

2.3. Biologie und Ökologie der Waldameise *Formica polyctena* (FÖRSTER, 1850)

Die Kleine Rote Waldameise oder Kahlrückige Waldameise ist eine von insgesamt acht in Europa unterschiedenen Waldameisenarten, deren Kopfhinterrand und Rücken frei von jeglicher Beborstung sind. Obwohl es zwischen *F. polyctena* und *F. rufa* – der Grossen Roten Waldameise – mancherorts zur Hybridisierung kommt (SEIFERT, 1996), können beide Arten morphologisch und ökologisch zumeist gut getrennt werden (GÖßWALD, 1989; TRAVAN, 1996). *F. polyctena* gehört zu den polygynen Waldameisenarten und bildet mit bis zu mehr als 5 Millionen Arbeiterinnen und über 5000 Königinnen die mit Abstand volkstärkste Art, die sich fast ausschließlich durch Zweignestbildung (Ausbildung polykalischer Kolonien) und Nachzucht von Jungköniginnen vermehrt. Die Schwärmphase und nachfolgende sehr häufige Nestbegattung der Kleinen Roten Waldameise fällt in den Zeitraum Mitte April bis Ende Juni (SEIFERT, 1996).

Der Schwerpunkt der Verbreitung ist das Flach- und Hügelland Mitteleuropas (weniger in Nord-, West- und Osteuropa) und als Biotopstrukturen werden bevorzugt Waldränder und Lichtungen von Eichen- und Koniferenbeständen mit möglichst geringer Bodenvegetation genutzt. (GÖßWALD, 1989; TRAVAN, 1996). Als wichtigste Standortfaktoren für Waldameisennester werden die Exposition – bevorzugt Süd-, Ost- und Westlagen –, der Baumartenbestand und das Bestandesalter sowie die Bestandesdichte und der Raumbedarf angeführt (BUSCHINGER, 2000). Das an einer als Nestkern dienenden Totholzstruktur errichtete, kombinierte Nest der Roten Waldameisen setzt sich aus einer bis zu 2 m hohen, aus trockenen Vegetabilien bestehenden Nestkuppel und dem bis mehr als 2 m tief reichenden unterirdischen System aus Gängen und Kammern zusammen (GÖßWALD, 1989; 1990; TRAVAN, 1996; BRETZ, 2000).

Laut Literatur (WELLENSTEIN, 1952, 1990a; GÖßWALD, 1989, 1990; TRAVAN, 1996; BRETZ, 2000) umfasst die sehr weitreichende und vielseitige ökologische Bedeutung der Roten Waldameisen folgende Hauptaspekte: Erbeutung von Schadinsekten, Beitrag zur Stabilisierung des Ökosystems, Förderung vieler Baumläuse und Erhöhung der Honigtauproduktion, was wiederum zahlreichen Honigtaunutznießern – mehr als 240 Insektenarten – (ZÖBLEIN, 1956) zugute kommt und zur Steigerung der Waldhonigtracht führt. Weiters werden von Waldameisen zahlreiche Pflanzensamen verbreitet und das Bodenmilieu im Nestbereich verbessert. Ausserdem dienen Waldameisenhügel zahlreichen Tierarten (Synechthren, Synöken, Symphilen) als Lebensraum und Nahrungshabitat. Waldameisen und deren Puppen sind auch selbst wichtige Nahrungsquellen für viele Vogelarten (vor allem Spechte und Rauhfußhühner).

Insgesamt wird der Honigtau von mehr als 70 verschiedenen Phloemsaugern (Cocciden, Lachniden, Phyllaphiden, Aphiden) als primäre Kohlenhydratquelle für die Imagines genutzt (BRETZ, 2000). HORSTMANN (1985) gibt an, dass der Honigtau 72% des Gesamtenergiebedarfes abdeckt. Nach WELLENSTEIN (1952) liegt der Anteil auch im Bereich von 77 % – 81%. Rindenläuse liefern dabei mit 99,1 % den Hauptanteil des insgesamt gesammelten Honigtaus und gelten somit auch als die mit Abstand wichtigsten Honigtaulieferanten für Waldameisen. Im besonderen sind es hierbei die im Wurzelbereich saugenden Lachniden, die vergleichsweise zu oberirdisch saugenden Lachnidenkolonien höhere Honigtaumengen produzieren (WELLENSTEIN, 1952).

Der Entwicklungsgrad der Trophobiose seitens der Roten Waldameisen wird, entwicklungsgeschichtlich betrachtet, zwischen dem „rein zufälligen Aphidenbesuch“ (Typus *Leptothorax* spec., *Myrmica* spec.) und der „hochgradigen Pflanzenlauszucht“ (Typus *Lasius flavus*) gestellt (WELLENSTEIN, 1952).

Abb.1: *C. piceicola* (Kolonie aus 3 adulten Fundatrices und V1-Larven; Aufnahme am 17.05.05)

Abb.2: *C. piceicola* (Grüne Variante; Grosse Kolonie aus Fundatrices und unterschiedlich alten V1-Larven; Aufnahme am 25.05.05)

Abb.3: *C. piceicola* (Rote Variante; Grosse Kolonie aus zahlreichen Fundatrices mit ersten V1-Larven; Aufnahme am 17.05.05)

Abb.4: *C. piceicola* (Kolonie aus alaten Larven der V2-Generation; Aufnahme am 16.06.05)

Abb.5: *C. pruinosa* (Kolonie aus 2 Fundatrices mit L1-/L2-Larven der V1-Generation vom 09.05.05)

Abb. 7: Mischkolonie aus *C. pilicornis* und einigen *C. pruinosa* im Vorjahrestrieb. (Kolonie mit Ameisenabschirmung. Sichtbar sind 3 Fundatrices von *C. pruinosa* mit einigen V1-Larven in Vergesellschaftung mit 4 roten und 1 grünen adulten *C.pilicornis* der V1-Generation und roten wie grünen V2-Larven, die z.T. in die Maitriebe übergelaufen sind; Aufnahme am 31.05.05).

Abb.6: Mischkolonie aus Fundatrices von *C. pruinosa* und 9 rötlichen, adulten Fundatrices von *C. piceicola* vom 25.05.05

Abb.8: Mischkolonie aus *C. pilicornis* und einigen *C. pruinosa* im Vorjahrestrieb. (Unter Ameisenabschirmung vergesellschaften sich beide Arten. An der Spitze des vorjähr.Triebes sitzen 5 adulte *C. pilicornis* der V1-Generation, darunter 2 adul. Fundatrices von *C. pruinosa* und einige V1-Larven inmitten der V2-Larven von *C. pilicornis*; Aufnahme am 31.05.05).

Abb.9: *C. pruinosa* an oberflächlich gelegener Wurzel (Unterschiedlich alte, überwiegend alate Larven der Sexuparen-Generation in Betreuung von *F. polyctena*; Aufnahme am 22.07.05).

Abb.10: Freigelegte Wurzellauskolonie von *C. pruinosa* (Unterschiedlich alte, überwiegend alate Larven der Sexuparen-Generation in Betreuung von *F. polyctena*; Aufnahme am 22.07.05).

Abb.11: Riesenkolonie aus *C. pilicornis* in Vergesellschaftung mit *C. pruinosa* auf Vorjahrestrieben. Mit Ameisenabschirmung. Adulte V1-Individuen von *C. pilicornis* sitzen vorwiegend an Triebspitze.

Abb.12: *C. pilicornis*. (Einzelne Fundatrix am Vorjahrestrieb mit Ameisenbesuch. Aufnahme am 01.05.05).

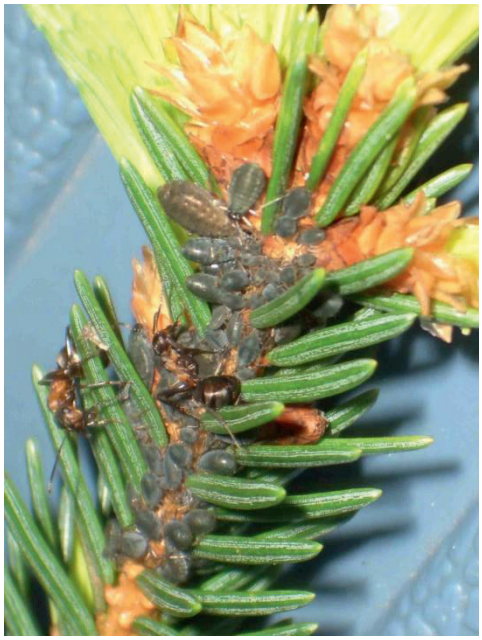


Abb.13: Grüne Variante von *C. pilicornis*. (Mit Ameisenbesuch. Fundatrix sitzt an der Triebspitze des Vorjahrestriebes, umgeben von unterschiedlich alten V1-Larven; Aufnahme am 09.05.05).

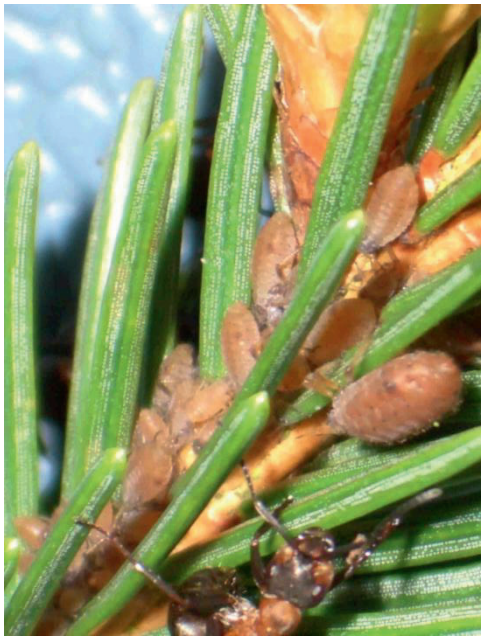


Abb.14: Rote Variante von *C. pilicornis*. (Kolonie mit Ameisenbesuch, bestehend aus einer Fundatrix mit unterschiedlich alten V1-Larven am Beginn des Vorjahrestriebes; Aufnahme am 09.05.05).

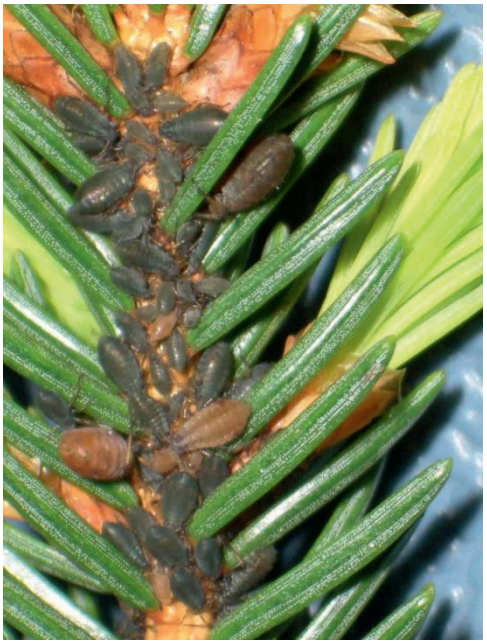


Abb.15: Mischkolonie aus roter und grüner Variante von *C. pilicornis*. (Kolonie an Triebspitze. Rote und grüne Fundatrices mit 3 roten und zahlreichen grünen V1-Larven unterschiedlichen Alters; Aufnahme am 09.05.05).

Abb.16: *C. pilicornis*. (Rote Variante. Kolonie aus geflügelten und ungeflügelten Tieren der V2-Generation mit Ameisenbesuch auf Maitrieb; Aufnahme am 16.06.05).

Abb.17: *C. pilicornis* (Alate der V2-Generation an der Maitriebspitze kurz vorm Ausbreitungsflug (Aufnahme am 16.06.05).

Abb.19: *C. costata* (Kolonie aus 2 an der Spitze des Vorjahrestriebes sitzenden Fundatrices und unterschiedlich alten V1-Larven; Aufnahme am 28.05.05).

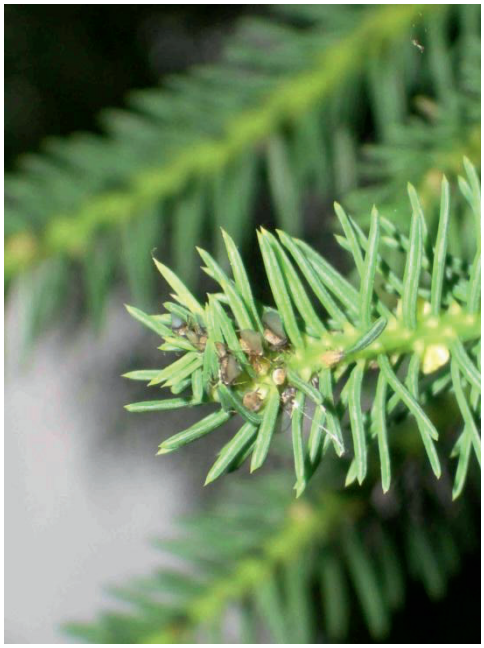


Abb.18: *C. costata* (Kolonie aus 4 an einem Vorjahrestrieb sitzenden Fundatrices und einer sichtbaren V1-Larve; Aufnahme am 28.05.05).

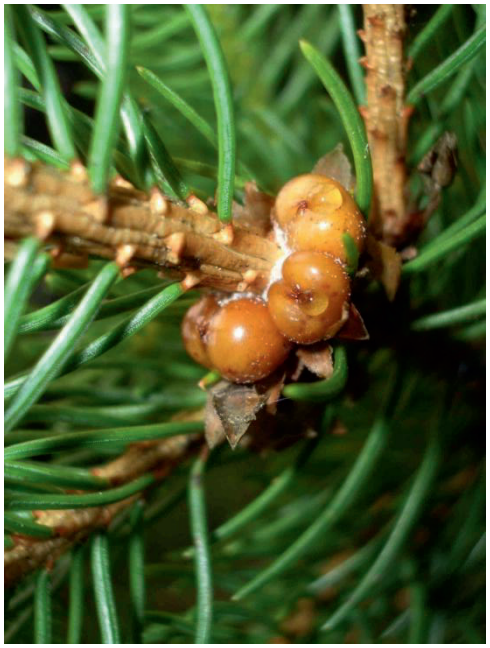


Abb.20: *Physokermes piceae* (3 Brutblasen mit Wachsausscheidung an Quirl zwischen Vorjahrestrieb und 2-jährigem Trieb. Die 2 vorderen Brutblasen mit sich ansammelnden Honigtautropfen am Analspalt. Aufnahme am 07.06.05).

3. MATERIAL UND METHODEN

3.1. Versuchsdesign

3.1.1. Standort

Die Freilandexperimente fanden in der Nestumgebung von zwei Einzelnestern der Kleinen Roten Waldameise *Formica polyctena* im Freisinger Forst (Freising, Oberbayern) statt. Beide ca. 3 km voneinander entfernt liegende Ameisennester (Nest 1, Nest 2 = N1, N2) entstanden vor ca. 5 (N1) bzw. 9 (N2) Jahren künstlich durch Ablegerbildung. Jede der beiden im März 2003 errichteten Versuchsarenas besteht in der kreisförmigen Anordnung von 25 alters- und herkunftsgleichen Fichten (ca. 1,5 m Höhe), welche im ballierten Zustand in einem 5m-Abstand um ein Ameisennest eingepflanzt wurden (Abb.22 und 23). Die nachstehende Skizze (Abb.21) zeigt am Beispiel des Neststandortes 1 die Anordnung der 25 Fichten um ein Waldameisennest.

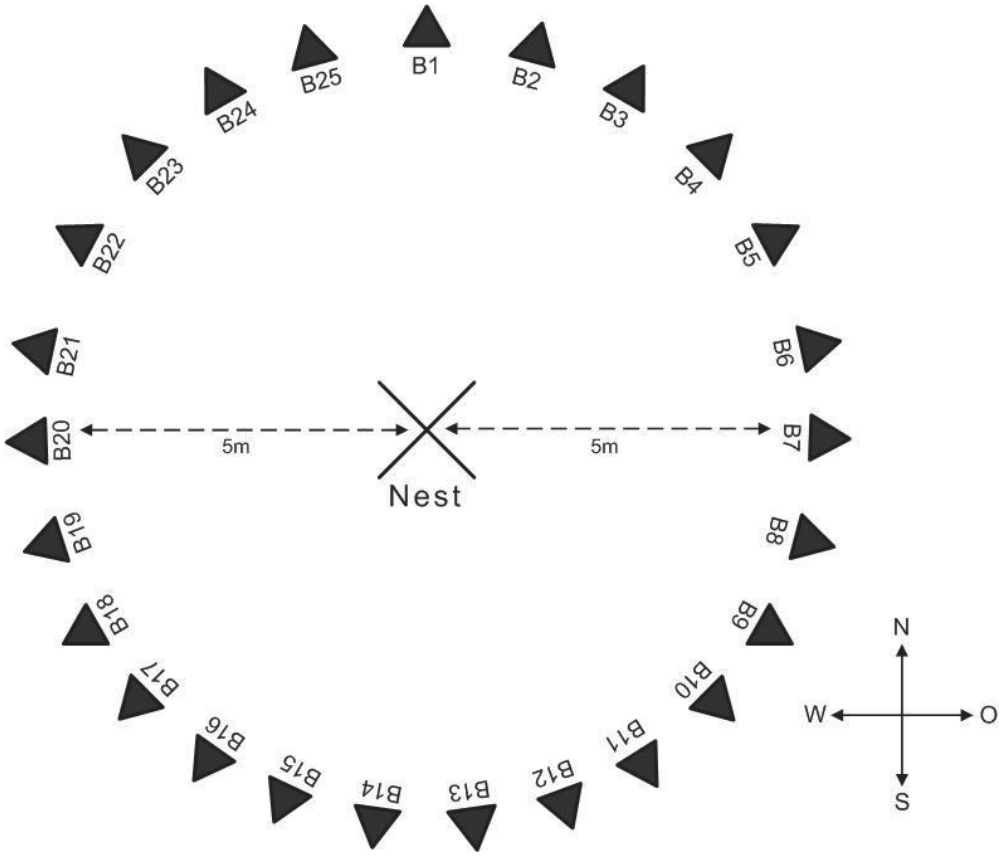


Abb. 21: Neststandortskizze

3.1.2. Lachnidenbesiedlung

Die Besiedlung der Fichten mit Rindenläusen erfolgte auf zwei Wegen: Zuerst wurden mit Wintereiern besetzte Fichtentriebe aus einem Waldameisengebiet außerhalb der Untersuchungsregion im Zeitraum 10.03.-20.03. gesammelt und auf die Zweige der Untersuchungsbäume gebunden. Insgesamt waren das zwischen 15 bis 20 Lachnideneier pro Baum. Nach dem Aussehen der Wintereier und der jungen Fundatrixlarven konnte jedoch nicht bestimmt werden, um welche Lachnidenart es sich handelte. Ausserdem schlüpften aus zahlreichen Wintereiern keine Fundatrices.

Aus diesem Grunde war eine Nachbesiedlung mit bereits älteren, klar determinierbaren Rindenläusen erforderlich. Innerhalb der ersten beiden Maidekaden wurden Triebstücke, auf denen Erstkolonien aus adulten Fundatrices und V1-Larven saugten, aus dem Sammelgebiet entnommen und auf Zweige des oberen und mittleren Stammbereiches der Versuchsbäume befestigt. Das ursprüngliche Ziel der Besiedlung bestand zwar darin, möglichst gleich viele Kolonien der zwei bzw. drei Fichtenlachnidenarten auf jedem Baum zu haben. Die Rindenläuse zeigten jedoch nach dem Überlaufen auf die Äste der Versuchsbäume ein stark ausgeprägtes Aggregationsverhalten. Die Dynamik im Siedlungsverhalten war ausserdem auch innerhalb einer Monatsdekade ziemlich gross. Lauskolonien lösten sich an einer bestimmten Saugposition auf, entstanden an einer anderen Stelle des selben Triebes oder an einem anderem Ast neu oder verschwanden komplett. Diese Umstände führten dazu, dass eine sehr variable Anzahl von unterschiedlich grossen Lauskolonien auf den Bäumen zustande kam.

Vor allem im ersten Untersuchungsjahr traten noch weitere Schwierigkeiten bei der Besiedlung mit Lauskolonien auf. Zunächst erwies sich die Zahl der Fichten im Jahr 2003 als bei weitem zu groß, sodass der Arbeitsaufwand beim Ansiedeln und Zählen der Läuse sowie der Ameisen nicht zu bewältigen war. Beinahe der ganze Monat Mai 2003 ging in die Arbeiten des An- und Umsiedelns der Rindenläuse auf. Ein weiteres, gänzlich unerwartetes Problem bestand auch darin, dass mehrere Versuchsbäume bereits mit Lachnideneiern vom Herkunftsgebiet der Fichten besiedelt waren. Letzteres erschwerte zusätzlich die erforderlichen Arbeiten des An- und Umsiedelns der Rindenläuse. Im extrem heißen Jahr 2003 kam ausserdem hinzu, dass der Prädationsdruck durch den kontinuierlich starken Syrphidenlarvenbefall enorm groß war. Letzteres hatte auch zur Folge, dass sich die relativ kleinen Kolonien der ausschließlich auf Mai- und Vorjahrestrieben siedelnden *C. pilicornis* nur wenige Tage hielten und auch ein mehrmaliges Wiederansiedeln brachte keinen dauerhaften Erfolg. Dennoch wurden im Jahr 2003 von insgesamt 27 Fichten Daten zu den Individuenzahlen der Lauskolonien und zur Intensität des Ameisenbesuches erfaßt.

Im Jahr 2004 wurde infolge der Vorjahreserfahrungen die Zahl der Fichten auf 17 eingeschränkt. Der Hitzestress im Jahr 2003 führte ausserdem auch dazu, dass ein Teil der Fichten abgestorben bzw. in schlechtem Zustand war. Drei weitere Fichten standen für Honigtauuntersuchungen zur Verfügung. Im Jahr 2004 kam hinzu, dass *C. pilicornis* komplett ausfiel; d.h. trotz langwierigem Suchen im Sammelgebiet und auch im Umland konnten keine Kolonien dieser *Cinara*-Art für die Ansiedlung aufgefunden werden. Im Jahr 2005 standen infolge weiterer Verluste nur noch 12 Fichten und vier weitere Versuchsbäume für die Honigtaugewinnungsversuche zur Verfügung. Die sich nicht als ganz einfach erwiesene Ansiedlung von *C. pilicornis* wurde durch eine Schutzhülle aus Gartenflies unterstützt, welche an die mit Läusen besetzten, angebundenen Triebstücke angebracht wurde (Abb.24 und 25). Auf diese Weise konnten die Läuse ungestört vom angebundenen Triebstück auf die Mai- bzw. Vorjahrestriebe überlaufen und blieben so auch vor Syrphidenbefall geschützt; konnten aber dennoch weiterhin von Ameisen besucht werden. Dieser Schutz aus Gartenflies förderte auch das Verbleiben und die Vermehrung von etwas peripher siedelnden Kolonien der Arten *C. piceicola* und *C. pruinosa*.

Insgesamt wurden in den einzelnen Untersuchungsjahren folgende Bäume mit Rindenlauseiern und nachfolgend innerhalb der 1.Maihälfte auch mit Rindenläusen der V1-Generation besiedelt:

Tab.1.: Übersicht zu den von Lachniden besiedelten Fichten in den drei Untersuchungsjahren

Standort	**Versuchsbäume**		
	2003	**2004**	**2005**
1	B1	B2	B2
	B2	B3	B3
	B3	B4	B4
	B4	B5	B5
	B5	B6	B6
	B6	B8	B9
	B8	B9	B12
	B10	B10	B13
	B11	B11	
	B12	B12	
	B15	B13	
	B19	B14	
	B20		
2	B1	B5	B5
	B3	B6	B6
	B4	B7	B14
	B7	B15	B15
	B8	B21	
	B10		
	B11		
	B12		
	B17		
	B21		
	B22		
	B23		
	B24		
	B25		
Gesamt:	**27**	**17**	**12**

Die während der Freilandexperimente vorherrschenden Witterungsverhältnisse (Lufttemperatur, Niederschlagsmenge) sind durch die Wetterdaten der ortsansässigen Klimastation (Weihenstephan) dokumentiert und wurden bei der Interpretation der sich saisonal ändernden Lauskoloniegrößen und Koloniezahlen sowie bei den Untersuchungen zur Honigtauqualität mitberücksichtigt (Anhang, Tab. 31 und 32, Anhang-Abb. 1 – 3) .

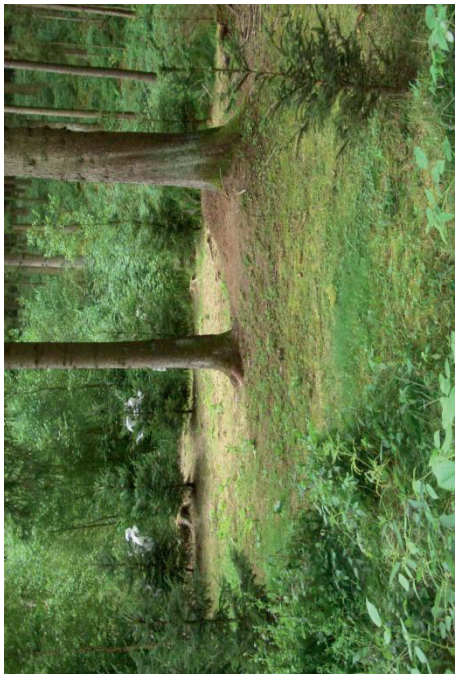


Abb.22: Neststandort 1 (N1) – Zwei Versuchsbäume für Honigtaugewinnung und Schutzhülleaus Flies für die Ansiedlung von *C. pilicornis*

Abb.23: Neststandort 2 (N2) – Spitzkegeliges Hügelnest von *F. polyctena* mit deutlichem Erdauswurfring

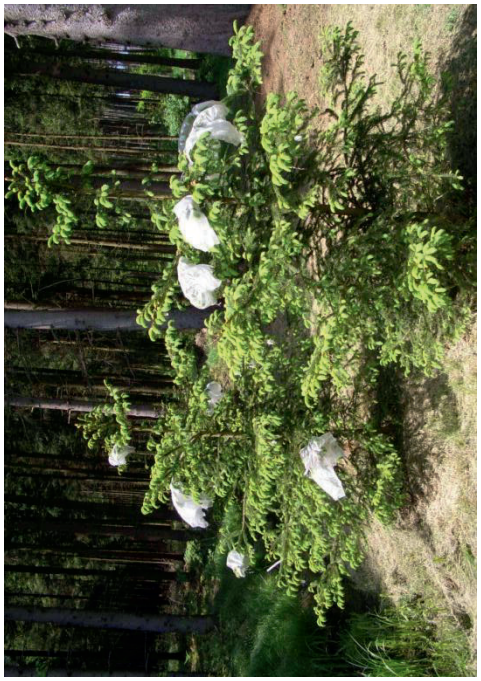


Abb.24: Zwei Versuchsbäume für Honigtaugewinnung mit Schutzhüllen aus Gartenflies für die Ansiedlung von *C. pilicornis* an Mai- und Vorjahrestrieben

Abb.25: Schutzhülle aus Flies für die Ansiedlung von *C. pilicornis* – Sichtbar sind eine Fundatrix und V1-Larven mit 2 Arbeiterinnen von *F. polyctena*

3.2. Freilandexperimente

3.2.1. Phänologische Erhebungen des Fichtenlachnidenbestandes und des Ameisenbesuches aus den Untersuchungsjahren 2003 - 2005

In den Untersuchungsjahren 2003 bis 2005 wurden die folgenden phänologischen Parameter erhoben: Koloniegröße (Individuenzahl/Lauskolonie = LZ), die Ameisenzahl im 5 cm-Umkreis einer Lauskolonie = AZ sowie der Ameisenbesuch, welcher als Quotient von LZ/AZ definiert ist.
Eine Lauskolonie entspricht einer mehr oder weniger dichten Ansammlung von Läusen, welche in einem Abstand von mindestens 10 cm entfernt zur nächsten Lausgruppe siedelt. Unter diesem Gesichtspunkt gelten auch einzelsitzende Läuse wie etwa Fundatrices bereits als eine Kolonie.
Die genannten Parameter wurden im Jahr 2004 für zwei (*C. piceicola*, *C. pruinosa*) und in den Jahren 2003 und 2005 für drei (*C. piceicola*, *C. pruinosa*, *C. pilicornis*) an der selben Fichte saugende Arten ermittelt. Die Mittelwerte der Individuenzahlen pro Kolonie und des Ameisenbesuches wurden aus den entsprechenden Einzelwerten der Lauskolonien aller Bäume einer Monatsdekade ermittelt. Die Aufnahmen zur Individuenzahl pro Kolonie und zum Ameisenbesuch wurden an jedem Versuchsbaum mindestens einmal innerhalb einer Monatsdekade durchgeführt. Ziele dieser Aufnahmen waren zum einen der saisonale Vergleich der Individuenzahlen pro Kolonie sowie des Ameisenbesuches von einzelnen Monatsdekaden bezüglich jeder *Cinara*-Art und zum anderen die Ermittlung von artspezifischen Unterschieden der Individuenzahlen pro Kolonie und des Ameisenbesuches innerhalb der einzelnen Monatsdekaden. Ferner wurden die Individuenzahlen pro Kolonie und der Ameisenbesuch für *C. piceicola* und *C. pruinosa* bezüglich der einzelnen Monatsdekaden von 2003, 2004 und 2005 miteinander verglichen. Die Aufnahmen der Individuenzahlen pro Kolonie und des Ameisenbesuches erfolgten auf den einzelnen Bäumen bis zum Verschwinden der Lauskolonien.
Eine mögliche Abhängigkeit des Ameisenbesuches von der Lauskoloniegröße wurde für die quantitativ relevanten Monatsdekaden (ab der 2.Mai-Dekade) bei *C. piceicola* und *C. pruinosa* für das Jahr 2004 und bei *C. piceicola*, *C. pruinosa* und *C. pilicornis* für das Jahr 2005 berechnet.

Tab.2: Übersicht zu den in den einzelnen Monatsdekaden erfolgten Datenaufnahmen der drei Untersuchungsjahre. „x“ = Datenaufnahme; „–“ = keine Datenaufnahme.

Dekaden	2003	2004	2005
1.April-	X	–	–
2.April-	X	X	–
3.April-	–	X	–
1.Mai-	–	X	–
2.Mai-	–	X	X
3.Mai-	–	X	X
1.Juni-	X	X	X
2.Juni-	X	X	X
3.Juni-	–	X	X
1.Juli-	X	X	X
2.Juli-	–	–	–
3.Juli-	X	X	X
1.Aug.-	–	–	–
2.Aug.-	–	X	X
3.Aug.-	–	–	–
1.Sep.-	–	X	X
2.Sep.-	–	–	–
3.Sep.-	X	–	X
1.Okt.-	–	–	–
2.Okt.-	–	X	–

3.2.2. Besiedlungsdynamik der Lachniden innerhalb eines Wirtsbaumes

Folgende vier Parameter wurden für jeweils vier einzelne Bäume des Neststandortes 1 (Tab.3) ermittelt: die Anzahl der Lauskolonien, die Gesamtzahl der Lausindividuen, die mittleren Lauskoloniegrößen und die bevorzugten Saugorte für jede *Cinara*-Art und für die verschiedenen Monatsdekaden.

Tab.3: Übersicht zu den in den einzelnen Monatsdekaden untersuchten Versuchsbäumen für 2004 und 2005. „x“ = Datenaufnahme; „–“ = keine Datenaufnahme.

Dekaden	Fichtenbäume des Neststandortes 1							
	2004				2005			
	B2	B4	B5	B12	B2	B4	B5	B12
1.Mai-	x	x	x	–	–	–	–	–
2.Mai-	x	x	x	x	x	–	x	x
3.Mai-	x	x	x	x	–	x	–	–
1.Juni-	x	x	x	x	x	x	x	–
2.Juni-	x	x	x	–	–	–	x	x
3.Juni-	x	x	x	x	x	x	x	x
1.Juli-	x	x	x	x	x	–	–	–
2.Juli-	–	–	–	–	–	–	–	–
3.Juli-	x	x	x	x	x	x	x	x
1.Aug.-	–	–	–	–	–	–	–	–
2.Aug.-	x	x	x	x	x	x	x	x
3.Aug.-	–	–	–	–	–	–	–	–
1.Sep.-	x	x	–	x	x	x	x	x
2.Sep.-	–	–	–	–	–	–	–	–
3.Sep.-	x	–	x	–	–	x	x	x
1.Okt.-	–	–	–	–	–	–	–	–
2.Okt.-	x	x	x	x	–	–	–	–

Die jeweiligen Saugorte innerhalb eines Wirtsbaumes wurden unter einem zeitlichen und räumlichen Aspekt betrachtet. Die Qualität der Saugorte wurde nach dem Alter der Triebe klassifiziert (Tab. 4) und nach verschiedenen, räumlichen Ebenen entlang der Längsachse des Baumes (Tab. 5). Die nachstehende Abb. 26 zeigt eine Skizze eines Fichtenbaumes, in der die verschiedenen Saugorte ersichtlich sind.

Tab. 4: Klassifikation der Saugorte nach dem Alter des Saugortes (siehe Abb.26).

Saugort	Alter in Jahren
T, S1	< 1
W1-W2, S2	> 1 < 2
W2-W3, S3	> 2 < 3
W3-W4, S4	> 3 < 4
W4-W5, S5	> 4 < 5
W5-W6, S6	> 5 < 6
W6-W7, S7	> 6 < 7

Tab. 5: Klassifikation der Saugorte nach räumlichen Ebenen entlang der Längsachse des Baumes (siehe Abb.26).

Saugort	Räumliche Ebenen
T, W1S1, W1-W2, W2S1, W2S2	Terminalregion; Ebene 1
W2-W3, W3S3, W3S2, W3S1	Ebene 2
W3-W4, W4S4, W4S3, W4S2, W4S1	Ebene 3
W4-W5, W5S5, W5S4, W5S3, W5S2, W5S1	Ebene 4
W5-W6, W6S6, W6S5, W6S4, W6S3, W6S2, W6S1	Ebene 5
W6-W7, W7S7, W7S6, W7S5, W7S4, W7S3, W7S2, W7S1	Ebene 6

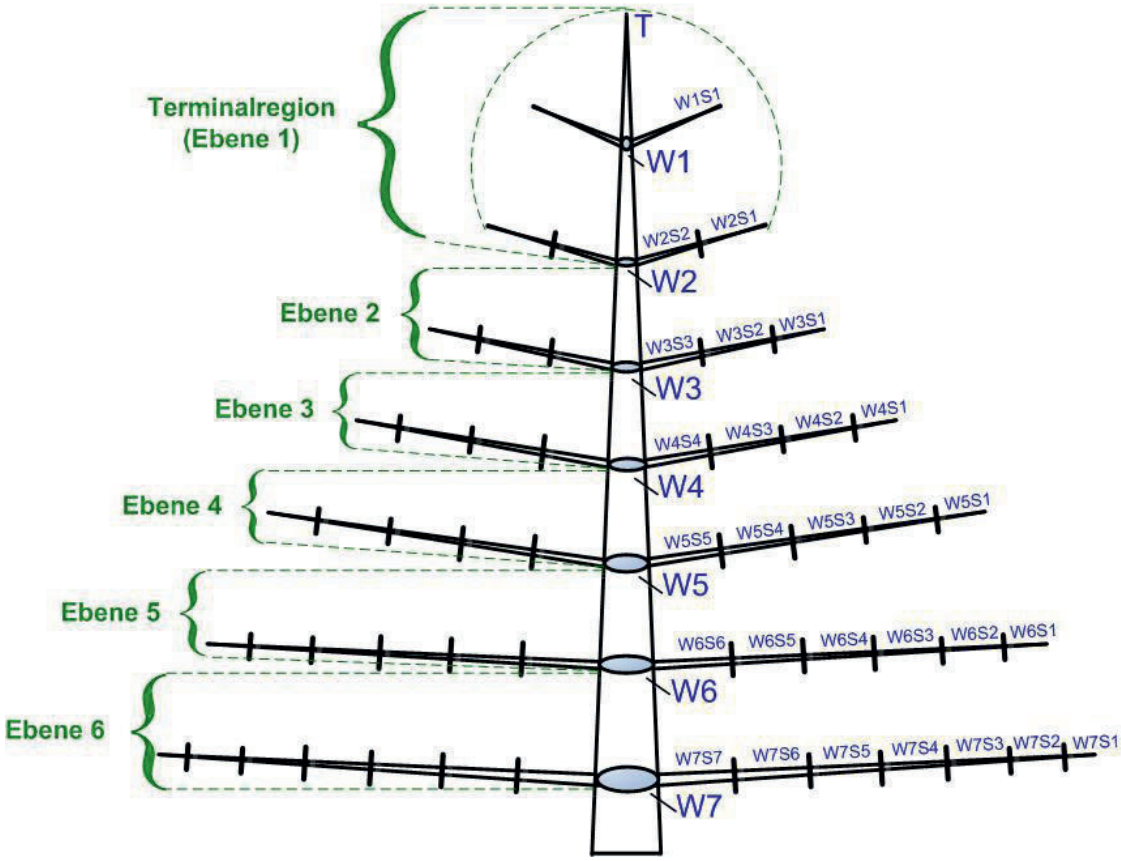


Abb.26: Bezeichnung der Saugorte innerhalb einer Fichte.

Erklärung der Abkürzungen: T = Terminaltrieb; W1, W2,....= 1., 2.,...Stammquirl; W1-W2, W2-W3,.... = Stammabschnitt zwischen zwei Stammquirle; S.....Seitenäste; WxS1 = seitlicher diesjähriger Trieb (Maitrieb) des x-ten Stammquirls; WxS2 = seitl. vorjähriger Trieb des x-ten Stammquirls; WxS3 = seitl. 2-jähr.Trieb des x-ten Stammquirls; WxS4 = seitl. 3-jähr. Trieb des x-ten Stammquirls; WxS5 = seitl. 4-jähr. Trieb des x-ten Stammquirls; WxS6 = seitl. 5-jähr. Trieb des x-ten Stammquirls; WxS7 = seitl. 6-jähr. Trieb des x-ten Stammquirls; WxS8 = seitl. 7-jähr. Trieb des x-ten Stammquirls.

3.2.3. Ameisenabschirmungsexperiment

Das Ameisenabschirmungsexperiment wurde im Jahr 2004 mit den beiden Arten *C. piceicola* und *C. pruinosa* im Zeitraum 30.Mai bis 1.September und im Jahr 2005 mit den 3 Arten *C. piceicola*, *C. pruinosa* und *C. pilicornis* im Zeitraum 25.Mai bis 30.August durchgeführt.

Im Jahr 2004 wurden von insgesamt 16 Fichten acht Versuchsbäume zufällig ausgewählt und von Ameisen mittels Leimringe an der Stammbasis abgeschirmt (Abb.27). Im Jahr 2005 standen für das Abschirmungsexperiment insgesamt 12 Fichten zur Verfügung, von denen auch die Hälfte mittels Leimringe von Ameisenbesuch freigehalten wurden. Die Lauskoloniegrößen eines jeden der 16 bzw. 12 Bäume und der Ameisenbesuch auf den nicht abgeschirmten Bäumen wurden zumeist einmal in einer Monatsdekade aufgenommen. Weiters wurden die Lauskoloniezahlen einzelner abgeschirmter Bäume in den einzelnen Monatsdekaden und ebenso wie unter Punkt 3.2.2. die innerhalb eines Baumes genutzten Saugorte nach altersbezogenen und räumlichen Gesichtspunkten für die einzelnen *Cinara*-Arten ermittelt. Tab. 6 gibt eine Übersicht über diejenigen abgeschirmten Versuchsbäume, welche

für die Ermittlung der Lauskoloniezahlen und der Häufigkeiten der genutzten Saugorte in den einzelnen Monatsdekaden der beiden Untersuchungsjahre herangezogen wurden.

Tab.6: Übersicht zu den in den einzelnen Monatsdekaden untersuchten, abgeschirmten Versuchsbäumen für 2004 und 2005. „x“ = Datenaufnahme; „–“ = keine Datenaufnahme.

Dekaden	Fichtenbäume des Neststandortes 1							
	2004				2005			
	B3	B9	B11	B14	B3	B6	B9	B13
1.Mai-	x	–	–	–	–	–	–	–
2.Mai-	x	x	x	x	x	x	x	x
3.Mai-	–	x	x	x	–	x	x	x
1.Juni-	x	x	x	x	x	–	–	–
2.Juni-	x	–	x	x	x	–	x	x
3.Juni-		x	x	x	x	–	x	x
1.Juli-	x	x	x	x	–	x	x	x
2.Juli-	x	x	x	x	x	x	x	x
3.Juli-	–	–	–	–	–	–	–	–
1.Aug.-	–	–	–	–	x	x	x	x
2.Aug.-	x	x	x	x	–	–	–	–
3.Aug.-	–	–	–	–	–	x	–	–
1.Sep.-	x	x	x	x	–	–	–	–
2.Sep.-	x	x	x	x	–	–	–	–
3.Sep.-	–	–	–	–	x	–	x	x
1.Okt.-	–	–	–	–	–	–	–	–
2.Okt.-	x	x	x	x	–	–	–	–

Im Versuchsjahr 2005 kommt im Gegensatz zu 2004 hinzu, dass *C. pilicornis* im Freiland wieder reichlich anzutreffen war und entsprechend erfolgreich angesiedelt werden konnte. Da sich nun im Jahr 2005 auf allen Fichten *C. pilicornis* einfand und zum Teil auch nicht mehr angesiedelt werden mußte, konnten drei koexistierende *Cinara*-Arten hinsichtlich des Ameisenbesuches und in ihrer Bestandesentwicklung unter Ameisenabschirmung beobachtet werden.

Abb.27: Ameisenleimring an der Stammbasis einer Fichte

3.2.4. Honigtaugewinnung

Für diese Untersuchungen wurden Honigtauproben von zwei (Jahr 2004) bzw. drei oder vier (Jahr 2005) koexistierenden *Cinara*-Arten zu bestimmten Tageszeiten gewonnen. Insgesamt standen folgende Wirtsbäume für die Honigtaugewinnung zur Verfügung:

- Im Jahr 2004 wurden von *C. piceicola* und *C. pruinosa* Honigtauproben von den Bäumen N1B8 und N1B10 gewonnen; vereinzelte Proben – darunter auch die von *Physokermes piceae* – auch von N1B4.
- Im Jahr 2005 wurden von *C. piceicola*, *C. pruinosa* und *C. pilicornis* Proben von den Bäumen N1B8, N1B10, N1B9 und N1B11 gewonnen; von N1B3 stammen auch die Honigtauproben von *C. costata*.

C. costata wurde allerdings nicht gezielt angesiedelt, sondern in der 2.Juni-Dekade rein zufällig auf nur einem einzigen Versuchsbaum in insgesamt zwei Kolonien angetroffen. Folglich war es möglich, auch von vier *Cinara*-Arten der V2-Morphe Honigtau zu gewinnen.
Vor Beginn des Experimentes wurde der Ameisenbelauf an den entsprechenden Wirtsbäumen mittels Leimringe für mehrere Stunden unterbunden, um eine ausreichend hohe Honigtauproduktion zu gewährleisten.
Die Ameisenabschirmung wurde in den Tagen der Honigtaugewinnung durchgehend aufrechterhalten. Für das Absammeln des Honigtaus wurden Petrischalen unter die Lauskolonien befestigt, sodass der auftropfende Honigtau sofort mittels 0,5- und 1,0 µl-Mikrokapillaren aufgenommen werden konnte (Abb.28). Bei der Honigtaugewinnung an Einzelläusen, wie etwa bei Fundatrices und bei Lauskolonien mit sehr träger Honigtauabgabe (einige *pilicornis*-Kolonien), wurden die Läuse mittels Druck der Mikrokapillare auf den Anus zur Exkretion gezwungen. Letztere Methode hatte jedoch den Nachteil, dass nur wenige Proben gewonnen werden konnten, weil die Läuse bald unruhig wurden und den Saugort verließen.
Je nach Honigtautropfengröße waren zwei bis acht Tropfen für die Füllung einer 0,5 µl Mikrokapillare erforderlich.
Bei allen Proben handelt es sich somit um gepoolten Honigtau verschiedener Individuen der selben Lauskolonie.
Die Honigtau-gefüllten Mikrokapillaren wurden in beschriftete Eppendorf-Gefäße gegeben und bis zur chemischen Aufbereitung der Proben bei –20°C tiefgefroren.
Die Gewinnung der Honigtauproben orientierte sich an folgenden Parametern:

- Lauskolonien von 2 bis 3 Arten innerhalb des selben Wirtsbaumes und eines bestimmten Saugortes
- Bestimmte Tageszeiten
- Bestimmte Tage innerhalb ausgewählter Monatsdekaden
- Bestimmte Morphen
- Lauskolonien mit und ohne Ameisenabschirmung

Für jede mit den genannten Parametern assoziierte Honigtauproben-Einheit wurden möglichst 5 oder mehr Wiederholungen sowohl für die Zucker- wie auch für die Aminosäuren-HPLC-Analytik einkalkuliert.

Abb.28: Schutzhülle aus Gartenflies im Bereich angesiedelter Kolonien von *C. pilicornis* und unter Lauskolonien befestigte Petrischalen für die Honigtaugewinnung.

3.2.5. Phloemsaftgewinnung an der Fichte

Für die im Freiland durchgeführte Gewinnung von Phloemsaft aus Fichten (*Picea abies*) mußte die gängige mit Laserenergie arbeitende Aphidentechnik (BARLOW & MC CULLY, 1972; FISHER & FRAME, 1984; LOHAUS et al., 1995) durch direktes, mechanisches Schneiden der Saugborsten der Rindenläuse mittels einer chirurgischen Mikroschere abgewandelt werden. Versuche mittels der Laser-Aphidentechnik im Labor scheiterten, da die nicht verstellbare, vorgegebene Laserenergie nicht ausreichte, die Saugborsten von *C. piceicola* (L2-Larvenstadium) an getopften Fichten zu durchtrennen. Um die Aphidentechnik im Freiland realisieren zu können, wurde ein Binokular an einem Fotostativ befestigt, sodass ein mobiles, in Höhe und Richtung verstellbares optisches Instrument zur Verfügung stand (Abb.29). Dadurch war für eine ausreichende Vergrösserung und bei Tageslicht auch für ausreichende Sichtverhält-nisse gesorgt, um die in der Rinde steckenden Saugborsten von *C. piceicola* im unteren Drittel-Bereich zu durch-trennen; bei schwachen Lichtverhältnissen wurde eine kleine Halogen-Taschenlampe als Beleuchtungshilfe fixiert. Nach einer mehrtägigen Einarbeitungszeit war die Erfolgsrate soweit gestiegen, dass bei jedem 4. bis 5. Schneide-versuch Phloemsaft aus den gekappten Saugborsten austrat. Die größere Schwierigkeit war nicht das Schneiden der Saugborsten, sondern das Aufsammeln des Phloemsaftes mittels 0,5 µl Mikrokapillaren. Das Lumen der im Handel bereits kleinsten erhältlichen 0,5µl-Mikrokapillaren war in Relation zum Saugborstendurchmesser um vieles größer, sodass die Sogkraft der Mikrokapillare nicht effizient eingesetzt werden konnte. Zudem trocknete der in seinem Fluß zeitlich stark begrenzte austretende Phloemsaft (durchschnittlich 5 bis 10 min) schnell ein.

Nach zahlreichen Versuchen konnten im Zeitraum vom 8.Juni bis 23.Juli 2005 dennoch insgesamt vier Phloemsaftproben mit jeweils bis zu etwa 0,3µl für die Aminosäurenanalyse gewonnen werden. Die winzigen im 0,05 – 0,1µl Niveau liegenden Phloemsaftmengen eines Tages wurden mit Hilfe einer vormarkierten Mikrokapillare abgemessen, wegen der Evaporationsverluste am selben Tag in 10µl 0,1 N HCl-angesäuertes HPLC-Wasser gelöst und bis zur chemischen Aufbereitung bei –20°C eingefroren. Die weiteren hinzugekommenen Phloemsaftmengen wurden in die bereits vorhandenen kurz aufgetauten Proben gelöst, um eine Summierung bis zu dem besagten 0,3µl Phloemsaftvolumen zu erhalten.

Abb.29: Vorrichtung für die Phloemsaftgewinnung, bestehend aus einem auf einem Fotostativ befestigten Binokular

3.3. Aufbereitung und Analytik der Proben mittels HPLC

Die Analyse der im Phloemsaft von *Picea abies* enthaltenen Aminosäuren und der im Honigtau enthaltenden Aminosäuren und Zucker erfolgte mit der Hochleistungsflüssigkeitschromatographie (HPLC, *high performance liquid chromatography*). Bei den Analysen der Aminosäuren bzw. Zucker wurden zwei unterschiedliche HPLC-Säulen innerhalb der selben HPLC-Anlage verwendet. Deshalb konnten die beiden Stoffgruppen nur alternierend analysiert werden.

3.3.1. Zuckeranalytik

Die HPLC-Zuckeranalyse erfolgte ohne Derivatisierungsschritt mit Hilfe von zwei unterschiedlich langen und dicken Säulen – ExoSil 100 NH_2, 5µ, 250 x 3 mm (Maisch, Amerbuch); Reprosil Polyamin, 3µ, 100 x 3mm (Maisch, Amerbuch). Die anfangs verwendete ExoSil-Säule zeigte nach der ersten Serie von analysierten Honigtauproben einige Mängel und trennte die Zucker nicht mehr sauber auf. Folglich wurde eine zweite, kürzere Säule herangezogen. Diese hatte zudem den Vorteil, dass die Analysezeiten kürzer und der Chemikalienverbrauch geringer war. Die im Jahr 2005 gewonnenen Honigtauproben wurden ausschließlich mit der Reprosil-Säule analysiert. Der Honigtau wurde nach dem Ausblasen aus der Mikrokapillare direkt in ein 50µl 80%iges Acetonitril (ACN)-Wasser-Lösungsgemisch überführt und anschließend bis zur Analyse bei –20°C gelagert. Die Ermittlung der Zusammensetzung und Konzentration der Zucker im Honigtau erfolgte mittels Vergleichsberechnung aus den Peakflächen (Tab. 7) vorgegebener 8-Zucker-Standards (Abb.30, 31). Die Trennbedingungen für die Analyse der löslichen Kohlenhydrate sind in Tabelle 9 ersichtlich.

Eine 8-Zuckerstandardlösung wurde folgenderweise hergestellt:

25 mg Fructose, 50 mg Xylose, 100 mg Glucose, 100 mg Saccharose und je 200 mg von Maltose, Trehalose, Melezitose und Raffinose wurden in 10 ml sterilfiltriertes Wasser (Milli-Q® Water Purification System; Millipore Coperation mit 0,22 µm Millpak® 40 Sterile Millipore Filter; 10-18 MΩ, Bredford, Massachusetts) gelöst. Von

dieser Zuckerlösung wurden 0,5 ml entnommen und mit 8 ml 80%igem ACN sowie 1,5 ml Wasser vermengt. In 100µl dieser auf die Säule gebrachten Stammlösung sind die Zucker in den Mengen 12,5 µg Fructose, 25 µg Xylose, 50 µg Glucose, 50 µg Saccharose und je 100 µg von Maltose, Trehalose, Melezitose und Raffinose enthalten. Die Zucker Turanose und Erlose wurden wegen der ähnlichen Retentionszeiten der stofflich sehr ähnlichen Saccharose und Melezitose (Tab. 9) als Einzel-Standards verwendet. Von Turanose wurden 50 µg und von Erlose 100 µg pro 100 µl 80% ACN-Lösung eingespritzt. Das Trisaccharid Erlose zeigte sich jedoch in den Chromatogrammen von mehreren Honigtauproben als wesentlich kleinerer, unmittelbar vor Melezitose erscheinender Peak (Abb.32, 33) und Turanose stellte sich in den Chromatogrammen von nur sehr wenigen Honigtauproben als sehr kleiner Peak kurz nach Saccharose dar (Abb.33).

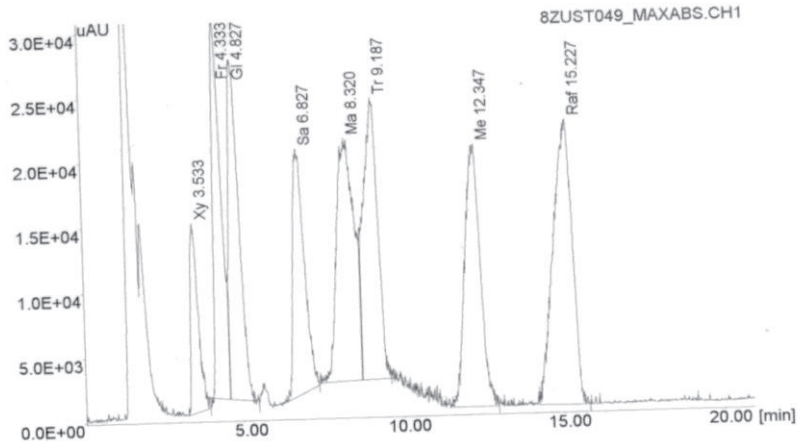


Abb.30: HPLC-Chromatogramm eines typischen Zucker-Standardgemisches aus 8 verschiedenen Zuckerstandards nach der Trennung auf einer Exosil-Säule.

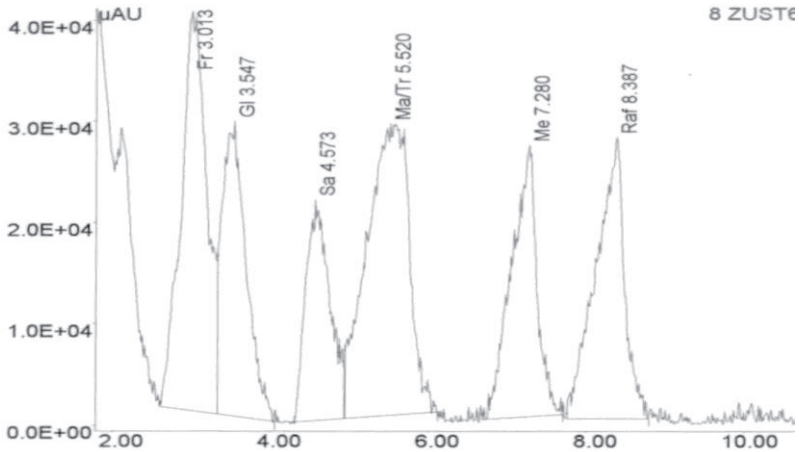


Abb.31: HPLC-Chromatogramm eines typischen Zucker-Standardgemisches aus 8 verschiedenen Zuckerstandards nach der Trennung auf einer Reprosil-Säule.

Tab.7: Verwendete Zuckerstandards in der Reihenfolge der Detektion. Analyse mit der Reprosil Polyamin – Säule (Maisch, Amerbuch) – „Kurze Säule“ (3µ, 100 x 3mm)

Zucker	Abkürzung	Summenformel	M [g / mol]	Retentionszeit [min]	Rel. Peakfläche/100µg Standard [uAU.sec]
Xylose	Xy	$C_5H_{10}O_5$	150,13	2,83 ± 0,02	709
Fructose	Fr	$C_6H_{12}O_6$	180,16	2,93 ± 0,09	5754
Glucose	Gl	$C_6H_{12}O_6$	180,16	3,41 ± 0,13	1029
Saccharose	Sa	$C_{12}H_{22}O_{11}$	342,30	4,45 ± 0,20	822
Turanose	Tu	$C_{12}H_{22}O_{11}$	342,30	4,68	1030
Maltose	Ma	$C_{12}H_{22}O_{11} * H_2O$	360,30	5,56 ± 0,04	398
Trehalose	Tr	$C_{12}H_{22}O_{11}$	342,30	5,72 ± 0,08	316
Erlose	Er	$C_{18}H_{34}O_{16}$	504,44	6,93 ± 0,17	532
Melezitose	Me	$C_{18}H_{34}O_{16} * H_2O$	522,45	7,07 ± 0,43	413
Raffinose	Ra	$C_{18}H_{34}O_{16} * 5 H_2O$	594,51	8,07 ± 0,55	402

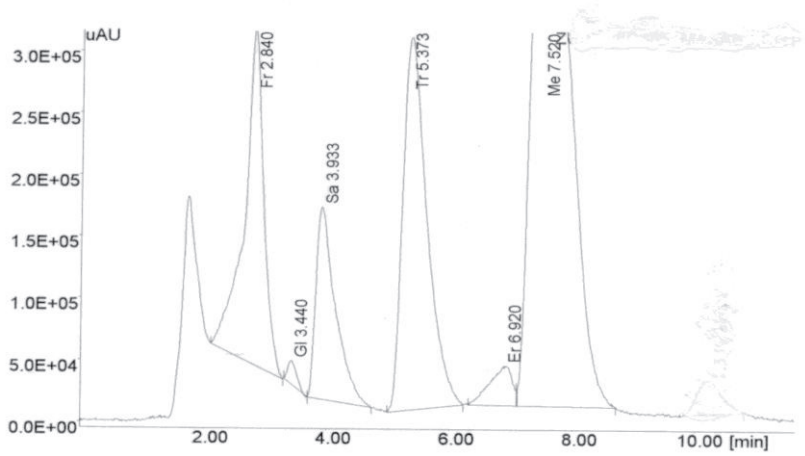


Abb.32: HPLC-Chromatogramm der Zucker einer Honigtauprobe von *C. pruinosa* vom 01.06.05 nach der Trennung auf einer Reprosil-Säule.

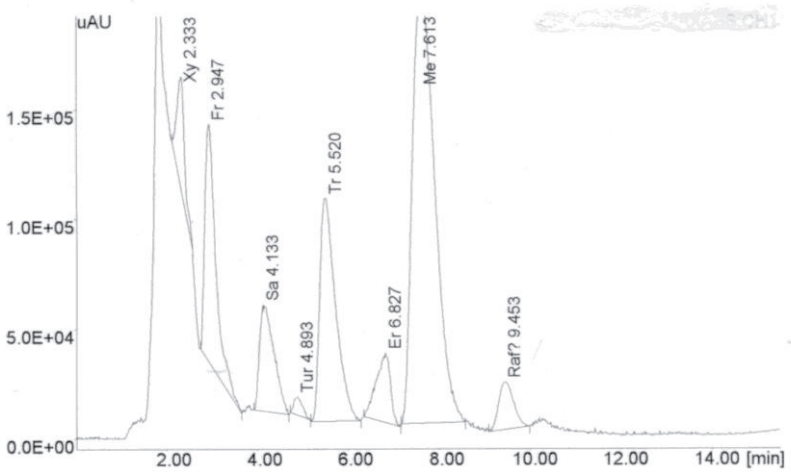


Abb.33: HPLC- Chromatogramm der Zucker einer Honigtauprobe von *C. pilicornis* vom 01.06.05 nach der Trennung auf einer Reprosil-Säule.

3.3.2. Aminosäurenanalytik

Die Honigtauproben wurden aus den Mikrokapillaren (0,5 µl und 1,0 µl) ausgeblasen und zunächst in 10 µl, 0,1 N HCl angesäuertes destilliertes Wasser überführt. Eine Derivatisierung mittels einer 20 µl Dansylchloridlösung (2 µg Dansylchlorid/µl Aceton) und einer anschließenden Zugabe von 20 µl 250 mM $NaHCO_3$ Pufferlösung sorgte für die chemische Stabilität der Honigtauproben. Die miteinander vermengten Substanzen wurden mittels eines Rüttlers kräftig durchmischt und im Anschluß bei Raumtemperatur und unter Lichtausschluß für zumindest 3 Stunden inkubiert. Der Abschluss der Derivatisierung war am Farbwechsel der Lösung von gelb auf farblos erkennbar. Abschließend wurden weitere 50 µl $NaHCO_3$ Puffer zur Probe zugegeben und mit einem Endvolumen von 100 µl wurden die Proben bis zur HPLC-Analyse bei –20°C tiefgefroren. Die Trennbedingungen für die Analyse der Aminosäuren sind unter Tabelle 9 ersichtlich.

Bei der Herstellung der für die Aminosäurenanalyse notwendigen 20 Standardlösungen wurde analog verfahren, indem Mischungen mit jeweils 2 nmol jeder Aminosäure hergestellt und jede Aminosäure voher einzeln derivatisiert wurde. Die insgesamt drei aus jeweils sechs bzw. sieben Aminosäuren bestehenden Aminosäuremischungen wurden kombiniert, indem kurz vor der Injektion auf die HPLC-Säule jeweils 10 µl der 3 Mischungen und 2 µl des internen Standards Histidin, also ein Gesamtvolumen von 32 µl, mit der Injektionsspritze aufgezogen wurden.

Die Aminosäure Histidin lieferte mit drei Einzelpeaks innerhalb des Chromatogrammes (Retentionszeiten bei etwa 5,5; 15,5 und 32min) einen internen Standard. Eine Trennung der Aminosäuren Tryptophan und Valin erfolgte nur unzureichend, sodass deren Peakflächen zusammengefaßt werden mußten.

Die Konzentrationen der einzelnen Aminosäuren betrug 25 µmol / ml in 0,1 N HCl. Die abschließende Konzentration nach der Derivatisierung jeder Aminosäure wurde so gewählt, dass sie bei der Analyse 1,0 nmol / 10µl betrug. Somit entsprach jede Peakfläche einer Aminosäure im Chromatogramm eines 20 Aminosäure-Standards genau 1 nmol, was auch die Quantifizierung der Peakflächen von Proben wesentlich vereinfachte.

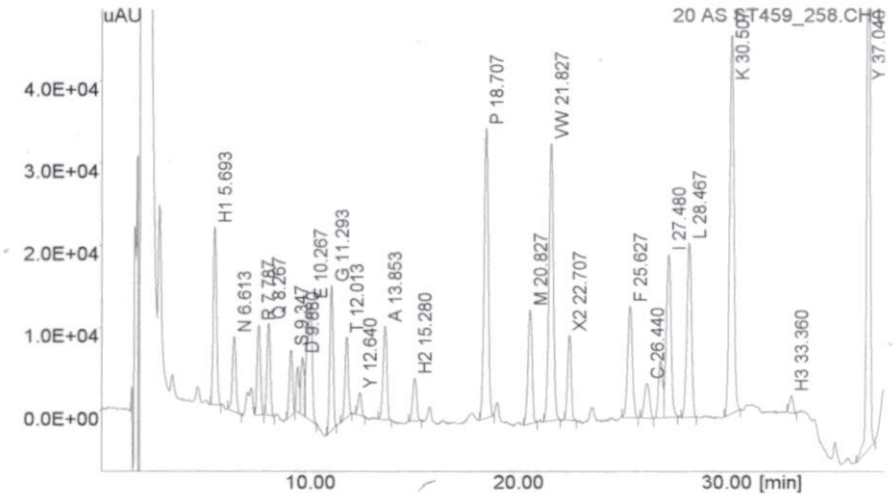


Abb.34: HPLC-Chromatogramm eines Aminosäuren-Standardgemisches aus 20 verschiedenen Aminosäuren. Histidin diente als interner Standard und erscheint mit 3 unterschiedlichen Retentionszeiten in Form von 3 Peaks.

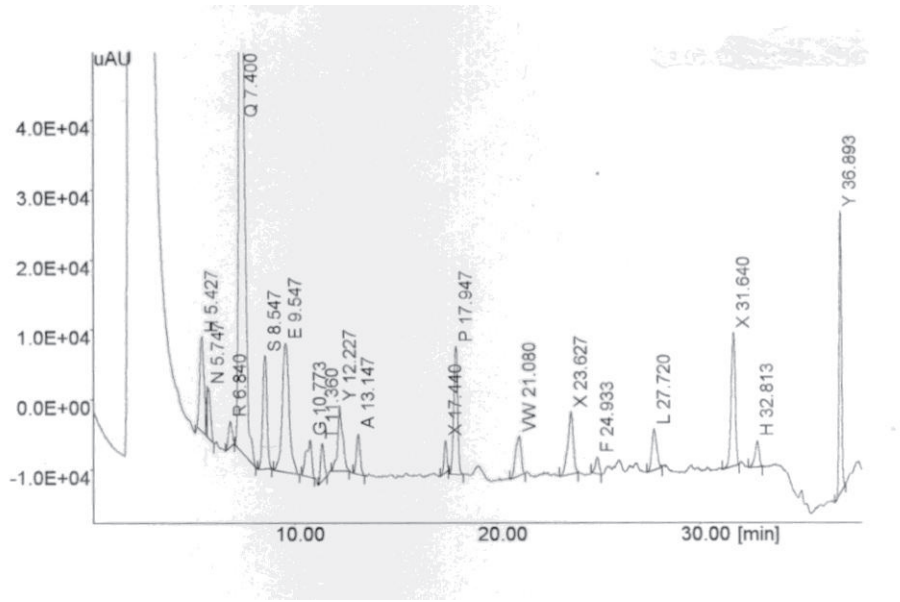


Abb.35: HPLC-Aminosäuren-Chromatogramm einer Honigtauprobe von *C. piceicola* vom 15.05.05

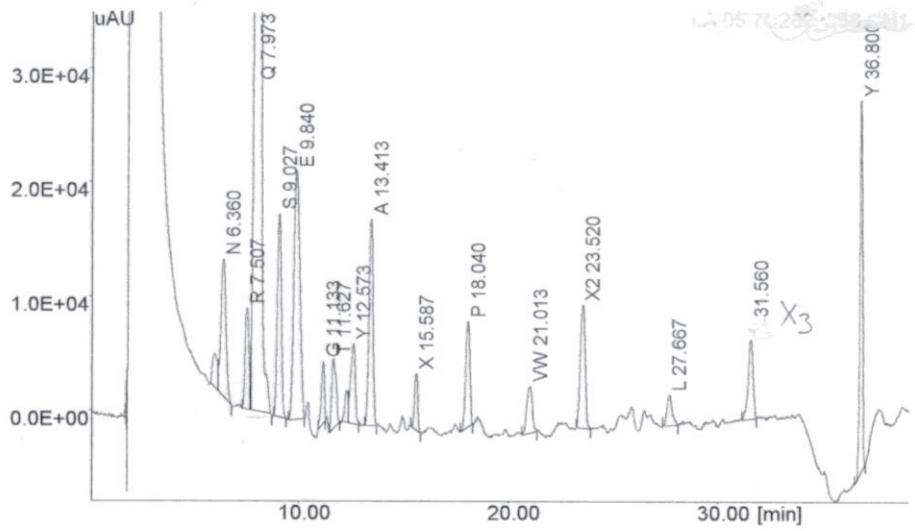


Abb.36: HPLC-Aminosäuren-Chromatogramm einer Honigtauprobe von *C. pruinosa* vom 15.05.05.

Tab.8: Verwendete Aminosäuren der Standards in der Reihenfolge der Retentionszeiten. * Valin und Tryptophan konnten mit der Säule Reprosil-Pur ODS-3,5µ, 150 x 3 mm (Maisch, Amerbuch) nicht aufgetrennt werden. ** Für die Konzentrationsberechnungen des in den Proben enthaltenen Histidins und Tyrosins wurden die Histidin- bzw. Tyrosin-Peakflächen am Laufende (H3, TyrII) herangezogen.

Aminosäuren	Kürzel	M [g / mol]	Retentionszeit [min]	Rel. Peakfläche [(k)/nmol]
Histidin (H1)**	His	209,6	5,37 ± 0,49	-
Asparagin	Asn	132,1	6,31 ± 0,49	91
Arginin	Arg	210,7	7,27 ± 0,61	63
Glutamin	Gln	146,1	7,86 ± 0,59	90
Serin	Ser	105,1	8,95 ± 0,59	74
Aspartat	Asp	133,1	9,47 ± 0,61	79
Glutamat	Glu	147,1	9,85 ± 0,63	111
Glycin	Gly	75,1	10,80 ± 0,67	158
Threonin	Thr	119,1	11,58 ± 0,84	34
Alanin	Ala	89,1	13,34 ± 0,65	123
Histidin (H2)**	His	209,6	15,35 ± 1,64	-
Prolin	Pro	115,1	17,98 ± 0,97	419
Methionin	Met	149,2	20,04 ± 1,07	182
Valin*	Val	117,1	20,98 ± 1,14	451
Tryptophan*	Try	181,2	20,98 ± 1,14	451
Phenylalanin	Phe	165,2	24,73 ± 1,20	187
Cystein	Cys	121,2	26,12 ± 1,29	55
Isoleucin	Ilu	131,2	26,60 ± 1,22	226
Leucin	Leu	131,2	27,63 ± 1,24	274
Lysin	Lys	182,6	29,63 ± 1,33	581
Histidin (H3)**	His	209,6	32,71 ± 0,53	384
Tyrosin**	Tyr	204,2	36,99 ± 0,32	938

Tab.9: Trennbedingungen für die Analysen von löslichen Kohlenhydraten und Aminosäuren

	Aminosäuren-Analyse	Zucker-Analyse*:
Säule:	Reprosil-Pur ODS-3,5µ, 150 x 3 mm (Maisch, Amerbuch)	1.: ExoSil 100 NH_2 – 5µ, 250 x 3 mm (Maisch, Amerbuch) 2.: Reprosil Polyamin - 3µ, 100 x 3mm (Maisch, Amerbuch)
Vorsäule:	Reprosil-Pur 200 ODS-3,5µ, 10 x 3mm (Maisch, Amerbuch)	1.: ExoSil 100 NH_2 – 5µ, 10 x 3 mm (Maisch, Amerbuch) 2.: Reprosil Polyamin - 3µ, 10 x 3mm (Maisch, Amerbuch)
Detektor:	MD-910 Multiwavelength Detektor	— „ —
Genutzte Wellenlänge:	258 nm	Absorptionsbereich : 195 – 400 nm
Pumpe:	PU-980 (Jasco Labor- und Datentechnik, Großumstadt)	— „ —
Injektionsventil:	Rhedyne 9125 (Cotati, Kalifornien, USA)	— „ —
Probenschleifenvolumen:	200 µl	— „ —
Degaser:	DG-980-50 3-Line Degaser (Jasco, Großumstadt)	— „ —
Säulenthermostat:	BFO-04 np (Jasco, Großumstadt)	— „ —
Säulen-Temperatur:	55°C	25°C
Laufmittel:	A: Milli-Q-Wasser mit 50 mM Ameisensäure p.a. (Merck) und 60 mM Essigsäure p.a. (Merck) B: Iso-Propanol p.a. (Merck)	80% Acetonitril
Durchflussrate:	0,5 ml/min	0,4 ml/min
Gradient:	5% - 80% bezüglich Laufmittel B	isokratisch bei 80 % ACN
Dauer eines Laufes:	45min	Säule 1: 20 min Säule 2: 15 min

Ad.*: Insgesamt wurden zwei Säulen verschiedenen Typs verwendet; die nicht genannten Parameter entsprechen denen der Aminosäuren-Analyse.

3.4. Auswertung und Statistik

Statistische Berechnungen und graphische Darstellungen wurden mit den Programmen EXCEL-Microsoft Office 2000 SR-1 Premium und SPSS.14.0 für Windows durchgeführt. Für die Berechnung der Peakflächen in den HPLC-Chromatogrammen wurde die Software BORWIN Version 1.5 (JMBS, Grenoble, Frankreich) verwendet.
Signifikante Unterschiede von miteinander verglichenen Messwerten wurden durch nicht parametrische Testverfahren ermittelt, falls keine Normalverteilung vorlag oder die Bedingung der Varianzhomogenität im Rahmen einer ANOVA nicht erfüllt war. Um dennoch eine univariate ANOVA in Einzelfällen durchführen zu können, wurden die miteinander zu vergleichenden Datensätze einer z-Transformation unterzogen. Wenn zwei Datensätze miteinander verglichen wurden, wurde der Mann-Whitney-U Test und bei Vorliegen von mehr als zwei Datensätzen der Kruskal-Wallis-H Test verwendet. Die jeweilige Mindestgrenze für einen signifikanten Unterschied wurde mit einem Signifikanzniveau von $p \leq 0{,}05$ festgelegt. Mit „N“ wurde die Anzahl der einzelnen Messungen bzw. die Versuchswiederholungen pro Test angegeben.
Der auf dem NEMENYI-Test (1963) beruhende DUNN-Test (1964) kam zum Einsatz, wenn der Kruskal-Wallis Test zu einem signifikanten Ergebnis führte und sich – im Gegensatz zu den Voraussetzungen des erstgenannten Tests – die Stichprobenumfänge der Datensätze unterschieden. Der auf einem nicht parametrischen, multiplen Vergleich ausgerichtete DUNN-Test zeigte, welche der Datensätze sich konkret signifikant unterschieden. Die Berechnungen des auf Einzeltests basierenden DUNN-Tests erfolgten mittels Taschenrechner.

3.4.1. Phänologische Erhebungen

3.4.1.1. Intraspezifischer, saisonaler und interspezifischer Vergleich der Individuenzahlen pro Kolonie und des Ameisenbesuches

In den Jahren 2003 und 2005 wurden die Individuenzahlen pro Kolonie und der Ameisenbesuch von jeweils drei *Cinara*-Arten (*C. piceicola*, *C. pruinosa*, *C. pilicornis*) bezüglich einzelnder Monatsdekaden ermittelt und im Jahr 2004 von *C. piceicola* und *C. pruinosa*. Signifikante Unterschiede der Individuenzahlen pro Kolonie und des Ameisenbesuches bezüglich der einzelnen Monatsdekaden wurden mit dem Kruskal-Wallis-Test und mit den Einzeltests nach DUNN (1964) ermittelt. Beim interspezifischen Vergleich wurden die signifikanten Unterschiede in den Individuenzahlen pro Kolonie und im Ameisenbesuch ebenso mit dem Kruskal-Wallis-Test und mit den Einzeltests nach DUNN (1964) ermittelt.

3.4.1.2. Jahresspezifischer Vergleich der Individuenzahlen pro Kolonie sowie des Ameisenbesuches

Die Individuenzahlen pro Kolonie und der Ameisenbesuch an *C. piceicola* sowie *C. pruinosa* wurden bezüglich der Jahre 2003, 2004 und 2005 in den entsprechenden Monatsdekaden mittels Mann-Whitney - und Kruskal-Wallis-Test miteinander verglichen. Bei *C. piceicola* konnte nur für die 1. und 2. Juni-Dekade ein 3-Jahres-Vergleich der Individuenzahlen pro Kolonie und des Ameisenbesuches durchgeführt werden.
Bei den übrigen Monatsdekaden waren stets nur Daten von zwei Untersuchungsjahren verfügbar.
Bei *C. pruinosa* waren die entsprechenden Daten von drei Untersuchungsjahren nur in der 1.Juni-Dekade vorherrschend.

3.4.1.3. Ermittlung der Parameter der Besiedlungsdynamik innerhalb eines Wirtsbaumes

Signifikante saisonale, auf die verschiedenen Monatsdekaden bezogene Unterschiede in den Lauskoloniegrößen der *Cinarinen* innerhalb eines Baumes wurden mit dem Kruskal-Wallis-Test und mit den Einzeltests nach Dunn (1964) ermittelt. Die in den einzelnen Monatsdekaden ermittelten Gesamtlauszahlen eines Baumes teilen sich zu unterschiedlichen Anteilen auf verschiedene Saugortqualitäten auf. In einer auf jeden einzelnen Versuchsbaum bezogenen Häufigkeitsverteilung wurde verdeutlicht, welche der nach dem Alter und nach räumlichen Ebenen definierten Saugorte innerhalb der einzelnen Monatsdekaden von jeder *Cinara*-Art zu welchen prozentualen Anteilen besiedelt werden.

3.4.1.4. Zusammenhang zwischen Ameisenbesuch und Lauskoloniegröße

Für die Klärung der Frage, ob unterschiedlich grosse Lauskolonien innerhalb einzelner Monatsdekaden auch signifikant unterschiedlich stark von Ameisen belaufen werden, wurde der Kruskal-Wallis Test ($p < 0,05$) herangezogen. Einzeltests nach DUNN (1964) zeigten, welche der insgesamt fünf Größenklassen (I: 1-30 Individuen; II: 31-60 Individuen; III: 61-90 Individuen; IV: 91-120 Individuen; V: > 120 Individuen) sich bezüglich des Ameisenbesuches signifikant voneinander unterscheiden. Die statistischen Berechnungen wurden gesondert für *C. piceicola* und *C. pruinosa* von 2004 und für die 3 *Cinara*-Arten (inklusive *C. pilicornis*) von 2005 durchgeführt.

3.4.1.5. Einfluss des Ameisenbesuches auf die Lauskoloniegröße und die Besiedlungsdynamik innerhalb eines Wirtsbaumes

Die Auswirkungen des fehlenden Ameisenbesuches auf die Individuenzahlen der Kolonien wurden jeweils für die einzelnen Monatsdekaden mit dem Mann-Whitney-Test geprüft. Im Jahr 2004 wurde die Abhängigkeit des Ameisenbesuches bei *C. piceicola* und *C. pruinosa* und im Jahr 2005 bei *C. piceicola*, *C. pruinosa* und *C. pilicornis* untersucht. Von insgesamt vier abgeschirmten Bäumen eines jeden Untersuchungsjahres wurden jeweils die Lauskoloniezahlen, die Gesamtlauszahlen pro Baum und – wie unter Punkt 3.4.1.4. – die prozentualen Häufigkeiten der von den einzelnen *Cinara*-Arten genutzten Saugortqualitäten bezüglich der verschiedenen Monatsdekaden ermittelt.

3.4.2. Einflussvariablen der Honigtauqualität

Die als Honigtauqualitätsparameter definierten Gesamtzucker- und Gesamtaminosäurekonzentrationen sowie die absoluten Konzentrationen der einzelnen analysierten Zucker und Aminosäuren wurden im Honigtau folgender auf der Fichte lebender monophager Phloemsauger ermittelt: die Fichtenlachniden *C. piceicola*, *C. pruinosa*, *C. pilicornis*, *C. costata* und die Grosse Fichtenlecanie *Physokermes piceae*.

3.4.2.1. Artspezifische Unterschiede

Insgesamt wurden drei der V1-Morphe zugehörige *Cinara*-Arten (*C. piceicola*, *C. pruinosa*, *C. pilicornis*) und vier der V2-Morphe zugehörige *Cinara*-Arten (*C. piceicola*, *C. pruinosa*, *C. pilicornis*, *C. costata*) jeweils bezüglich der Gesamt- und Einzelkonzentrationen der Zucker und Aminosäuren miteinander verglichen. Dazu kam der Kruskal-Wallis-Test und das Einzeltestverfahren nach DUNN (1964) zum Einsatz. Bei den genannten Morphen und Arten

wurden weiters auch die prozentualen Anteile der einzelnen Zucker und Aminosäuren miteinander verglichen. Die Gesamt- und Einzelkonzentrationen der Zucker und Aminosäuren des Honigtaus wurden zudem auch von den zusammen auf einem Baum vorkommenden Fichtenphloemsaugern *Physokermes piceae* , *C. piceicola* und *C. pruinosa* mit den selben Testverfahren auf signifikante Unterschiede überprüft.
Um mögliche artspezifische Unterschiede in den Relationen der einzelnen Zucker- bzw. Aminosäurenkonzentrationen auszumachen, wurden folgende Spearman-Korrelationen durchgeführt: die Konzentrationen der einzelnen Zucker und Aminosäuren jeweils untereinander als auch mit den entsprechenden Gesamtkonzentrationen. Bei den Korrelationen der einzelnen Aminosäuren untereinander wurden allerdings nur die Korrelationen mit den zwei am stärksten konzentrierten Aminosäuren Glutamin und Glutamat ermittelt. Weiters wurden bei den *Cinarinen* der V1-Morphe auch die Gesamtkonzentrationen der Zucker mit denen der Aminosäuren sowie die Konzentrationen einzelner Zucker und Aminosäuren miteinander korreliert.
Im Rahmen des Vergleiches des Honigtaus von *Physokermes piceae* , *C. piceicola* und *C. pruinosa* wurden wegen des geringen Stichprobenumfanges keine Korrelationen der Zucker- und Aminosäurenkonzentrationen durchgeführt.
Für die statistische Analyse des 3-Arten-Vergleiches von *Cinarinen* der V1-Morphe wurden die Einzeldaten (*C. piceicola*: 109 Zucker- und 88 Aminosäuredaten, *C. pruinosa*: 82 Zucker- und 72 Aminosäuredaten, *C. pilicornis*: 123 Zucker- und 104 Aminosäuredaten) nach der Lausart, Lauskolonie und Tageszeit der Honigtaugewinnung aggregiert. Insgesamt standen für die Zucker- und Aminosäureauswertungen bei *C. piceicola* jeweils 14, bei *C. pruinosa* jeweils 12 und bei *C. pilicornis* jeweils 17 aggregierte Daten zur Verfügung.
Ein Aggregieren der Zucker- und Aminosäuredaten nach Lausart, Lauskolonie und Tageszeit war bei der V2-Morphe von *C. costata* und *C. pilicornis* wegen der geringen Anzahl an Lauskolonien und Tageszeiten (*C. costata* mit einer Lauskolonie und zwei Tageszeiten; *C. pilicornis* mit zwei Kolonien und jeweils einer Tageszeit) nicht sinnvoll. Folglich wurden beim 4-Arten-Vergleich von *Cinarinen* der V2-Morphe alle Zucker- bzw. Aminosäuredaten ohne Berücksichtigung der Lauskolonie und Tageszeit der Honigtaugewinnung in die statistischen Berechnungen aufgenommen.

3.4.2.2. Tageszeitliche Unterschiede

Nach einer *z-Transformation* der Datensätze wurde in einer univariaten ANOVA ($p < 0,05$) und über Einzeltests nach BONFERRONI der Einfluss der beiden Faktoren Kolonie und Tageszeit und deren Wechselwirkungen auf die Gesamt- und Einzelkonzentrationen der Zucker und Aminosäuren des Honigtaus der V1-Morphe von *C. piceicola*, *C. pruinosa* und *C. pilicornis* untersucht. Bei allen drei *Cinara*-Arten stammen die Honigtauproben von insgesamt je vier Tageszeiten (06:00-09:00, 12:00-15:00, 16:00-18:00 und 19:00-21:00).

3.4.2.3. Morphenspezifische Unterschiede

Signifikante Unterschiede in den Gesamt- und Einzelkonzentrationen der Zucker und Aminosäuren des Honigtaus verschiedener Morphen wurden mit einer univariaten ANOVA ($p < 0,05$) und mittels Einzeltests nach BONFERRONI ermittelt. Dazu wurden die Datensätze wegen der Varianzinhomogenität einer *z-Transformation* unterzogen. Weiters wurden folgende SPEARMAN-Korrelationen durchgeführt: die Konzentrationen der einzelnen Zucker und Aminosäuren jeweils untereinander und mit den jeweiligen Gesamtzucker- und Gesamtaminosäurenkonzentrationen, die Gesamtzucker- mit den Gesamtaminosäurenkonzentrationen sowie die Konzentrationen einzelner Zucker mit denen einzelner Aminosäuren. Bei den Korrelationen der einzelnen Aminosäuren untereinander wurden allerdings nur die

Korrelationen mit den zwei am stärksten konzentrierten Aminosäuren Glutamin und Glutamat ermittelt.

3.4.2.4. Saugortspezifische Unterschiede

Signifikante Unterschiede in den Gesamt- sowie Einzelkonzentrationen der Zucker und Aminosäuren bezüglich des Honigtaus von ast- und wurzelsaugenden *pruinosa*-Kolonien wurden mit dem Mann-Whitney Test ermittelt.

3.4.2.5. Einfluss des Ameisenbelaufes

Signifikante Unterschiede in den Gesamt- sowie Einzelkonzentrationen der Zucker und Aminosäuren des Honigtaus von Lauskolonien mit und ohne Ameisenbesuch wurden bei *C. piceicola*, *C. pruinosa* und *C. pilicornis* jeweils mit dem Mann-Whitney Test analysiert. Ferner wurden bei allen drei *Cinara*-Arten beider Varianten folgende SPEARMAN-Korrelationen durchgeführt: die Gesamtzucker- mit den Gesamtaminosäurenkonzentrationen sowie die Konzentrationen von Glutamin und Glutamat mit der Summe der essentiellen Aminosäuren.

3.4.2.6. Jahresspezifische Unterschiede

Die Gesamt- sowie Einzelkonzentrationen der Zucker und Aminosäuren des Honigtaus von *C. piceicola* und *C. pruinosa* wurden bezüglich vergleichbarer Zeiträume der Jahre 2004 und 2005 mittels Mann-Whitney Test verglichen.

3.4.3. Aminosäurenanalyse des Fichtenphloemsaftes und Vergleich der Aminosäurenkonzentrationen von Phloemsaft und Honigtau

Signifikante Unterschiede in den Gesamt- sowie Einzelkonzentrationen der Aminosäuren des Fichtenphloemsaftes und des Honigtaus von *C. piceicola* wurden mit dem Mann-Whitney Test ermittelt.

4. ERGEBNISSE

4.1. Phänologie der Fichtenlachniden in den Jahren 2003 bis 2005

Im Mittelpunkt der phänologischen Untersuchungen standen die saisonale und von der *Cinara*-Art abhängige Entwicklung der Abundanzen und des Ameisenbesuches sowie die saisonale und räumliche Besiedlungsdynamik innerhalb eines Wirtsbaumes. Die im ersten Untersuchungsjahr (2003) für einzelne Monatsdekaden punktuell durchgeführten Erhebungen zur Lauskoloniegröße und zum Ameisenbesuch werden zusammen mit den Ergebnissen von 2004 und 2005 mit dargestellt.

Im Rahmen der Ameisenabschirmungsexperimente wurden die Abundanzen der Rindenläuse innerhalb einzelner ausgewählter Bäume auch unter dem Aspekt des Ameiseneinflusses untersucht. In Tab.10 sind die für die Berechnungen der Individuenzahlen pro Kolonie (4.1.1.) und des Ameisenbesuches (4.1.2.) zur Verfügung stehenden Gesamtzahlen der Kolonien der verschiedenen *Cinara*-Arten bezüglich der einzelnen Monatsdekaden von 2003 bis 2005 angeführt.

Tab.10: Gesamtzahl der für die Berechnungen der Individuenzahlen pro Kolonie und des Ameisenbesuches zur Verfügung stehenden Lauskolonien der verschiedenen *Cinara*-Arten.

Dekade	C. piceicola			C. pruinosa			C. pilicornis		
	N 2003	N 2004	N 2005	N 2003	N 2004	N 2005	N 2003	N 2004	N 2005
1.April-	49	–	–	34	–	–	9	–	–
2.April-	36	73	–	36	73	–	17	–	–
3.April-	–	33	–	6	63	–	2	–	–
1.Mai-	–	11	–	–	38	–	–	–	–
2.Mai-	–	56	66	–	98	56	–	–	5
3.Mai-	–	82	45	–	99	45	–	–	54
1.Juni-	77	53	136	45	30	22	31	–	10
2.Juni-	71	77	47	–	5	20	–	–	17
3.Juni-	–	61	131	–	–	–	–	–	–
1.Juli-	29	89	111	–	–	–	–	–	–
2.Juli-	–	–	–	–	–	–	–	–	–
3.Juli-	31	148	41	–	–	–	–	–	–
1.August-	–	–	–	–	–	–	–	–	–
2.August-	–	73	102	–	–	–	–	–	–
3.August-	–	–	–	–	–	–	–	–	7
1.Sept-	–	36	95	–	–	–	–	–	–
2.Sept-	–	–	–	–	–	–	–	–	–
3.Sept-	29	–	9	-	-	26	–	–	–
1.Oktober-	–	–	–	–	–	–	–	–	–
2.Oktober-	–	9	–	–	15	–	–	–	–

4.1.1. Lauskoloniegröße (Individuenzahl pro Lauskolonie)

4.1.1.1. Häufigkeiten bestimmter Grössenklassen von Lauskolonien

Um eine Vorstellung über die in den einzelnen Monatsdekaden unterschiedlich grossen Lachnidenkolonien zu bekommen, wurden die Kolonien der Fichtenlachniden *C. piceicola*, *C. pruinosa* und *C. pilicornis* in folgende fünf Größenklassen gegliedert und in einer prozentualen Häufigkeitsverteilung tabellarisch veranschaulicht:
I: 1 – 30 Läuse; II: 31 – 60 Läuse; III: 61 – 90 Läuse; IV: 91 – 120 Läuse; V: > 120 Läuse. Diese Einteilung stützt sich auf die fortpflanzungsbiologische Grundlage, dass ein sich parthenogenetisch fortpflanzendes, vivipares Weibchen zwischen 10 (Sexupare) und 30 Individuen (Fundatrices) hervorbringt. Die nachfolgenden Tab. 11-13 zeigen die innerhalb der einzelnen Monatsdekaden ermittelten prozentualen Häufigkeiten der fünf Kolonie-Grössenklassen von den einzelnen *Cinara*-Arten jeweils für 2004 und 2005. Für 2004 wurden die prozentualen Häufigkeiten der Größenklassen von *C. piceicola* und *C. pruinosa* ab der 1. Mai- bis 2. Oktoberdekade erfasst. Der Zeitraum der 2005 ermittelten prozentualen Häufigkeitsverteilungen der fünf Kolonie-Grössenklassen von *C. piceicola*, *C. pruinosa* und *C. pilicornis* umfasst die 2. Mai- bis 3. Septemberdekade.
In den Tab.11(a –b) sind die bei *C. piceicola* vorherrschenden prozentualen Häufigkeiten der fünf Kolonie-Größenklassen bezüglich einzelner Monatsdekaden jeweils für 2004 und 2005 dargestellt. In beiden Untersuchungsjahren dominieren die kleinsten Lauskolonien mit 1 bis 30 Individuen (Klasse I) in fast allen Monatsdekaden mit teilweise sogar über 50 %. Nur in der 3. Maidekade von 2004 sind die beiden kleinsten Grössenklassen (I und II) ungefähr gleich stark vertreten. Die größten Kolonien von mehr als 120 Individuen (Klasse V) sind 2004 in der 1. Junidekade und 2005 in der 2. Junidekade mit den höchsten Anteilen vertreten. Beim Vergleich der beiden Untersuchungsjahre fällt auf, dass grosse (Klasse IV) und sehr grosse Kolonien (Klasse V) von *C. piceicola* im Untersuchungsjahr 2005 häufiger, d.h. in mehr Monatsdekaden, vorkommen als 2004.

Tab.11 (a): Prozentuale Häufigkeiten der 5 Koloniegrößen-Klassen bei *C. piceicola* bezüglich der einzelnen Monatsdekaden von 2004. LZ = Anzahl der Individuen pro Lauskolonie, Koloniegröße.

LZ-Klasse	Dekade								
	1.Mai-	2.Mai-	3.Mai-	1.Juni-	2.Juni-	3.Juni-	1.Juli-	3.Juli-	2.Aug-
I: 1 – 30	90,9	66,1	42,7	39,6	63,6	55,7	67,4	72,3	71,2
II: 31 – 60	9,1	25,0	41,5	17,0	20,8	27,9	19,1	13,5	20,5
III: 61 – 90	-	8,9	11,0	20,8	11,7	9,8	7,9	7,4	5,5
IV: 91 – 120	-	-	4,9	5,7	3,9	6,6	-	4,1	2,7
V: > 120	-	-	-	17,0	-	-	5,6	2,7	-

Tab.11 (b): Prozentuale Häufigkeiten der 5 Lauskoloniegrößenklassen bei *C. piceicola* bezüglich der einzelnen Monatsdekaden von 2005. LZ = Anzahl der Individuen pro Lauskolonie, Koloniegröße.

LZ-Klasse	Dekade								
	2.Mai-	3.Mai-	1.Juni-	2.Juni-	3.Juni-	1.Juli-	3.Juli-	2.Aug-	1.Sept.-
I: 1 – 30	51,5	40,0	37,5	34,0	71,8	82,9	87,8	95,1	98,9
II: 31 – 60	28,8	26,7	27,9	31,9	19,1	14,4	9,8	2,9	1,1
III: 61 – 90	9,1	20,0	11,8	10,6	6,1	2,7	2,4	-	-
IV: 91 – 120	-	6,7	4,4	-	3,1	-	-	1,0	-
V: > 120	10,6	6,7	18,4	23,4	-	-	-	1,0	-

Tabellen 12(a –b) zeigen die bei *C. pruinosa* auftretenden prozentualen Häufigkeiten der fünf Kolonie-Größenklassen bezüglich der einzelnen Monatsdekaden von 2004 und 2005. Ähnlich wie bei *C. piceicola* dominieren die kleinsten Kolonien mit 1 bis 30 Individuen im Untersuchungsjahr 2004 in fast allen Monatsdekaden. Nur in der 2.Maidekade treten die beiden kleinsten Größenklassen I und II mit jeweils knapp 43 % gleich stark auf. 2005 kommen die kleinsten Kolonien (Klasse I) nur in der 2. Juni- und 3. Septemberdekade am meisten vor. Die etwas grösseren aus 31 bis 60 Individuen bestehenden Kolonien (Klasse II) dominieren durchgehend von der 2. Mai- bis 1. Junidekade.

Tab.12 (a): Prozentuale Häufigkeiten der fünf Kolonie-Größenklassen bei *C. pruinosa* bezüglich der einzelnen Monatsdekaden von 2004. LZ = Anzahl der Individuen pro Lauskolonie, Koloniegröße.

LZ-Klasse	Dekade				
	1.Mai-	2.Mai-	3.Mai-	1.Juni-	2.Okt-
I: 1 – 30	86,8	42,9	33,3	56,7	40,0
II: 31 – 60	7,9	42,9	20,2	16,7	13,3
III: 61 – 90	5,3	7,1	20,2	10,0	-
IV: 91 – 120	-	4,1	8,1	-	6,7
V: > 120	-	3,1	18,2	16,7	40,0

Tab.12 (b): Prozentuale Häufigkeiten der fünf Kolonie-Größenklassen bei *C. pruinosa* bezüglich der einzelnen Monatsdekaden von 2005. LZ = Anzahl der Individuen pro Lauskolonie, Koloniegröße.

LZ-Klasse	Dekade				
	2.Mai-	3.Mai-	1.Juni-	2.Juni-	3.Sept-
I: 1 – 30	39,3	20,0	13,6	80,0	84,6
II: 31 – 60	44,6	40,0	40,9	10,0	7,7
III: 61 – 90	8,9	13,3	18,2	5,0	-
IV: 91 – 120	7,1	-	-	-	7,7
V: > 120	-	26,7	27,3	5,0	-

Wie in Tab.13 ersichtlich ist, kommen bei *C. pilicornis* nur kleine Kolonien mit 1 bis 30 und 31 bis 60 Läusen vor und in der 2.Junidekade handelt es sich nur mehr um in Kleingruppen sitzende geflügelte Virginopare der 2.Generation (V2-Morphe). In der 2. Maidekade dominieren die Kolonien mit 31 bis 60 Individuen vor denen der kleinsten Grössenklasse und in den übrigen Monatsdekaden überwiegt die Grössenklasse I.

Tab.13: Prozentuale Häufigkeiten der fünf Kolonie-Größenklassen bei *C. pilicornis* bezüglich der einzelnen Monatsdekaden von 2005. LZ = Anzahl der Individuen pro Lauskolonie, Koloniegröße.

LZ-Klasse	Dekade			
	2.Mai-	3.Mai-	1.Juni-	2.Juni-
I: 1 – 30	40	75,9	70	100
II: 31 – 60	60	24,1	30	0
III: 61 – 90	0	0	0	0
IV: 91 – 120	0	0	0	0
V: > 120	0	0	0	0

4.1.1.2. Intraspezifischer, saisonaler Vergleich der Lauskoloniegröße

Die für die einzelnen Monatsdekaden eines Untersuchungsjahres gemittelten Koloniegrößen einer *Cinara*-Art wurden miteinander verglichen. Insgesamt standen für die Untersuchung der saisonalen Entwicklung der Koloniegrößen bei *C. piceicola* und *C. pruinosa* jeweils drei und für *C. pilicornis* zwei Untersuchungsjahre zur Verfügung. Abb.37 (a – c) zeigen die saisonalen Veränderungen der Koloniegrößen für *C. piceicola* für 2003 bis 2005. In allen drei Jahren erreichen die Kolonien von *C. piceicola* innerhalb der 1. Junidekade ihre maximalen Größen.
2004 nimmt die Koloniegröße ausgehend vom Maximum in der 1.Junidekade zunächst etwas rascher ab als in den Vergleichsjahren 2003 und 2005, in denen sich die Koloniegrößen von *C. piceicola* in den ersten beiden Junidekaden nicht signifikant unterscheiden. Letzteres deutet darauf hin, dass der Massenwechsel von *C. piceicola* im Jahr 2004 bereits in der 2.Junidekade einsetzt, während der Populationszusammenbruch 2003 und 2005 etwas verzögert in der 3.Junidekade stattfindet. In den Hochsommermonaten von 2004 pendelt sich die mittlere Koloniegröße von *C. piceicola* auf ein sich nicht signifikant änderndes Plateau ein und fällt gegen Herbst erst allmählich ab. Im Juli und August 2005 fällt die Koloniegröße von *C. piceicola* hingegen deutlich abrupter ab. Auffallend ist generell, dass die mittlere Koloniegröße von *C. piceicola* in den meisten Monatsdekaden von 2004 kleiner ist als in den Vergleichszeiträumen von 2003 und 2005.
In den Abb.38 (a – c) sind die saisonalen Entwicklungen der Koloniegrößen von *C. pruinosa* für die Jahre 2003 bis 2005 ersichtlich. In allen drei Untersuchungsjahren verläßt *C. pruinosa* die oberirdischen Saugorte im Laufe des Juni. 2003 wandert *C. pruinosa* bereits innerhalb der 1. Junidekade restlos zur Wurzelregion ab und 2004 sowie 2005 halten sich auch noch bis zur 2. Junidekade hinein Kolonien von im Mittel etwa 10 (2004) bis 30 Individuen (2005). Genau wie bei *C. piceicola* setzen sich die Kolonien von *C. pruinosa* im April aus einzeln sitzenden und zu Kleingruppen formierten Fundatrices zusammen. Im Mai kommt es mit der Geburt der Fundatrigenen zu einem raschen Anstieg der Koloniegrößen. 2004 erreichen die Kolonien von *C. pruinosa* bereits in der 3. Maidekade ihr Maximum und 2005 in der 1. Junidekade. Sowohl 2004 wie auch 2005 brechen die Kolonien von *C. pruinosa* in der 2. Junidekade infolge von Migrationsbewegungen rapide zusammen. In keinem der drei Untersuchungsjahre konnte *C. pruinosa* während der Hochsommermonate in oberirdischen Pflanzenteilen nachgewiesen werden. In den Jahren 2004 und 2005 besiedelt *C. pruinosa* im Herbst wieder die oberirdischen Fichtenteile mit ansteigenden Koloniegrößen. In der 3. Septemberdekade sind es zunächst kleinere Kolonien (2005) und bis in die 2. Oktoberdekade bildet *C. pruinosa* sehr dichte Kolonien von im Mittel 110 Individuen (2004).
Die Abb.39 (a – b) zeigen die saisonalen Veränderungen der Koloniegrößen von *C. pilicornis* für 2003 und 2005. Die Datenaufnahmen im Jahr 2003 sind allerdings sehr lückenhaft, sodass nur für 2005 eine saisonale Entwicklung der Koloniegröße über mehrere Monatsdekaden dargestellt werden konnte. In Abb. 39 (a) ist erkennbar, dass die Koloniegründung der Fundatrices von *C. pilicornis* bereits in der 3. Aprildekade einsetzt. In der 3. Aprildekade bestehen die Erstkolonien von *C. pilicornis* bereits im Mittel aus 12 Individuen. Wie in Abb.39 (b) ersichtlich, gibt es im Mai einen raschen Anstieg in der Koloniegröße. Die Größe der Kolonien von *C. pilicornis* schwankt allerdings zwischen der 2. Maidekade und der 1. Junidekade so stark, dass sich in diesem Zeitraum kein eindeutiges Maximum herauskristallisiert. Tendentiell sind die Kolonien in der 2. Maidekade mit im Mittel knapp 35 Individuen am größten. In der 2. Junidekade brechen auch die Kolonien von *C. pilicornis* zusammen und ab der 3. Junidekade konnten keine Tiere mehr beobachtet werden. Erst im Spätsommer während der 1. Septemberdekade konnten wieder einige sehr kleine Kolonien von im Mittel nur 5 Individuen nachgewiesen werden.

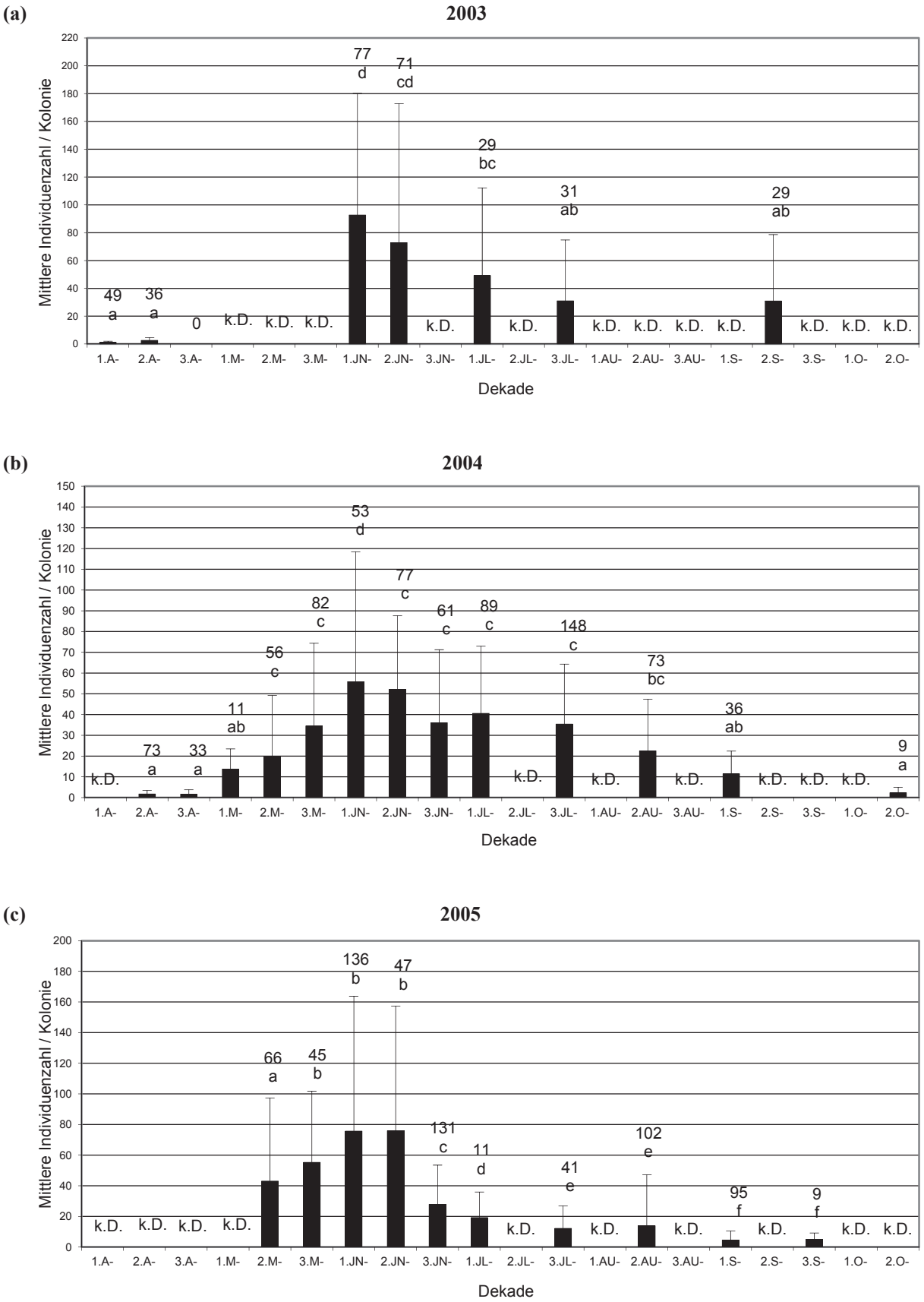


Abb. 37 a-c: Saisonale Veränderung der Individuenzahl pro Kolonie für *C. piceicola* in den Jahren 2003 **(a)**, 2004 **(b)** und 2005 **(c)**. Die Zahlen über den Säulen geben die Anzahl (N) der für die Berechnungen verwendeten Kolonien an und die Buchstaben die Signifikanzen. Werte mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant bei $p<0,05$ (Kruskal-Wallis- Test, DUNN) (Mittelwert ± Stab). k.D. = Keine Datenaufnahme. Dekaden-Abkürzungen siehe Abkürzungsverzeichnis.

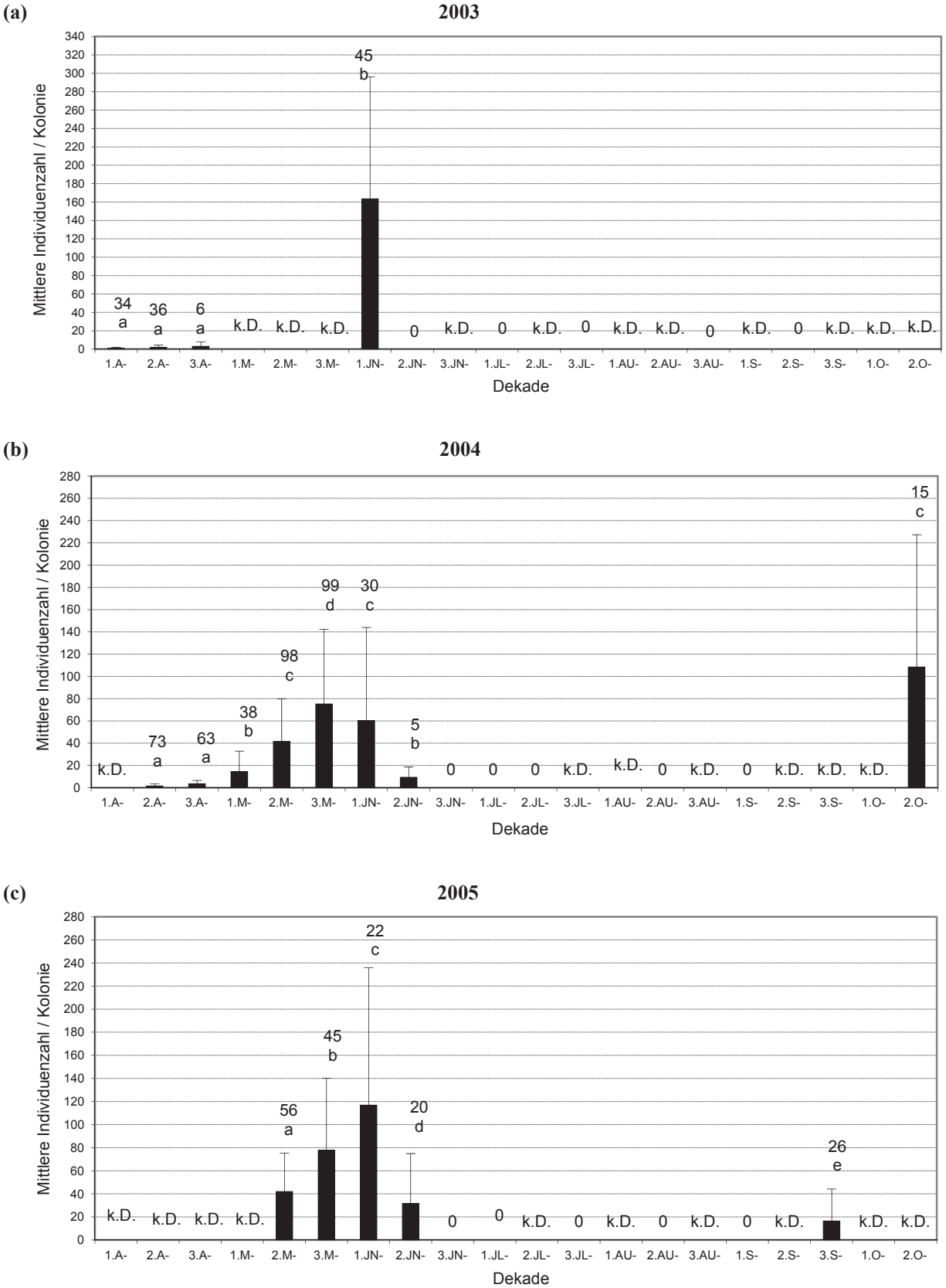


Abb.38 a-c: Saisonale Veränderung der Individuenzahl pro Kolonie für *C. pruinosa* in den Jahren 2003 **(a)**, 2004 **(b)** und 2005 **(c)**. Die Zahlen über den Säulen geben die Anzahl (N) der für die Berechnungen verwendeten Kolonien an und die Buchstaben die Signifikanzen. Werte mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant bei $p<0,05$ (Kruskal-Wallis- Test, DUNN) (Mittelwert ± Stab). k.D. = Keine Datenaufnahme. Dekaden-Abkürzungen siehe Abkürzungsverzeichnis.

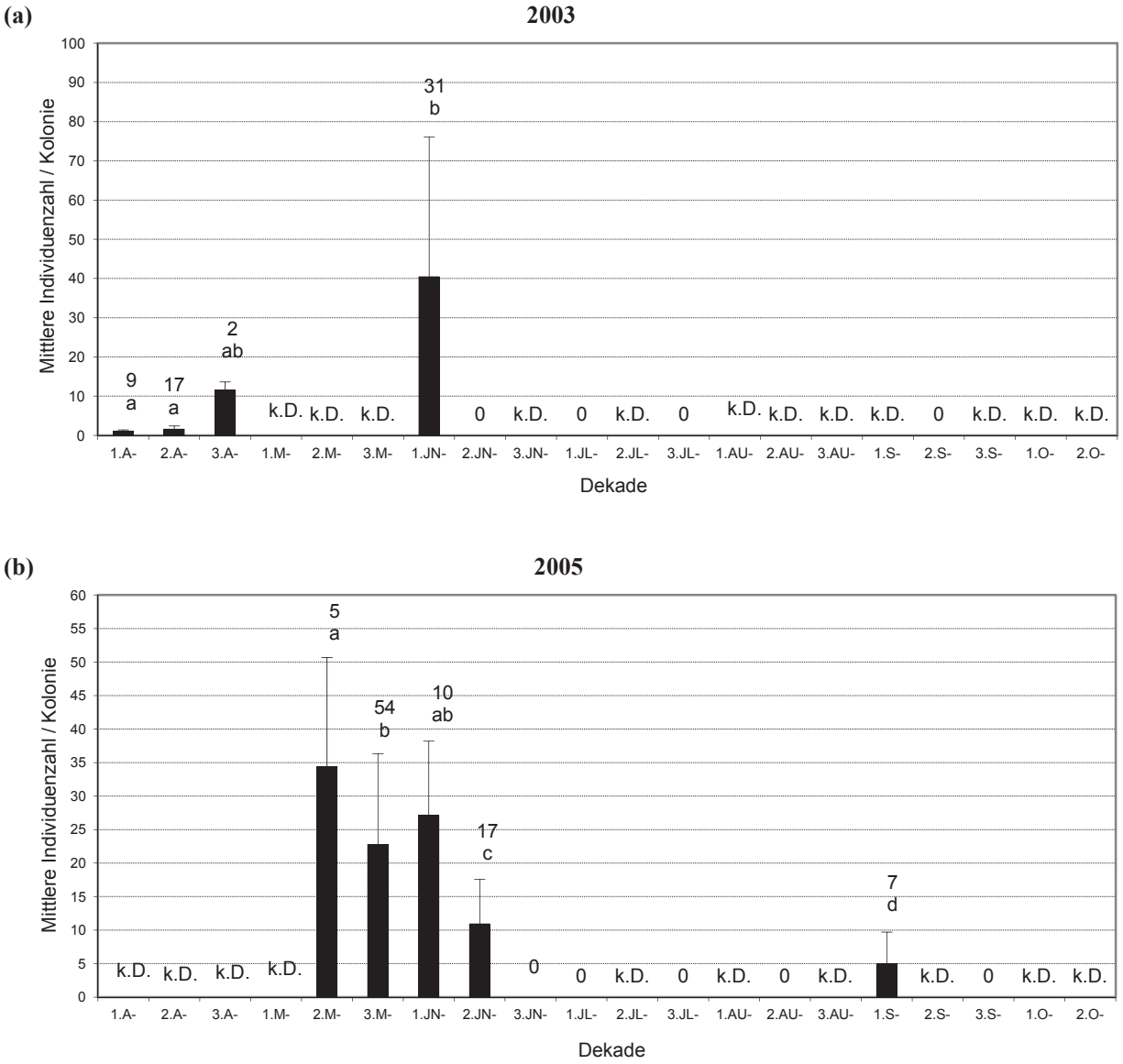


Abb.39 a-b: Saisonale Veränderung der Individuenzahl pro Kolonie für *C. pilicornis* in den Jahren 2003 **(a)**, 2004 **(b)** und 2005 **(c)**. Die Zahlen über den Säulen geben die Anzahl (N) der für die Berechnungen verwendeten Kolonien an und die Buchstaben die Signifikanzen. Werte mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant bei $p<0,05$ (Kruskal-Wallis- Test, DUNN) (Mittelwert ± Stab). k.D. = Keine Datenaufnahme. Dekaden-Abkürzungen siehe Abkürzungsverzeichnis.

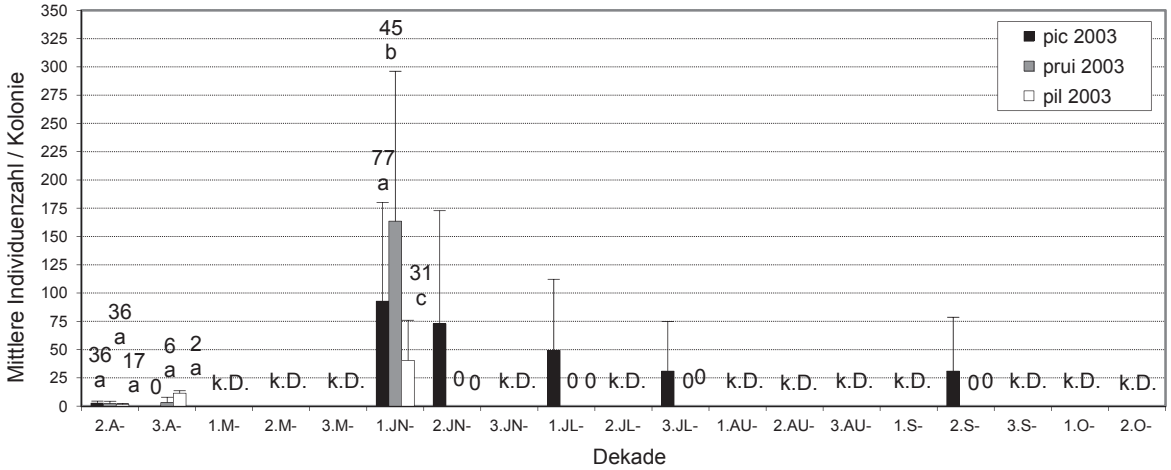
4.1.1.3. Interspezifischer Vergleich der Lauskoloniegröße

Der für die einzelnen Monatsdekaden durchgeführte zwischenartliche Vergleich der Koloniegrößen bezieht sich 2003 und 2005 auf jeweils drei und 2004 auf zwei *Cinara*-Arten. Abb. 40 (a – c) zeigen die artspezifischen Unterschiede in den Koloniegrößen innerhalb einzelner Monatsdekaden für 2003 bis 2005.

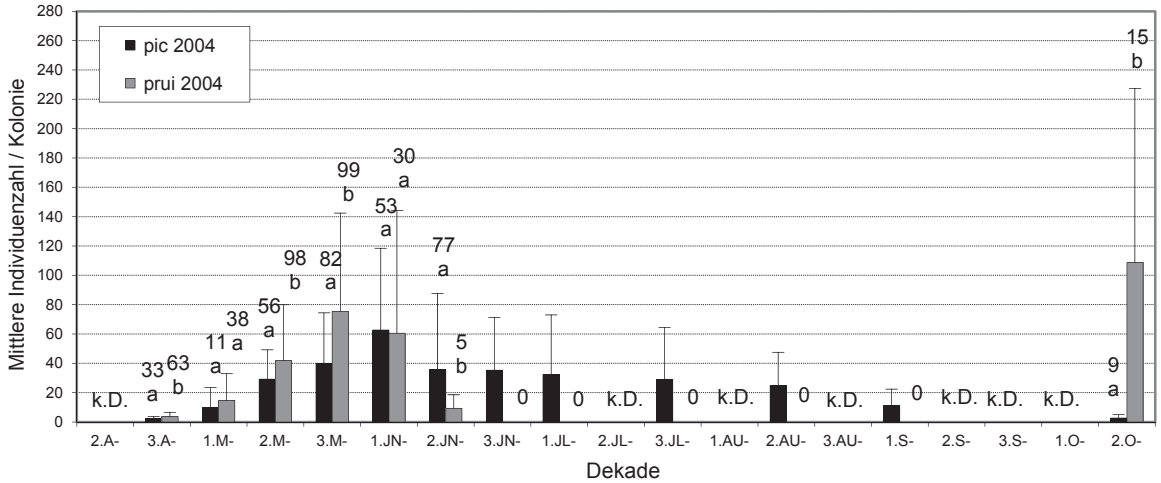
Der interspezifische Vergleich der Koloniegrößen zeigt, dass sich *C. pruinosa* schneller vermehrt als *C. piceicola* und die nicht myrmecophile *C. pilicornis.* Insbesonders 2004 ist das deutlich erkennbar, denn *C. pruinosa* erreicht bereits in der 3. Maidekade ihre maximale Koloniegröße und *C. piceicola* erst in der 1. Junidekade. Die in der 1. Junidekade bei *C. piceicola* festgestellte maximale Koloniegröße übersteigt jedoch nicht die im selben Zeitraum gemessene Koloniegröße bei *C. pruinosa*. Im Jahr 2005 sind die Kolonien von *C. pruinosa* hingegen sowohl in der 3. Maidekade als auch in der 1. Junidekade signifikant größer als bei *C. piceicola*. In allen drei Untersuchungsjahren kann beobachtet werden, dass *C. pruinosa* generell die größten Kolonien bildet. Die nicht myrmecophile *C. pilicornis* bildet innerhalb der 3. Mai-, 1. Juni- und 2. Junidekade die signifikant kleinsten Kolonien. Von Beginn der Aufnahmen an – 2003 und 2004 bereits im April – bis in die 2. Junidekade koexistieren alle zwei bzw. drei *Cinara*-Arten. In der 2. Junidekade brechen die Kolonien von *C. pruinosa* und *C. pilicornis* infolge von Emigrationen in einem stärkeren Ausmaß zusammen als bei *C. piceicola*. Folglich ist bei *C. piceicola* auch die Koloniegröße signifikant höher als bei den anderen beiden Arten. Im Jahr 2003 sind *C. pruinosa* und *C. pilicornis* in der 2. Junidekade sogar gänzlich verschwunden.

Nachdem *C. pruinosa* im Herbst von der Wurzelregion ausgehend wieder die oberirdischen Fichtenteile besiedelt, können bei dieser *Cinara*-Art in der 2. Oktoberdekade auch signifikant größere Kolonien als bei *C. piceicola* beobachtet werden. *C. pilicornis* erscheint bereits im Spätsommer in aus Oviparen bestehenden Kleingruppen und ihre Kolonien unterscheiden sich in ihrer Größe nicht signifikant von denen von *C. piceicola*.

(a)



(b)



(c)

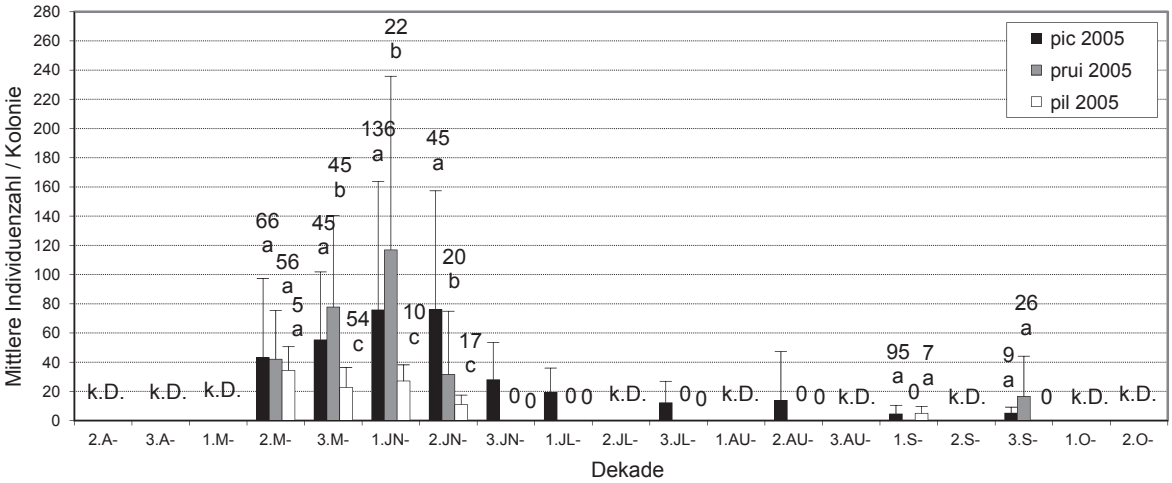


Abb.40 a – c: Interspezifischer Vergleich der Individuenzahlen pro Kolonie für 2003 **(a)**, 2004 **(b)** und 2005 **(c)**. Die Zahlen über den Säulen geben die Anzahl (N) der für die Berechnungen verwendeten Kolonien an und die Buchstaben die Signifikanzen. Werte mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant bei $p<0,05$ (Kruskal-Wallis- Test, DUNN; Mann-Whitney-Test) (Mittelwert ± Stab). k.D. = Keine Datenaufnahme. pic = C. piceicola, prui = C. pruinosa, pil = C. pilicornis. Dekaden-Abkürzungen siehe Abkürzungsverzeichnis.

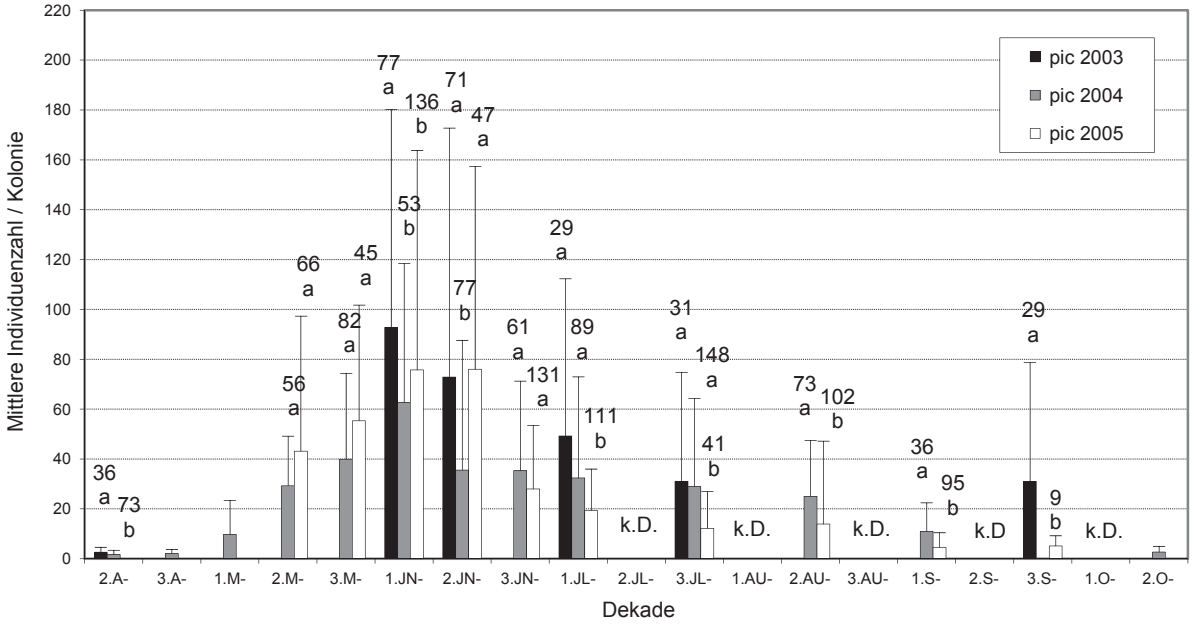
4.1.1.4. Jahresspezifischer Vergleich der Lauskoloniegröße

Die Koloniegrößen der *Cinarinen* unterscheiden sich auch bezüglich der Vergleichszeiträume verschiedener Untersuchungsjahre. Abb.41 (a – b) zeigen die innerhalb einzelner Monatsdekaden ermittelten jahresspezifischen Unterschiede in den Koloniegrößen für *C. piceicola* und *C. pruinosa*.

Der jahresspezifische Vergleich der Koloniegrößen von *C. piceicola* umfasst in der 1. Juni-, 2. Juni-, 1. Juli- und 3. Julidekade jeweils drei Untersuchungsjahre und in der 2. April-, 2. Mai-, 3. Mai-, 3. Juni-, 2. August-, 1. September- und 3. Septemberdekade jeweils zwei Untersuchungsjahre. Während der in der 2. und 3. Maidekade stattfindenden Vermehrungsphase von *C. piceicola* unterscheiden sich die Koloniegrößen bezüglich 2004 und 2005 nicht signifikant voneinander. In der 1. Junidekade, in der *C. piceicola* generell die höchsten Populationsdichten erreicht, sind die Kolonien 2003 verglichen mit 2004 und 2005 signifikant größer. Der mit dem Massenwechsel einhergehende Populationszusammenbruch vollzieht sich 2004 bereits in der 2. Junidekade und 2003 sowie 2005 erst in der 3. Junidekade. Folglich sind die Koloniegrößen in der 2. Junidekade im Jahr 2004 signifikant geringer als im Vergleichszeitraum von 2003 und 2005. Im Zeitraum der 1. Julidekade bis 3. Septemberdekade, in den die Hochsommerdepression der Lachniden fällt, sind die Kolonien von *C. piceicola* im Jahr 2005 signifikant kleiner als in den Vergleichszeiträumen von 2003 und 2004.

Bei *C. pruinosa* gibt es nur für die 1. Junidekade einen jahresspezifischen Vergleich der Koloniegrößen bezüglich aller drei Untersuchungsjahre. Im Jahr 2004 sind auch die Kolonien von *C. pruinosa* signifikant kleiner als 2003 und 2005. Auch in der nachfolgenden 2. Junidekade sind die Kolonien 2004 kleiner als 2005. Letzteres liegt daran, dass auch bei *C. pruinosa* der Massenwechsel im Jahr 2004 etwas schneller einsetzt und die Koloniegrößen infolgedessen rascher abnehmen als 2005.

(a)



(b)

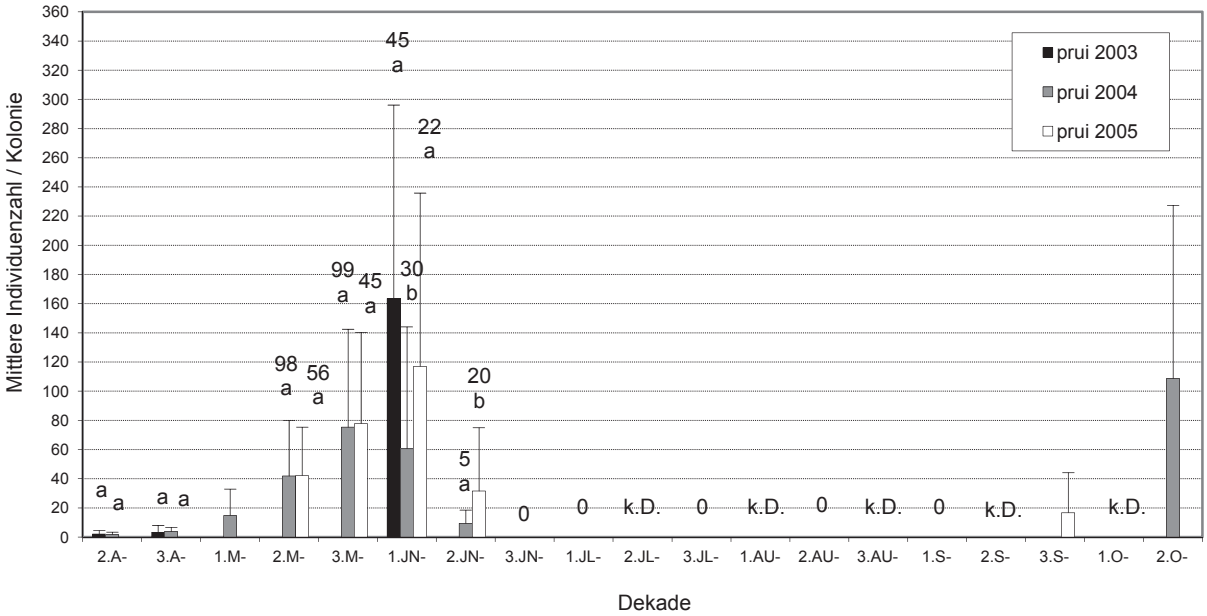


Abb. 41 a – b: Jahresspezifischer Vergleich der Individuenzahlen pro Kolonie für *C. piceicola* **(a)** und *C. pruinosa* **(b)**, N (2.April-D., 2003) = 36, N (2.April-D., 2004) = 73; N (3.April-D., 2003) = 6, N (3.April-D., 2004) = 63. Die Zahlen über den Säulen geben die Anzahl (N) der für die Berechnungen verwendeten Kolonien an und die Buchstaben die Signifikanzen. Werte mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant bei $p<0,05$ (Kruskal-Wallis- Test, DUNN; Mann-Whitney-Test) (Mittelwert ± Stab). k.D. = Keine Datenaufnahme. pic = C. piceicola, prui = C. pruinosa. 2., 3.A- = 2., 3.Aprildekade; 1., 2.,3.M- = 1., 2., 3. Maidekade; 1., 2., 3. JN- = 1., 2., 3. Junidekade; 1., 2., 3. JL- = 1., 2., 3.Julidekade; 1., 2., 3.AU- = 1., 2., 3. Augustdekade; 1., 2., 3. S- = 1., 2., 3. Septemberdekade; 1., 2. O- = 1., 2. Oktoberdekade.

4.1.2. Ameisenbesuch an verschiedenen Fichtenlachniden

4.1.2.1. Intraspezifischer, saisonaler Vergleich des Ameisenbesuches

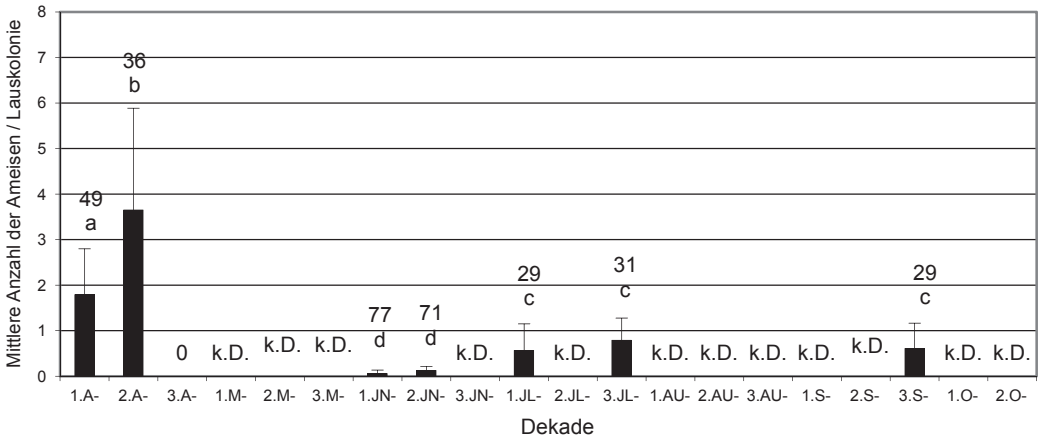
Der für die einzelnen Monatsdekaden gemittelte Ameisenbesuch an jeder *Cinara*-Art wurde bezüglich der verschiedenen Monatsdekaden innerhalb eines Jahres miteinander verglichen. Genau wie bei der Ermittlung der Koloniegröße standen für die Untersuchung der saisonalen Entwicklung des Ameisenbesuches bei *C. piceicola* und *C. pruinosa* jeweils drei und für *C. pilicornis* zwei Untersuchungsjahre zur Verfügung.

Abb.42 (a – c) zeigen die saisonalen Veränderungen des Ameisenbesuches an *C. piceicola* für 2003 bis 2005. Die saisonal mit Abstand höchste Ameisendichte wurde in der 2. Aprildekade registriert. 2003 kamen auf eine einzelne Lachnide im Mittel rund 4 und 2004 sogar rund 8 Ameisen. Es handelt sich um einzeln oder in Kleingruppen zusammen sitzende Fundatrixlarven, welche sehr stark von Ameisen besucht werden. Im weiteren saisonalen Verlauf geht der Ameisenbesuch in allen drei Jahren zunehmend zurück und steigt bereits im Hochsommer oder erst im Spätsommer und Herbst wieder etwas an. In der 1. Maidekade von 2004, wo mit der Geburt der ersten Fundatrigenen die Koloniegründung einsetzt, kommt immerhin noch im Mittel rund eine Ameise auf eine Lachnide. In der 2. Maidekade von 2005 ist der Ameisenbesuch an *C. piceicola* vergleichsweise höher als in der 2. Maidekade von 2004. In der 2.Mai- bis zur 2. Augustdekade von 2004 bleibt der Ameisenbesuch mit deutlich unter 5 Ameisen auf 10 Lachniden durchgehend am niedrigsten. 2005 geht der Ameisenbesuch in den Junidekaden noch etwas stärker zurück und erreicht im Juli wieder das Niveau der 3. Maidekade. In der 2. Augustdekade 2005 steigt der Ameisenbesuch noch etwas an und ist wieder genauso hoch wie in der 2. Maidekade. Im Verlauf von 2005 ist der Ameisenbesuch im September am höchsten. 2004 wird der Anstieg des Ameisenbesuches erst in der 2. Oktoberdekade erreicht und 2003 ist der Ameisenbesuch im September nicht höher als im Juli des selben Jahres.

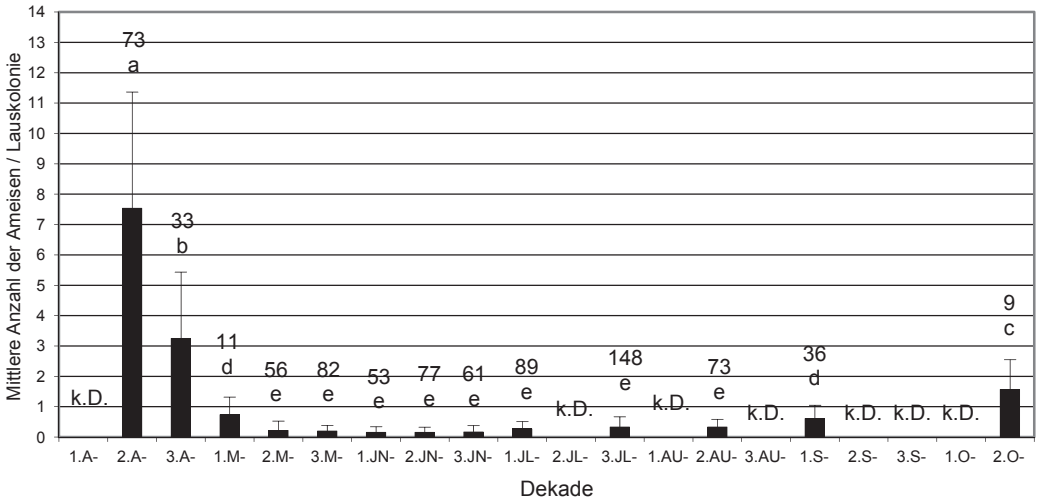
In den Abb.43 (a – c) sind die saisonalen Veränderungen des Ameisenbesuches an *C. pruinosa* für 2003 bis 2005 dargestellt. Der saisonale Verlauf des Ameisenbesuches an *C. pruinosa* entspricht, abgesehen vom völligen Verschwinden von *C. pruinosa* im Juni, beinahe völlig demjenigen an *C. piceicola*. Sowohl 2003 als auch 2004 ist der Ameisenbesuch an *C. pruinosa* in der 2. Aprildekade am signifikant größten. 2004 nimmt der Ameisenbesuch an *C. pruinosa* bis zur 2. Maidekade sprunghaft ab und pendelt sich bis zum kompletten Verschwinden in der 2. Junidekade auf ein unverändert niedriges Niveau ein. In der 2. Junidekade bleibt der Ameisenbesuch an den Restgruppen von *C. pruinosa* praktisch völlig aus. 2005 geht der Ameisenbesuch an *C. pruinosa* zwar etwas weniger rasch zurück, erreicht aber während des Massenwechsels in der 1. und 2. Junidekade den absoluten Tiefststand. *C. pruinosa* wird somit zu Zeiten des Populationsmaximums und des anschließenden Koloniezusammenbruches fast gar nicht mehr besucht. Im September bzw. Oktober ist der Ameisenbesuch an *C. pruinosa* wieder signifikant höher und erreicht das Niveau von der 1. Mai- (2004) bzw. 2. Maidekade (2005).

Die saisonalen Veränderungen des Ameisenbesuches an *C. pilicornis* für 2003 und 2005 sind in den Abb. 44 (a-b) ersichtlich. Auch bei *C. pilicornis* wird in den ersten beiden Aprildekaden ein mit Abstand stärkerer Ameisenbesuch registriert als in den nachfolgenden Monatsdekaden. Der Ameisenbesuch an *C. pilicornis* geht 2003 bereits in der 3. Aprildekade sehr deutlich zurück. 2005 wird *C. pilicornis* in der 2. Maidekade mit rund einer Ameise auf etwa 12 Lachniden noch minimal besucht. In der 3. Maidekade bis zum Verschwinden von *C. pilicornis* in der 2. Junidekade geht der Ameisenbesuch auf nahezu Null zurück. Im späteren Jahresverlauf steigt jedoch der Ameisenbesuch an den sich neu einfindenden alaten Tieren wieder enorm an. In der 1. Septemberdekade werden die einzeln oder in Kleingruppen sitzenden oviparen Weibchen folglich wieder stark besucht.

(a)



(b)



(c)

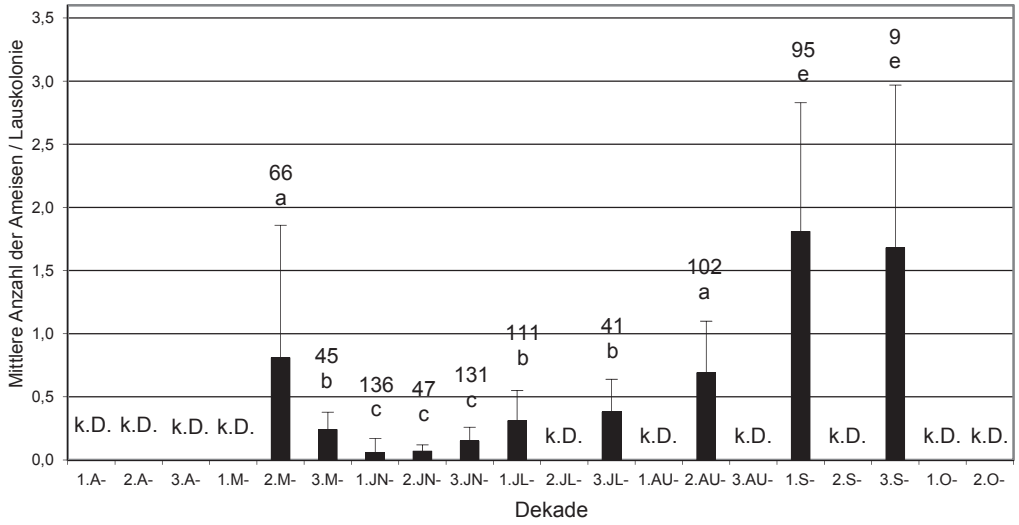
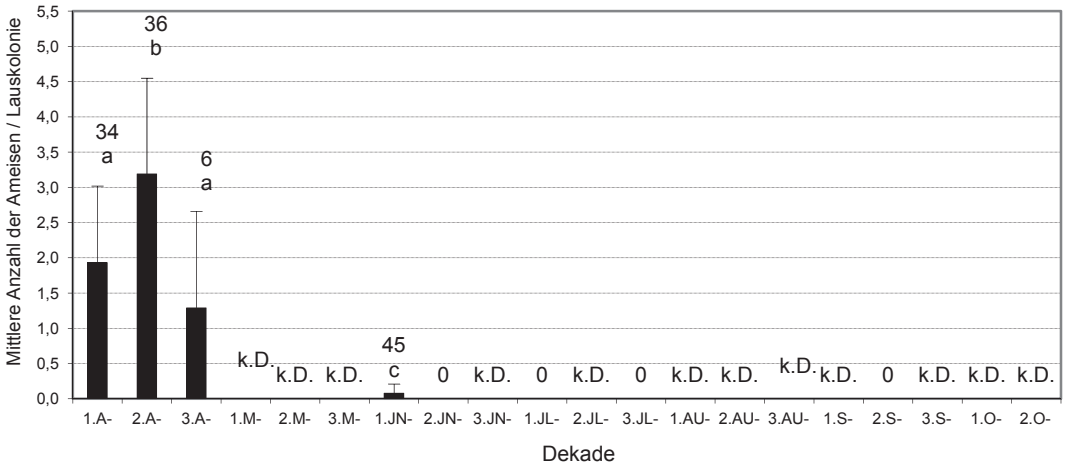
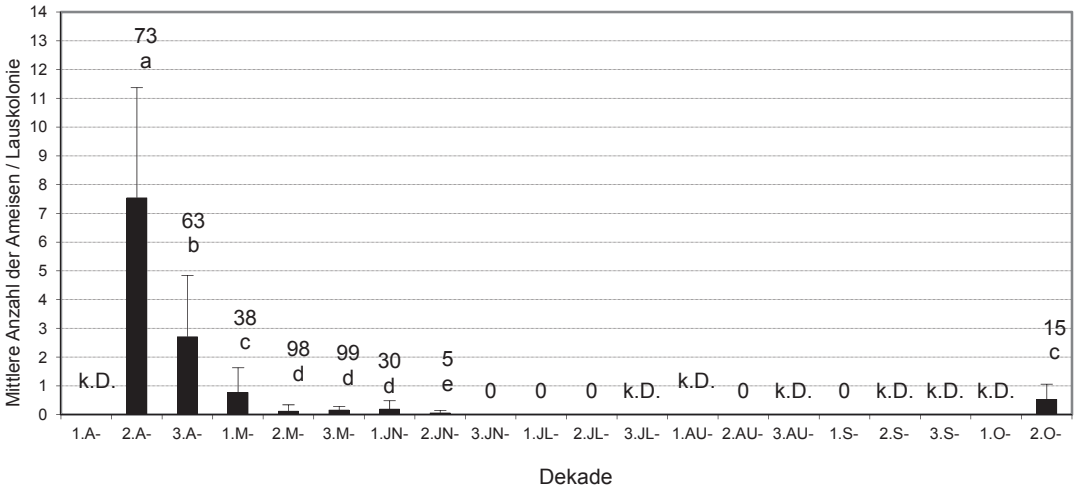


Abb.42 a – c: Saisonale Veränderung des Ameisenbesuches an *C. piceicola* in den Jahren 2003 **(a)**, 2004 **(b)** und 2005 **(c)**. Die Zahlen über den Säulen geben die Anzahl (N) der für die Berechnungen verwendeten Kolonien an und die Buchstaben die Signifikanzen. Werte mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant bei $p<0,05$ (Kruskal-Wallis- Test, DUNN) (Mittelwert ± Stab). k.D. = Keine Datenaufnahme. 2., 3.A- = 2., 3.Aprildekade; 1., 2.,3.M- = 1., 2., 3. Maidekade; 1., 2., 3. JN- = 1., 2., 3. Junidekade; 1., 2., 3. JL- = 1., 2., 3.Julidekade; 1., 2., 3.AU- = 1., 2., 3. Augustdekade; 1., 2., 3. S- = 1., 2., 3. Septemberdekade; 1., 2. O- = 1., 2. Oktoberdekade.

(a)



(b)



(c)

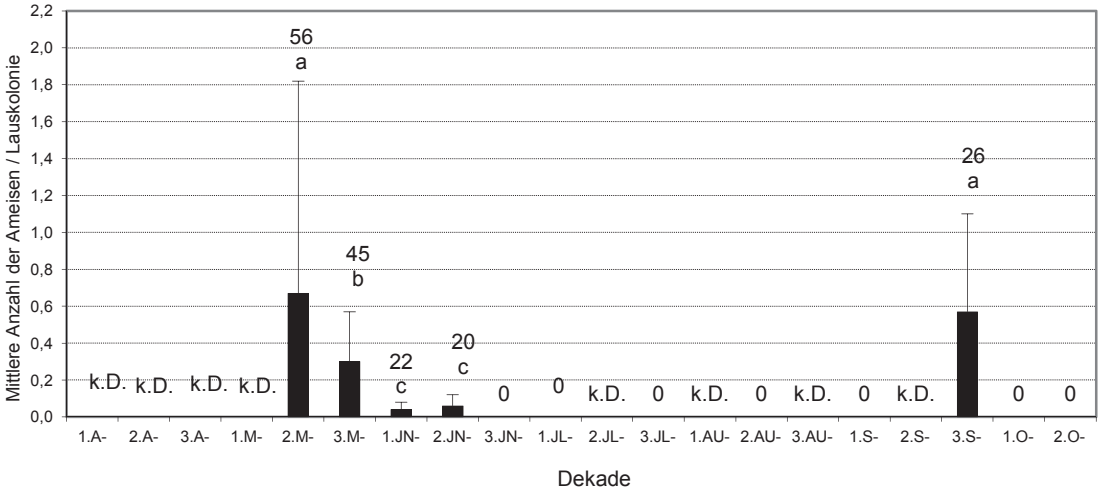
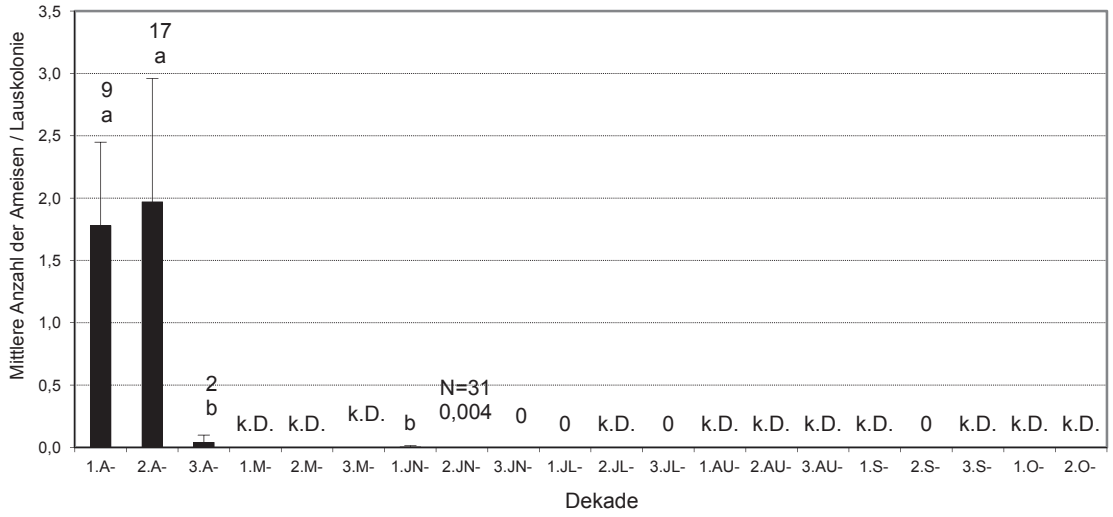


Abb.43 a –c: Saisonale Veränderung des Ameisenbesuches an *C. pruinosa* in den Jahren 2003 **(a)**, 2004 **(b)** und 2005 **(c)**. Die Zahlen über den Säulen geben die Anzahl (N) der für die Berechnungen verwendeten Kolonien an und die Buchstaben die Signifikanzen. Werte mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant bei $p<0,05$ (Kruskal-Wallis- Test, DUNN) (Mittelwert ± Stab). k.D. = Keine Datenaufnahme. Dekaden-Abkürzungen siehe Abkürzungsverzeichnis.

(a)



(b)

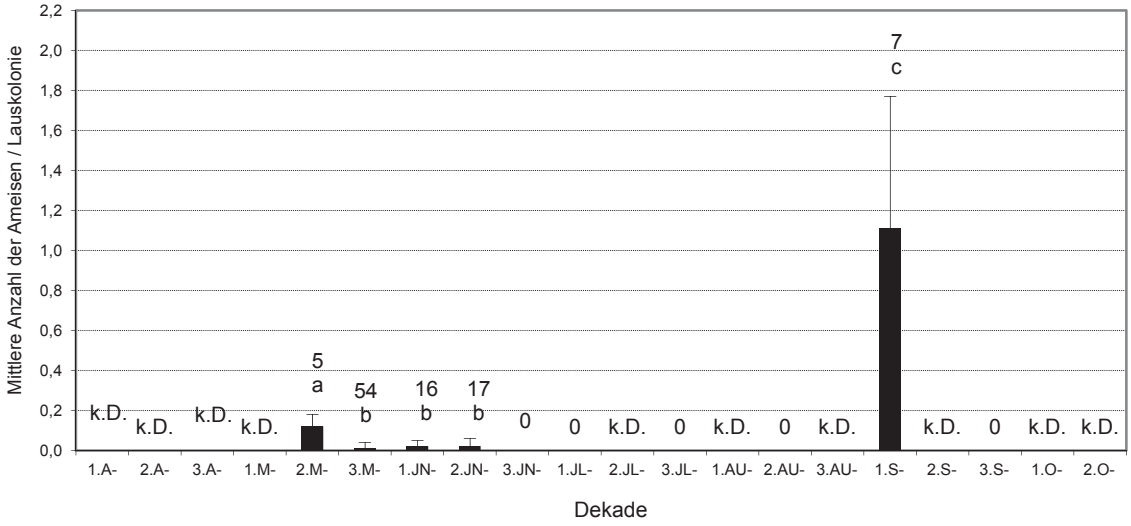


Abb.44 a – b: Saisonale Veränderung des Ameisenbesuches an *C. pilicornis* in den Jahren 2003 **(a)** und 2005 **(b)**. Die Zahlen über den Säulen geben die Anzahl (N) der für die Berechnungen verwendeten Kolonien an und die Buchstaben die Signifikanzen. Werte mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant bei $p<0,05$ (Kruskal-Wallis- Test, DUNN) (Mittelwert ± Stab). k.D. = Keine Datenaufnahme. 2., 3.A- = 2., 3.Aprildekade; 1., 2.,3.M- = 1., 2., 3. Maidekade; 1., 2., 3. JN- = 1., 2., 3. Junidekade; 1., 2., 3. JL- = 1., 2., 3.Julidekade; 1., 2., 3.AU- = 1., 2., 3. Augustdekade; 1., 2., 3. S- = 1., 2., 3. Septemberdekade; 1., 2. O- = 1., 2. Oktoberdekade.

4.1.2.2. Interspezifischer Vergleich des Ameisenbesuches

Der Ameisenbesuch an drei koexistierenden *Cinara*-Arten unterscheidet sich vor allem dadurch, dass *C. pilicornis* in den meisten Monatsdekaden signifikant weniger von Ameisen besucht wird als die beiden anderen *Cinara*-Arten. Der für die einzelnen Monatsdekaden durchgeführte zwischenartliche Vergleich des Ameisenbesuches bezieht sich 2003 und 2005 ebenso auf jeweils drei und 2004 auf zwei *Cinara*-Arten. Abb. 45 (a – c) zeigen für 2003 bis 2005 die Unterschiede im artspezifischen Ameisenbesuch bezüglich einzelner Monatsdekaden. Im Jahr 2003 wird *C. pilicornis* bereits innerhalb der 2. Aprildekade signifikant weniger stark von Ameisen besucht als *C. piceicola* und *C. pruinosa*. In der 1. Junidekade, in der der Ameisenbesuch an allen *Cinara*-Arten sehr gering ist, wird *C. pilicornis* gar nicht mehr besucht. Der Ameisenbesuch an *C. piceicola* und *C. pruinosa* ist in fast allen Monatsdekaden der drei Untersuchungsjahre gleich stark. 2004 ist der Ameisenbesuch an *C. piceicola* während der Vermehrungsphase in der 2. Maidekade und in der 2. Oktoberdekade signifikant größer als an *C. pruinosa*. In der 2. Maidekade von 2005 schwankt der Ameisenbesuch an *C. piceicola* und *C. pruinosa* so stark, dass kein signifikanter Unterschied zum Ameisenbesuch an *C. pilicornis* festgestellt werden konnte; im absoluten Mittel werden jedoch *C. piceicola* und *C. pruinosa* in der 2. Maidekade rund 6 – 7 mal stärker besucht als *C. pilicornis*. Von der 3. Maidekade an bis in die 2. Junidekade ist der Ameisenbesuch an *C. pilicornis* signifikant geringer als bei den anderen beiden *Cinara*-Arten. Innerhalb der 1. Junidekade von 2005 wird *C. piceicola* auch signifikant stärker besucht als *C. pruinosa*. Die in der 1. Septemberdekade von 2005 wieder nachgewiesene *C. pilicornis* wird zu dieser Zeit auch signifikant weniger besucht als *C. piceicola*. Letztere *Cinara*-Art wird auch innerhalb der 3. Septemberdekade mit dem Faktor 3 deutlich stärker besucht als die koexistierende *C. pruinosa*.

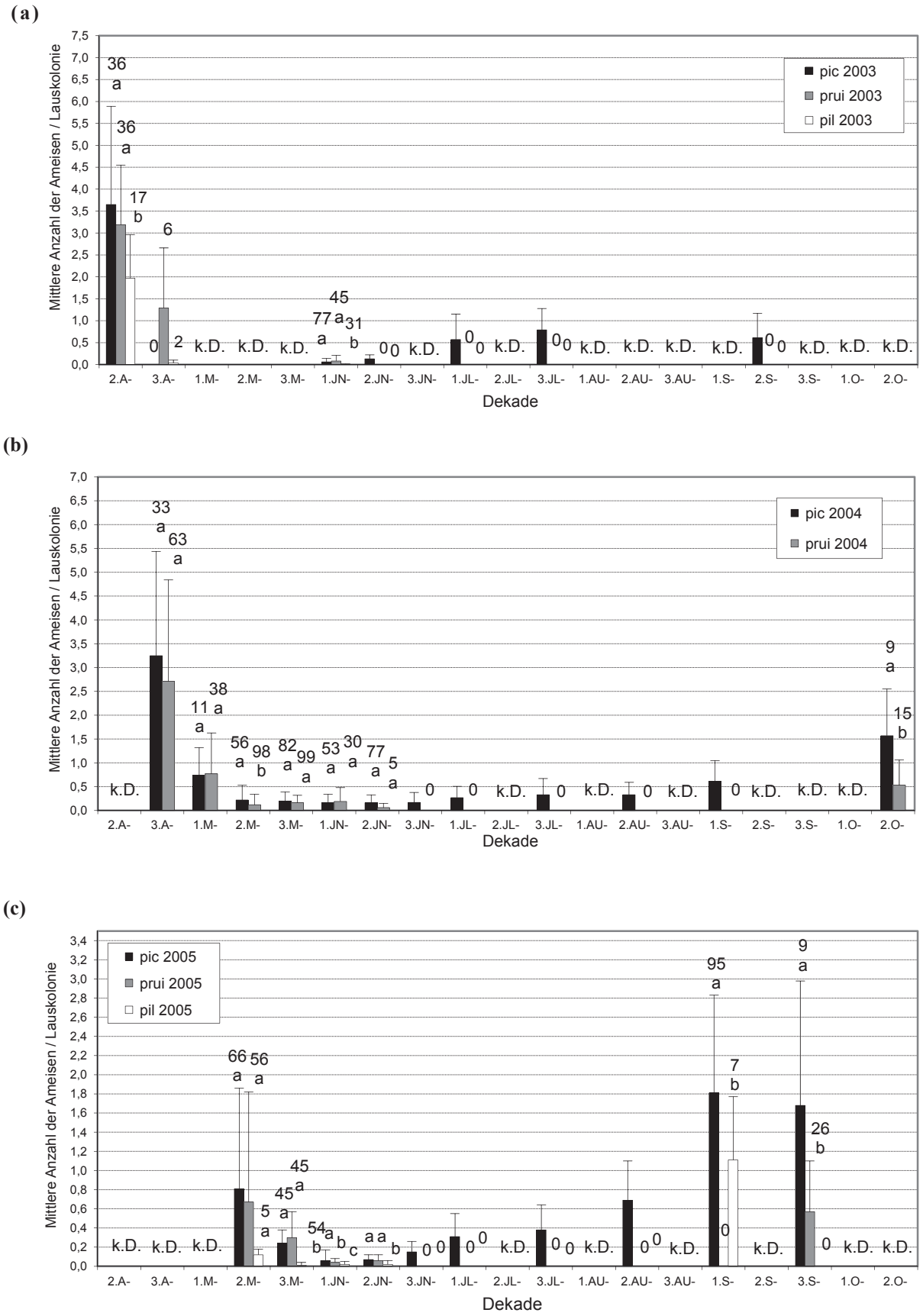


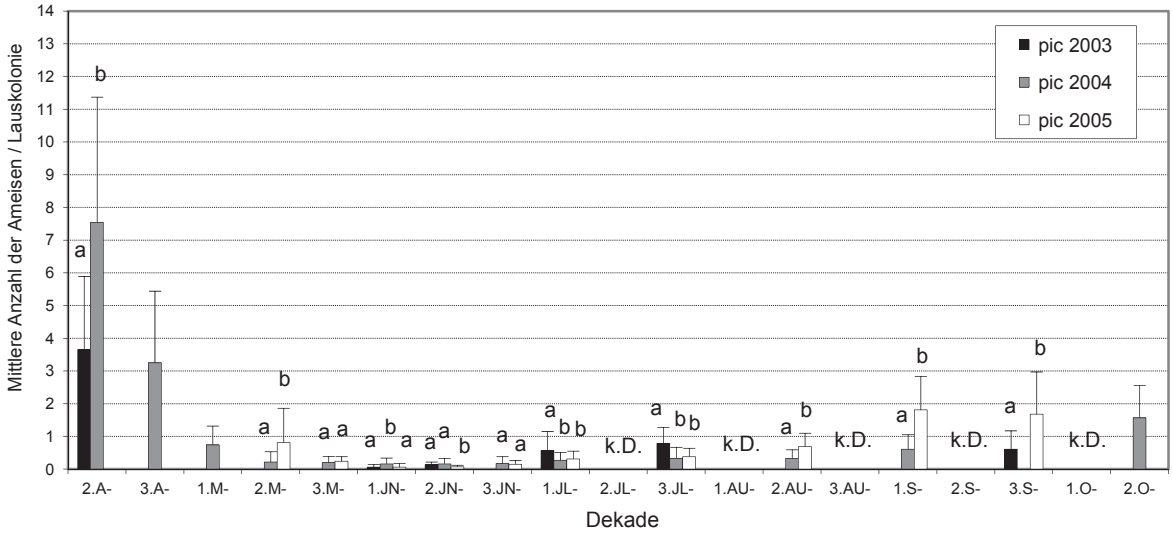
Abb.45 a – c: Interspezifischer Vergleich des Ameisenbesuches für 2003 **(a)**, 2004 **(b)** und 2005 **(c)**, N (1.Juni): pic = 136, prui = 22, pil = 10; N (2.Juni): pic = 47, prui = 20, pil = 17. Die Zahlen über den Säulen geben die Anzahl (N) der für die Berechnungen verwendeten Kolonien an und die Buchstaben die Signifikanzen. Werte mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant bei $p<0,05$ (Kruskal-Wallis- Test, DUNN; Mann-Whitney-Test) (Mittelwert ± Stab). k.D. = Keine Datenaufnahme. Dekaden-Abkürzungen siehe Abkürzungsverzeichnis.

4.1.2.3. Jahresspezifischer Vergleich des Ameisenbesuches

Der Ameisenbesuch an den einzelnen *Cinara*-Arten unterscheidet sich auch hinsichtlich der Vergleichszeiträume verschiedener Untersuchungsjahre. In den Abb.46 (a – b) sind die innerhalb einzelner Monatsdekaden ermittelten jahresspezifischen Unterschiede im Ameisenbesuch für *C. piceicola* und *C. pruinosa* ersichtlich.

Der jahresspezifische Vergleich des Ameisenbesuches an *C. piceicola* involviert in der 1. Juni-, 2. Juni-, 1. Juli- und 3. Julidekade jeweils drei Untersuchungsjahre und in der 2. April-, 2. Mai-, 3. Mai-, 3. Juni-, 2. August-, 1. September- und 3. Septemberdekade jeweils zwei Untersuchungsjahre. Bei *C. piceicola* und auch bei *C. pruinosa* ist kein klares Muster in den jahresspezifisch bedingten Unterschieden des Ameisenbesuches während des saisonalen Verlaufes erkennbar. Auffallend ist jedoch, dass der Ameisenbesuch ausserhalb des in den ersten beiden Junidekaden stattfindenden Massenwechsels im Untersuchungsjahr 2005 entweder höher oder gleich stark ist wie im Vergleichszeitraum 2004. Die jahresspezifischen Muster des Ameisenbesuches der beiden *Cinara*-Arten ähneln sich untereinander jedoch sehr. Beispielsweise ist der Ameisenbesuch an beiden *Cinara*-Arten in der 2. Aprildekade von 2004 stärker als im Vergleichszeitraum von 2003. In der 2. Maidekade von 2005 werden beide *Cinara*-Arten stärker besucht als im Vergleichszeitraum von 2004. In der 3. Maidekade von 2005 wird jedoch nur *C. pruinosa* stärker besucht als im Vergleichzeitraum von 2004. In der 1. Junidekade von 2004 ist der Ameisenbesuch an *C. piceicola* signifikant stärker als im Vergleichszeitraum von 2003 und 2005. Genauso verhält es sich bei *C. pruinosa*. In der 2. Junidekade ist der Ameisenbesuch an *C. piceicola* im Untersuchungsjahr 2005 am geringsten. In der 1. und 3. Julidekade von 2003 wird *C. piceicola* signifikant stärker besucht als in den Vergleichszeiträumen von 2004 und 2005. In der 2. August- und 1. Septemberdekade von 2005 ist der Ameisenbesuch an *C. piceicola* höher als in den Vergleichszeiträumen von 2004. Auch in der 3. Septemberdekade wird 2005 ein stärkerer Ameisenbesuch an *C. piceicola* festgestellt als 2003.

(a)



(b)

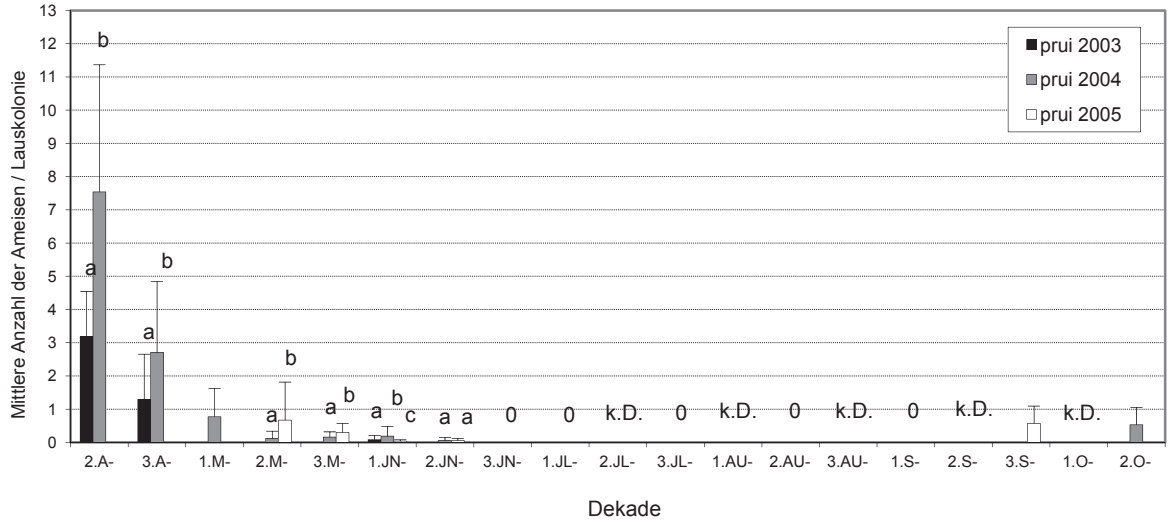


Abb.46 a – b: Jahresspezifischer Vergleich des Ameisenbesuches an *C. piceicola* **(a)** und *C. pruinosa* **(b)**.
Die Buchstaben über den Säulen geben die Signifikanzen an. Werte mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant bei $p<0,05$ (Kruskal-Wallis- Test, DUNN; Mann-Whitney-Test) (Mittelwert ± Stab).
Die Anzahl (N) der für die Berechnungen verwendeten Kolonien sind: 1.) *C. piceicola* für 2003: 2.April-D. = 36, 1.Juni-D. = 77, 2.Juni-D. = 71, 3.Juni-D. = , 1.Juli-D. = 29, 3.Juli-D. = 31, 3.Sep-D. = 29; für 2004: 2.A.- = 73, 2.Mai-D. = 56, 3.Mai-D. = 82, 1.JN-D. = 53, 2.JN-D. = 77, 3.JN-D. = 61, 1.JL-D. = 89, 3.JL-D. = 148, 2.August-D. = 73, 1.Sep.-D. = 36; für 2005: 2.M.-D. = 66, 3.M.-D. = 45, 1.JN-D. = 136, 2.JN-D. = 47, 3.JN-D. = 131, 1.JL-D. = 111, 3.JL-D. = 41, 2.August-D. = 102, 1.Sep.-D. = 95, 3.Sep-D. = 9. 2.) *C. pruinosa* für 2003: 2.April-D. = 36, 3.April-D. = 6, 1.JN-D. = 45; für 2004: 2.Ap-D. = 145, 3.Ap-D. = 63, 2.M.-D. = 98, 3.M.-D. = 99, 1.JN-D. = 30, 2.JN.-D. = 5; für 2005: 2.M-D. = 56, 3.M-D. = 45, 1.JN-D. = 22, 2.JN-D. = 20. k.D. = Keine Datenaufnahme.

4.1.3. Besiedlungsdynamik der Fichtenlachniden innerhalb eines Wirtsbaumes

Die räumlich-zeitliche Dynamik der Lachnidenbesiedlung innerhalb eines Wirtsbaumes wird durch die sich saisonal ändernden Abundanzen und Saugpositionen der Fichtenlachniden beschrieben. Dazu wurden folgende, auf einzelne Dekaden und Wirtsbäume bezogene Parameter bestimmt: Koloniezahl und mittlere Koloniegröße der *Cinarinen*. Die Qualität des Saugortes wurde zum einem nach der räumlichen Position innerhalb der Baumlängsachse und zum anderen nach dem Alter des Saugortes klassifiziert (siehe Abb. 26). Die Häufigkeiten der in den Jahren 2004 und 2005 von den *Cinarinen* genutzten Saugorte beziehen sich stets auf die selben vier Wirtsbäume. Die in den Abb. 52 – 56 dargestellten Häufigkeiten der genutzten Saugorte werden für alle vier Versuchsbäume zusammenfassend für die einzelnen Monatsdekaden berechnet. Es stellte sich primär die Frage, welche dieser Saugorte von den einzelnen *Cinarinen* innerhalb einzelner Monatsdekaden am häufigsten genutzt werden. Konkret wurde folgenden Fragen in diesem Kapitel nachgegangen:

1.) Unterscheiden sich die saisonal bedingten Veränderungen in den Lauskoloniezahlen und mittleren Koloniegrößen bei den einzelnen Bäumen?

2.) Unterscheiden sich die Häufigkeitsverteilungen der in den einzelnen Monatsdekaden genutzten Saugorte bezüglich der einzelnen *Cinara*-Arten?

3.) Gibt es in den Untersuchungsjahren 2004 und 2005 vergleichbare Tendenzen in der saisonalen Entwicklung der Lauskoloniezahlen, mittleren Lauskoloniegrößen und der von den einzelnen *Cinara*-Arten genutzten Saugorte?

4.1.3.1. Saisonale Veränderung der Lauskoloniezahl und der Lauskoloniegrößen innerhalb eines Wirtsbaumes

Innerhalb eines Wirtsbaumes ändert sich die absolute Anzahl und auch die mittlere Größe der Kolonien von den einzelnen *Cinara*-Arten im Verlauf eines Jahres teilweise sehr beträchtlich. In den Tab. 14 und 15 sind die innerhalb der vier Wirtsbäume N1B2, N1B4, N1B5 und N1B12 ermittelten absoluten Koloniezahlen der einzelnen *Cinara*-Arten für die jeweiligen Monatsdekaden von 2004 und 2005 zusammengefasst. Die nur kurzfristige Präsenz von *C. pilicornis* in wenigen, einzelnen Monatsdekaden im Untersuchungsjahr 2005 brachte mit sich, dass die saisonale Veränderung der mittleren Koloniegrößen innerhalb eines Wirtsbaumes nur bei *C. piceicola* und *C. pruinosa* ausgewertet wurden. Die nachstehenden Abb. 47 (a – d) und 48 (a – d) zeigen die saisonalen Veränderungen der mittleren Koloniegrößen innerhalb der einzelnen Wirtsbäume von *C. piceicola* und *C. pruinosa* jeweils für 2004 und 2005.

Tab. 14: Lauskoloniezahl pro Baum für die Dekaden des Jahres 2004

Dekade	Lauskoloniezahl pro Baum							
	N1B2		N1B4		N1B5		N1B12	
	pic	prui	pic	prui	pic	prui	pic	prui
1.Mai-	0	7	4	8	0	10	k.D.	k.D.
2.Mai-	3	5	5	8	1	6	3	3
3.Mai-	3	6	6	6	9	6	3	5
1.Juni-	1	7	11	3	5	1	7	6
2.Juni-	14	0	13	0	7	0	k.D.	k.D.
3.Juni-	9	0	9	0	7	0	7	0
1.Juli-	13	0	10	0	11	0	4	0
2.Juli-	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.
3.Juli-	6	0	14	0	10	0	6	0
1.Aug.-	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.
2.Aug.-	2	0	8	0	3	0	13	0
3.Aug.-	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.
1.Sept.-	2	0	10	0	k.D.	k.D.	9	0
2.Sept.-	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.
3.Sept.-	0	0	k.D.	k.D.	0	0	k.D.	k.D.
1.Okt.-	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.
2.Okt.-	0	0	3	0	0	0	2	0

Tab. 15: Lauskoloniezahl pro Baum für die Dekaden des Jahres 2005

Dekade	Lauskoloniezahl pro Baum											
	N1B2			N1B4			N1B5			N1B12		
	pic	prui	pil	pic	prui	pil	pic	prui	pil	pic	prui	pil
1.Mai-	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.
2.Mai-	14	4	0	k.D.	k.D.	k.D.	15	5	0	7	14	1
3.Mai-	k.D.	k.D.	k.D.	3	10	0	19	10	0	k.D.	k.D.	k.D.
1.Juni-	22	0	0	18	19	8	27	0	15	k.D.	k.D.	k.D.
2.Juni-	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	20	0	0	41	20	10
3.Juni-	26	0	6	35	0	0	19	0	2	20	0	0
1.Juli-	30	0	0	32	0	0	23	0	0	26	0	0
2.Juli-	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.
3.Juli-	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.
1.Aug.-	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.
2.Aug.-	8	0	0	45	0	0	20	0	0	22	0	0
3.Aug.-	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.
1.Sept.-	6	0	0	44	0	0	11	0	0	31	0	0
2.Sept.-	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.
3.Sept.-	0	0	0	4	2	0	0	0	0	4	0	0
1.Okt.-	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.
2.Okt.-	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.

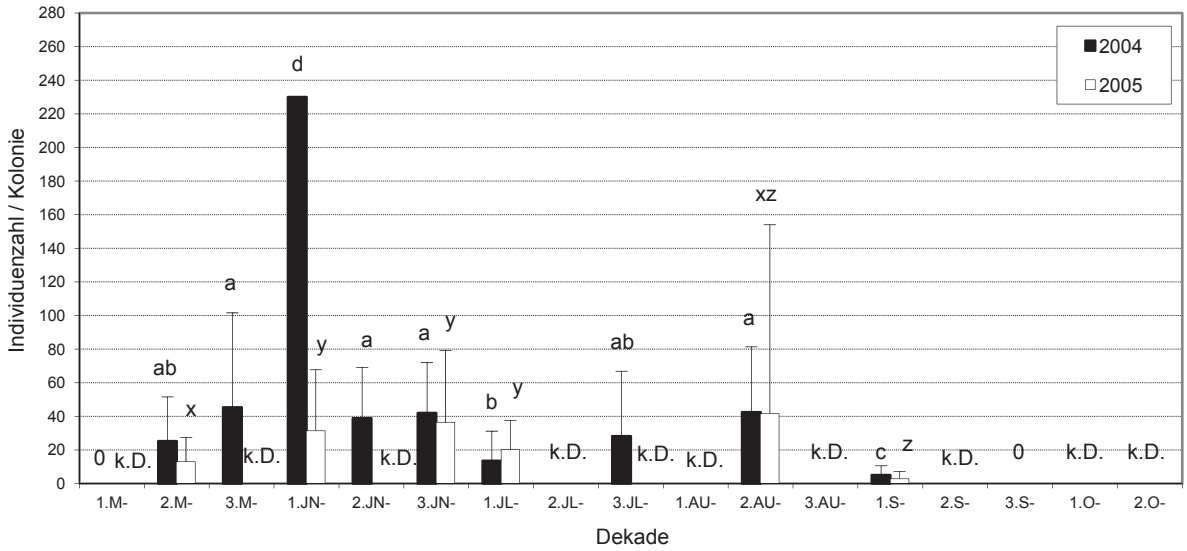
1.) *C. piceicola*:

Wie in den Tab. 14 und 15 ersichtlich, nimmt in beiden Untersuchungsjahren die Anzahl der Kolonien von *C. piceicola* auf allen vier Wirtsbäumen vom Mai bis zur 1. Julidekade mehr oder weniger stark zu. Das Ausmaß des Anstieges und des Rückganges in der Koloniezahl bei *C. piceicola* variiert allerdings hinsichtlich der einzelnen Wirtsbäume. Das Muster der saisonalen Veränderung der mittleren Koloniegrößen bei *C. piceicola* zeigt ebenso bezüglich der einzelnen Wirtsbäume eine ziemlich grosse Variabilität in beiden Untersuchungsjahren (Abb. 47 a – d).
2004 schwanken die Koloniegrößen von *C. piceicola* auf den Wirtsbäumen N1B5 und N1B12 so stark, dass keine

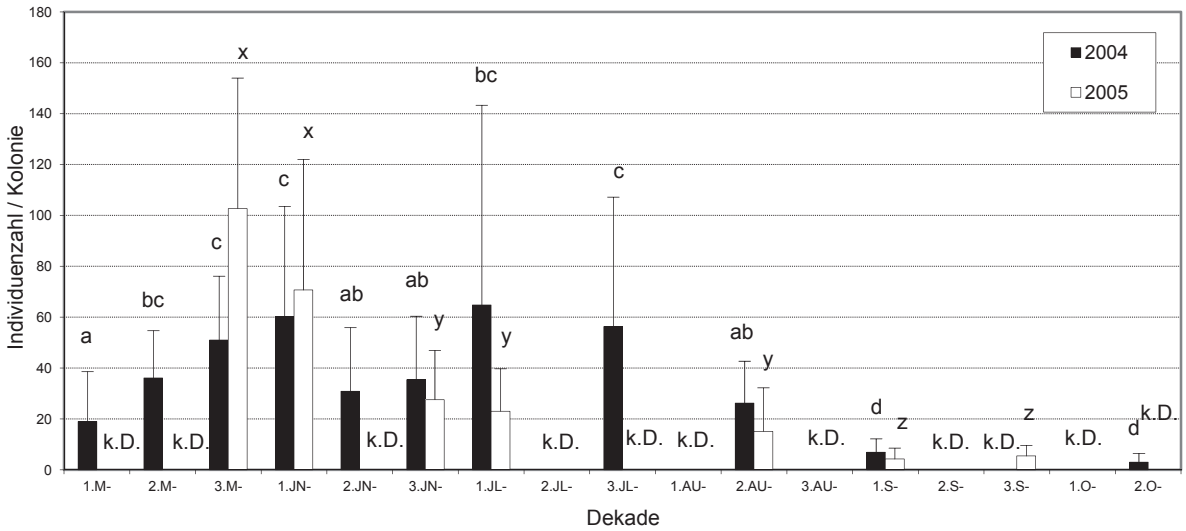
signifikanten Unterschiede zwischen den einzelnen Monatsdekaden festgestellt werden konnten. Der stärkste Anstieg der Koloniezahl von *C. piceicola* auf N1B5 ist zwischen der 2. und 3. Maidekade und auf N1B12 zwischen der 3. Juli- und 2. Augustdekade. Der saisonal deutlich früher stattfindende Anstieg der Koloniezahl auf N1B5 dürfte auch zur Folge haben, dass die Anzahl der Kolonien auch früher, bereits in der 2. Augustdekade zurückgeht. Auf N1B12 nimmt die Koloniezahl erst von der 1. September- bis zur 2. Oktoberdekade merklich ab. Auf den anderen beiden Wirtsbäumen ändern sich die Koloniegrößen von *C. piceicola* während des saisonalen Verlaufes hingegen sehr deutlich. Zwischen der 1. und 2. Junidekade brechen die Kolonien auf N1B2 und N1B4 zusammen, die Individuenzahl pro Kolonie nimmt signifikant ab. Auf dem Wirtsbaum N1B2 formiert sich bis in die 1. Junidekade eine einzige sehr grosse Kolonie von 230 Individuen, welche sich bis zur 2. Junidekade in 14 wesentlich kleinere, nur mehr aus im Mittel 40 Individuen bestehende Kolonien aufspaltet. Bis zur 1. Julidekade bleibt die Koloniezahl zwar gleich, doch reduziert sich die Grösse sukzessive bis um mehr als die Hälfte. Die Koloniezahl nimmt bis zur 3. Julidekade ebenso um etwa 50 % ab, wobei die Koloniegöße bis zur 2. Augustdekade wieder signifikant anwächst und danach bis zur 1. Septemberdekade stark abnimmt. Auf N1B4 ändert sich die Koloniezahl weniger stark und pendelt sich nach einem Anstieg in der 1. Junidekade bis zur 1. Septemberdekade zwischen 8 und 14 Kolonien ein. Anders als auf N1B2 steigt jedoch die mittlere Koloniegröße nach dem Zusammenbruch in der 2. Junidekade bis zur 1.Julidekade nochmals signifikant an und erreicht sogar wieder das Niveau von der 1. Junidekade. Erst ab der 2. Augustdekade gehen auch die mittleren Koloniegrössen auf N1B4 signifikant zurück.

Im Untersuchungsjahr 2005 zeigt sich ebenso ein sehr heterogenes Muster in der saisonalen Veränderung der Anzahl und mittleren Größe der Kolonien von *C. piceicola* bezüglich der vier Wirtsbäume. Die maximalen Koloniegrößen werden zwischen der 3. Mai- und 2. Junidekade erreicht und der Zusammenbruch der Kolonien findet zwischen der 2. und 3. Junidekade statt. Nach dem Koloniezusammenbruch verändert sich die mittlere Koloniegröße von der 3. Juni- bis 2. Augustdekade nicht signifikant und geht erst danach auf im Mittel weniger als 10 Individuen pro Kolonie sehr deutlich zurück. Auf N1B2 sind die Kolonien von *C. piceicola* verglichen mit denen auf den anderen Wirtsbäumen generell im Mittel deutlich kleiner und zeigen zwischen der 1. Juni- und 1. Julidekade in ihrer Größe auch keine signifikanten Unterschiede. Der Populationszusammenbruch äußert sich neben der allgemeinen, signifikanten Abnahme in der mittleren Koloniegröße auf den einzelnen Wirtsbäumen in einer sehr unterschiedlichen Weise. Auf N1B5 ändert sich die Koloniezahl von *C. piceicola* von der 3. Mai- bis 2. Augustdekade nur sehr geringfügig, auf N1B4 verdoppelt sich die Anzahl der Kolonien zwischen der 1. und 3. Junidekade und auf N1B12 geht die Koloniezahl zwischen der 2. und 3. Junidekade um 50 % zurück. Nach dem Massenwechsel bilden sich aus größeren Kolonien entweder mehrere kleinere Kolonien oder die großen Kolonien lösen sich weitgehend auf, indem zahlreiche Tiere den Wirtsbaum verlassen und folglich auch die Koloniezahl deutlich zurückgeht. Wenn sich die mittleren Koloniegrößen saisonal nicht wesentlich ändern und eher klein bleiben oder sehr starken Schwankungen unterliegen (2004: N1B5 und N1B12; 2005: N1B2), zeigt sich auch keine ausgeprägte saisonale Dynamik. Im gross und ganzen spiegeln die auf die einzelnen Wirtsbäume bezogenen saisonalen Muster der Koloniegrößen von *C. piceicola* die jeweiligen für beide Untersuchungsjahre jeweils auf alle Versuchsbäume aufgerechneten saisonalen Verteilungsmuster der Koloniegrößen wieder (Abb. 37 a – c).

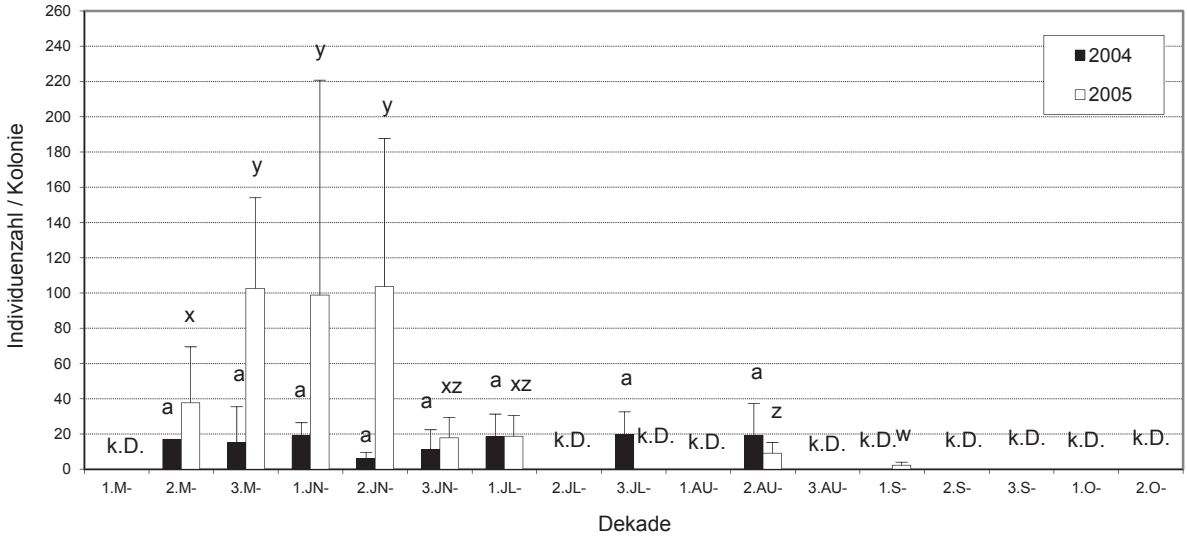
(a)


Individuenzahl / Kolonie
Dekade
2004
2005
1.M- 2.M- 3.M- 1.JN- 2.JN- 3.JN- 1.JL- 2.JL- 3.JL- 1.AU- 2.AU- 3.AU- 1.S- 2.S- 3.S- 1.O- 2.O-

(b)


Individuenzahl / Kolonie
Dekade
2004
2005
1.M- 2.M- 3.M- 1.JN- 2.JN- 3.JN- 1.JL- 2.JL- 3.JL- 1.AU- 2.AU- 3.AU- 1.S- 2.S- 3.S- 1.O- 2.O-

(c)


Individuenzahl / Kolonie
Dekade
2004
2005
1.M- 2.M- 3.M- 1.JN- 2.JN- 3.JN- 1.JL- 2.JL- 3.JL- 1.AU- 2.AU- 3.AU- 1.S- 2.S- 3.S- 1.O- 2.O-

(d)

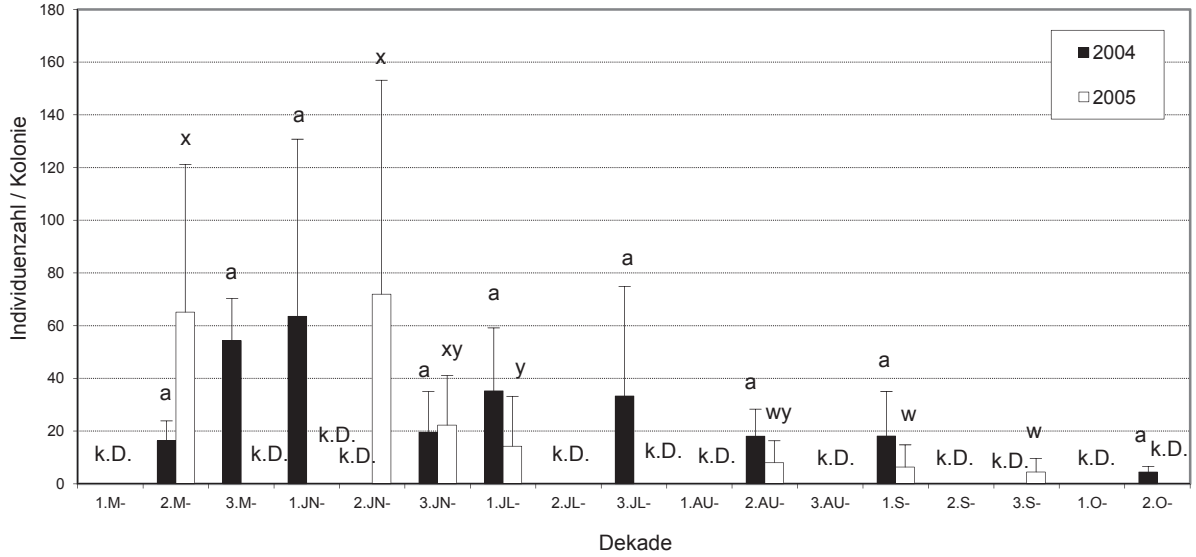
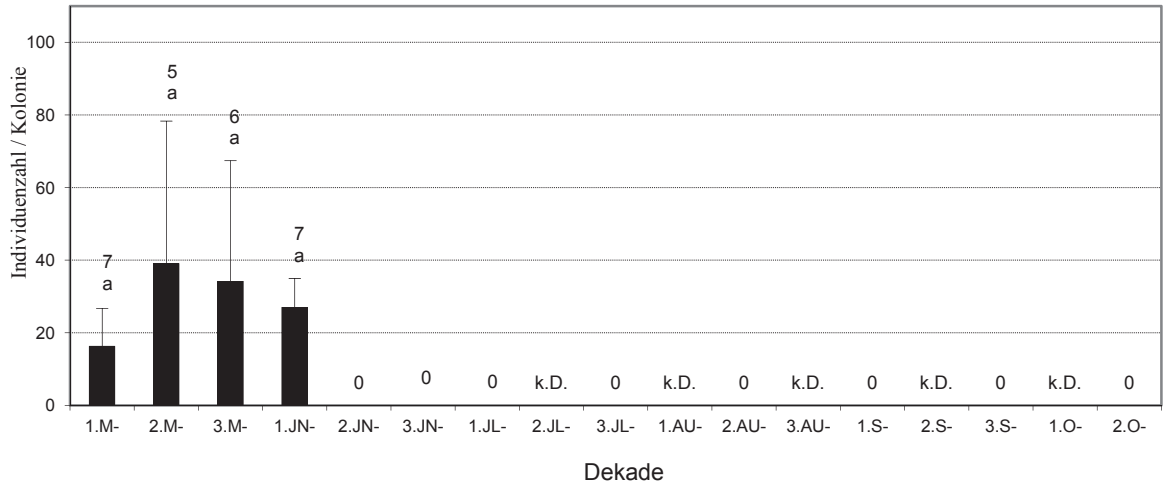


Abb. 47 a – d: Jahresbezogene, saisonale Veränderung der Individuenzahl pro Kolonie von *C. piceicola* innerhalb einzelner Wirtsbäume für die Jahre 2004 und 2005: **(a)** N1B2, **(b)** N1B4, **(c)** N1B5, **(d)** N1B12. Die Buchstaben über den Säulen geben die Signifikanzen an – *a, b, c* und *d* innerhalb von 2004; *w, x, y* und *z* innerhalb von 2005. Werte mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant bei p<0,05 (Kruskal-Wallis- Test, DUNN) (Mittelwert ± Stab). k.D. = Keine Datenaufnahme. 2., 3.A- = 2., 3.Aprildekade; 1., 2.,3.M- = 1., 2., 3. Maidekade; 1., 2., 3. JN- = 1., 2., 3. Junidekade; 1., 2., 3. JL- = 1., 2., 3.Julidekade; 1., 2., 3.AU- = 1., 2., 3. Augustdekade; 1., 2., 3. S- = 1., 2., 3. Septemberdekade; 1., 2. O- = 1., 2. Oktoberdekade.

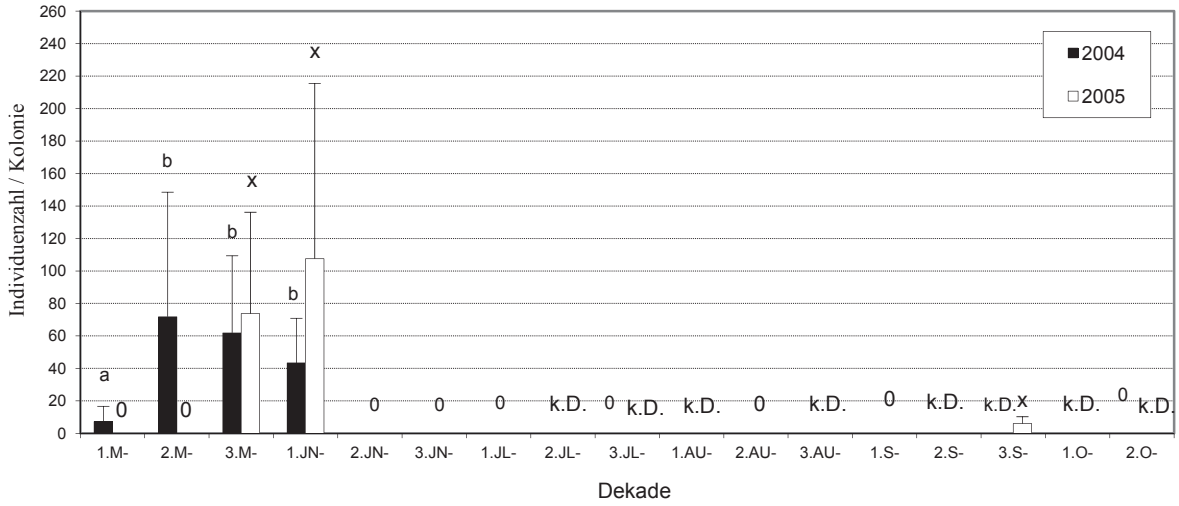
2.) *C. pruinosa*:

C. pruinosa besiedelt 2004 alle vier Wirtsbäume bis zur 1. Junidekade. 2005 verläßt diese *Cinara*-Art den Wirtsbaum N1B2 bis zur 3. Maidekade, verschwindet auf N1B5 ebenso vor der 1. Junidekade und hält sich auf N1B12 bis in die 2. Junidekade (Abb. 48 a – d). Die mittlere Koloniegröße von *C. pruinosa* ist generell nur in der 1. Maidekade sowie in der 3. Septemberdekade, signifikant geringer als in den anderen Monatsdekaden. Folglich vergrössern sich die Kolonien von *C. pruinosa* zwischen der 2. Mai- und 1. bzw. 2. Junidekade in keinem der beiden Untersuchungsjahre. 2005 zeigt sich die Erhöhung derAbundanz dadurch, dass die Anzahl der Kolonien bis kurz vor dem völligen Verschwinden von den oberirdischen Fichtenteilen deutlich zunimmt. 2004 kommt es zwischen der 2. Mai- und 1. Junidekade nur auf N1B12 zu einem Anstieg in der Koloniezahl. Auf den anderen Wirtsbäumen nimmt die Anzahl der Kolonien bis in die 1. Junidekade entweder stark ab (N1B4, N1B5) oder bleibt unverändert (N1B2).

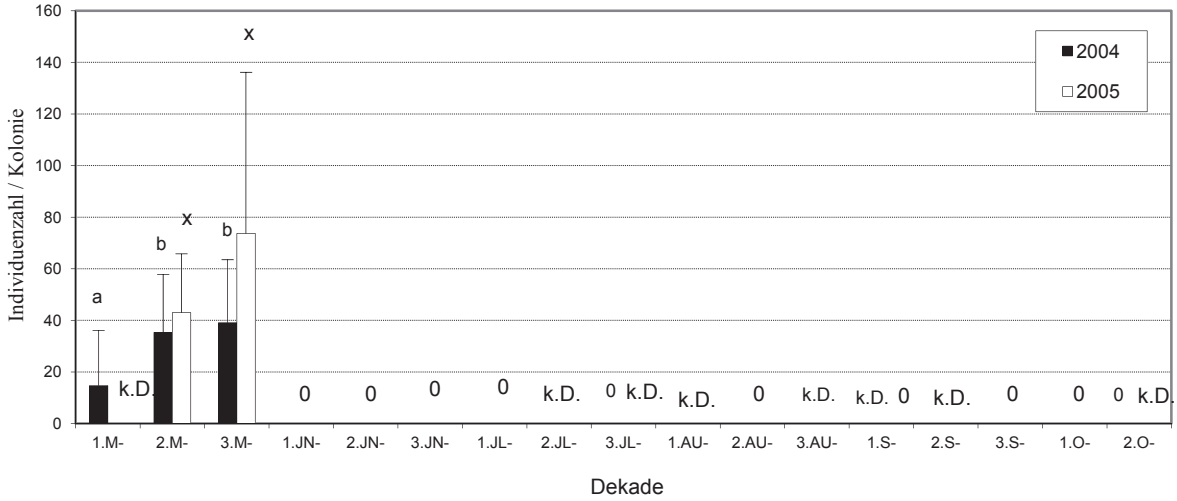
(a)


Individuenzahl / Kolonie
100
80
60
40
20
0
7
a
5
a
6
a
7
a
0
0
0
k.D.
0
k.D.
0
k.D.
0
k.D.
0
k.D.
0
1.M-
2.M-
3.M-
1.JN-
2.JN-
3.JN-
1.JL-
2.JL-
3.JL-
1.AU-
2.AU-
3.AU-
1.S-
2.S-
3.S-
1.O-
2.O-
Dekade

(b)


Individuenzahl / Kolonie
260
240
220
200
180
160
140
120
100
80
60
40
20
0
2004
2005
a
0
b
0
b
x
b
x
0
0
0
k.D.
0
k.D.
k.D.
0
k.D.
0
k.D.
k.D.
x
k.D.
0
k.D.
1.M-
2.M-
3.M-
1.JN-
2.JN-
3.JN-
1.JL-
2.JL-
3.JL-
1.AU-
2.AU-
3.AU-
1.S-
2.S-
3.S-
1.O-
2.O-
Dekade

(c)


Individuenzahl / Kolonie
160
140
120
100
80
60
40
20
0
2004
2005
a
k.D.
b
x
b
x
0
0
0
0
k.D.
0
k.D.
k.D.
0
k.D.
k.D.
0
k.D.
0
0
0
k.D.
1.M-
2.M-
3.M-
1.JN-
2.JN-
3.JN-
1.JL-
2.JL-
3.JL-
1.AU-
2.AU-
3.AU-
1.S-
2.S-
3.S-
1.O-
2.O-
Dekade

(d)

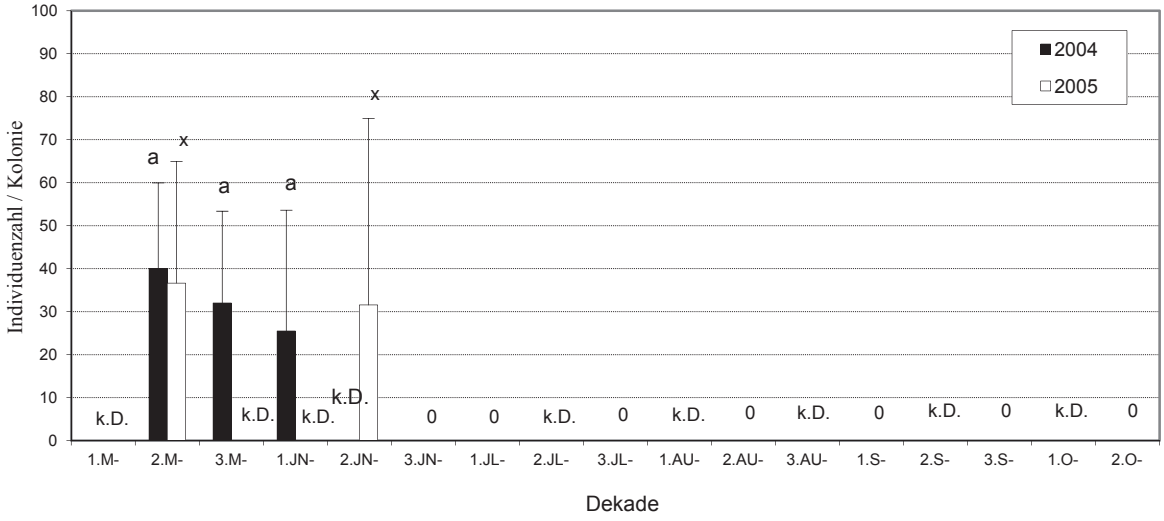


Abb. 48 a – d: Jahresbezogene, saisonale Veränderung der Individuenzahl pro Kolonie von *C. pruinosa* innerhalb einzelner Wirtsbäume für die Jahre 2004 und 2005: **(a)** N1B2, **(b)** N1B4, **(c)** N1B5, **(d)** N1B12. Die Buchstaben über den Säulen geben die Signifikanzen an – *a, b, c* und *d* innerhalb von 2004; *w, x, y* und *z* innerhalb von 2005. Werte mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant bei $p<0,05$ (Kruskal-Wallis- Test, DUNN) (Mittelwert ± Stab). k.D. = Keine Datenaufnahme. 2., 3.A- = 2., 3.Aprildekade; 1., 2.,3.M- = 1., 2., 3. Maidekade; 1., 2., 3. JN- = 1., 2., 3. Junidekade; 1., 2., 3. JL- = 1., 2., 3.Julidekade; 1., 2., 3.AU- = 1., 2., 3. Augustdekade; 1., 2., 3. S- = 1., 2., 3. Septemberdekade; 1., 2. O- = 1., 2. Oktoberdekade.

4.1.3.2. Saisonale Dynamik in der Besiedlung bestimmter Saugorte innerhalb einzelner Wirtsbäume

Im Verlauf eines Jahres ergeben sich nicht nur grössere Veränderungen in den Abundanzen der Lachnidenkolonien sondern auch ziemlich grosse Verschiebungen in der Nutzung bestimmter Saugorte innerhalb eines Wirtsbaumes. Abb. 26 (siehe S. 24) zeigt die genauen Definitionen der nach räumlichen Ebenen und nach dem Alter des Saugortes klassifizierten Saugorte. Die für 2004 und 2005 ermittelten absoluten Häufigkeiten der von den *Cinarinen* genutzten Saugorte beziehen sich jeweils auf die Wirtsbäume N1B2, N1B4, N1B5 und N1B12. Weiters wurde auch der Frage nachgegangen, ob sich die Lachnidenkolonien bezüglich der einzelnen Ebenen auch in ihrer Grösse unterscheiden. In den nachfolgenden Tabellen 16 und 17 sind hierzu die Ergebnisse aus dem Vergleich der Koloniegrößen von den einzelnen, innerhalb der jeweiligen Monatsdekaden genutzten Ebenen für *C. piceicola* und *C. pruinosa* jeweils für 2004 und 2005 zusammengefasst.

In den Abb. 49 und 50 sind die von *C. piceicola* in den einzelnen Monatsdekaden genutzten Saugorte in Form einer Häufigkeitsverteilung jeweils für 2004 und 2005 dargestellt. Im Mai und in der 1. Junidekade von 2004 hält sich *C. piceicola* bis auf einige wenige Kolonien fast nur in den zwei oberen Ebenen, im Bereich des oberen Baumdrittels auf. In der 2. Maidekade verlagert sich der Schwerpunkt der Besiedlung ganz besonders stark in die Terminalregion des Wirtsbaumes. In der 3. Mai-, 1. Juni-, 2. Juni- und 2. Augustdekade befinden sich auch die im Mittel absolut größten Kolonien in der Terminalregion des Wirtsbaumes (Tab. 16 a). Signifikante Unterschiede in den mittleren Koloniegrössen bezüglich der einzelnen Ebenen wurden 2004 nur in der 2. Juni- und 1. Septemberdekade festgestellt (Tab. 16 a). Während des Monats Mai und ganz besonders in der 3. Maidekade saugt *C. piceicola* hauptsächlich an 1 – 2-jährigen Trieben und darüber hinaus auch vereinzelt an 2 – 3-jährigen, 3 – 4-jährigen und 4 – 5-jährigen Trieben. Ab der 2. Maidekade beginnt auch die Besiedlung der jüngsten, diesjährigen Triebe. Mit Erreichen

der maximalen Populationsdichte in der 1. Junidekade besiedelt *C. piceicola* die diesjährigen, 1 – 2-jährigen und 2 – 3-jährigen Triebe zu gleich hohen Teilen und in einzelnen Kolonien auch ältere 3 – 4- und 4 – 5-jährige Triebe. Nach dem Populationszusammenbruch in der 2. Junidekade verlagert sich der Schwerpunkt der Besiedlung der *piceicola*-Kolonien zunehmend auf die unterste Ebene 6. Die obere und mittlere Stammregion wird hingegen bis in die 2. Augustdekade mit abnehmendem Anteil genutzt. In der 2. Junidekade sind jedoch die Kolonien von *C. piceicola* in der Terminalregion mit im Mittel rund 50 Individuen pro Kolonie signifikant grösser als in den genauso häufig besiedelten Ebenen 3 und 5. Unmittelbar nach dem Populationszusammenbruch in der 2. Junidekade werden mit Abstand am häufigsten ältere, 4 – 5-jährige Triebe aufgesucht, während der Anteil an *piceicola*-Kolonien auf den zuvor noch favorisierten 1 – 2- und 2 – 3-jährigen Trieben vergleichsweise stark zurückgeht. Diese Tendenz der bevorzugten Besiedlung älterer Triebe (≥ 3- bis < 6-jährig) verstärkt sich bis in die 2. Augustdekade. In der 1. Septemberdekade werden die Ebenen 2 und 3 neben der untersten Ebene 6 wieder häufiger aufgesucht. Die Kolonien der Ebenen 2 und 6 sind zudem auch signifikant größer als in den Ebenen 1 und 3. Die *piceicola*-Kolonien saugen in dieser Monatsdekade vor allem auf 3 – 4-jährigen Trieben, gefolgt von den zu relativ ausgewogenen Teilen genutzten 1 – 2-, 2 – 3-, 4 – 5- und 5 – 6-jährigen Trieben. In der 2. Oktoberdekade wurden die wenigen, sehr kleinen aus oviparen Weibchen bestehenden Kolonien ausschließlich in der untersten Ebene und hier vor allem in 1 – 2-jährigen Trieben gefunden.

2005 zeigt sich bei *C. piceicola* ein ähnliches, allerdings weniger stark saisonal ausgeprägtes Muster in den Häufigkeiten der genutzten Saugorte. In der 2. Mai- und 1. Junidekade werden ebenso die beiden oberen Ebenen, d.h. das obere Baumdrittel, gefolgt von den nächsten beiden Ebenen 4 und 5 am häufigsten genutzt. Auch sind die Kolonien in der Terminalregion (3. Juni-, 2. August- und 1. Septemberdekade) und in der Ebene 2 (1. Juni- und 2. Junidekade) im Mittel absolut am größten (Tab. 16 b). *C. piceicola* hält sich in diesem Zeitraum genauso wie 2004 nur in wenigen, einzelnen Kolonien in den untersten beiden Ebenen auf. In der 1. Junidekade sind die Kolonien der weniger stark besiedelten Ebene 6 gemeinsam mit den Ebenen 1, 2 und 3 allerdings signifikant größer als in den Ebenen 4 und 5. Die in der 3. Maidekade nur sehr geringen Häufigkeiten der genutzten Saugorte sind auf die in dieser Zeit sehr kleine gesammelte Datenmenge zurückzuführen und werden folglich in der Ergebnisinterpretation vernachlässigt. In der 2. Mai- und 1. Junidekade sucht *C. piceicola* nicht nur – wie im Untersuchungsjahr 2004 – die 1 – 2-jährigen Triebe sehr stark auf, sondern auch die 2 – 3-jährigen Triebe und in der 1. Junidekade weichen die grossen Kolonien zunehmend auch auf die diesjährigen Triebe aus. Generell werden Maitriebe im Untersuchungsjahr 2005 ab der 1. Juni- bis 1. Julidekade vermehrt aufgesucht und insgesamt ist die Besiedlung dieser jüngsten Triebe wesentlich stärker als im Vorjahr. Ältere Triebe (≥ 4-jährig) werden genauso wie im Vergleichszeitraum (Mai und 1. Junidekade) des Vorjahres nur sehr vereinzelt besiedelt. In der 2. Junidekade verlagert sich der Besiedlungsschwerpunkt – wenn auch nicht so ausgeprägt wie im Vergleichszeitraum von 2004 – ebenso von den oberen beiden Ebenen in die mittlere und untere Region des Stammes. Anders als 2004 werden diesjährige, 1 – 2-, 2 – 3-, 3 – 4- und 4 – 5-jährige Triebe in der 2. Junidekade in einem relativ ausgewogenen Verhältnis genutzt. In der 3. Junidekade von 2005 besiedelt *C. piceicola*, anders als im Vergleichszeitraum von 2004, die oberen, mittleren und unteren Ebenen des Wirtsbaumes zu sehr ähnlichen Teilen. Eine klare Bevorzugung der untersten Ebene 6 wird erst in der 1. Julidekade deutlich. In der 3. Junidekade tendiert *C. piceicola* in ähnlicher Weise wie im Vorjahr die 1 – 2-jährigen Triebe in geringerem Ausmaß zu besiedeln als die weniger peripher liegenden 2 – 3- und 3 – 4-jährigen Triebe. Diese Tendenz setzt sich in der 1. Julidekade fort, doch werden auch die jüngsten, diesjährigen Triebe noch relativ stark aufgesucht. In der 1. Julidekade von 2005 konzentriert sich *C. piceicola* nicht so stark auf die Ebene 6 wie im Vorjahr und nutzt hingegen auch die mittlere Stammregion, d.h. die Ebenen 3, 4 und 5 in einem

stärkeren Ausmaß. Letzteres gilt auch für die 2. Augustdekade, in der die mittleren und unteren Ebenen zu relativ ähnlichen Teilen genutzt werden. In ähnlicher Weise wie im Vorjahr besiedelt *C. piceicola* in diesem Zeitraum jedoch auch ältere Triebe (≥ 2- bis < 6-jährig) und ganz besonders 3 – 4-jährige Triebe in einem stärkeren Ausmaß als die jüngeren, diesjährigen und 1 – 2-jährigen Triebe. Die bereits in der 2. Junidekade beginnende Tendenz, dass mittlere und untere Ebenen von *C. piceicola* zunehmend stärker aufgesucht werden, setzt sich bis in die 1. Septemberdekade fort und ist hier auch ausgeprägter als im Vergleichszeitraum des Vorjahres. Anders als im Herbst des Vorjahres (2. Oktoberdekade) besiedelt *C. piceicola* in der 3. Septemberdekade die drei oberen Ebenen mit einigen, wenigen Kolonien und sucht hier neben Maitrieben zur Eiablage vor allem auch noch ältere 3 – 4-jährige Triebe auf.
Die absoluten Häufigkeiten der von *C. pruinosa* in den einzelnen Monatsdekaden von 2004 und 2005 genutzten Saugorte gehen aus den Abb. 51 und 52 hervor. Wie in den Tab. 17 (a – b) ersichtlich ist, unterscheidet sich die mittlere Koloniegröße von *C. pruinosa* weder 2004 noch 2005 bezüglich der einzelnen Ebenen und es gibt auch keine klaren Tendenzen von absolut grössten Kolonien in bestimmten Ebenen.
2004 besiedelt *C. pruinosa* ähnlich wie *C. piceicola* in den ersten beiden Maidekaden zunächst verstärkt die obere Stammregion und bevorzugt hier ganz deutlich Ebene 2. Ab der 2. Maidekade wird auch die unterste Ebene 6 zunehmend stärker aufgesucht und in der 1. Junidekade verlagert sich der Besiedlungsschwerpunkt ganz auf diese untere Baumregion. In der 3. Maidekade werden aber die Ebenen 2, 3 und 6 zunächst noch relativ gleich stark besiedelt. Während des ganzen Mai saugt *C. pruinosa* ganz besonders stark an 2 – 3-jährigen Trieben und in der 2. und 3. Maidekade noch stärker an 3 – 4-jährigen Trieben. Generell saugt *C. pruinosa* – anders als *C. piceicola* – nur vereinzelt an 1 – 2-jährigen Trieben. Ältere Triebe (≥ 4-jährig) werden mit Erreichen der Populationsmaxima in der 1. Junidekade kurz vor der Abwanderung zunehmend stärker aufgesucht.
Im Untersuchungsjahr 2005 werden die beiden oberen Ebenen in der 2. Maidekade von *C. pruinosa* nur vereinzelt aufgesucht, da sich der Schwerpunkt der Besiedlung bereits auf der Ebene 3, gefolgt von den darunter liegenden Ebenen 4 und 5 befindet. Genau wie im Vorjahr bevorzugt *C. pruinosa* in der 2. und 3. Maidekade ganz deutlich die 3 – 4-jährigen Triebe, gefolgt von 2 – 3-jährigen und 4 – 5-jährigen oder noch älteren Trieben.
1 – 2-jährige Triebe werden wie im Vorjahr nur in wenigen Ausnahmefällen genutzt. Ähnlich wie im Vorjahr verlagert sich der Besiedlungsschwerpunkt in der 3. Mai- und 1. Junidekade stärker auf die untere Baumregion in den Bereich der Ebenen 4 und 5. In der 2. Junidekade wird zwar auch die unterste Ebene 6 aufgesucht, aber nicht so konzentriert wie im Vorjahr. Genau wie in der 2. Maidekade scheint *C. pruinosa* auch in der 2. Junidekade, kurz vorm Abwandern in die Wurzelregion, die mittlere Stammregion im Bereich der Ebene 3 zu bevorzugen. Die Tendenz, mit fortschreitendem Populationswachstum und in der Zeit des Massenwechsels auch ältere Triebe (≥ 4- bis < 7-jährig) verstärkt zu nutzen, ist 2005 generell grösser als im Vorjahr und wird besonders in der 1. und 2. Junidekade deutlich.
Im Untersuchungsjahr 2005 wurde *C. pilicornis* auf den vier Wirtsbäumen nur in den drei Junidekaden registriert. Während der 1. Junidekade, in der auch *C. pilicornis* eine sehr hohe Populationsdichte erreicht, besiedelt diese Art genauso wie die anderen *Cinara*-Arten zunächst bevorzugt die oberen beiden Ebenen (Abb. 53 a). Mit dem Zusammenbrechen der Kolonien in der 2. Junidekade verlagert sich der Besiedlungsschwerpunkt ähnlich wie bei den anderen beiden *Cinarinen* zunehmend auf mittlere und untere Baumregionen in den Bereich der Ebenen 3, 4 und 6. *C. pilicornis* saugt generell fast ausschließlich an diesjährigen Trieben und besiedelt in den ersten beiden Junidekaden nur in wenigen, vereinzelten Kolonien auch 1 – 2-jährige Triebe (Abb. 53 b). In der 3. Junidekade fliegen die auf den diesjährigen Trieben in Kleingruppen versammelten Alaten ab.

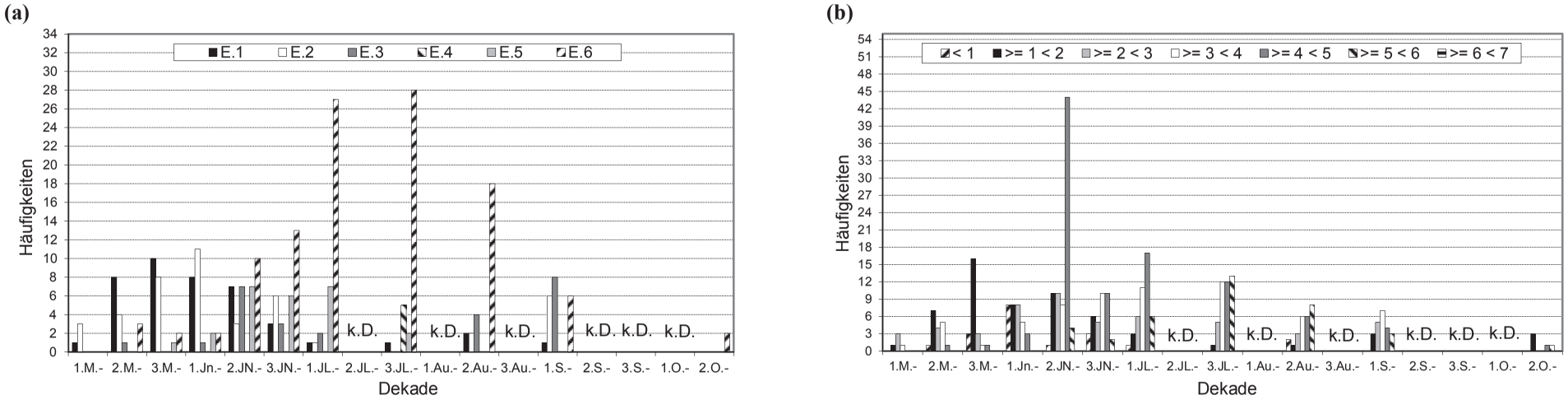


Abb. 49 a – b: Häufigkeiten der von *C. piceicola* im Jahr 2004 genutzten Saugortqualitäten. Klassifikation nach **(a)** der räumlichen Ebene innerhalb der Längsachse des Wirtsbaumes und **(b)** nach dem Alter des Saugortes. Dekaden-Abkürzungen siehe Abkürzungsverzeichnis.

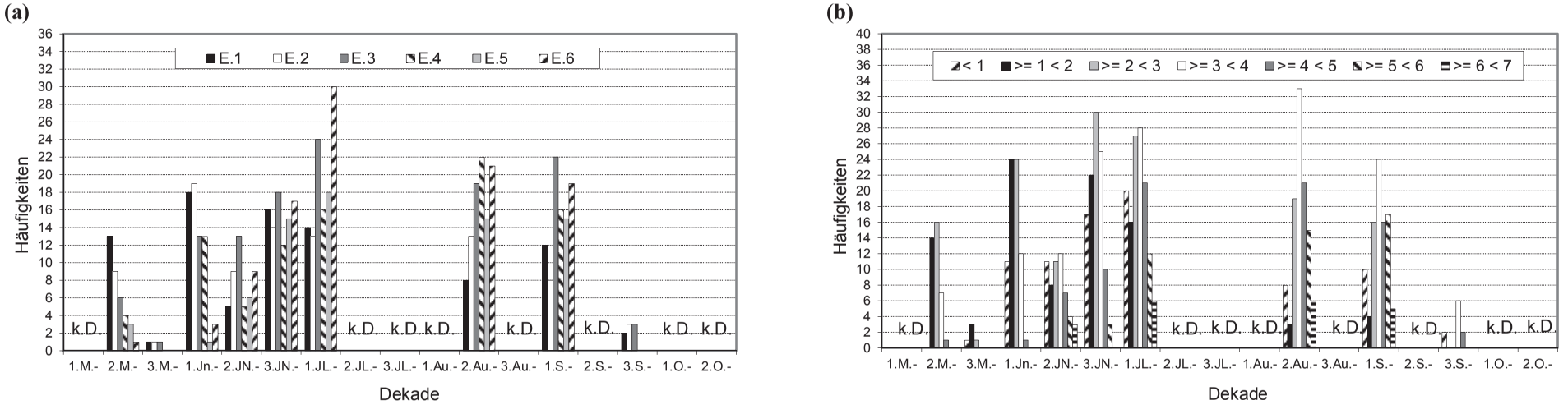


Abb. 50 a – b: Häufigkeiten der von *C. piceicola* im Jahr 2005 genutzten Saugortqualitäten. Klassifikation nach **(a)** der räumlichen Ebene innerhalb der Längsachse des Wirtsbaumes und **(b)** nach dem Alter des Saugortes. Dekaden-Abkürzungen siehe Abkürzungsverzeichnis.

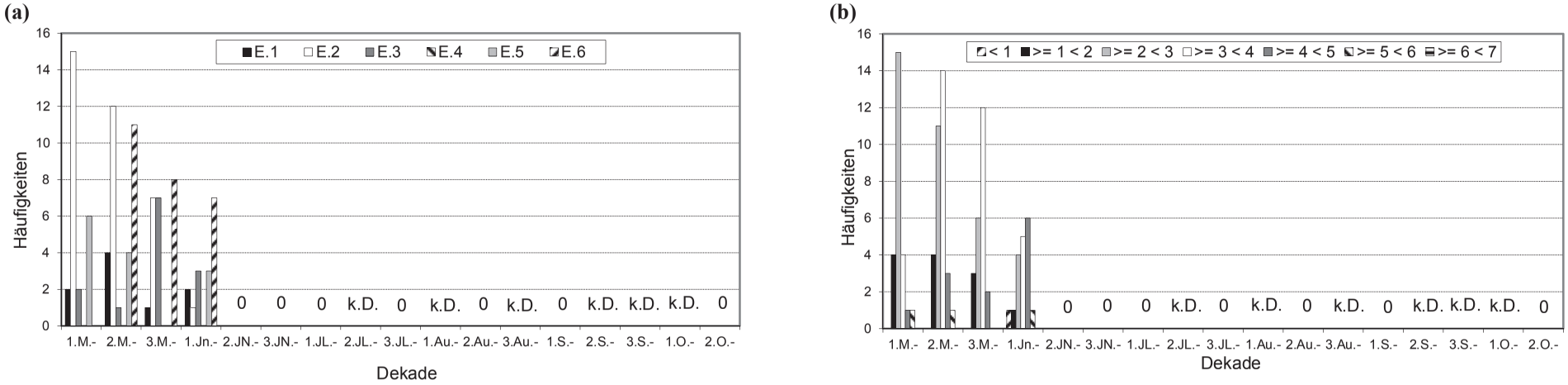


Abb. 51 a – b: Häufigkeiten der von *C. pruinosa* im Jahr 2004 genutzten Saugortqualitäten. Klassifikation nach **(a)** der räumlichen Ebene innerhalb der Längsachse des Wirtsbaumes und **(b)** nach dem Alter des Saugortes. Dekaden-Abkürzungen siehe Abkürzungsverzeichnis.

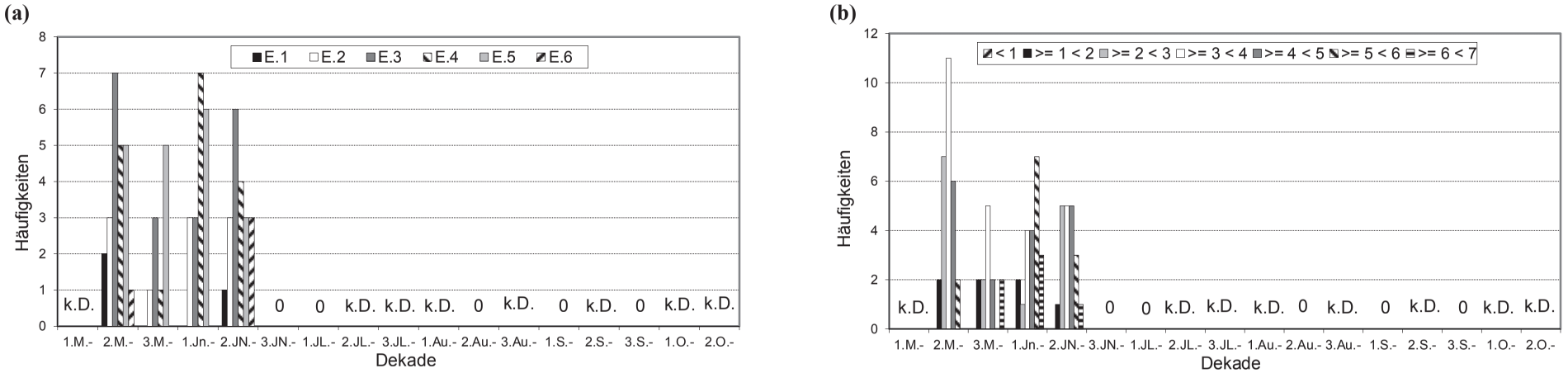


Abb. 52 a – b: Häufigkeiten der von *C. pruinosa* im Jahr 2005 genutzten Saugortqualitäten. Klassifikation nach **(a)** der räumlichen Ebene innerhalb der Längsachse des Wirtsbaumes und **(b)** nach dem Alter des Saugortes. Dekaden-Abkürzungen siehe Abkürzungsverzeichnis

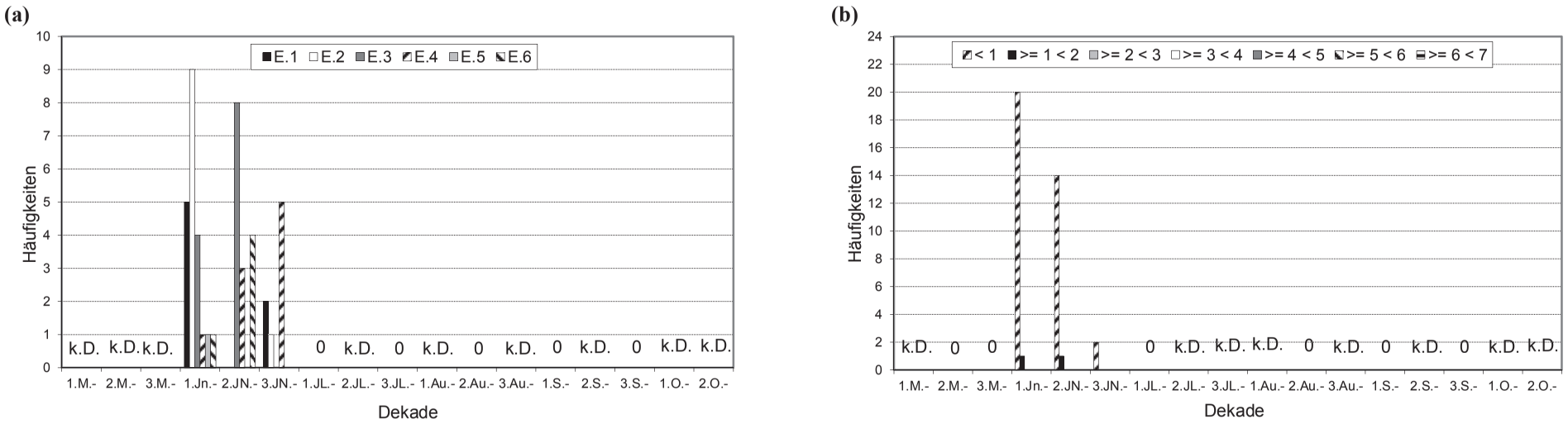


Abb. 53 a – b: Häufigkeiten der von *C. pilicornis* im Jahr 2005 genutzten Saugortqualitäten. Klassifikation nach **(a)** der räumlichen Ebene innerhalb der Längsachse des Wirtsbaumes und **(b)** nach dem Alter des Saugortes.

Tab. 16 (a): Mittlere Koloniegrößen in verschiedenen, von *C. piceicola* innerhalb eines Wirtsbaumes besiedelten Ebenen für die einzelnen Monatsdekaden von 2004

Ebene	**Individuenzahl pro Kolonie (Mittelwert ± STAB) von *C. piceicola* für 2004**											
	1.Mai-	**2.Mai-**	**3.Mai-**	**1.Juni-**	**2.Juni-**	**3.Juni-**	**1.Juli-**	**3.Juli-**	**2.Aug.-**	**1.Sep.-**	**3.Sep.-**	**2.Okt.-**
1	20,0	28,5 ± 21,2	48,9 ± 35,7	105,3 ± 80,2	49,1 ± 40,6 **a**	34,7 ± 58,3	4,0	30,0	50,0 ± 28,9	6,0 **a**	k.D.	0
2	18,7 ± 24,0	43,0 ± 22,6	27,6 ± 24,1	40,6 ± 35,1	17,0 ± 3,0 **ab**	23,3 ± 22,1	1,0	23,4 ± 23,9	12,0 ± 11,3	12,8 ± 8,6 **b**	k.D.	0
3	0	26,0	0	20,0	11,4 ± 6,9 **b**	11,3 ± 6,4	11,0 ± 14,1	0	19,5 ± 6,1	4,8 ± 3,9 **a**	k.D.	0
4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	k.D.	0
5	0	0	6,0	20,0 ± 14,1	20,7 ± 29,2 **b**	36,3 ± 27,0	17,6 ± 22,3	15,5 ± 6,4	0	0	k.D.	0
6	0	12,7 ± 2,9	13,0 ± 8,5	42,5 ± 6,4	36,8 ± 17,7 **ab**	31,5 ± 26,3	37,7 ± 52,5	42,0 ± 45,3	21,4 ± 14,8	20,2 ± 19,6 **b**	k.D.	3,0 ± 2,8
p (KW-Test)	1,0	0,2	0,4	0,4	0,04	0,6	0,1	0,7	0,3	0,04	–	–

Tab. 16 (b): Mittlere Koloniegrößen in verschiedenen, von *C. piceicola* innerhalb eines Wirtsbaumes besiedelten Ebenen für die einzelnen Monatsdekaden von 2005

Ebene	Individuenzahl pro Kolonie (Mittelwert ± STAB) von *C. piceicola* für 2005											
	1.Mai-	2.Mai-	3.Mai-	1.Juni-	2.Juni-	3.Juni-	1.Juli-	3.Juli-	2.Aug.-	1.Sep.-	3.Sep.-	2.Okt.-
1	k.D.	35,2 ± 39,3	150,0	82,7 ± 74,7 **a**	56,0 ± 27,3	58,3 ± 70,0	26,9 ± 21,1	k.D.	59,1 ± 111,5	9,6 ± 11,1	6,0 ± 2,8	k.D.
2	k.D.	40,6 ± 39,2	110,0	102,6 ± 130,7 **a**	104,9 ± 70,6	24,1 ± 12,7	21,7 ± 12,6	k.D.	11,2 ± 7,8	3,8± 2,8	4,7 ± 4,7	k.D.
3	k.D.	24,3 ± 30,9	48,0	52,0 ± 51,0 **a**	78,3 ± 96,5	21,4 ± 19,2	16,6 ± 12,4	k.D.	10,3 ± 9,8	4,0 ± 3,8	4,7 ± 6,4	k.D.
4	k.D.	45,5 ± 57,1	0	22,3 ± 27,0 **b**	57,0 ± 50,7	32,1 ± 39,3	20,4 ± 16,8	k.D.	10,7 ± 9,8	3,4 ± 2,7	0	k.D.
5	k.D.	17,0 ± 9,9	0	30,0 **b**	59,2 ± 49,0	19,6 ± 18,8	12,0 ± 7,8	k.D.	7,7 ± 4,9	2,3 ± 1,7	0	k.D.
6	k.D.	31,0	0	66,0 ± 82,3 **a**	76,7 ± 119,7	25,7 ± 19,7	22,0 ± 20,7	k.D.	10,9 ± 9,6	5,7 ± 7,3	0	k.D.
p (KW-Test)	–	0,9	1,0	0,01	0,6	0,3	0,2	–	0,9	0,1	0,8	–

Tab. 17 (a): Mittlere Koloniegrößen in verschiedenen, von *C. pruinosa* innerhalb eines Wirtsbaumes besiedelten Ebenen für die einzelnen Monatsdekaden von 2004

Ebene	Individuenzahl pro Kolonie (Mittelwert ± STAB) von *C. pruinosa* für 2004											
	1.Mai-	2.Mai-	3.Mai-	1.Juni-	2.Juni-	3.Juni-	1.Juli-	3.Juli-	2.Aug.-	1.Sep.-	3.Sep.-	2.Okt.-
1	16,5 ± 2,1	70,8 ± 46,6	5,0	19,0 ± 15,6	0	0	0	0	0	0	k.D.	0
2	8,1 ± 11,1	29,3 ± 20,3	44,7 ± 38,9	15,0	0	0	0	0	0	0	k.D.	0
3	18,5 ± 0,7	130,0	30,7 ± 17,7	25,0 ± 21,0	0	0	0	0	0	0	k.D.	0
4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	k.D.	0
5	21,3 ± 25,3	53,5 ± 26,8	0	32,3 ± 7,5	0	0	0	0	0	0	k.D.	0
6	0	61,6 ± 83,0	41,0 ± 41,0	35,3 ± 27,6	0	0	0	0	0	0	k.D.	0
p (KW-Test)	0,1	0,2	0,4	0,8	–	–	–	–	–	–	–	–

Tab.17 (b): Mittlere Koloniegrößen in verschiedenen, von *C. pruinosa* innerhalb eines Wirtsbaumes besiedelten Ebenen für die einzelnen Monatsdekaden von 2005

Ebene	Individuenzahl pro Kolonie (Mittelwert ± STAB) von *C. pruinosa* für 2005											
	1.Mai-	2.Mai-	3.Mai-	1.Juni-	2.Juni-	3.Juni-	1.Juli-	3.Juli-	2.Aug.-	1.Sep.-	3.Sep.-	2.Okt.-
1	k.D.	30,5 ± 13,4	155,0	0	8,0	0	0	k.D.	0	0	0	k.D.
2	k.D.	25,3 ± 8,4	15,7 ± 21,1	48,7 ± 10,3	16,7 ± 2,9	0	0	k.D.	0	0	0	k.D.
3	k.D.	48,4 ± 32,3	0	43,3 ± 17,6	54,2 ± 67,8	0	0	k.D.	0	0	0	k.D.
4	k.D.	35,2 ± 31,4	60,0	130,3 ± 116,3	10,0 ± 1,6	0	0	k.D.	0	0	0	k.D.
5	k.D.	28,6 ± 22,6	95,0 ± 61,4	142,5 ± 137,1	30,0 ± 21,8	0	0	k.D.	0	0	0	k.D.
6	k.D.	21,0	0	0	39,3 ± 52,6	0	0	k.D.	0	0	0	k.D.
p (KW-Test)		0,7	0,2	0,4	0,1	–	–	–	–	–	–	–

4.1.4. Einfluss des Ameisenbesuches auf die Abundanzen der Lachniden

Wenn man die auf einem Wirtsbaum gemeinsam miteinander vorkommenden Kolonien von *C. piceicola*, *C. pruinosa* und *C. pilicornis* für eine längere Zeit vor Ameisenbesuch abschirmt, führt das – je nach artspezifischer Abhängigkeit vom Ameisenbesuch – zu Veränderungen in den Abundanzen und der Präsenz der Lachniden. Die Ameisenabschirmung erfolgte 2004 und 2005 in der 3. Maidekade, zu Zeiten sehr hoher Populationsdichten. Die Aufnahmen zur Individuenzahl pro Kolonie und absoluten Koloniezahl pro Baum erfolgten bis zur kompletten Auflösung der Lachnidenkolonien auf allen Versuchsbäumen.

In der nachfolgenden Tab. 18 sind die für die Berechnungen der mittleren Koloniegrössen herangezogenen Gesamtzahlen der Kolonien mit und ohne Ameisenbesuch bezüglich der jeweiligen Monatsdekaden und *Cinara*-Arten für 2004 und 2005 zusammengefasst.

Tab.: 18: Gesamtzahlen der für die Berechnungen der mittleren Koloniegrössen zur Verfügung stehenden Kolonien „Mit“ und „Ohne“ Ameisenbesuch bezüglich der einzelnen Monatsdekaden für *C. piceicola*, *C. pruinosa* und *C. pilicornis*

Zeit	*C.piceicola* 2004		*C.piceicola* 2005		*C.pruinosa* 2004		*C.pruinosa* 2005		*C.pilicornis* 2005	
	Mit	Ohne	Mit	Ohne	Mit	Ohne	Mit	Ohne	Mit	Ohne
3.Mai-D.	82	47	45	27	99	47	45	50	54	51
1.Juni-D.	53	47	136	44	30	40	22	32	10	22
2.Juni-D.	77	46	47	26	5	10	20	10	17	95
3.Juni-D.	61	40	131	8	0	4	0	0	0	17
1.Juli-D.	89	7	111	0	0	0	0	0	0	0
2.Juli-D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.
3.Juli-D.	148	7	41	0	0	0	0	0	0	0
1.August-D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.
2.August-D.	73	0	102	0	0	0	0	0	0	0
3.August-D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.
1.Sept.-D.	36	0	95	0	0	0	0	0	7	0
2.Sept.-D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.
3.Sept.-D.	k.D.	k.D.	9	0	k.D.	k.D.	26	0	0	0
1.Okt.-D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.
2.Okt.-D.	0	0	k.D.	k.D.	15	0	k.D.	k.D.	k.D.	k.D.

In den Abb. 54 – 56 sind die für die einzelnen Monatsdekaden ermittelten mittleren Individuenzahlen der Kolonien „Mit“ und „Ohne“ Ameisenbesuch jeweils für *C. piceicola*, *C. pruinosa* und *C. pilicornis* einander gegenübergestellt. Für *C. piceicola* und *C. pruinosa* wurden die Individuenzahlen der Kolonien „Mit“ und „Ohne“ Ameisenbesuch jeweils für 2004 und 2005 auf signifikante Unterschiede überprüft und für *C. pilicornis* nur für 2005.

C. piceicola zeigte 2004 bereits in der 3.Maidekade kurz nach der Ameisenabschirmung (Ab 29.05.05) einen signifikanten Rückgang der Individuenzahl pro Kolonie verglichen mit den von Ameisen besuchten Kolonien.

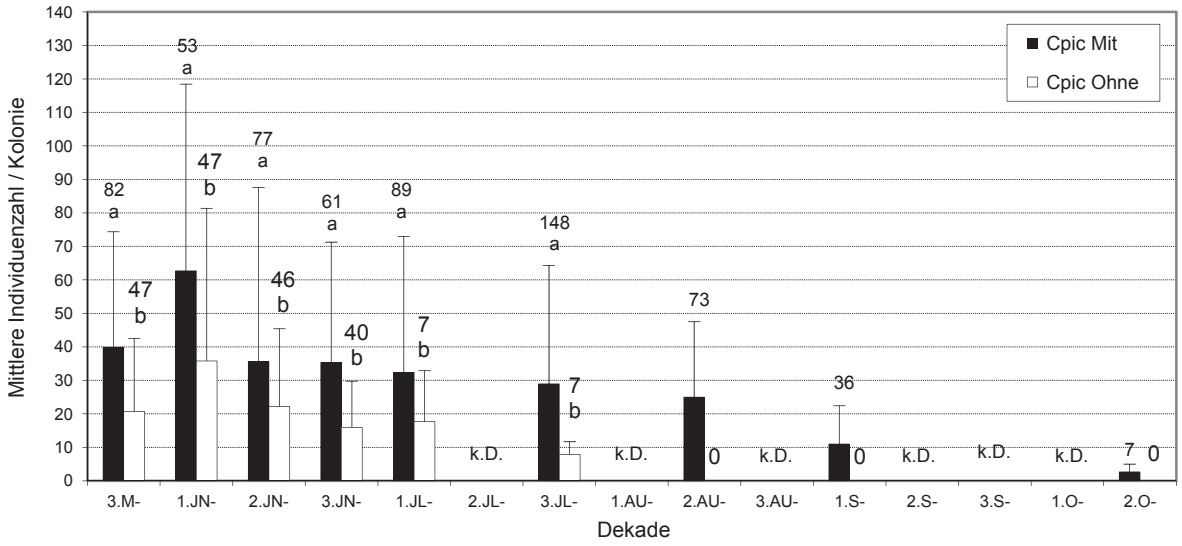
In den nachfolgenden Monatsdekaden waren die Lauskolonien unter Ameisenabschirmung stets deutlich kleiner als die ameisenbelaufenen. Außerdem konnte *C. piceicola* in der 2. August-, 1. September- und 2. Oktoberdekade auf den abgeschirmten Bäumen (Abschirmung bis 1.September) nicht mehr nachgewiesen werden, sodass sich, im Gegensatz zu den ameisenbelaufenen Bäumen, keine Sexualgeneration (4.Generation) entwickeln konnte. Die 2005 ebenso in der 3. Maidekade (Ab 26.05.05) beginnende Ameisenabschirmung zeigte bei *C. piceicola* bis zur 2. Junidekade noch keinen signifikanten Einfluss auf die Individuenzahl pro Kolonie. Erst in der 2. und 3. Junidekade nahm die Individuenzahl pro Kolonie unter Ameisenabschirmung deutlich ab. Über die 3. Junidekade hinaus konnte

C. piceicola zudem auch nicht mehr an abgeschirmten Bäumen gefunden werden, während auf Bäumen mit Ameisenbesuch noch bis in den Herbst (3.Septemberdekade) einige Individuen anzutreffen waren. Die Präsenz von *C. piceicola* war ohne Ameisenbesuch in beiden Untersuchungsjahren deutlich kürzer. Ausserdem ging 2004 zwischen der 3. Juni- und 1. Julidekade und 2005 zwischen der 2. und 3. Junidekade auch die Anzahl der Kolonien unter Ameisenabschirmung im Gegensatz zum starken Anstieg der Koloniezahl unter Ameisenbesuch sehr stark zurück. Während es unter Ameisenabschirmung in der 3. Junidekade von 2004 noch 40 und in der 2. Junidekade von 2005 noch 26 *piceicola*-Kolonien waren, wurden eine Monatsdekade danach 2004 nur mehr noch 7 und 2005 nur mehr noch 8 Kolonien gezählt.

Die Ameisenabschirmung führte bei *C. pruinosa* im Untersuchungsjahr 2004 nur zu einem kurzfristigen Rückgang der Individuenzahl pro Kolonie in der 3.Maidekade. In der nachfolgenden 1. und 2.Junidekade unterschieden sich die Koloniegrößen beider Varianten nicht mehr signifikant. Allerding war die Präsenz von *C. pruinosa* auf Bäumen ohne Ameisenbesuch im Mittel länger, sodass auch in der 3. Junidekade noch einige Individuen auf abgeschirmten Bäumen gefunden werden konnten. Anders als bei *C. piceicola* ging die Koloniezahl von *C. pruinosa* 2004 und 2005 unabhängig des Ameisenbesuches nach dem Massenwechsel gleichermaßen stark zurück. Anders als im Vorjahr waren 2005 die von Ameisen abgeschirmten *pruinosa*-Kolonien bereits in der 3. Mai- und auch in der nachfolgenden 1. Junidekade signifikant kleiner als die ameisenbelaufenen. In der 2. Junidekade ging die Individuenzahl pro Kolonie infolge des Massenwechsels und der Abwanderung zur Wurzelregion sowohl mit als auch ohne Ameisenbesuchen gleichermaßen stark zurück. Dennoch waren die ameisenbelaufenen *pruinosa*-Kolonien in diesem Zeitraum im absoluten Mittel größer als diejenigen ohne Ameisenbesuch. Im Gegensatz zum Vorjahr ging ausserdem auch die Koloniezahl zwischen der 1. und 2. Junidekade auf den abgeschirmten Bäumen viel stärker zurück als auf den ameisenbelaufenen Bäumen. Die im Herbst von der Wurzelregion zu oberirdischen Fichtenteilen stattfindenden Migrationen zeigten ferner, dass *C. pruinosa* sowohl 2004 als auch 2005 nur diejenigen Bäume wieder besiedelte, die ursprünglich nicht vom Ameisenbesuch abgeschirmt wurden.

Bei *C. pilicornis* hatte die Abschirmung von Ameisen in der 3. Mai- und 1. Junidekade keinen signifikanten Einfluss auf die Individuenzahl pro Kolonie. In diesen beiden Dekaden waren jedoch die absoluten Individuenzahlen pro Kolonie auf abgeschirmten Bäumen im Mittel größer als auf Bäumen mit Ameisenbesuch. In der 2. Junidekade waren die *pilicornis*-Kolonien ohne Ameisenbesuch schließlich auch signifikant größer als mit Ameisenbesuch. Zudem wurden abgeschirmte Bäumen in fast allen Monatsdekaden von deutlich mehr *pilicornis*-Kolonien besiedelt, welche sich auch ohne Ameisenbesuch länger zu halten schienen. In der 1. Septemberdekade konnten vereinzelte Kolonien von Oviparen jedoch, genauso wie bei *C. pruinosa,* nur auf Bäumen mit ursprünglich zugelassenem Ameisenbesuch (Abschirmung bis 30.August) festgestellt werden.

(a)



(b)

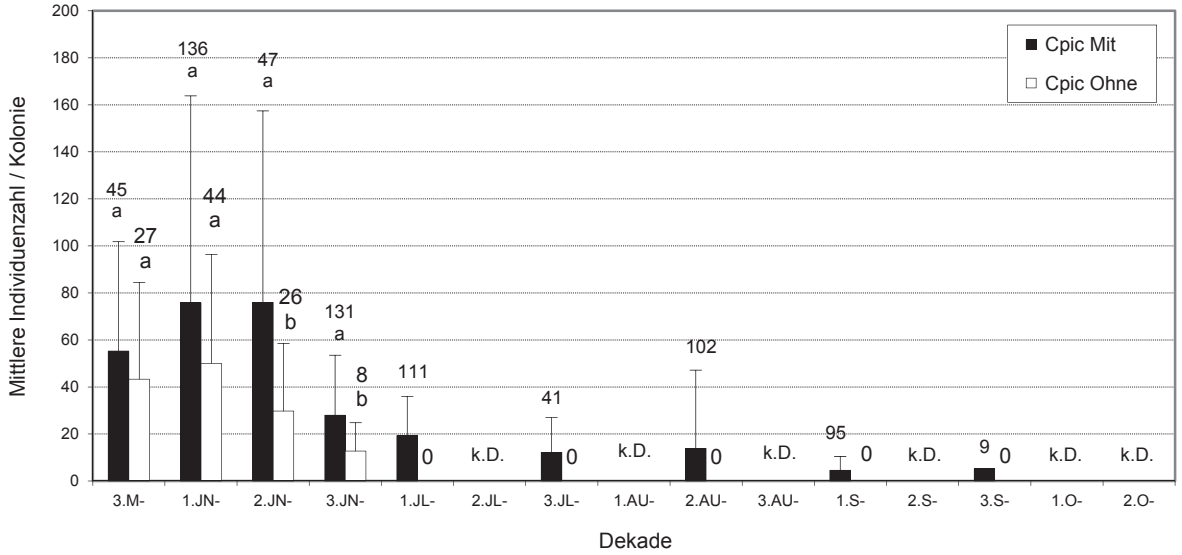
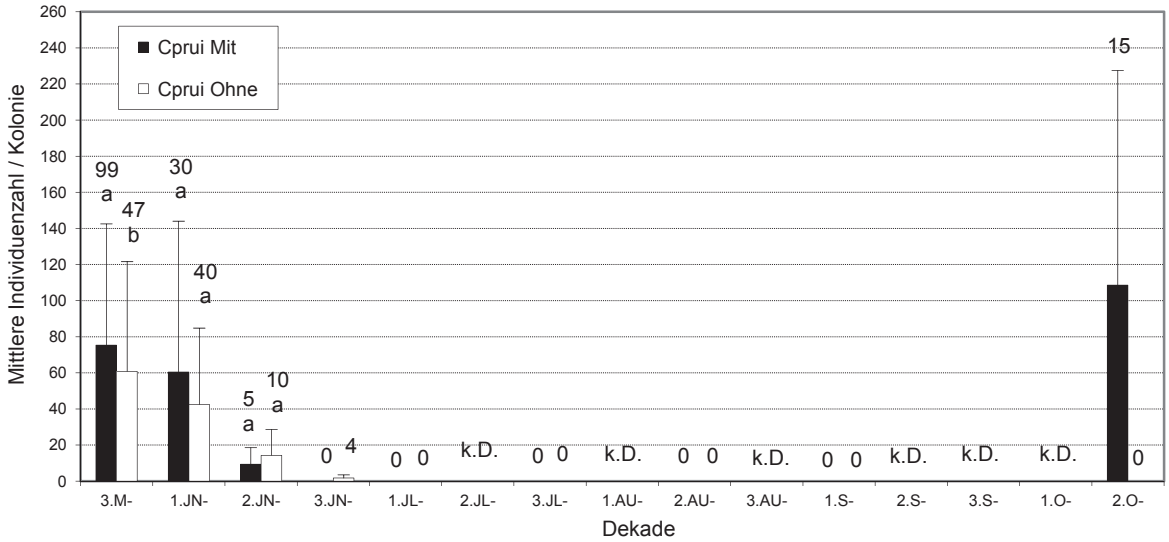


Abb. 54 a – b: Veränderung der Individuenzahl pro Kolonie von *C. piceicola* in Abhängigkeit des Ameisenbesuches für die Jahre 2004 **(a)** und 2005 **(b)**. Cpic Mit, Cpic Ohne = *C. piceicola* „Mit“ bzw. „Ohne“ Ameisenbesuch. Die Zahlen über den Säulen geben die Anzahl (N) der für die Berechnungen verwendeten Kolonien an und die Buchstaben die Signifikanzen. Werte mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant bei $p<0,05$ (Mann-Whitney-Test) (Mittelwert ± Stab). k.D. = Keine Datenaufnahme. 2., 3.A- = 2., 3.Aprildekade; 1., 2.,3.M- = 1., 2., 3. Maidekade; 1., 2., 3. JN- = 1., 2., 3. Junidekade; 1., 2., 3. JL- = 1., 2., 3.Julidekade; 1., 2., 3.AU- = 1., 2., 3. Augustdekade; 1., 2., 3. S- = 1., 2., 3. Septemberdekade; 1., 2. O- = 1., 2. Oktoberdekade.

(a)



(b)

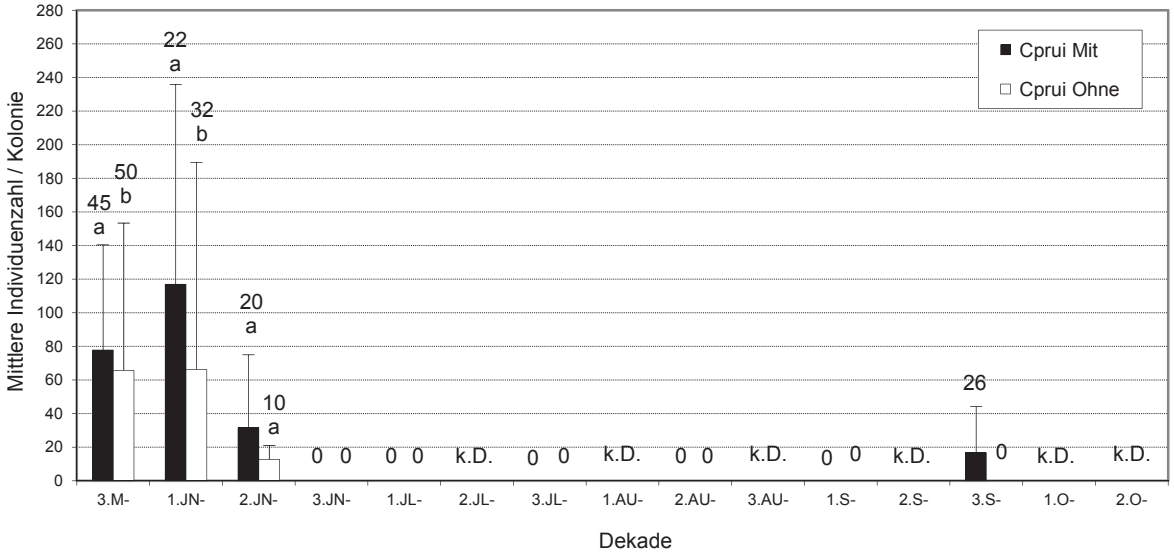


Abb. 55 a – b: Veränderung der Individuenzahl pro Kolonie von *C. pruinosa* in Abhängigkeit des Ameisenbesuches für die Jahre 2004 **(a)** und 2005 **(b)**. Cprui Mit, Cprui Ohne = *C. pruinosa* „Mit“ bzw. „Ohne“ Ameisenbesuch. Die Zahlen über den Säulen geben die Anzahl (N) der für die Berechnungen verwendeten Kolonien an und die Buchstaben die Signifikanzen. Werte mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant bei $p<0,05$ (Mann-Whitney-Test) (Mittelwert ± Stab). k.D. = Keine Datenaufnahme. 2., 3.A- = 2., 3.Aprildekade; 1., 2.,3.M- = 1., 2., 3. Maidekade; 1., 2., 3. JN- = 1., 2., 3. Junidekade; 1., 2., 3. JL- = 1., 2., 3.Julidekade; 1., 2., 3.AU- = 1., 2., 3. Augustdekade; 1., 2., 3. S- = 1., 2., 3. Septemberdekade; 1., 2. O- = 1., 2. Oktoberdekade.

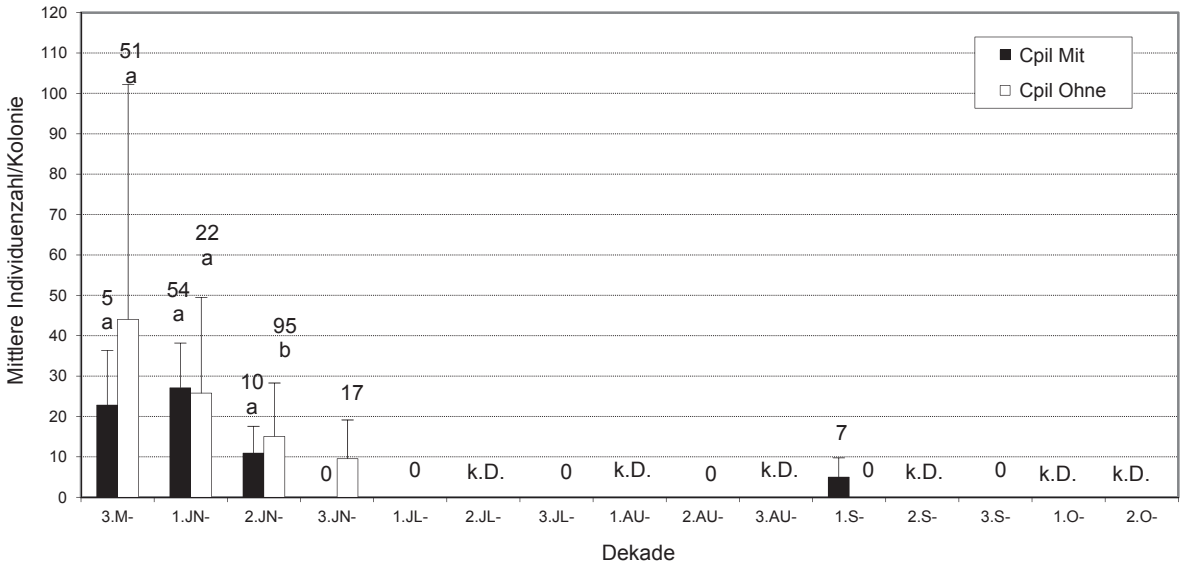


Abb. 56: Veränderung der Individuenzahl pro Kolonie von *C. pilicornis* in Abhängigkeit des Ameisenbesuches für 2005. Cpil Mit, Cpil Ohne = *C. pilicornis* „Mit“ bzw. „Ohne“ Ameisenbesuch. Die Zahlen über den Säulen geben die Anzahl (N) der für die Berechnungen verwendeten Kolonien an und die Buchstaben die Signifikanzen. Werte mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant bei $p<0,05$ (Mann-Whitney-Test) (Mittelwert ± Stab). k.D. = Keine Datenaufnahme. 2., 3.A- = 2., 3.Aprildekade; 1., 2.,3.M- = 1., 2., 3. Maidekade; 1., 2., 3. JN- = 1., 2., 3. Junidekade; 1., 2., 3. JL- = 1., 2., 3.Julidekade; 1., 2., 3.AU- = 1., 2., 3. Augustdekade; 1., 2., 3. S- = 1., 2., 3. Septemberdekade; 1., 2. O- = 1., 2. Oktoberdekade.

4.2. Analyse des Honigtaus

4.2.1. Einfluss der Lausspecies auf die Qualität des Honigtaus

Die 2004 und 2005 durchgeführten Experimente zur Ermittlung der Honigtauqualität verschiedener, koexistierender *Cinara*-Arten und der Fichtenlecanie *Physokermes piceae* gliedern sich insgesamt in 3 Teile:

1.) Honigtau von *C. piceicola*, *C. pruinosa* und *C. pilicornis* aus der 3. Maidekade. Die Honigtauproben stammen aus dem Zeitraum 19.05. – 31.05.2005, in dem die Virginoparen der 1.Generation (V1) die mengenmäßig weitaus dominierende Morphe ist und die Populationsmaxima der Lauskolonien erreicht werden. Der Honigtau stammt von den drei speziell für die Honigtaugewinnung verwendeten Versuchsbäumen, auf denen diese drei *Cinara*-Arten in zahlreichen Kolonien angesiedelt wurden (Tab. 19).

2.) Honigtau von *C. piceicola*, *C. pruinosa, C. pilicornis* und *C. costata* aus der 2. Junidekade. Ein zufälliges Auftreten von *C. costata* in Form einer aus rund 20 Indviduen bestehenden kleinen Kolonie auf einem weiteren Versuchsbaum (N1B3) und ein Restvorkommen von zwei größeren Kolonien (> 20 Tiere) von *C. pilicornis* auf insgesamt zwei Bäumen ermöglichte einen Vergleich von vier *Cinara*-Arten. Der Honigtau wurde zwischen 12.06. – 17.06.05 gewonnen, einem Zeitraum, in dem die V2-Morphe dominiert.

3.) Vergleich des Honigtaus von *C. piceicola* und *C. pruinosa* mit der koexistierenden Fichtenlecanie *Physokermes piceae*: In einem weiteren kleinen Versuch aus dem Untersuchungsjahr 2004 wurde Honigtau von der ebenso phloemsaugenden Lecanie *Physokermes piceae* sowie von auf der selben Fichte saugenden *Cinara*-Arten zu einer einzigen Tageszeit – zwischen 18:00-21:00 – am 20. Mai gewonnen und nach qualitativen Unterschieden analysiert.

Die Honigtauproben aller *Cinara*-Arten wurden an verschiedenen unterschiedlich grossen Lauskolonien, welche auch zu verschiedenen Tageszeiten beprobt wurden, gewonnen. Die pro Lauskolonie und Tageszeit gewonnene Anzahl der Honigtauproben variierte infolge der Grösse und Honigtauabgabebereitschaft der einzelnen Lauskolonien.

In der folgenden Tabelle 19 ist eine Übersicht über die zu verschiedenen Tageszeiten beprobten Lauskolonien einer jeden *Cinara*-Art und deren Zugehörigkeit zu den entsprechenden Wirtsbäumen gegeben.

Tab.19: Übersicht über die beprobten Lauskolonien

Zeit	Baum	C. piceicola		C.pruinosa		C. pilicornis		C. costata	
		Anzahl der Tageszeiten	Kolonie-nummer	Anzahl der Tageszeiten	Kolonie-nummer	Anzahl der Tageszeiten	Kolonie-nummer	Anzahl der Tageszeiten	Kolonie-nummer
3. Maidekade 19.05. – 31.05.05	N1B8	4	1	4	1	4	1	-	-
		4	2	4	2	3	2	-	-
		-	-	-	-	3	3	-	-
		-	-	-	-	2	4	-	-
	N1B10	4	3	4	3	3	5	-	-
	N1B11	2	4	-	-	2	6	-	-
Kolonien gesamt			**4**		**3**		**6**		**0**
2. Junidekade 12.06. – 17.06.05	N1B8	3	1	3	1	-	-	-	-
		3	2	-	-	-	-	-	-
	N1B10	2	3	-	-	-	-	-	-
		2	4	-	-	-	-	-	-
		2	5	-	-	-	-	-	-
	N1B11	1	6	1	2	1	1		
	N1B3	2	7	2	3	1	2	2	1
Kolonien gesamt			**7**		**3**				**1**

In der nachstehenden Tabelle 20 sind die von allen drei Versuchen für die statistischen Berechnungen der art-spezifischen Konzentrationsunterschiede verwendeten Honigtauprobenzahlen (N) zusammengefasst.

Tab.20: Honigtauprobenzahlen (N) für die Berechnungen der Unterschiede der Zucker- und Aminosäuren-konzentrationen verschiedener *Cinara*-Arten sowie *Physokermes piceae*.

	Anzahl der Honigtauproben									
	3. Maidekade 2005			2. Junidekade 2005				20. Mai 2004		
	Cpic	**Cprui**	**Cpil**	**Cpic**	**Cprui**	**Cpil**	**Ccost**	**Cpic**	**Cprui**	**Physok.**
Zucker	109	82	121	87	38	11	13	5	5	6
Aminosäuren	88	72	104	76	36	10	9	5	5	6

In den nachfolgenden Kapiteln werden die Ergebnisse aus den Artenvergleichen des Honigtaus aus der 3. Mai- und 2. Junidekade jeweils getrennt für Zucker und Aminosäuren angeführt: – Absolute Konzentrationen, – Prozentuale Anteile der einzelnen Zucker bzw. Aminosäuren, – Signifikante Korrelationen bestimmter Zucker und Aminosäuren untereinander. Weiters wurden auch noch die Korrelationen zwischen Gesamtzucker- und Gesamtaminosäuren-konzentrationen und bei den Aminosäuren auch noch Korrelationen zwischen der Summe der Konzentrationen essentieller Aminosäuren und der Konzentrationssumme von Glutamin und Glutamat ermittelt. Beim Vergleich des Honigtaus der V1-Morphe von *C. piceicola* und *C. pruinosa* mit *Physokermes piceae* wurden wegen der sehr geringen Wiederholungszahl (N) keine Korrelationen durchgeführt.

4.2.1.1. Lösliche Kohlenhydrate und Aminosäuren des Honigtaus von *Cinara* spec. aus der 3. Maidekade

4.2.1.1.1. Lösliche Kohlenhydrate

Es ist anzunehmen, dass die qualitativen und/oder quantitativen Zuckerzusammensetzungen des Honigtaus von *C. piceicola*, *C. pruinosa* und *C. pilicornis* infolge unterschiedlicher Saugorte und trophobiontischer Beziehungen zu dominanten Ameisenarten variieren.

In den Abb. 57 (a – c) sind die einzelnen löslichen Kohlenhydrate, ihre Summen sowie die jeweils relativen Anteile im aus der 3. Maidekade stammenden Honigtau der V1-Morphe der drei genannten *Cinara*-Arten dargestellt. Die beiden myrmecophilen Arten *C. piceicola* und *C. pruinosa* scheiden einen signifikant zuckerreicheren Honigtau aus als die nicht myrmecophile *C. pilicornis*. Der Zuckergehalt des Honigtaus von *C. piceicola* und *C. pruinosa* ist im Mittel um rund 4 bis 5 Mal höher als der von *C. pilicornis*. Insgesamt konnten im Honigtau der V1-Morphe aller drei *Cinarinen* die Monosaccharide Fructose und Glucose, die Disaccharide Saccharose, Turanose, Maltose und Trehalose sowie die Trisaccharide Erlose, Melezitose und Raffinose nachgewiesen werden. Turanose, Maltose und Raffinose kamen in nur wenigen Honigtauproben und dann auch nur in sehr geringen Mengen vor. Der Honigtau von *C. pruinosa* enthielt keine Turanose und Raffinose.

Dominant ist bei allen drei *Cinara*-Arten Melezitose, gefolgt von Trehalose. Die Zuckerspektren der drei *Cinara*-Arten unterscheiden sich in erster Linie dadurch, dass der Honigtau von *C. pruinosa* die signifikant höchsten Glucose- und Melezitosekonzentrationen aufweist und *C. pilicornis* die signifikant geringste Trehalose- und Melezitosemenge ausscheidet. Die Konzentrationen der ausgeschiedenen Monosaccharide Fructose und Glucose

unterscheiden sich bei der obligat myrmecophilen *C. piceicola* und der nicht myrmecophilen *C. pilicornis* nicht signifikant. Verglichen mit *C. pruinosa* scheidet *C. pilicornis* jedoch eine signifikant höhere Fructosemenge in den Honigtau aus. Die in den Honigtau abgegebenen Saccharosemengen unterscheiden sich bei den drei *Cinara*-Arten nicht signifikant.

Die prozentualen Zuckeranteile im Honigtau der drei *Cinarinen* unterscheiden sich in ähnlicher Weise wie die absoluten Konzentrationen. Das Trisaccharid Melezitose hat im Honigtau der beiden myrmecophilen Arten *C. piceicola* und *C. pruinosa* mit 46,6 ± 15,0 % bzw. 65,7 ± 22,3 % gefolgt von Trehalose den größten Anteil an der Gesamtzuckerkonzentration. Bei *C. pilicornis* sind hingegen Trehalose mit 25,5 ± 9,2 %, Erlose mit 21,7 ± 18,5 % und Melezitose 27,9 ± 14,7 % zu jeweils fast gleich hohen Anteilen im Honigtau enthalten. Auffallend ist der im Mittel absolut höchste Erloseanteil im Honigtau von *C. pilicornis*. Der Honigtau von *C. pruinosa* weist die signifikant höchsten Glucose- und Melezitoseanteile auf. Der Anteil an Trehalose ist hingegen im Honigtau von *C. piceicola* signifikant höher als bei *C. pruinosa*.

Wenn man den Zusammenhang zwischen den im Honigtau der einzelnen *Cinara*-Arten vorliegenden Gesamtzuckerkonzentrationen und der Konzentrationen der einzelnen Zucker betrachtet, erkennt man einerseits Ähnlichkeiten im Muster als auch einige Unterschiede. Im Anhang sind die Korrelationstabellen der Gesamt- und Einzelzuckerkonzentrationen des Honigtaus der V1-Morphe von *C. piceicola*, *C. pruinosa* und *C. pilicornis* dargestellt (A-Tab.1-2). Allen drei *Cinara*-Arten sind die mit der Gesamtzuckerkonzentration hochsignifikant positiv korrelierenden Konzentrationen von Saccharose, Trehalose und Melezitose gemein. Bei *C. piceicola* und *C. pruinosa* werden die höchsten Koeffizienten durch Melezitose und Trehalose gebildet. Letzteres weist darauf hin, dass Melezitose gefolgt von Trehalose am stärksten in den Honigtau ausgeschieden wird. Bei *C. pilicornis* verhält es sich ähnlich, doch wird Trehalose vergleichsweise stärker ausgeschieden als Melezitose. Ein artspezifischer Unterschied zeigt sich bezüglich der Glucosekonzentration. Anders als die beiden anderen *Cinara*-Arten scheidet *C. pruinosa* Glucose bei ansteigendem Gesamtzuckergehalt mit signifikant abnehmenden Konzentrationen aus. Wie in den Abb. 59 (a – c) erkennbar, verhält sich das genauso mit der Melezitosekonzentration. Weiterhin geht bei *C. pruinosa* die Glucosekonzentration auch bei einer ansteigenden Saccharosekonzentration zurück. Bei *C. pilicornis* lag zwischen der Saccharose- und Melezitosekonzentration hingegen keine signifikante Korrelation vor (Abb. 58 c).

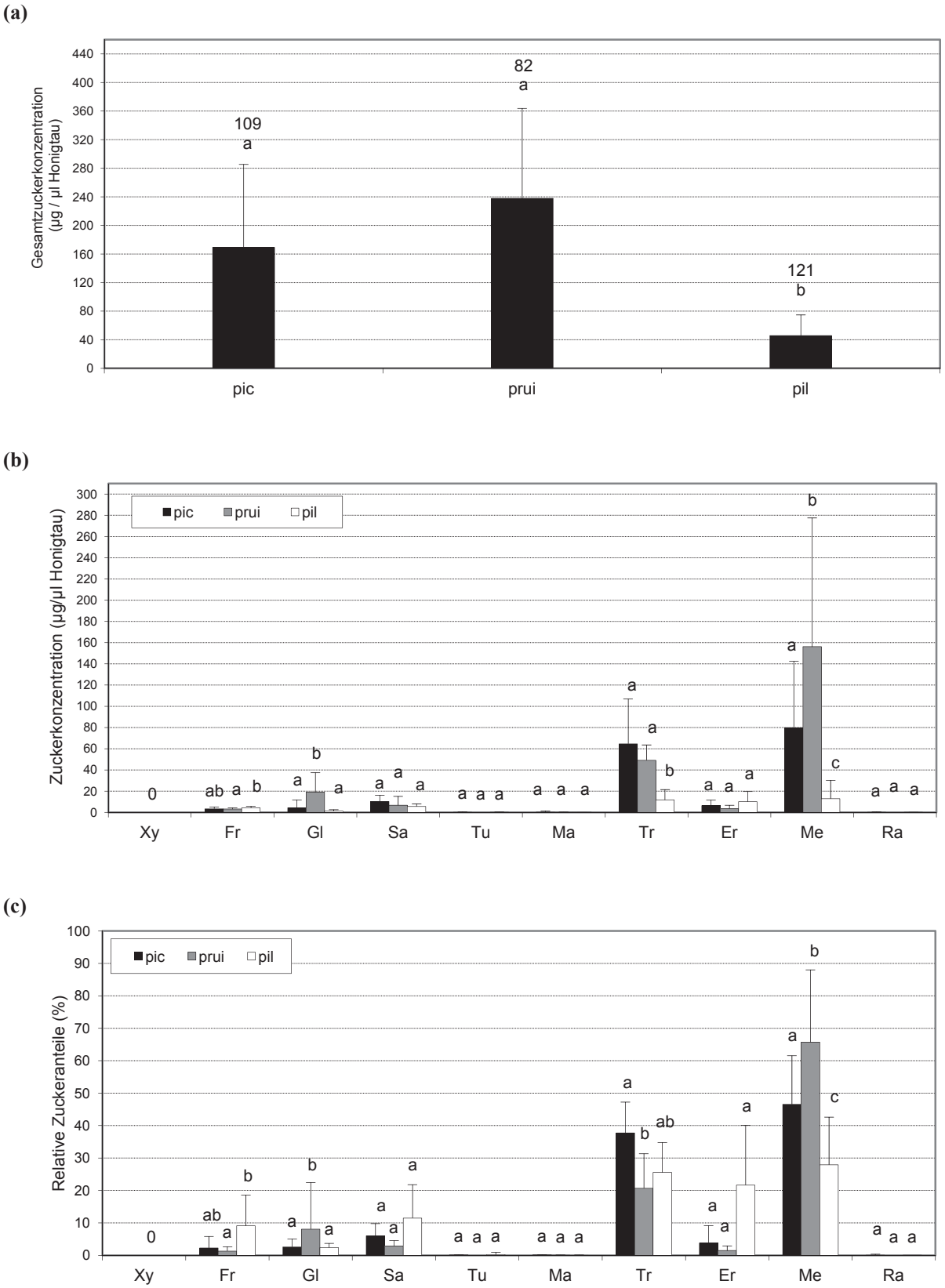
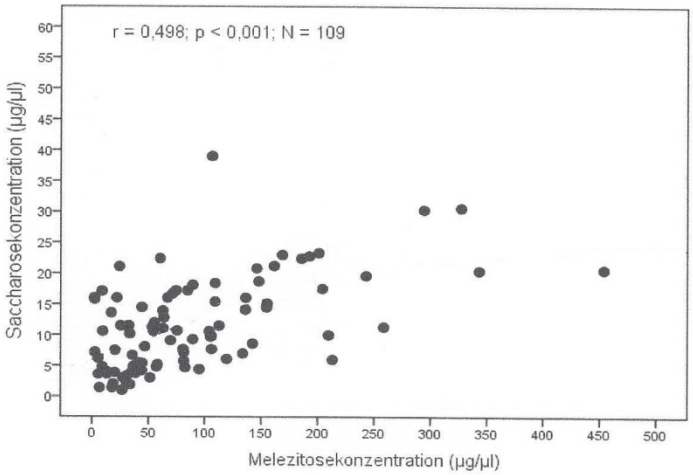
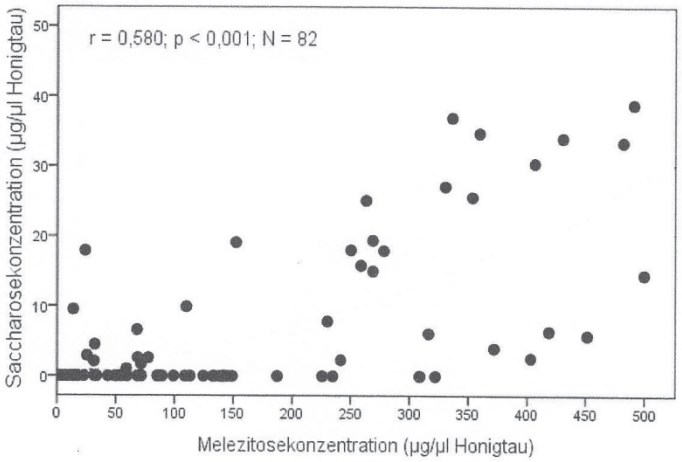


Abb. 57 (a – c): Gesamtzuckerkonzentrationen **(a)**, Einzelzuckerkonzentrationen **(b)** und prozentuale Anteile der einzelnen Zucker **(c)** des Honigtaus der V1-Morphe von pic = *C. piceicola*, prui = *C. pruinosa* und pil = *C. pilicornis*. $N_{pic} = 109$, $N_{prui} = 82$, $N_{pil} = 121$. Die Buchstaben über den Säulen geben die Signifikanzen an. Werte mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant bei $p<0,05$ (Kruskal-Wallis-Test, DUNN) (Mittelwert ± Stab). Xy = Xylose, Fr = Fructose, Gl = Glucose, Sa = Saccharose, Tu = Turanose, Ma = Maltose, Tr = Trehalose, Er = Erlose, Me = Melezitose, Ra = Raffinose.

(a)



(b)



(c)

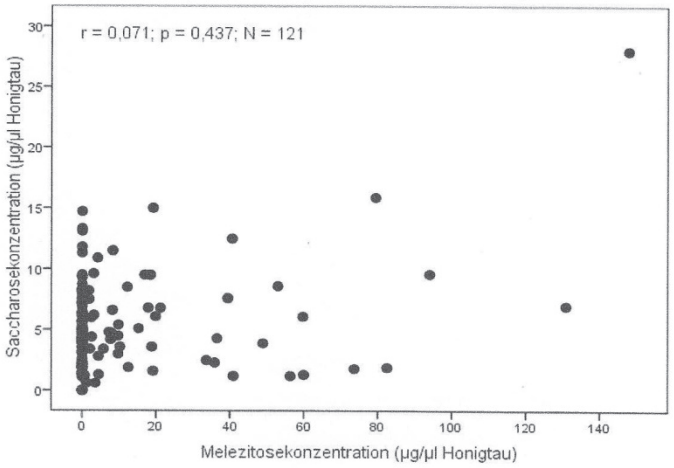
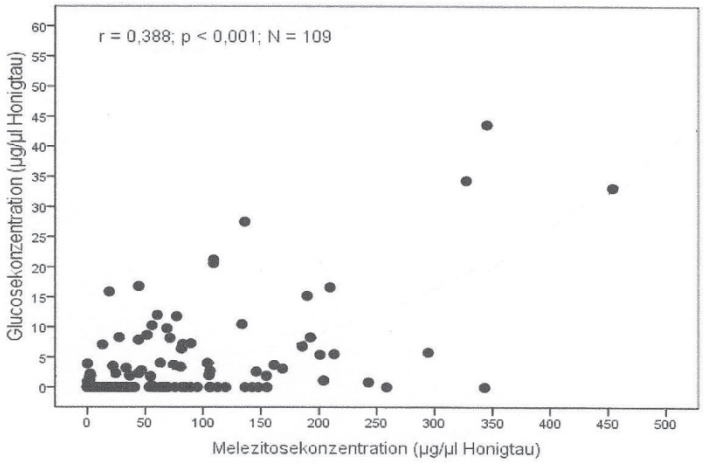
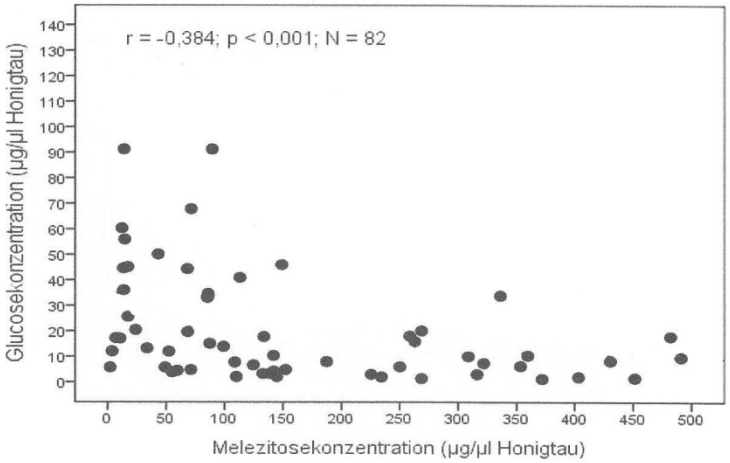


Abb. 58 (a – c): Spearman-Korrelation zwischen der Saccharose- und Melezitosekonzentration des Honigtaus der V1-Morphe von **(a)** *C. piceicola*, **(b)** *C. pruinosa* und **(c)** *C. pilicornis*.

(a)



(b)



(c)

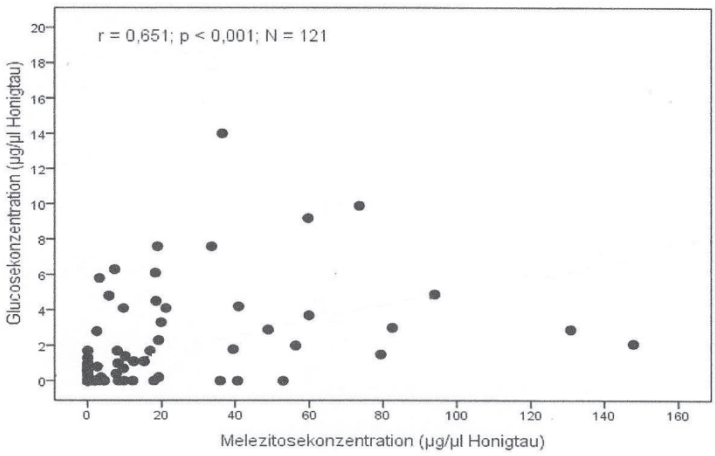


Abb. 59 (a – c): Spearman-Korrelation zwischen der Glucose- und Melezitosekonzentration des Honigtaus der V1-Morphe von **(a)** *C. piceicola*, **(b)** *C. pruinosa* und **(c)** *C. pilicornis*.

4.2.1.1.2. Aminosäuren

Die nachfolgenden Abb. 60 (a – c) zeigen die Konzentrationen der Aminosäuren sowie ihre prozentualen Anteile im aus der 3. Maidekade stammenden Honigtau von *C. piceicola*, *C. pruinosa* und *C. pilicornis*. Der Honigtau von *C. piceicola* und *C. pruinosa* enthält nicht nur signifikant größere Zuckermengen, wie im vorstehenden Kapitel gezeigt, sondern auch höhere Konzentrationen an Aminosäuren als *C. pilicornis*.
Im Honigtau aller drei *Cinara*-Arten ist Glutamin, gefolgt von Glutamat am höchsten konzentriert. Bei *C. pilicornis* ist Glutamin allerdings nur geringfügig höher konzentriert als Glutamat. Bei *C. piceicola* ist Glutamin hingegen im Mittel fünfmal höher konzentriert als Glutamat und bei *C. pruinosa* liegt der Faktor im Mittel sogar bei 7. Der interspezifische Vergleich der einzelnen Aminosäurenkonzentrationen zeigt, dass Glutamin, Serin und Tyrosin im Honigtau von *C. pilicornis* signifikant geringer konzentriert sind als bei *C. piceicola* und *C. pruinosa*. Alanin und Leucin weisen im Honigtau von *C. pruinosa* höhere Konzentrationen auf als bei den beiden anderen *Cinara*-Arten. Die essentiellen Aminosäuren Valin/Tryptophan, Phenylalanin sowie Arginin sind hingegen im Honigtau von *C. piceicola* am höchsten konzentriert. Die essentiellen Aminosäuren Threonin und Histidin erreichen ebenso im Honigtau von *C. piceicola* höhere Konzentrationen als bei *C. pilicornis*.
Der Vergleich der prozentualen Aminosäurenanteile zeigt, dass der Glutaminanteil bei *C. pilicornis* zwar am signifikant geringsten ist, entsprechend sind dafür die Anteile von Asparagin, Glutamat, Threonin, Isoleucin sowie Lysin am höchsten. Im Honigtau von *C. pruinosa* sind die Anteile von Alanin, Prolin und Leucin signifikant höher als bei den anderen beiden *Cinarinen*; der Phenylalaninanteil ist hingegen im Honigtau von *C. pruinosa* am signifikant geringsten. Weitere Unterschiede in den prozentualen Anteilen einzelner Aminosäuren liegen zwischen *C. pruinosa* und *C. pilicornis* vor. Während Serin und Tyrosin im Honigtau von *C. pruinosa* signifikant höhere Anteile erreichen, sind die Anteile von Arginin und Valin/Tryptophan signifikant geringer.
Die Abb. 61 (a – c) zeigen, dass alle drei *Cinara*-Arten bei ansteigenden Glutamin- und Glutamatkonzentrationen auch erhöhte Mengen an essentiellen Aminosäuren ausscheiden. Im Gegensatz zu den myrmecophilen *Cinarinen* scheint sich bei *C. pilicornis* bei einem zunehmenden Glutamin- und Glutamatspiegel eine Sättigung in den Konzentrationen der essentiellen Aminosäuren einzustellen. Die für *C. piceicola*, *C. pruinosa* und *C. pilicornis* ermittelten Korrelationen zwischen den Konzentrationen einzelner Aminosäuren und den Summen sind im Anhang tabellarisch zusammengefasst (A-Tab.5-6). Alle drei *Cinara*-Arten geben bei ansteigenden Glutamin-konzentrationen auch signifikant erhöhte Konzentrationen der sechs essentiellen Aminosäuren Threonin, Leucin, Histidin, Phenylalanin, Valin/Tryptophan und Isoleucin ab. Eine Sonderstellung nimmt die essentielle Aminosäure Arginin ein. Während bei *C. pilicornis* die Argininkonzentration mit ansteigender Glutaminkonzentration zunimmt, nimmt diese bei *C. pruinosa* signifikant ab. Bei *C. piceicola* wurde keine signifikante Korrelation zwischen der Glutamin- und Argininkonzentration festgestellt. Die Koeffizienten für die Korrelationen der essentiellen Aminosäuren mit Glutamat sind generell geringer. Letzteres ist sicherlich darauf zurückzuführen, dass die Glutaminkonzentrationen bei allen drei *Cinarinen* höher sind als die Glutamatkonzentrationen. Bei *C. piceicola* korrelieren nur Histidin, Leucin, Valin/Tryptophan und Threonin signifikant positiv mit der Glutamatkonzentration. Bei *C. pruinosa* sind es neben diesen essentiellen Aminosäuren auch Lysin und Isoleucin und bei *C. pilicornis* kommt anstelle von Lysin die essentielle Aminosäure Arginin hinzu.

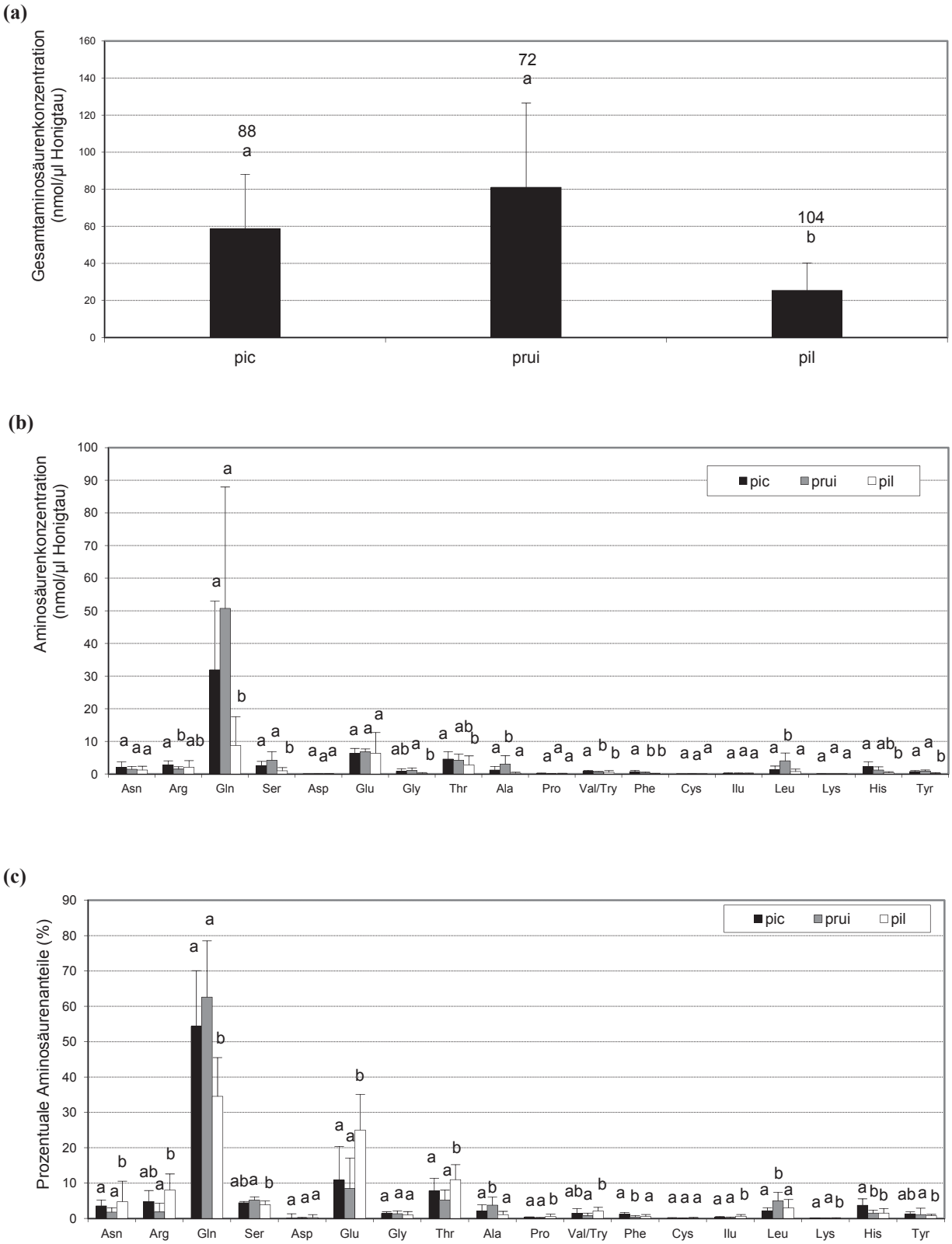
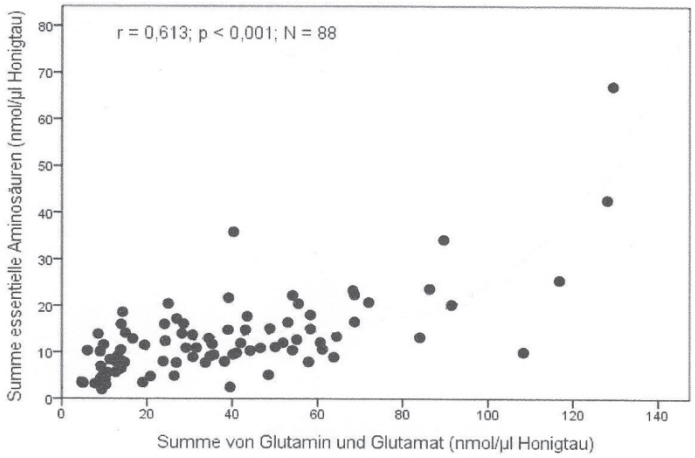
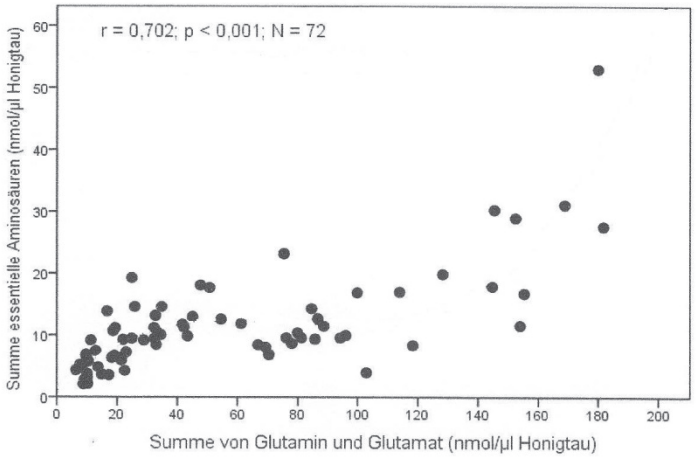


Abb. 60(a – c): Gesamtaminosäurenkonzentrationen **(a)**, Einzelaminosäurenkonzentrationen **(b)** und prozen-tuale Anteile der einzelnen Aminosäuren **(c)** des Honigtaus der V1-Morphe von pic = *C. piceicola*, prui = *C. pruinosa* und pil = *C. pilicornis*. $N_{pic} = 88$, $N_{prui} = 72$, $N_{pil} = 104$; Die Buchstaben über den Säulen geben die Signifikanzen an. Werte mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant bei $p<0,05$ (Kruskal-Wallis- Test, DUNN) (Mittelwert ± Stab). Asn = Asparagin, Arg = Arginin, Gln = Glutamin, Ser = Serin, Asp = Aspartat, Glu = Glutamat, Gly = Glycin, Thr = Threonin, Ala = Alanin, Pro = Prolin, Val/Try = Valin/Tryptophan, Phe = Phenylalanin, Cys = Cystein, Ilu = Isoleucin, Leu = Leucin, Lys = Lysin, His = Histidin, Tyr = Tyrosin.

(a)



(b)



(c)

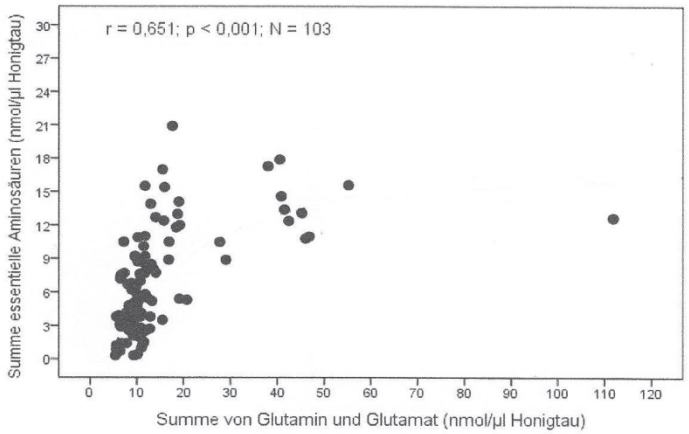


Abb. 61 (a – c): Spearman-Korrelation zwischen der Summe der Konzentrationen der essentiellen Aminosäuren und der Konzentrationssumme der nicht essentiellen Aminosäuren Glutamin und Glutamat bezüglich der V1-Morphe von **(a)** *C. piceicola*, **(b)** *C. pruinosa* und **(c)** *C. pilicornis*.

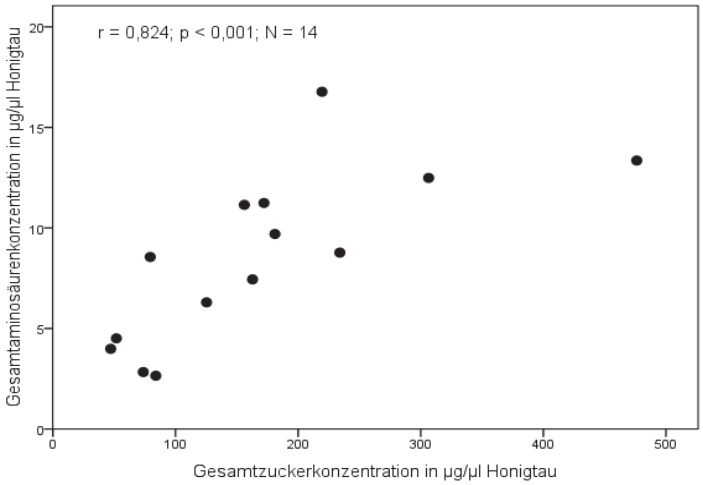
4.2.1.1.3. Korrelation zwischen der Gesamtzucker- und Gesamtaminosäuren-konzentration

Die Frage, ob Honigtauproben mit hohen Zuckerkonzentrationen auch entsprechend hohe Aminosäurenkonzentrationen aufweisen, wurde bezüglich der V1-Morphe von *C. piceicola*, *C. pruinosa* und *C. pilicornis* untersucht (Abb. 62 a – c). Dazu wurden die ansonsten in der molaren Einheit (nmol) angegebenen Aminosäuren in die Gewichtsebene (µg/µl Honigtau) umgerechnet. Bei allen drei *Cinara*-Arten korrelieren die in den Honigtau ausgeschiedenen Gesamtzucker- und Gesamtaminosäuremengen signifikant positiv. *C. piceicola* zeigt mit der höchsten ($r_s > 0{,}8$) und auch hochsignifikanten Korrelation, gefolgt von *C. pruinosa* und *C. pilicornis,* den stärksten Zusammenhang zwischen den Zucker- und Aminosäurenkonzentrationen.

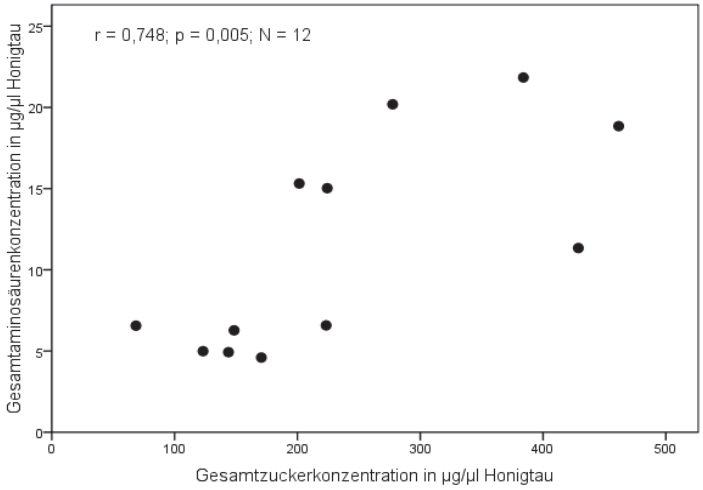
Aus den gemittelten Gesamtzucker- und Gesamtaminosäurenkonzentrationen des Honigtaus der V1-Morphe der einzelnen *Cinara*-Arten ergeben sich folgende Zucker-Aminosäuren-Verhältnisse:

C. piceicola: Zucker : Aminosäuren = 20 : 1; *C. pruinosa*: Zucker : Aminosäuren = 21 : 1; *C. pilicornis*: Zucker : Aminosäuren = 12 : 1.

(a)



(b)



(c)

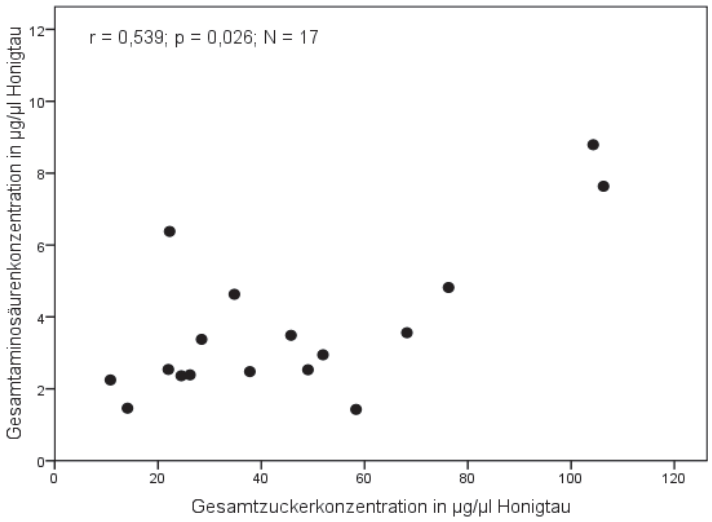


Abb. 62 (a – c): Spearman-Korrelation zwischen der Gesamtzucker- und Gesamtaminosäurenkonzentration des Honigtaus der V1-Morphe von **(a)** *C. piceicola*, **(b)** *C. pruinosa* und **(c)** *C. pilicornis*.

4.2.1.2. Lösliche Kohlenhydrate und Aminosäuren des Honigtaus der V2-Morphe von *Cinara* spec. aus der 2. Junidekade

4.2.1.2.1. Lösliche Kohlenhydrate

Die Abb. 63 (a – c) zeigen die Konzentrationen der löslichen Kohlenhydrate sowie ihre prozentualen Anteile im Honigtau der V2-Morphe von *C. piceicola*, *C. pruinosa*, *C. pilicornis* und *C. costata*. Anders als im Honigtau der V1-Morphe unterscheiden sich die Gesamtzuckerkonzentrationen des Honigtaus der 4 Cinarinen nicht signifikant. Insgesamt wurden die 6 Hauptzucker Fructose, Glucose, Saccharose, Trehalose, Erlose und Melezitose sowie die als Phloemzucker bezeichnete Xylose und Raffinose detektiert. Das Disaccharid Turanose konnte in keiner Honigtauprobe nachgewiesen werden. Maltose kommt nur bei *C. piceicola* in lediglich zwei Honigtauproben in sehr geringen Konzentrationen vor. Im Honigtau der beiden nicht myrmecophilen *Cinarinen C. pilicornis* und *C. costata* fehlen Glucose und Raffinose.

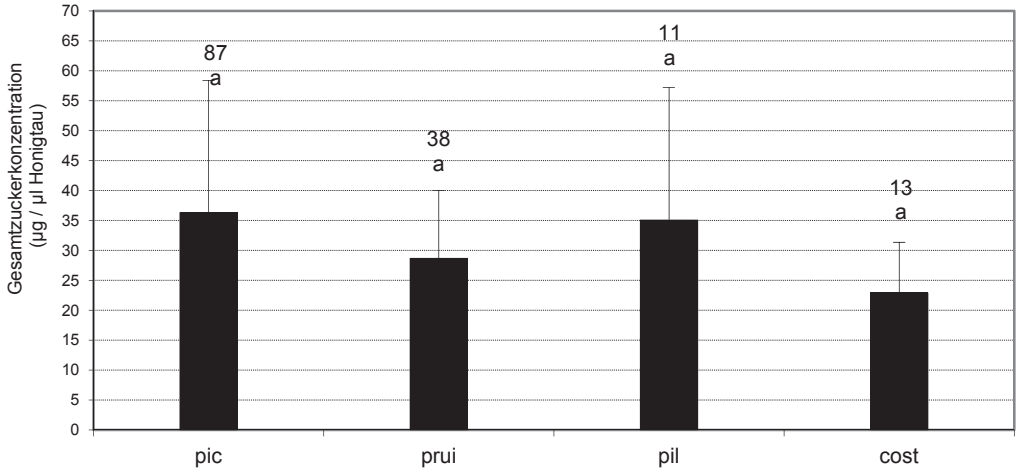
Beim Vergleich der Zuckerzusammensetzungen des Honigtaus der vier *Cinara*-Arten weicht *C. costata* mit den signifikant höchsten Saccharose-, den geringsten Fructose- und den absolut niedrigsten Melezitosekonzentrationen am meisten ab. Hinzu kommt, dass die Trehalosekonzentration unterhalb der Nachweisgrenze liegt. Die signifikant höchsten Melezitosekonzentrationen wurden im Honigtau von *C. piceicola* und *C. pruinosa* nachgewiesen. Das sehr ähnlich gebaute Trisaccharid Erlose wurde hingegen von *C. pruinosa* mit den signifikant geringsten Konzentrationen ausgeschieden. Die absolut höchsten Trehalose- und Erlosemengen werden von *C. pilicornis* in den Honigtau abgegeben.

Die Signifikanzverhältnisse aus dem Vergleich der prozentualen Zuckeranteile entsprechen genau denjenigen der absoluten Zuckerkonzentrationen. Im Honigtau von *C. piceicola* und *C. pruinosa* nimmt Melezitose mit 53,2 ± 21,1 % bzw. 68,9 ± 20,1 % den mit Abstand höchsten Anteil an der Gesamtzuckerkonzentration ein. Der Honigtau von *C. costata* besteht hingegen mit 74,9 ± 5,5 % zum Großteil aus Saccharose. Bei *C. pilicornis* setzt sich der Honigtau zu jeweils fast gleichen Anteilen aus Trehalose (23,9 ± 19,4 %), Erlose (23,6 ± 20,9 %) und Melezitose

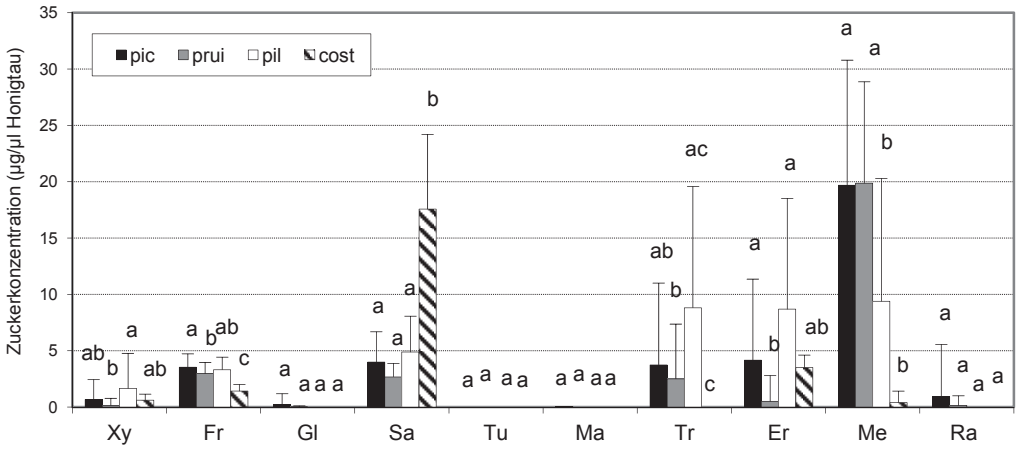
(25,5 ± 36,9 %) zusammen.

Die Korrelationstabellen der Gesamt- und Einzelzuckerkonzentrationen des Honigtaus der 4 *Cinara*-Species sind im Anhang zusammengefasst (A-Tab.3-4). Der Zusammenhang zwischen den Gesamtzuckerkonzentrationen und den Konzentrationen der einzelnen Zucker sowie die Korrelationen der einzelnen Zucker untereinander zeigen eine Spaltung in zwei Gruppen. Die nachfolgenden Abb. 64 (a –d), 65 (a – d), 66 (a – d) und 67 (a – d) zeigen, dass *C. pilicornis* und *C. costata* das Trisaccharid Erlose in einem wesentlich stärkeren Ausmaß ausscheiden als Melezitose. Bei *C. piceicola* und *C. pruinosa* verhält es sich genau umgekehrt. Darauf weisen die bei *C. pilicornis* und *C. costata* jeweils mit der Erlosekonzentration signifikant positiv korrelierenden Gesamtzucker-, Fructose- und Saccharosekonzentrationen und die nicht signifikanten Korrelationen mit der Melezitosekonzentration hin. *C. piceicola*, *C. pruinosa* und *C. pilicornis* ist gemeinsam, dass die Ausscheidung von Melezitose einer Sättigungskurve folgt (Abb. 64 a – c). Nach einem mehr oder weniger steilen Anstieg der Melezitose-konzentrationen stellt sich ein Plateau auf einem bei den einzelnen *Cinara*-Arten unterschiedlichen Niveau ein. Bei *C. piceicola* ist dieses Melezitose-Sättigungsniveau, gefolgt von *C. pruinosa* und *C. pilicornis* am höchsten. Je mehr Saccharose mit dem Phloemsaft aufgenommen und in den Honigtau ausgeschieden wird, desto mehr wird auch Melezitose synthetisiert und ausgeschieden. Letzteres wird auch dadurch verdeutlicht, dass bei *C. piceicola* und *C. pruinosa* die Melezitosekonzentrationen mit den Fructosekonzentrationen linear ansteigen (Abb. 66 a – b).

(a)



(b)



(c)

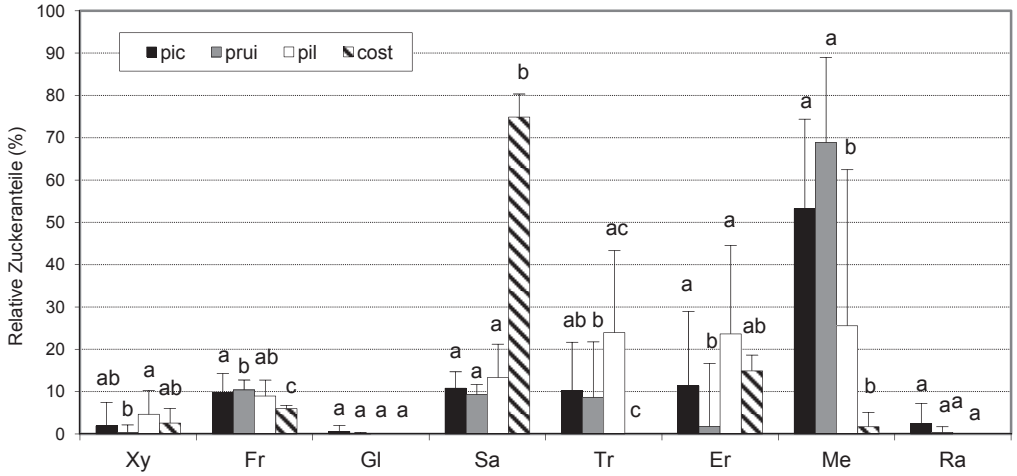


Abb. 63 (a – c): Gesamtzuckerkonzentrationen **(a)**, Einzelzuckerkonzentrationen **(b)** und prozentuale Anteile der einzelnen Zucker **(c)** des Honigtaus der V2-Morphe von *C. piceicola (= pic)*, *C. pruinosa (=prui)*, *C. pilicornis (= pil)* und *C. costata (= cost)*.
$N_{pic} = 87$, $N_{prui} = 38$, $N_{pil} = 11$, $N_{cost} = 13$; Die Buchstaben über den Säulen geben die Signifikanzen an. Werte mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant bei $p<0,05$ (Kruskal-Wallis- Test, DUNN) (Mittelwert ± Stab). Xy = Xylose, Fr = Fructose, Gl = Glucose, Sa = Saccharose, Tu = Turanose, Ma = Maltose, Tr = Trehalose, Er = Erlose, Me = Melezitose, Ra = Raffinose.

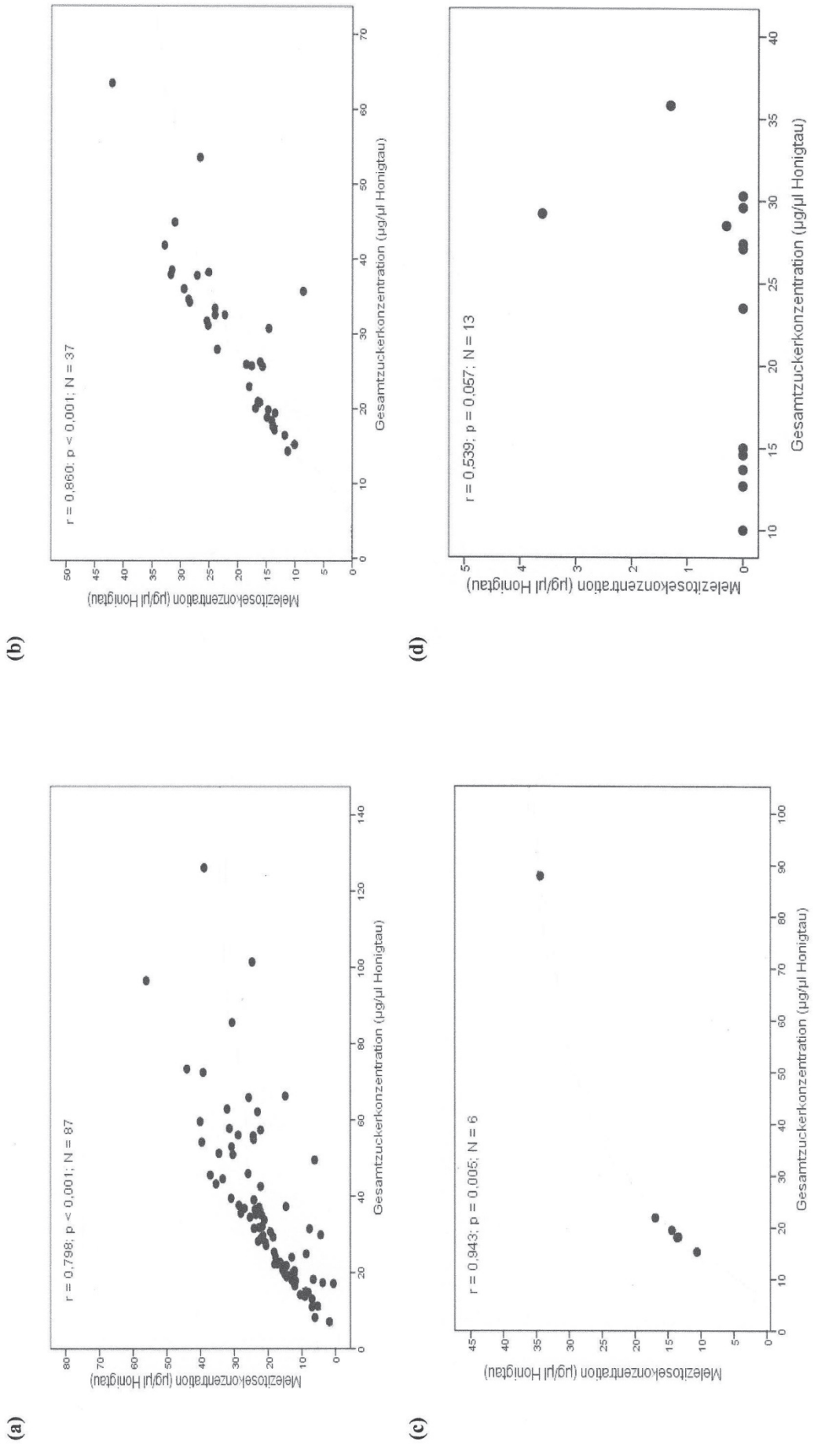


Abb. 64 (a – d): Spearman-Korrelation zwischen der Gesamtzucker- und Melezitosekonzentration des Honigtaus der V2-Morphe von **(a)** *C. piceicola*, **(b)** *C. pruinosa*, **(c)** *C. pilicornis* und **(d)** *C. costata*

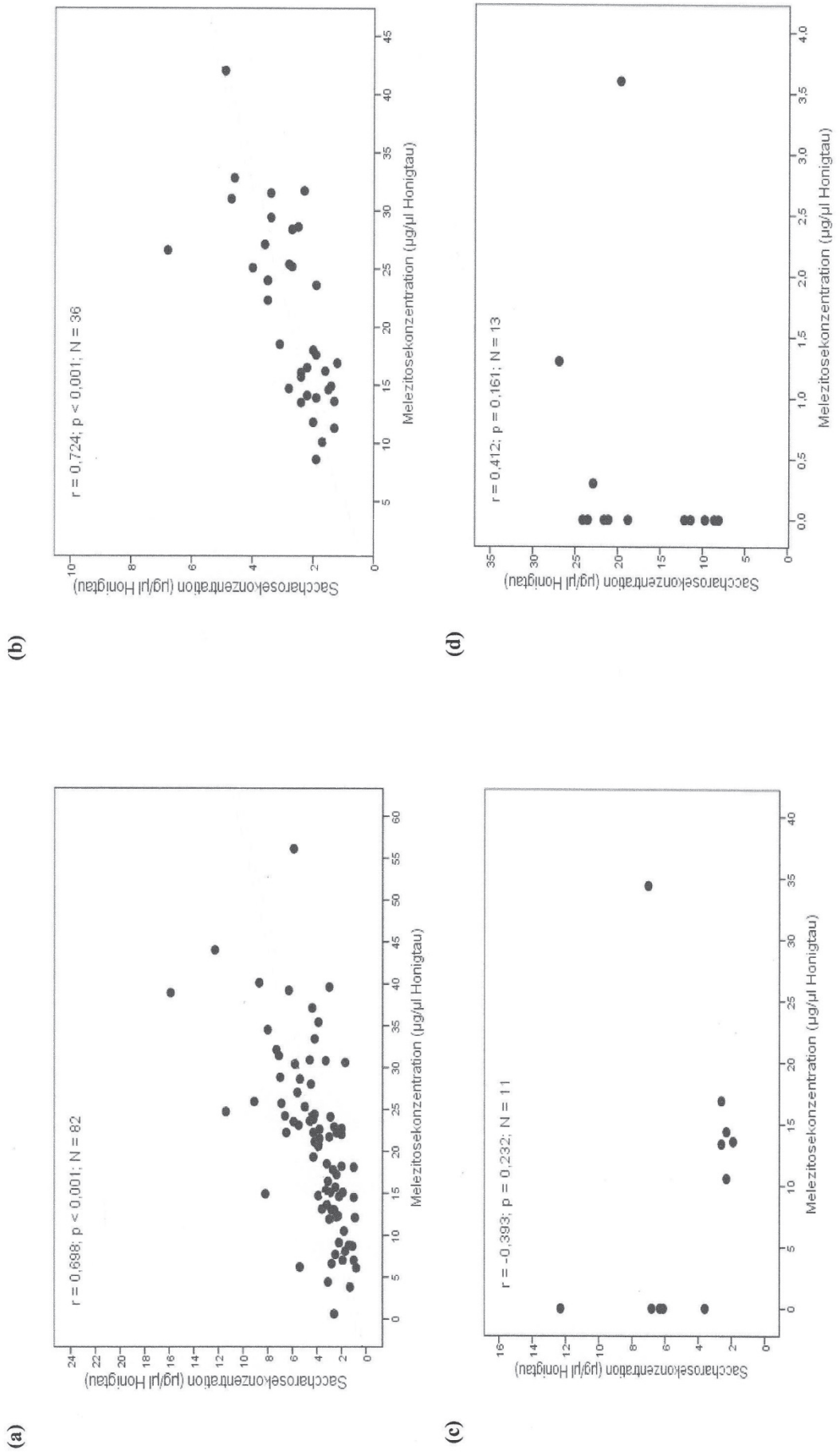


Abb. 65 (a – d): Spearman-Korrelation zwischen der Saccharose- und Melezitosekonzentration des Honigtaus der V2-Morphe von **(a)** *C. piceicola*, **(b)** *C. pruinosa*, **(c)** *C. pilicornis* und **(d)** *C. costata*

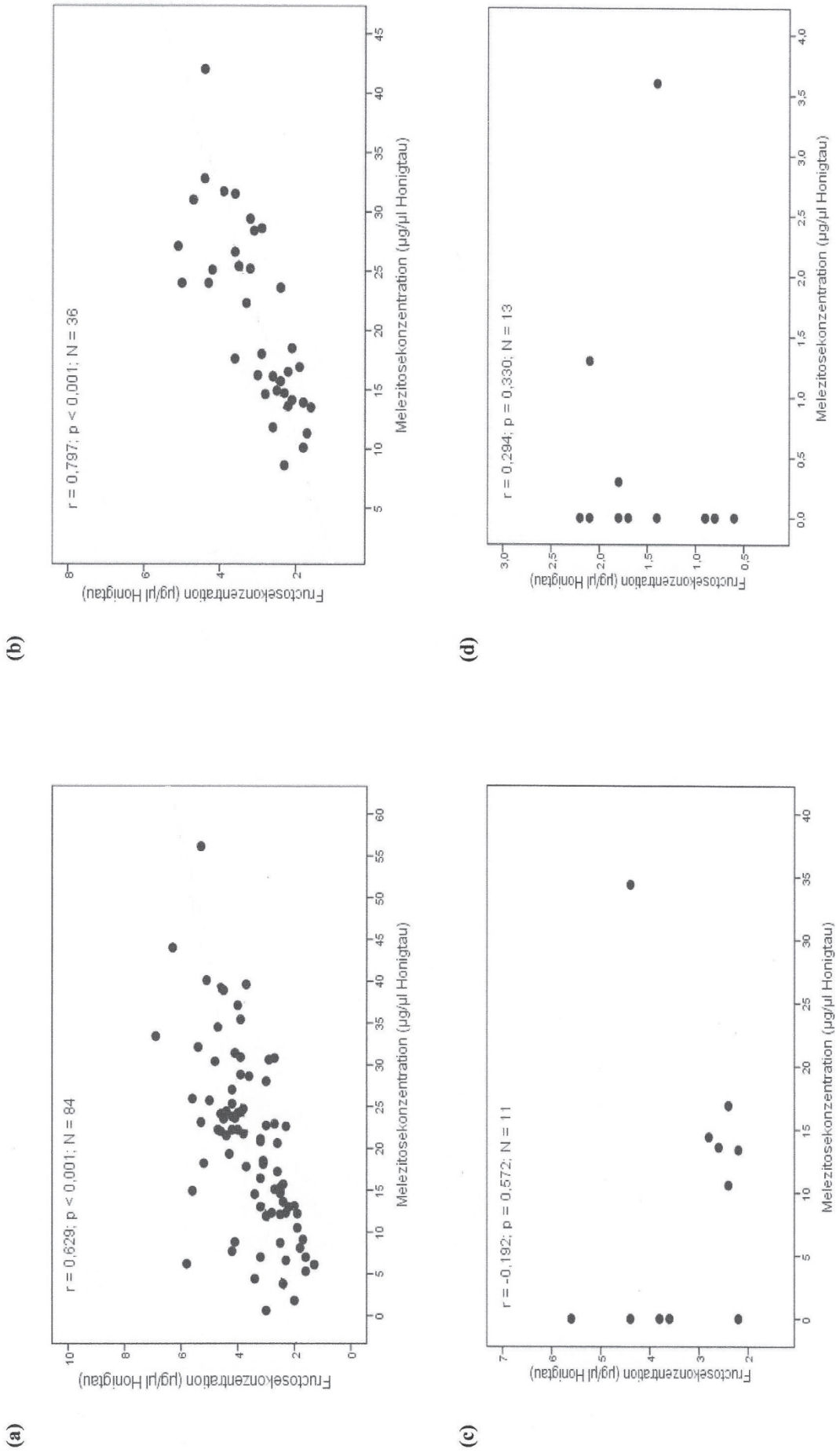


Abb. 66 (a – d): Spearman-Korrelation zwischen der Fructose- und Melezitosekonzentration des Honigtaus der V2-Morphe von **(a)** *C. piceicola*, **(b)** *C. pruinosa*, **(c)** *C. pilicornis* und **(d)** *C. costata*

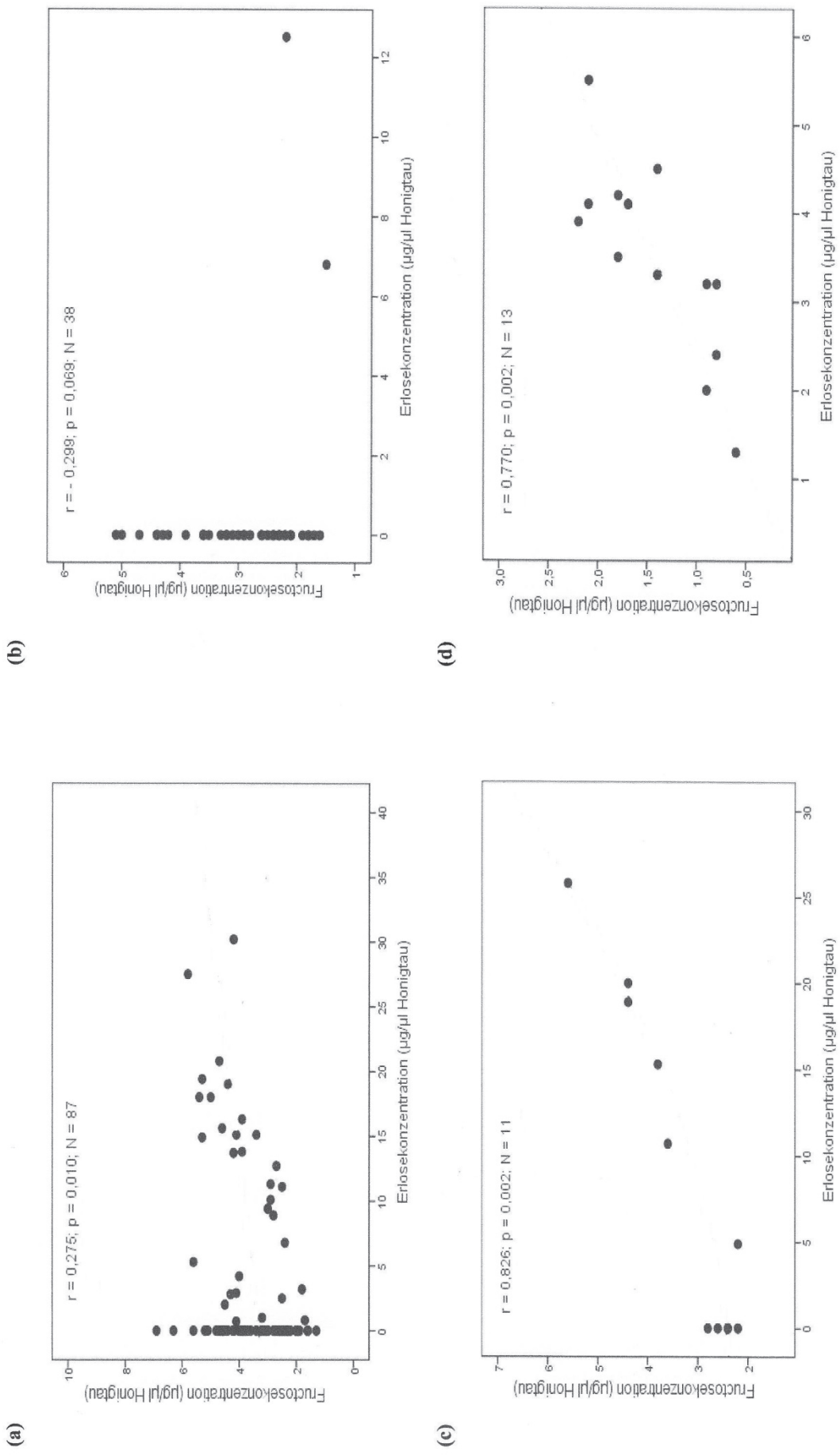


Abb. 67 (a – d): Spearman-Korrelation zwischen der Fructose- und Erlosekonzentration des Honigtaus der V2-Morphe von **(a)** *C. piceicola*, **(b)** *C. pruinosa*, **(c)** *C. pilicornis* und **(d)** *C. costata*

4.2.1.2.2. Aminosäuren

In den nachfolgenden Abb. 68 (a – c) sind die signifikanten Unterschiede der Gesamtaminosäurenkonzentrationen, die Unterschiede in den Konzentrationen und prozentualen Anteile der einzelnen Aminosäuren bezüglich des aus der 2. Junidekade stammenden Honigtaus der V2-Morphe von *C. piceicola*, *C. pruinosa*, *C. pilicornis* und *C. costata* dargestellt.

Der Honigtau dieser vier *Cinara*-Arten unterscheidet sich hinsichtlich der Gesamtaminosäurenkonzentrationen kaum. Nur *C. pilicornis* scheidet eine signifikant höhere Aminosäurenmenge in den Honigtau aus. *C. piceicola* scheidet insgesamt 18, *C. pruinosa* 17, *C. pilicornis* 16 und *C. costata* nur 15 Aminosäuren aus. Im Honigtau von *C. costata* konnten die Aminosäuren Asparagin, Phenylalanin und Histidin nicht nachgewiesen werden. *C. pruinosa* scheidet die essentielle Aminosäure Phenylalanin nicht bzw. unter der Nachweisgrenze aus und im Honigtau von *C. pilicornis* konnte kein Lysin und Histidin festgestellt werden. Im Honigtau von *C. costata* ist Glutamin die am höchsten konzentrierte Aminosäure, bei *C. piceicola* und *C. pruinosa* ist es Glutamat und bei *C. pilicornis* ist es Asparagin. Innerhalb der essentiellen Aminosäuren sind Arginin und Threonin im Honigtau aller vier *Cinarinen* am höchsten konzentriert.

Im zwischenartlichen Vergleich zeigt Glutamin im Honigtau von *C. costata* eine signifikant höhere Konzentration als *C. pruinosa* und Glutamat ist im Honigtau von *C. piceicola* höher konzentriert als bei *C. pruinosa*. Asparagin ist im Honigtau von *C. pilicornis* am signifikant höchsten konzentiert, bei *C. costata* am signifikant geringsten. Bei *C. piceicola* und *C. pruinosa* gibt es bezüglich der Asparaginkonzentration keinen Unterschied. Die Serinkonzentration ist im Honigtau von *C. piceicola* signifikant höher als bei *C. pilicornis* und die Glycinkonzentration ist im Honigtau von *C. costata* mit Abstand am höchsten. Die beiden essentiellen Aminosäuren Arginin und Threonin weisen im Honigtau von *C. costata* die signifikant höchsten Konzentrationen auf. Die essentielle Aminosäure Valin/Tryptophan ist im Honigtau von *C. piceicola* signifikant höher konzentriert als im Honigtau der beiden nicht myrmecophilen Arten *C. pilicornis* und *C. costata.* Die essentielle Aminosäure Isoleucin ist im Honigtau von *C. pilicornis* signifikant höher konzentriert als im Honigtau der beiden myrmecophilen Arten *C. piceicola* und *C. pruinosa* und das essentielle Leucin ist auch im Honigtau von *C. pilicornis* am signifikant höchsten konzentriert. Die essentielle Aminosäure Histidin zeigt im Honigtau von *C. piceicola* die signifikant höchste Konzentration.

Die prozentualen Anteile der einzelnen Aminosäuren weichen von den Aminosäurenkonzentrationen im Artenvergleich zum Teil etwas ab. Der Anteil von Arginin an der Gesamtaminosäurenkonzentration ist im Honigtau von *C. costata* signifikant höher als bei *C. piceicola* und *C. pilicornis*. Der Glutaminanteil ist bei *C. piceicola* höher als bei *C. pruinosa* und *C. pilicornis* und der Glutamatanteil ist bei *C. piceicola* höher als bei *C. costata*. Der Threoninanteil ist bei *C. costata* am signifikant höchsten und bei *C. pilicornis* am signifikant geringsten. Alanin hat im Honigtau von *C. pruinosa* den relativ höchsten Anteil an der Gesamtaminosäurenkonzentration. Die beiden essentiellen Aminosäuren Lysin und Histidin sind im Honigtau der beiden nicht myrmecophilen Arten *C. pilicornis* und *C. costata* jeweils signifikant geringer als bei den beiden myrmecophilen Arten *C. piceicola* und *C. pruinosa*. Die Anteile von Cystein und Isoleucin unterscheiden sich bei den vier *Cinara*-Arten nicht signifikant voneinander.

Wenn man den Zusammenhang der beiden am höchsten konzentrierten Aminosäuren Glutamin und Glutamat mit den Konzentrationen aller essentieller Aminosäuren untersucht, ergeben sich für die hier untersuchten vier *Cinara*-Arten deutliche Unterschiede. Die nachfolgenden Abb. 69 (a – d) zeigen die Korrelationen zwischen der Konzentrationssumme aller essentieller Aminosäuren und der Konzentrationssumme von Glutamin und Glutamat für die V2-Morphe der vier *Cinara*-Arten. Die Verteilungen der Messpunkte verdeutlichen, dass es innerhalb der

V2-Morphe nur bei *C. piceicola* und *C. pilicornis* signifikant positive Korrelationen gibt. Bei *C. pruinosa* und *C. costata* konnten keine signifikanten Korrelationen zwischen der Summe der essentiellen Aminosäuren und der Summe von Glutamin und Glutamat festgestellt werden. Die im Anhang dargestellten Korrelationstabellen (A-Tab.7), welche den Zusammenhang der Glutamin- sowie der Glutamatkonzentration mit den Konzentrationen der übrigen Aminosäuren im einzelnen für die V2-Morphe der vier *Cinara*-Arten zeigen, machen die genauen Hintergründe dafür ersichtlicher. Das innerhalb der essentiellen Aminosäuren mit Abstand am stärksten konzentrierte Threonin und das an 2. Stelle rangierende Arginin korrelieren im Honigtau von *C. pruinosa* und *C. costata* überhaupt nicht mit den jeweiligen Glutamin- und Glutamatkonzentrationen. Bei der V2-Morphe von *C. piceicola* sind die Korrelationen der essentiellen Aminosäuren Histidin, Phenylalanin, Valin/Tryptophan, Leucin und Threonin im einzelnen zwar nicht hoch ($r_S < 0,5$), doch ist die Summe der signifikant korrelierenden, essentiellen Aminosäuren verglichen mit *C. pilicornis* höher. Bei *C. pilicornis* sind die positiven Korrelationen zwar deutlich höher, doch insgesamt konnten nur zwischen Glutamin und den essentiellen Aminosäuren Leucin, Threonin und Valin/Tryptophan signifikante Korrelationen festgestellt werden; bei den Korrelationen mit Glutamat kam neben den genannten essentiellen Aminosäuren auch noch Arginin hinzu. Bei der V2-Morphe von *C. pruinosa* korrelierten Valin/Tryptophan als einzige essentielle Aminosäuren mit der Glutaminkonzentration und bei *C. costata* wurden bei Isoleucin und Leucin jeweils positive und bei Valin/ Tryptophan eine signifikant negative Korrelation mit der Glutaminkonzentration festgestellt. Ferner gab es weder bei *C. pruinosa* noch bei *C. costata* signifikante Korrelationen zwischen essentiellen Aminosäuren und der Glutamatkonzentration.

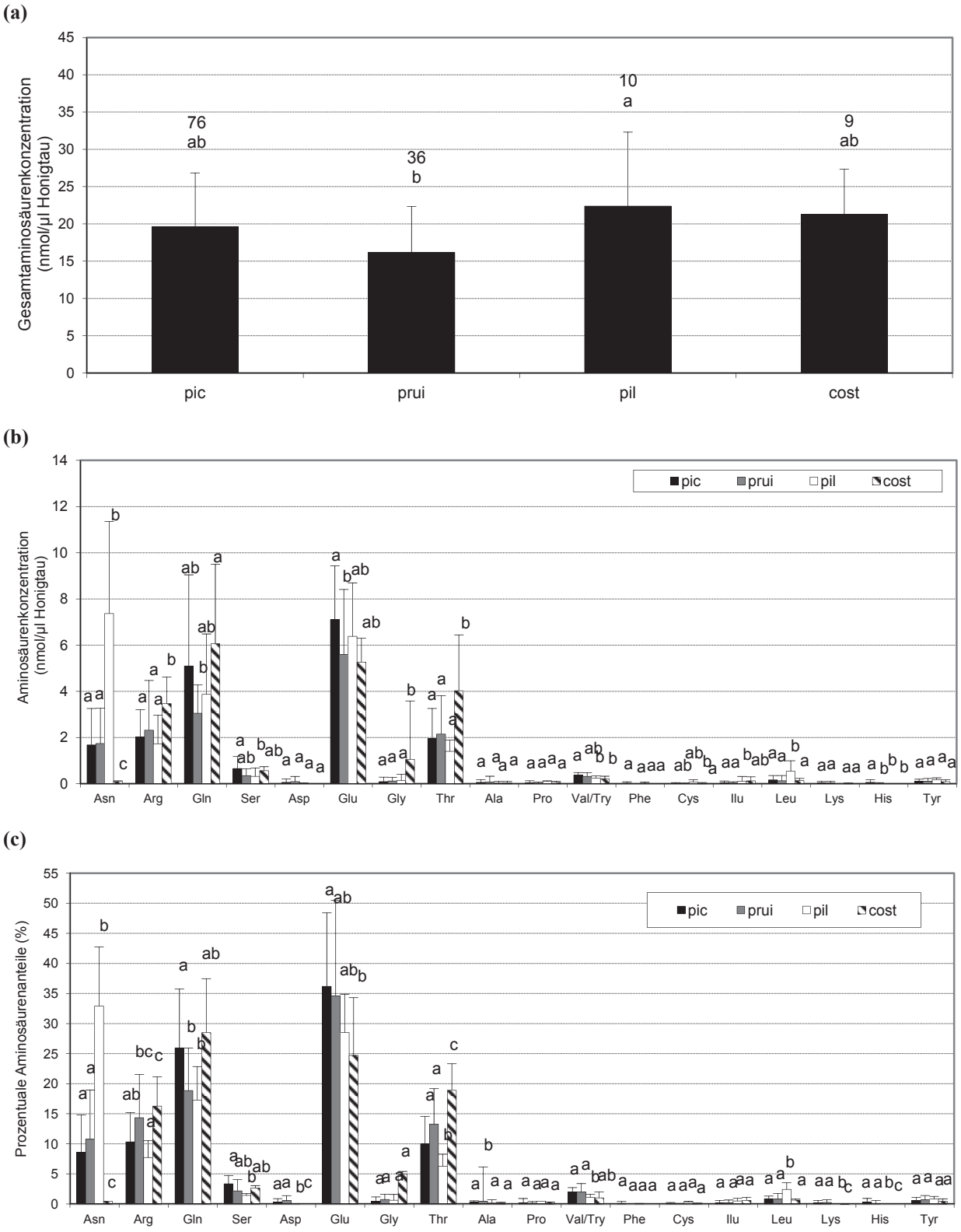
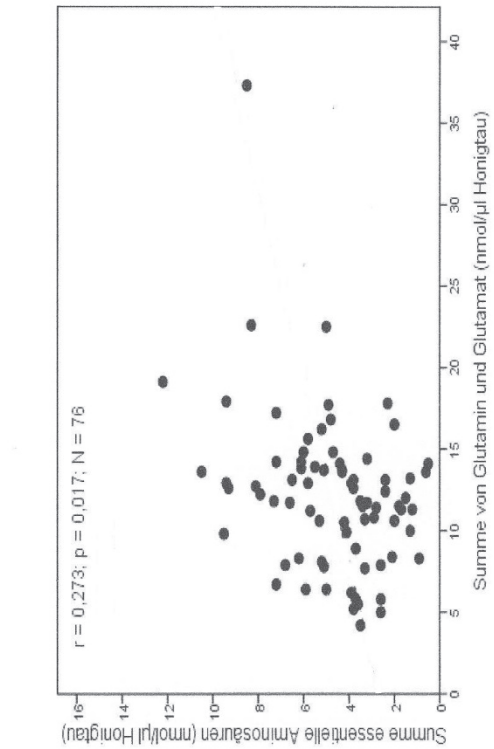
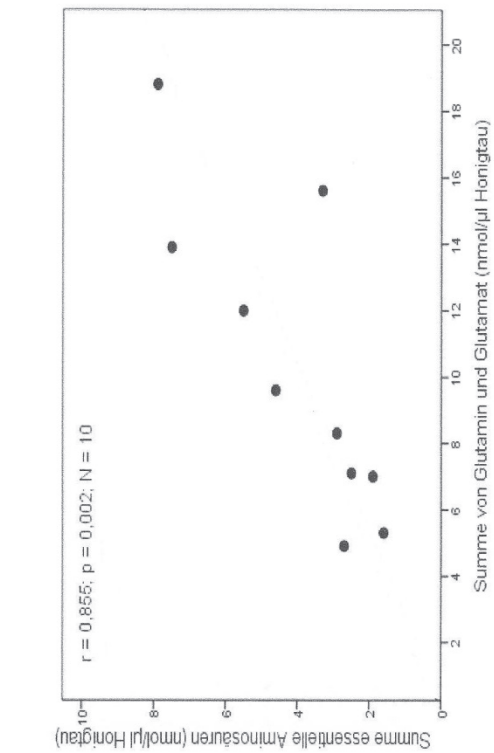


Abb. 68 (a – c): Gesamtaminosäurenkonzentrationen **(a)**, Einzelaminosäurenkonzentrationen **(b)** und prozentuale Anteile der einzelnen Aminosäuren **(c)** des Honigtaus der V2-Morphe von *C. piceicola*, *C. pruinosa, C. pilicornis* und *C. costata*. $N_{pic} = 14$, $N_{prui} = 12$, $N_{pil} = 17$. Die Buchstaben über den Säulen geben die Signifi-kanzen an. Werte mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant bei $p<0,05$ (Kruskal-Wallis- Test, DUNN) (Mittelwert ± Stab). Asn = Asparagin, Arg = Arginin, Gln = Glutamin, Ser = Serin, Asp = Aspartat, Glu = Glutamat, Gly = Glycin, Thr = Threonin, Ala = Alanin, Pro = Prolin, Val/Try = Valin/Tryptophan, Phe = Phenylalanin, Cys = Cystein, Ilu = Isoleucin, Leu = Leucin, Lys = Lysin, His = Histidin, Tyr = Tyrosin.





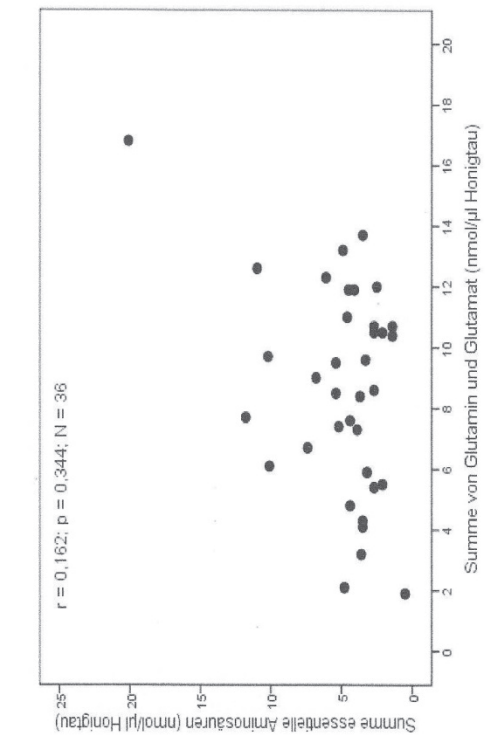


Abb. 69 (a – b): Spearman-Korrelation zwischen der Konzentrationssumme der essentiellen Aminosäuren und der Konzentrationssumme von Glutamin und Glutamat bezüglich der V2-Morphe von **(a)** *C. piceicola* und **(b)** *C. pruinosa*

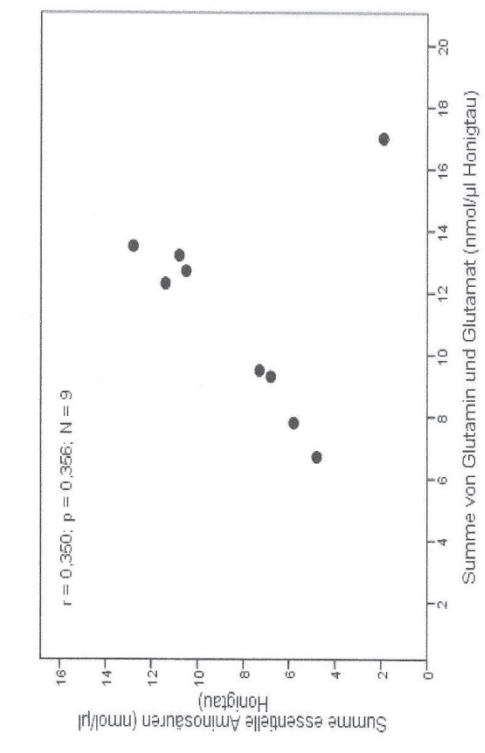


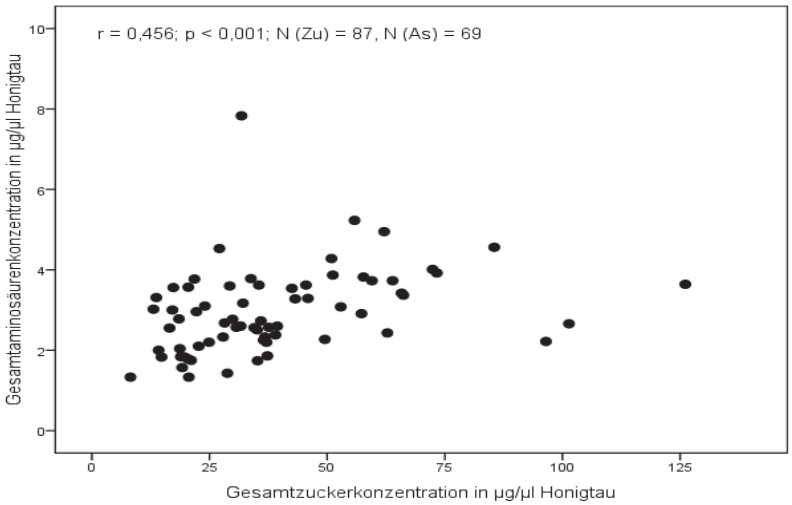
Abb. 69 (c – d): Spearman-Korrelation zwischen der Konzentrationssumme der essentiellen Aminosäuren und der Konzentrationssumme von Glutamin und Glutamat bezüglich der V2-Morphe von **(c)** *C. pilicornis* und **(d)** *C. costata*

4.2.1.2.3. Korrelation zwischen der Gesamtzucker- und Gesamtaminosäuren-konzentration

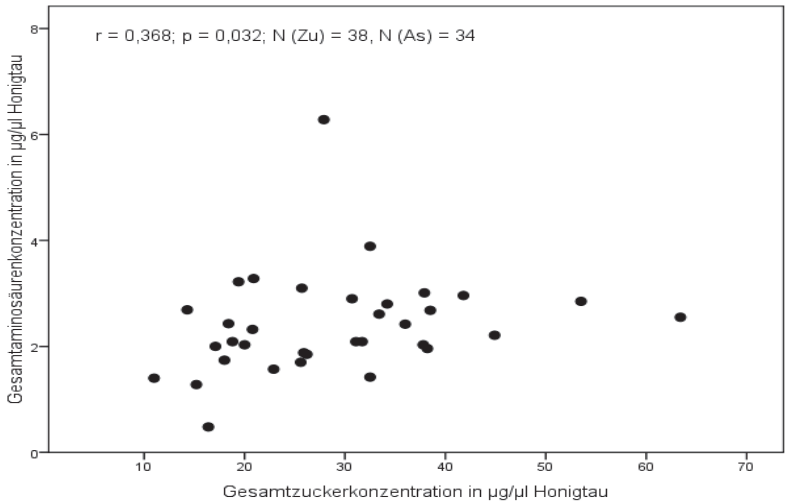
Ebenso wie bei den drei in der 3. Maidekade untersuchten *Cinara*-Arten bestehen auch bei den vier *Cinara*-Arten aus der 2. Junidekade signifikant positive Korrelationen zwischen den im Honigtau ausgeschiedenen Zuckern und Aminosäuren. Die nachfolgenden Streudiagramme (Abb. 70 a – c) zeigen die Ergebnisse aus den Spearman-Korrelationen der Gesamtzucker- und Gesamtaminosäurenkonzentrationen des Honigtaus der V2-Morphe von *C. piceicola*, *C. pruinosa*, *C. pilicornis* und *C. costata*. *C. piceicola* zeigt auch als V2-Morphe einen hochsignifikanten Zusammenhang zwischen den ausgeschiedenen Zucker- und Aminosäuremengen.

Generell werden also bei steigenden Zuckerkonzentrationen auch erhöhte Aminosäuremengen ausgeschieden. Das Verhältnis der Zucker- und Aminosäurenkonzentrationen des Honigtaus der V2-Morphe von *C. piceicola* und *C. pruinosa* ist stärker zugunsten der Aminosäuren verschoben. Im Honigtau der nicht myrmecophilen *C. costata* ist das Zucker-Aminosäuren-Verhältnis am geringsten. Die mittleren Gesamtzucker- und Gesamtaminosäurenkonzentrationen des in der 2. Junidekade gewonnenen Honigtaus zeigen bei den einzelnen *Cinara*-Arten folgende Verhältnisse: *C. piceicola* = 13 : 1; *C. pruinosa* = 12 : 1; *C. pilicornis* = 11 : 1; *C. costata* = 7 : 1.

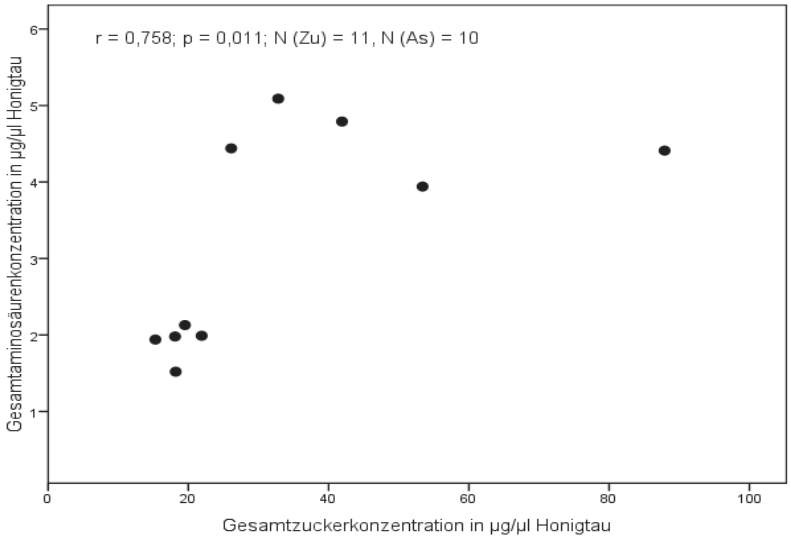
(a)



(b)



(c)



(d)

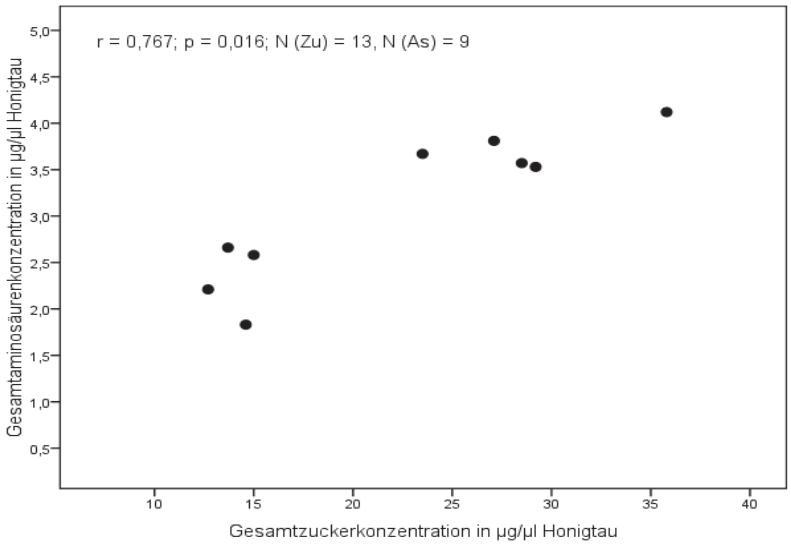


Abb. 70 (a – d): Spearman-Korrelation zwischen der Gesamtzucker- und Gesamtaminosäurenkonzentration des Honigtaus der V2-Morphe von **(a)** *C. piceicola*, **(b)** *C. pruinosa*,**(c)** *C. pilicornis* und **(d)** *C. costata*.

4.2.1.3. Zucker und Aminosäuren des Honigtaus der V1-Morphe von *C. piceicola* und *C. pruinosa* im Vergleich zu *Physokermes piceae*

4.2.1.3.1. Lösliche Kohlenhydrate

Eine wichtige Honigtauquelle in Wäldern ist die Fichtenquirlschildlaus *Physokermes piceae*. Die Analyse ihres Honigtaus wurde vergleichend in Untersuchungen einbezogen. In den Abb. 71 (a – c) sind die Konzentrationen der löslichen Kohlenhydrate sowie ihre prozentualen Anteile im Honigtau der V1-Morphe von *C. piceicola* und *C. pruinosa* sowie von *P. piceae* dargestellt.

Der zum gleichen Sammlungszeitpunkt ausgeschiedene Honigtau der beiden *Cinara*-Arten und der taxonomisch zu den Lecanien zählenden *Physokermes piceae* unterscheidet sich deutlich hinsichtlich der qualitativen und quantitativen Zuckerzusammensetzung.

C. pruinosa scheidet den im Mittel absolut zuckerreichsten Honigtau aus. Der Zuckergehalt ist auch signifikant höher als der des Honigtaus von *P. piceae*. Der Honigtau dieser Fichtenlecanie enthält die beiden Monosaccharide Fructose und Glucose, Saccharose und die beiden Trisaccharide Erlose und Melezitose. Im Honigtau der beiden *Cinarinen* konnten hingegen weder Glucose noch Erlose nachgewiesen werden, dafür war aber Trehalose vorhanden. Neben diesen qualitativen Unterschieden in der Zuckerzusammensetzung weichen bei den drei Phloemsaugern auch die Mengenverhältnisse der einzelnen Zucker stärker voneinander ab. *C. piceicola* scheidet die verhältnismäßig größte Melezitosemenge aus, gefolgt von Trehalose und Saccharose. *C. pruinosa* gibt im Mittel mehr Trehalose in den Honigtau ab als Melezitose und *Physokermes piceae* scheidet neben Melezitose auch sehr viel Glucose aus. Der Honigtau der Fichtenlecanie enthielt die signifikant geringste Melezitose- und die signifikant höchste Fructosekonzentration. Der prozentuale Anteil von Melezitose an der Gesamtzuckerkonzentration des Honigtaus von *Physokermes piceae* unterschied sich jedoch nicht von dem des Honigtaus von *C. pruinosa*. *Physokermes piceae* zeigt insgesamt die Tendenz, Saccharose stärker in die Monosaccharide Fructose und Glucose aufzuspalten, jedoch diese dann deutlich weniger in Di- u. Trisaccharide umzusetzen als die beiden *Cinarinen*. Genau gegensätzlich verhält es sich bei *C. piceicola*, welche Melezitose mit dem deutlich höchsten Anteil von 65,1 ± 6,5 % in den Honigtau ausscheidet.

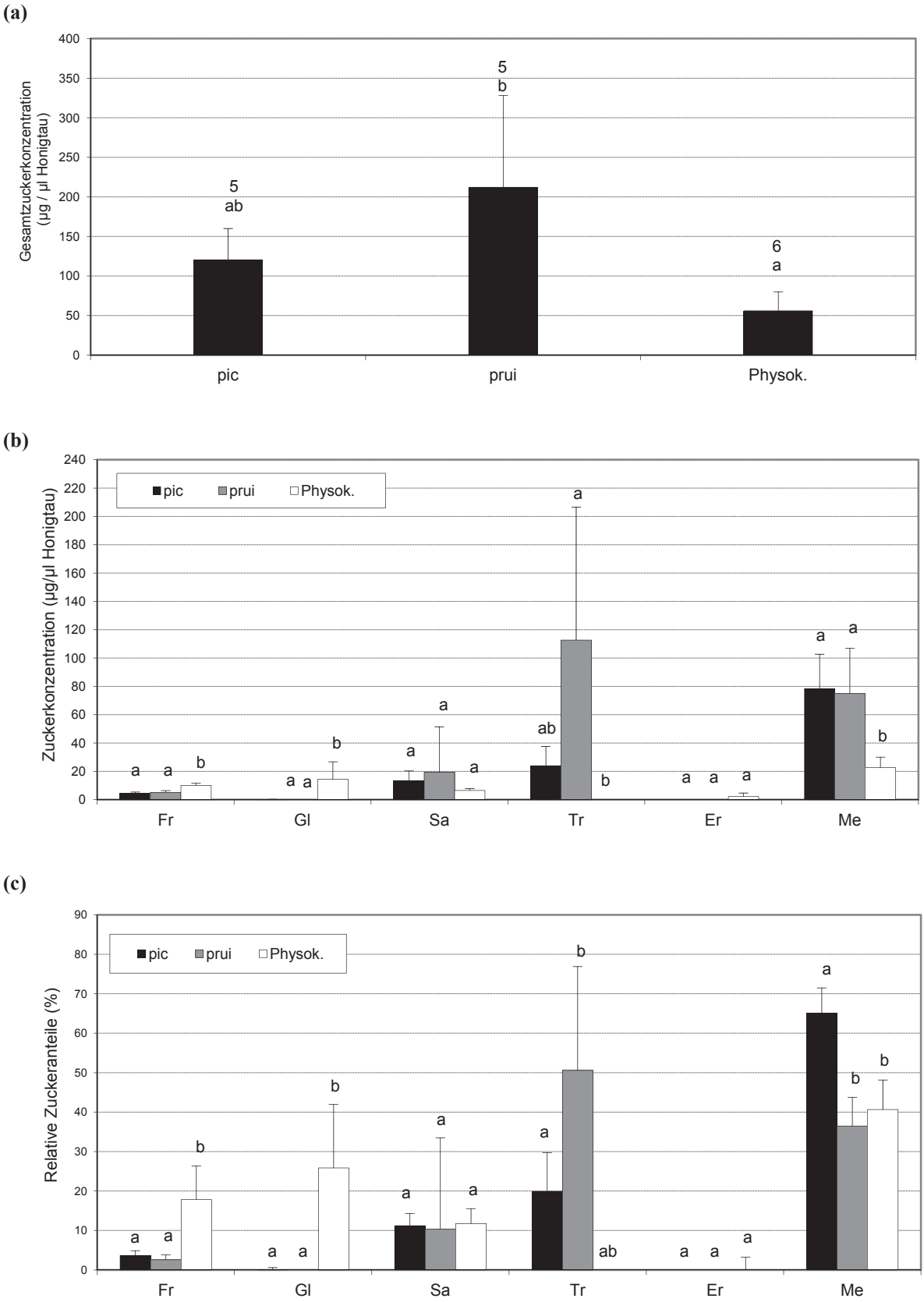


Abb. 71 (a – c): Gesamtzuckerkonzentrationen **(a)**, Einzelzuckerkonzentrationen **(b)** und prozentuale Anteile der einzelnen Zucker **(c)** des Honigtaus der V1-Morphe von *C. piceicola*, *C. pruinosa* und *Physokermes piceae*. $N_{pic} = 5$, $N_{prui} = 5$, $N_{Physok.} = 6$; Die Buchstaben über den Säulen geben die Signifikanzen an. Werte mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant bei $p<0,05$ (Kruskal-Wallis- Test, DUNN) (Mittelwert ± Stab). Xy = Xylose, Fr = Fructose, Gl = Glucose, Sa = Saccharose, Tu = Turanose, Ma = Maltose, Tr = Trehalose, Er = Erlose, Me = Melezitose, Ra = Raffinose.

4.2.1.3.2. Aminosäuren

Die Abb. 72 (a – c) zeigen die Aminosäurenkonzentrationen sowie ihre prozentualen Anteile im Honigtau der V1-Morphe von *C. piceicola* und *C. pruinosa* im Vergleich zur Fichtenlecanie *P. piceae*.

Während sich die qualitative und quantitative Zuckerzusammensetzung des Honigtaus der beiden *Cinara*-Arten von *Physokermes piceae* deutlich unterscheiden, sind die Aminosäurespektren der unterschiedlichen Phloemsauger sowohl qualitativ wie quantitativ sehr ähnlich. Der Aminosäurengesamtgehalt des Honigtaus unterscheidet sich bei den drei Phloemsaugern nicht signifikant. *C. pruinosa* scheidet jedoch die absolut höchsten Aminosäuremengen in den Honigtau aus. Der Honigtau von *C. pruinosa* und *Physokermes piceae* setzt sich jeweils aus insgesamt 17 Aminosäuren zusammen. Bei *C. piceicola* konnten nur 15 Aminosäuren im Honigtau nachgewiesen werden; die essentiellen Aminosäuren Lysin und Histidin lagen unter der Nachweisgrenze. Im Honigtau aller drei Phloemsauger wurde kein Cystein gefunden. Im Honigtau aller drei Arten ist die nicht essentielle Aminosäure Glutamin am stärksten konzentriert. Besonders hoch sind die Glutaminkonzentrationen im Honigtau von *C. pruinosa* und der Fichtenlecanie. Ferner scheiden alle drei Phloemsauger Glutamat und die essentielle Aminosäure Threonin jeweils in ähnlich hohen Konzentrationen aus.

Signifikante Unterschiede in den Konzentrationen der einzelnen Aminosäuren gibt es nur bei der essentiellen Aminosäure Arginin, welche im Honigtau von *C. piceicola* am höchsten konzentriert ist, und bei den essentiellen Aminosäuren Leucin und Histidin sowie der nicht essentiellen Aminosäure Tyrosin, die im Honigtau von *C. pruinosa* am höchsten konzentriert sind.

Beim artspezifischen Vergleich der prozentualen Aminosäurenanteile fällt auf, dass Asparagin und die essentielle Aminosäure Arginin im Honigtau von *C. piceicola* die signifikant höchsten Anteile aufweisen. Die essentiellen Aminosäuren Leucin und Histidin zeigen im Honigtau von *C. pruinosa* die höchsten Anteile und der Prolinanteil ist im Honigtau der Fichtenlecanie am höchsten.

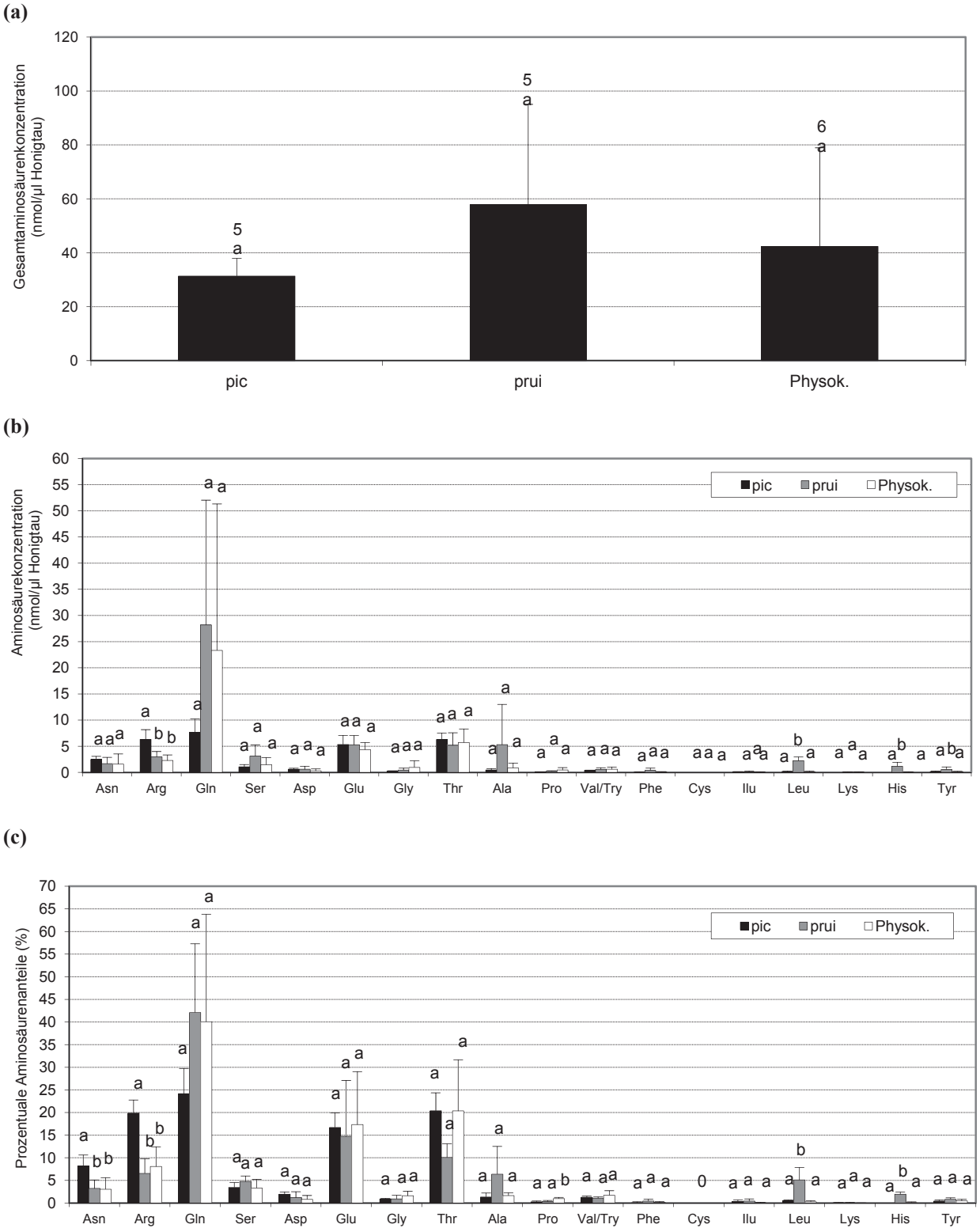


Abb. 72 (a – c): Gesamtaminosäurenkonzentrationen **(a)**, Einzelaminosäurenkonzentrationen **(b)** und prozentuale Anteile der einzelnen Aminosäuren **(c)** des Honigtaus der V1-Morphe von *C. piceicola*, *C. pruinosa* und *Physokermes piceae*. $N_{pic} = 5$, $N_{prui} = 5$, $N_{Physok.} = 6$; Die Buchstaben über den Säulen geben die Signifikanzen an. Werte mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant bei $p<0,05$ (Kruskal-Wallis-Test, DUNN) (Mittelwert ± Stab). Asn = Asparagin, Arg = Arginin, Gln = Glutamin, Ser = Serin, Asp = Aspartat, Glu = Glutamat, Gly = Glycin, Thr = Threonin, Ala = Alanin, Pro = Prolin, Val/Try = Valin/Tryptophan, Phe = Phenylalanin, Cys = Cystein, Ilu = Isoleucin, Leu = Leucin, Lys = Lysin, His = Histidin, Tyr = Tyrosin.

4.2.2. Einfluss der Tageszeit und der Kolonie auf die Qualität des Honigtaus

Im weiteren wird der Frage nachgegangen, ob bzw. wie sich die Qualität des Honigtaus innerhalb einer *Cinara*-Art bezüglich verschiedener Tageszeiten und Kolonien verändert. Die untersuchten Lachnidengenerationen sind die V1-Morphen von *C. piceicola*, *C. pruinosa* und *C. pilicornis*.

In Tab. 21 werden die einzelnen Kolonien der drei *Cinara*-Arten durch die Zugehörigkeit zu einem bestimmten Wirtsbaum und über den genauen Saugort (Abb. 26, S. 24) näher beschrieben. Bei *C. piceicola* wurden drei von insgesamt vier Kolonien und bei *C. pruinosa* alle drei Kolonien an jeweils folgenden vier Tageszeiten beprobt: morgens zwischen 06:00 – 09:00, mittags zwischen 12:00 – 15:00, nachmittags zwischen 16:00 – 18:00 und abends zwischen 19:00 – 21:00. Die Honigtauproben der Kolonie 4 von *C. piceicola* stammt von den Mittags- und Abendstunden. Bei *C. pilicornis* wurden drei von insgesamt sechs Kolonien an jeweils drei Tageszeiten beprobt, eine Kolonie an allen vier Tageszeiten und zwei Kolonien in den Mittags- und Abendstunden.

Im Rahmen des Vergleiches verschiedener Tageszeiten und Kolonien ist die Qualität des Honigtaus durch folgende Parameter definiert: Gesamtzucker- und Gesamtaminosäurenkonzentrationen, Konzentrationen der sechs konstant vorkommenden Hauptzucker Fructose, Glucose, Saccharose, Trehalose, Erlose sowie Melezitose, Konzentrationen der zwei am stärksten vorkommenden, nicht essentiellen Aminosäuren Glutamin und Glutamat und die Summe der Konzentrationen aller essentiellen Aminosäuren.

Tab. 21: Angaben zu den Kolonien der V1-Morphe von *C. piceicola*, *C. pruinosa* und *C. pilicornis*

Kolonie	***C. piceicola***			***C. pruinosa***			***C. pilicornis***		
	Baum	Saugort	Anzahl der Tageszeiten	Baum	Saugort	Anzahl der Tageszeiten	Baum	Saugort	Anzahl der Tageszeiten
1	N1B8	S3, S4 des 3. und 4. Wirtels	4	N1B8	S4 des 3. – 5. Wirtels	4	N1B8	T und S2 des 3. und 4. Wirtels	4
2	N1B8		4	N1B8		4	N1B8		3
3	N1B10		4	N1B10		4	N1B8		3
4	N1B11		2	–	–	–	N1B8		2
5	–	–	–	–	–	–	N1B10		3
6	–	–	–	–	–	–	N1B11		2

4.2.2.1. Variabilität der Zuckerkonzentrationen des Honigtaus von *C. piceicola, C. pruinosa* und *C. pilicornis* in Abhängigkeit der Tageszeit und Kolonie

Tageszeitliche Schwankungen in den Gehalten der sechs Hauptzucker werden bei allen drei *Cinara*-Arten gefunden. Die oftmals deutlich höheren F-Werte für den Faktor Kolonie deuten allerdings darauf hin, dass die Zuckerkonzentrationen zwischen den einzelnen Kolonien einer *Cinara*-Art zumeist stärker variieren als im tageszeitlichen Verlauf (Tab. 24 – 26; A-Tab. 11 – 16). Die Abbildungen 73 – 75 (a, b) und zugehörigen Signifikanztabellen 22 – 24 zeigen die Gesamtzuckerkonzentrationen von *C. piceicola*, *C. pruinosa* und *C. pilicornis* in Abhängigkeit von Tageszeit und Kolonie. Die in Abhängigkeit von Tageszeit und Kolonie schwankenden Konzentrationen von Fructose, Glucose, Saccharose, Trehalose, Erlose und Melezitose sind für die drei Cinarinen tabellarisch im Anhang dargestellt (A-Tab. 8 - 10). Der Einfluss der Tageszeit auf die Zuckerkonzentrationen ist bei *C. pilicornis* am geringsten. Die Gesamtzuckerkonzentration ändert sich bei *C. pilicornis* im Tagesverlauf nicht signifikant (Abb. 75 a). Mittags und nachmittags scheidet *C. pilicornis* jedoch signifikant mehr Fructose und Erlose aus als morgens und bei Erlose auch abends (A-Tab. 10 a, 11 c, 15 c). Die Melezitosekonzentration ist bei *C. pilicornis* jedoch morgens absolut am höchsten und signifikant höher als

nachmittags und abends (A-Tab. 10 a, 16 c). Die Saccharose- und Trehalosekonzentrationen ändern sich bei *C. pilicornis* während des Tagesverlaufes nicht signifikant (A-Tab. 10 a, 13 c, 14 c). Die Glucosekonzentrationen variieren bei keiner der drei *Cinara*-Arten in Abhängigkeit der Tageszeit (A-Tab. 8 a, 9 a, 10 a).

Der Honigtau von *C. piceicola* hat morgens den absolut höchsten Zuckergehalt, welcher auch signifikant höher ist als nachmittags (Abb. 73 a). *C. pruinosa* scheidet hingegen nachmittags einen signifikant zuckerreicheren Honigtau aus als mittags und abends (Abb. 74 a). Letzteres kommt dadurch zustande, dass *C. pruinosa* die beiden Trisaccharide Erlose und Melezitose zu dieser Tageszeit am stärksten ausscheidet. Bei *C. pruinosa* erreichen die Konzentrationen der beiden Trisaccharide in den Mittagsstunden ihren Tiefststand (A-Tab. 9 a, A-Tab. 15 b, 16 b). Die Saccharose- und Trehalosekonzentrationen ändern sich bei *C. pruinosa* genauso wie bei *C. pilicornis* nicht signifikant während des Tagesverlaufes (A-Tab. 9 a, 13 b, 14 b). Anders als bei *C. pruinosa* und *C. pilicornis* bleibt der Melezitosespiegel im Honigtau von *C. piceicola* während des Tagesverlaufes konstant (A-Tab. 8 a, 16 a), doch werden dafür die beiden Disaccharide Saccharose und Trehalose in den Morgen- und Mittagsstunden am stärksten ausgeschieden (A-Tab. 8 a, 13 a, 14 a). In den Mittagsstunden gibt *C. piceicola* auch eine signifikant höhere Erlosemenge ab als nachmittags und abends (A-Tab. 8 a, 15 a). Gemeinsam mit *C. pruinosa* scheidet *C. piceicola* morgens die signifikant höchste Fructosemenge aus (A-Tab. 8 a, 11 a).

Innerhalb der vier Kolonien von *C. piceicola* gibt es signifikante Unterschiede in den Konzentrationen einzelner Zucker. Die auf N1B11 saugende Kolonie 4 scheidet einen signifikant zuckerreicheren Honigtau aus als die auf N1B8 saugende Kolonie 1 und die auf N1B10 saugende Kolonie 3 (Abb. 73 b). Kolonie 1 scheidet die geringste Zuckermenge aus. Letzteres ist eine Folge der signifikant geringeren Trehalose- und Melezitosekonzentrationen im Honigtau dieser Kolonie (A-Tab. 8 b, 14 a, 16 a). Glucose und Erlose werden am stärksten von Kolonie 4 ausgeschieden und Saccharose war im Honigtau der Kolonie 2 stärker konzentriert als bei der Kolonie 1 (A-Tab. 8 b, 12 a, 13 a,15 a). Alle vier *piceicola*-Kolonien scheiden gleich hohe Fructosemengen aus.

Auch bei *C. pruinosa* gibt es bezüglich der Fructosekonzentrationen des Honigtaus der drei Kolonien keine signifikanten Unterschiede (A-Tab. 9 b, 11 b). Die auf N1B8 saugende Kolonie 1 von *C. pruinosa* produziert den zuckerärmsten Honigtau (Abb. 78 b), was auf die signifikant geringsten Erlose- und Melezitosekonzentrationen zurückzuführen ist (A-Tab. 9 b, 15 b, 16 b). Die Glucosekonzentration ist allerdings im Honigtau von Kolonie 1 am höchsten. Die ebenso auf N1B8 saugende Kolonie 2 scheidet die mit Abstand höchste Saccharosemenge aus und eine signifikant höhere Trehalosemenge als die auf N1B10 saugende Kolonie 3 (A-Tab. 9 b, 12 b, 14 b).

Die Zuckerkonzentrationen des Honigtaus der insgesamt sechs Kolonien von *C. pilicornis* unterscheiden sich vor allem dadurch, dass die auf N1B11 saugende Kolonie 6 den zuckerreichsten Honigtau produziert (Abb. 75 b). Letzteres liegt daran, dass die Trehalose- und Melezitosekonzentrationen im Honigtau dieser Kolonie am absolut höchsten sind und diejenigen des Honigtaus von Kolonie 2, 4 und 5 auch signifikant übersteigen (A-Tab. 10 b). Die Erlosekonzentrationen varrieren bei den sechs *pilicornis*-Kolonien ziemlich stark (A-Tab. 10 b, 15 c). Kolonie 4 scheidet Erlose unter der Nachweisgrenze aus, Kolonie 1 und 3 produzieren eine sehr geringe Erlosemenge und Kolonie 2 scheidet eine signifikant höhere Erlosemenge aus als die Kolonien 1, 3, 4 und 5. Im Gegensatz zu den beiden anderen *Cinara*-Arten variiert bei *C. pilicornis* auch die Fructosekonzentration der einzelnen Kolonien (A-Tab. 10 b, 11 c). Kolonie 2 und 4 scheiden eine signifikant höhere Fructosemenge aus als Kolonie 1, 5 und 6. Die Konzentrationen von Glucose und Saccharose unterschieden sich bei den einzelnen *pilicornis*-Kolonien hingegen nur geringfügig. Kolonie 6 bildet einen glucosereicheren Honigtau als Kolonie 2 und Kolonie 1 einen saccharoseärmeren Honigtau als die Kolonien 2, 3, 4 und 6 (A-Tab. 10b, 12 c, 13 c).

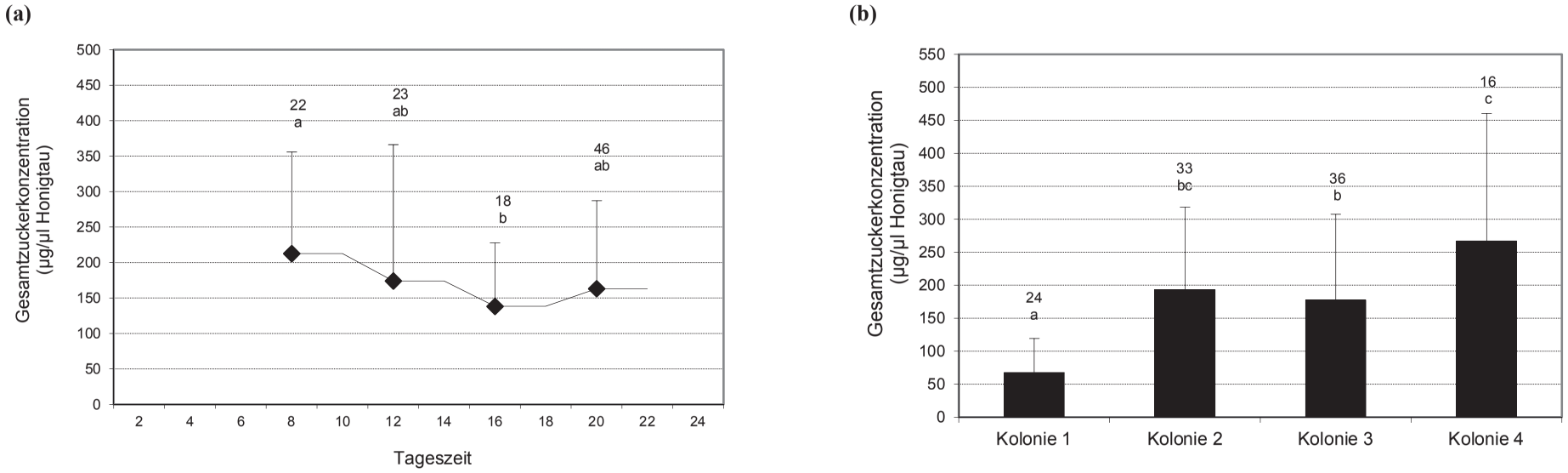


Abb. 73 (a – b): Einfluss der *Tageszeit* **(a)** und der *Kolonie* **(b)** auf die Gesamtzuckerkonzentration des Honigtaus von *C. piceicola.* Die Zahlen über den Säulen geben die Anzahl (N) der für die Berechnungen verwendeten Kolonien an und die Buchstaben die Signifikanzen. Werte mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant bei $p<0,05$ (ANOVA, Bonferroni) (Mittelwert ± Stab).

Tab. 22: Einfluss von Kolonie und Tageszeit auf die Gesamtzuckerkonzentration des Honigtaus von *C. piceicola.* Statistische Ergebnisse auf der Basis *z-transformierter* Daten.

Quelle der	**Quadratsummen**	**DF**	**Mittleres Quadrat**	**F**	**p**
Korrig.Modell	50,8	13	3,9	6,5	0,000
Konst.Term	0,8	1	0,8	1,3	0,257
Kolonie	31,2	3	10,4	17,3	0,000
Tageszeit	6,5	3	2,2	3,6	0,017
Kolonie x Tageszeit	23,7	7	3,4	5,6	0,000
Fehler	57,3	95	0,6		
Gesamt	108,0	109			
Korr.Gesamtvariation	108,0	108			

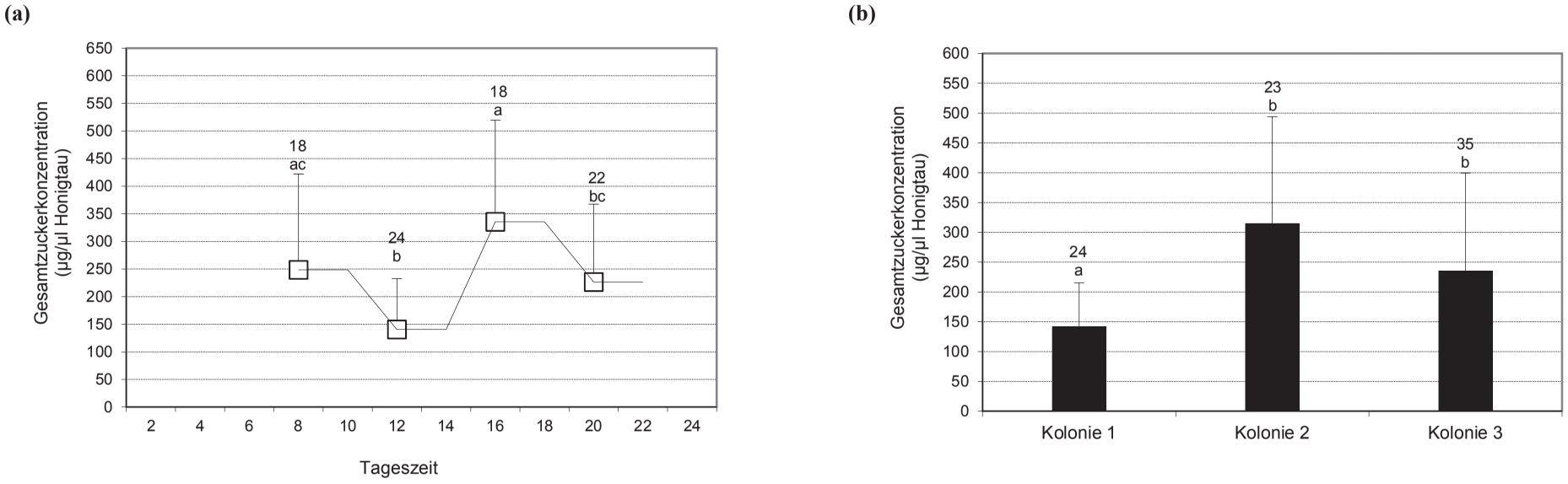


Abb. 74 (a – b): Einfluss der *Tageszeit* **(a)** und der *Kolonie* **(b)** auf die Gesamtzuckerkonzentration des Honigtaus von *C. pruinosa*. Die Zahlen über den Säulen geben die Anzahl (N) der für die Berechnungen verwendeten Kolonien an und die Buchstaben die Signifikanzen. Werte mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant bei $p<0,05$ (ANOVA, Bonferroni) (Mittelwert ± Stab).

Tab. 23: Einfluss von Kolonie und Tageszeit auf die Gesamtzuckerkonzentration des Honigtaus von *C. pruinosa*. Statistische Ergebnisse auf der Basis *z-transformierter* Daten.

Quelle der	**Quadratsummen**	**DF**	**Mittleres Quadrat**	**F**	**p**
Korrig.Modell	41,5	11	3,8	6,7	0,000
Konst.Term	0,2	1	0,2	0,3	0,59
Kolonie	13,9	2	6,9	12,3	0,000
Tageszeit	15,0	3	5,0	8,9	0,000
Kolonie x Tageszeit	12,8	6	2,1	3,8	0,003
Fehler	39,5	70	0,6		
Gesamt	81,0	82			
Korr.Gesamtvariation	81,0	81			

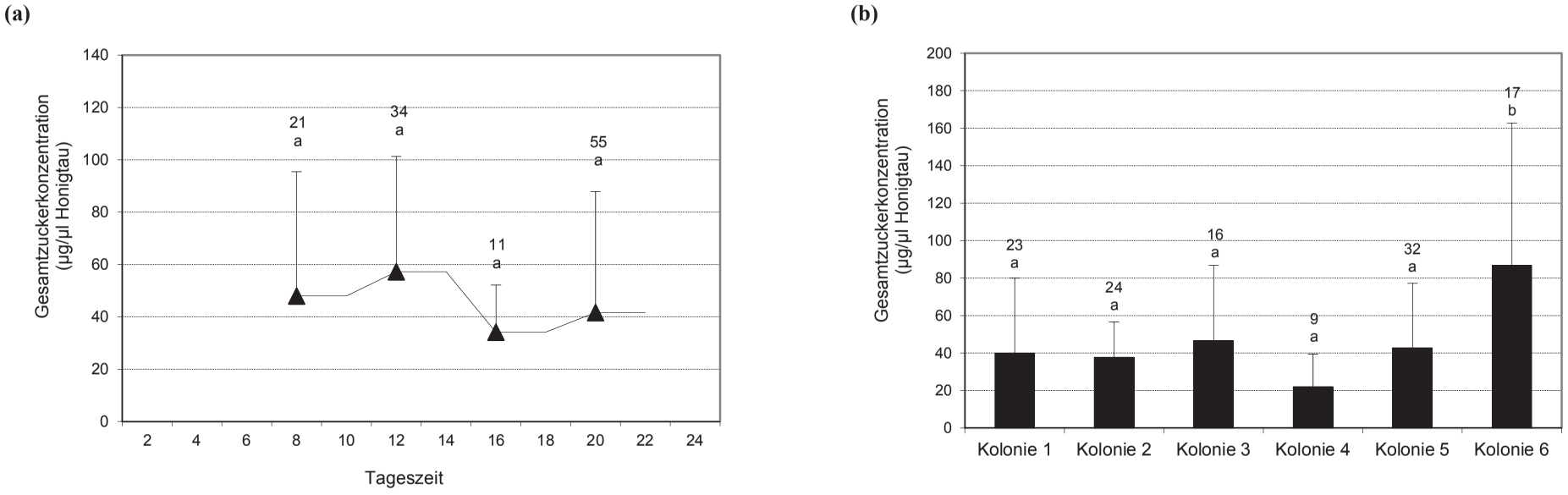


Abb. 75 (a – b): Einfluss der *Tageszeit* **(a)** und der *Kolonie* **(b)** auf die Gesamtzuckerkonzentration des Honigtaus von *C. pilicornis*. Die Zahlen über den Säulen geben die Anzahl (N) der für die Berechnungen verwendeten Kolonien an und die Buchstaben die Signifikanzen. Werte mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant bei $p<0,05$ (ANOVA, Bonferroni) (Mittelwert ± Stab).

Tab. 24: Einfluss von Kolonie und Tageszeit auf die Gesamtzuckerkonzentration des Honigtaus von *C. pilicornis.* Statistische Ergebnisse auf der Basis *z-transformierter* Daten.

Quelle der	Quadratsummen	DF	Mittleres Quadrat	F	p
Korrig.Modell	42,9	16	2,7	3,6	0,000
Konst.Term	0,003	1	0,003	0,004	0,949
Kolonie	21,0	5	4,2	5,7	0,000
Tageszeit	2,8	3	0,9	1,3	0,293
Kolonie x Tageszeit	20,8	8	2,6	3,5	0,001
Fehler	77,1	104	0,7		
Gesamt	120,0	121			
Korr.Gesamtvariation	120,0	120			

4.2.2.2. Variabilität der Aminosäurenkonzentrationen des Honigtaus von *C. piceicola, C. pruinosa* und *C. pilicornis* in Abhängigkeit der Tageszeit und Kolonie

Die Auswirkungen tageszeitlicher und kolonieabhängiger Einflüsse wurden bezüglich der Gesamtaminosäurenkonzentration, der beiden am höchsten konzentrierten Aminosäuren Glutamin und Glutamat sowie der Summe aller essentiellen Aminosäuren untersucht. Die nachfolgenden Abbildungen 76 (a, b) – 78 (a, b) und zugehörigen Signifikanztabellen 25 – 27 zeigen die von der Tageszeit und Kolonie abhängigen Schwankungen in den Gesamtaminosäurenkonzentrationen für die V1-Morphe von *C. piceicola*, *C. pruinosa* und *C. pilicornis*. Im Anhang sind die in Abhängigkeit von Tageszeit und Kolonie schwankenden Glutamin- und Glutamatkonzentrationen und die Summe der Konzentrationen aller essentiellen Aminosäuren tabellarisch dargestellt (A-Tab. 17 – 19, A-Tab. 20 – 22).

Der Gesamtaminosäurengehalt des Honigtaus von *C. piceicola* und *C. pilicornis* schwankt während des Tagesverlaufes nicht signifikant (Abb. 76 a, 78 a). Der Honigtau von *C. pruinosa* weist hingegen in den Mittagsstunden eine signifikant geringere Gesamtaminosäurenkonzentration auf als nachmittags und abends (Abb. 77 a). Diese tageszeitlichen Unterschiede in der Gesamtaminosäurenkonzentration ist in erster Linie auf die von allen drei *Cinara*-Arten am stärksten ausgeschiedene Aminosäure Glutamin zurückzuführen. Die Glutamatkonzentration schwankt im Gegensatz zur Glutaminkonzentration bei allen drei *Cinara*-Arten in einem signifikanten Ausmaß. Der von *C. piceicola* und *C. pruinosa* am Morgen ausgeschiedene Honigtau enthält eine signifikant geringere Glutamatkonzentration als mittags (*C. piceicola*) bzw. abends (*C. pruinosa*) (A-Tab. 18 a, 19 a, 21 a, 21 b). Bei *C. pilicornis* schwankt die Glutamatkonzentration während des Tagesverlaufes am stärksten (A-Tab. 19 a). Morgens und nachmittags ist der Honigtau an Glutamat ärmer als mittags und abends. Die Summe der Konzentrationen aller essentiellen Aminosäuren ändert sich bei keiner der drei *Cinara*-Arten während des Tagesverlaufes (A-Tab. 17 a, 18 a, 19 a).

Der Vergleich der Aminosäurenkonzentrationen des Honigtaus von den einzelnen Kolonien einer *Cinara*-Art zeigte, dass bei allen drei *Cinara*-Arten signifikante Unterschiede vorherrschen. Bei *C. piceicola* gab Kolonie 1 einen signifikant aminosäureärmeren Honigtau ab als die drei anderen Kolonien (Abb. 76 b). Dies lag in erster Linie daran, dass die bei allen Kolonien am stärksten vorkommende Aminosäure Glutamin von Kolonie 1 in den geringsten Mengen ausgeschieden wurde (A-Tab. 17 b, 20 a). Kolonie 4 produzierte einen an Glutamat reicheren Honigtau als Kolonie 1 und Kolonie 3 (A-Tab. 17 b, 21 a). Die Summe der Konzentrationen aller essentiellen Aminosäuren unterscheidet sich bei den vier Kolonien von *C. piceicola* nicht signifikant (A-Tab. 17 b, 22a).

Bei den drei Kolonien von *C. pruinosa* schied die auf N1B8 saugende Kolonie 1 einen Honigtau mit signifikant geringerer Gesamtaminosäurenkonzentration aus als die auf N1B10 saugende Kolonie 3 (Abb. 80 b). Letzteres ist ähnlich wie bei *C. piceicola* auf die signifikant geringere Glutaminkonzentration des Honigtaus der Kolonie 1 zurückzuführen (A-Tab. 18 b). Die Glutamatkonzentration variiert weder bei *C. pruinosa* noch bei *C. pilicornis* in Abhängigkeit der einzelnen Kolonien (A-Tab. 18 b, 19 b). Die Konzentrationssumme aller essentiellen Aminosäuren ist im Honigtau der *pruinosa*-Kolonie 2 größer als bei Kolonie 3 (A-Tab. 18 b).

Innerhalb der insgesamt sechs Kolonien von *C. pilicornis* scheidet Kolonie 6 einen aminosäurereicheren Honigtau als die Kolonien 2, 3 und 5 (Abb. 79 b). Dazu trägt vor allem die verglichen mit Kolonie 2 und Kolonie 5 signifikant höhere Glutaminkonzentration im Honigtau von Kolonie 6 bei (A-Tab. 19 b). Der Vergleich der Summe der Konzentrationen aller essentiellen Aminosäuren zeigte, dass Kolonie 5 eine signifikant geringere Menge an essentiellen Aminosäuren ausscheidet als Kolonie 1 und Kolonie 4 (A-Tab. 19 b).

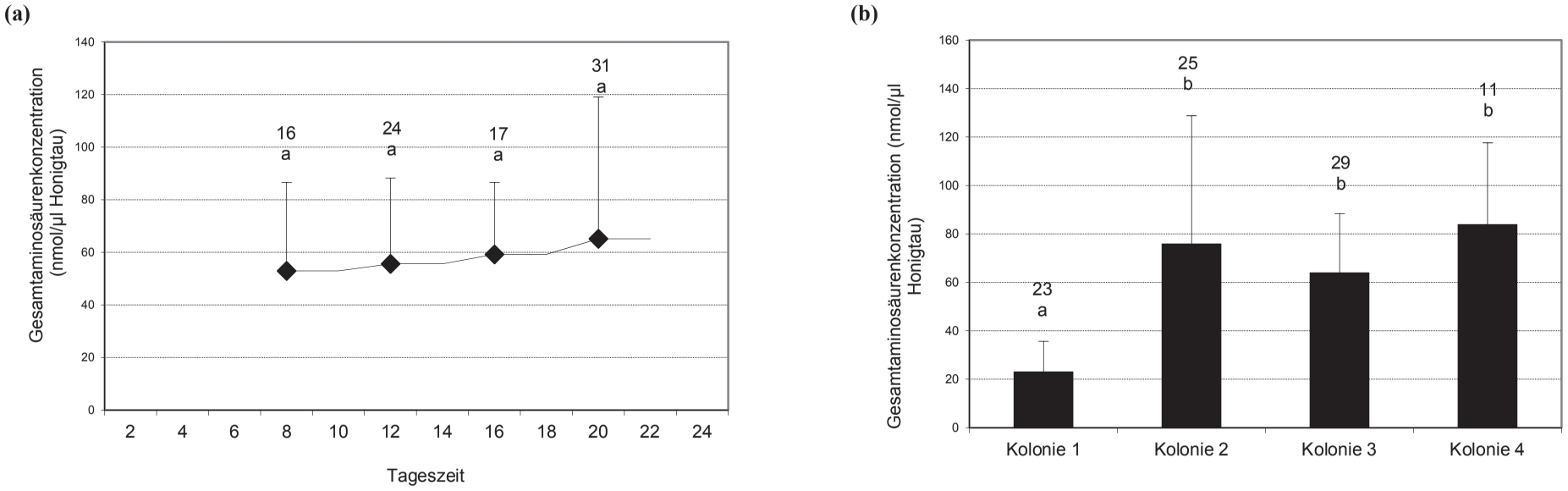


Abb. 76 (a – b): Einfluss der *Tageszeit* **(a)** und der *Kolonie* **(b)** auf die Gesamtaminosäurenkonzentration des Honigtaus von *C. piceicola*. Die Zahlen über den Säulen geben die Anzahl (N) der für die Berechnungen verwendeten Kolonien an und die Buchstaben die Signifikanzen. Werte mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant bei $p<0,05$ (ANOVA, Bonferroni) (Mittelwert ± Stab).

Tab. 25: Einfluss von Kolonie und Tageszeit auf die Gesamtaminosäurenkonzentration des Honigtaus von *C. piceicola*. Statistische Ergebnisse auf der Basis *z-transformierter* Daten.

Quelle der	Quadratsummen	DF	Mittleres Quadrat	F	p
Korrig.Modell	43,0	13	3,3	5,6	0,000
Konst.Term	0,2	1	0,2	0,3	0,585
Kolonie	24,9	3	8,3	14,0	0,000
Tageszeit	1,0	3	0,3	0,6	0,633
Kolonie x Tageszeit	15,1	7	2,2	3,6	0,002
Fehler	44,0	74	0,6		
Gesamt	87,0	88			
Korr.Gesamtvariation	87,0	87			

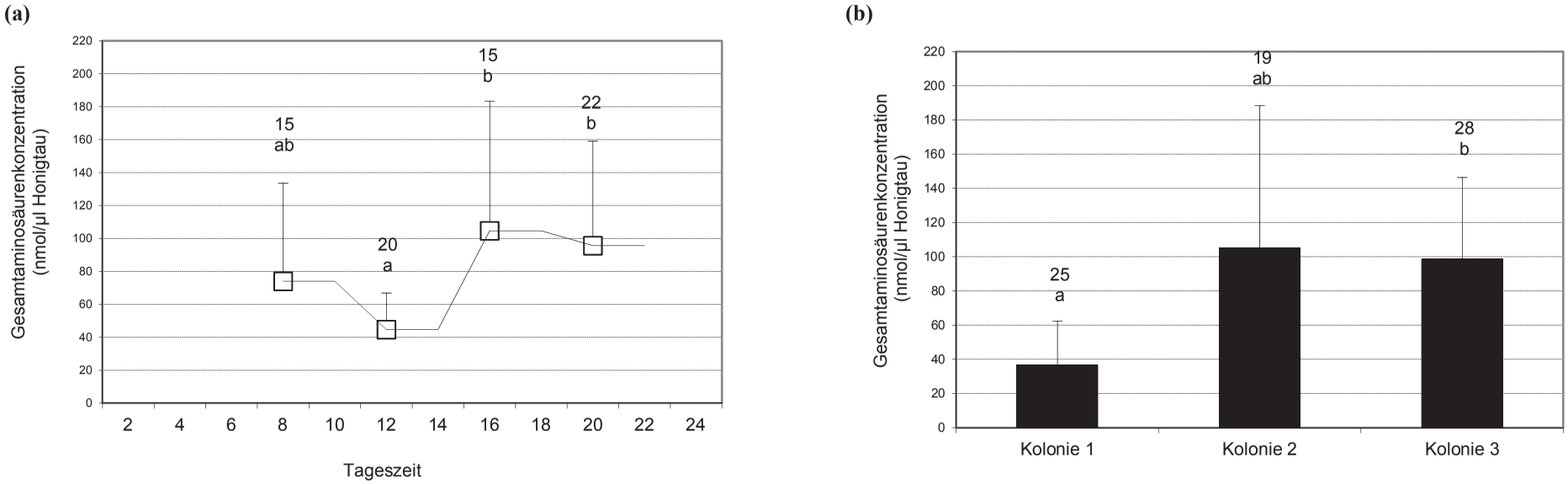


Abb. 77 (a – b): Einfluss der *Tageszeit* **(a)** und der *Kolonie* **(b)** auf die Gesamtaminosäurenkonzentration des Honigtaus von *C. pruinosa.* Die Zahlen über den Säulen geben die Anzahl (N) der für die Berechnungen verwendeten Kolonien an und die Buchstaben die Signifikanzen. Werte mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant bei $p<0,05$ (ANOVA, Bonferroni) (Mittelwert ± Stab).

Tab. 26: Einfluss von Kolonie und Tageszeit auf die Gesamtaminosäurenkonzentration des Honigtaus von *C. pruinosa.* Statistische Ergebnisse auf der Basis *z-transformierter* Daten.

Quelle der	**Quadratsummen**	**DF**	**Mittleres Quadrat**	**F**	**p**
Korrig.Modell	32,2	11	2,9	4,5	0,000
Konst.Term	0,1	1	0,1	0,1	0,719
Kolonie	17,8	2	8,9	13,8	0,000
Tageszeit	10,1	3	3,7	5,2	0,003
Kolonie x Tageszeit	6,0	6	1,0	1,6	0,177
Fehler	38,8	60	0,7		
Gesamt	71,0	72			
Korr.Gesamtvariation	71,0	71			

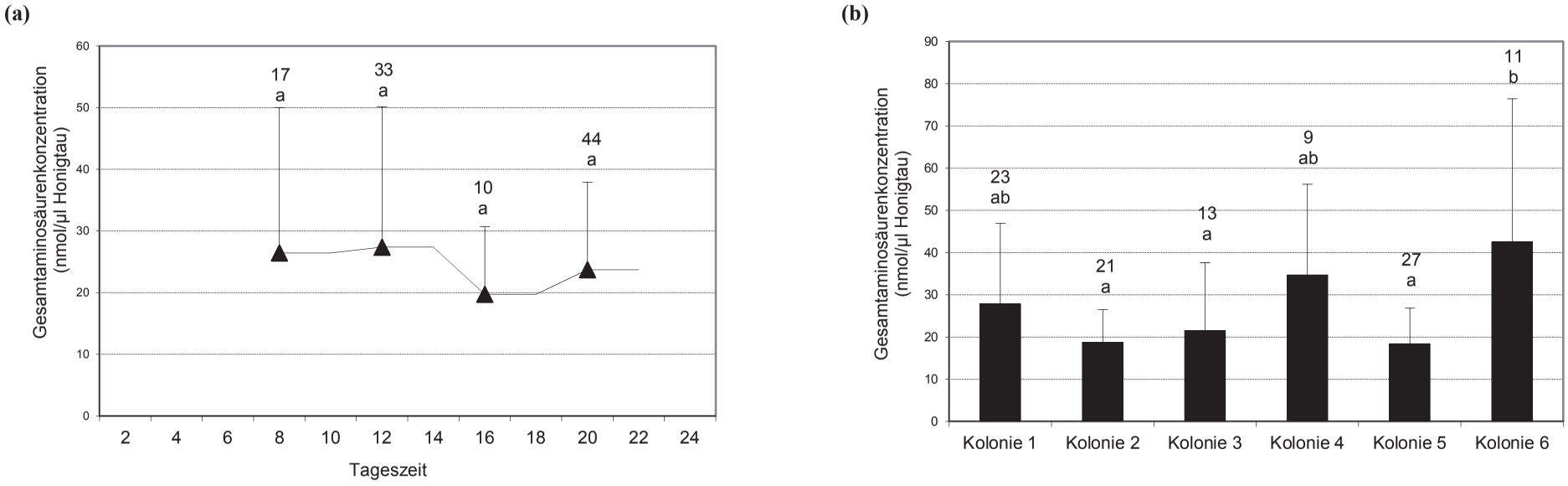


Abb. 78 (a – b): Einfluss der *Tageszeit* **(a)** und der *Kolonie* **(b)** auf die Gesamtaminosäurenkonzentration des Honigtaus von *C. pilicornis.* Die Zahlen über den Säulen geben die Anzahl (N) der für die Berechnungen verwendeten Kolonien an und die Buchstaben die Signifikanzen. Werte mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant bei $p<0,05$ (ANOVA, Bonferroni) (Mittelwert ± Stab).

Tab. 27: Einfluss von Kolonie und Tageszeit auf die Gesamtaminosäurenkonzentration des Honigtaus von *C. pilicornis.* Statistische Ergebnisse auf der Basis *z-transformierter* Daten.

Quelle der	Quadratsummen	DF	Mittleres Quadrat	F	p
Korrig.Modell	53,0	16	3,3	5,8	0,000
Konst.Term	0,1	1	0,1	0,1	0,719
Kolonie	19,1	5	3,8	6,7	0,000
Tageszeit	1,6	3	0,6	1,0	0,419
Kolonie x Tageszeit	32,1	8	4,0	7,0	0,000
Fehler	50,0	87	0,6		
Gesamt	103,0	104			
Korr.Gesamtvariation	103,0	103			

4.2.3. Einfluss der Morphe auf die Qualität des Honigtaus

Die untersuchten *Cinara*-Arten durchlaufen saisonal den im Kapitel Biologie und Ökologie der Fichtenploemsauger (S. 6) dargestellten Morphenwechsel. Im weiteren wurde der Frage nachgegangen, wie sich die Qualität des Honigtaus in der Abfolge der Generationen verändert.

Aus Gründen der Vergleichbarkeit wurden nur Honigtauproben der Nachmittags- und Abendstunden zwischen 16:00-21:00 herangezogen. An folgenden Tagen, welche die jeweiligen Jahreszeiten repräsentieren und in denen auch bestimmte Morphen dominieren, wurde Honigtau gesammelt:

- *C. piceicola*: 04.05. und 12.05.05 = Fundatrix, 19.05.-31.05.05 = V1-Morphe, 11.06.-17.06.05 = V2-Morphe, 11.07.-13.07.05 = Sexupare, primär L2- und L3-Larven, 10.08.05 = Sexupare, primär L4-Larven und Adulte, 09.10.05 = Ovipare.
- *C. pruinosa:* 19.05.-31.05.05 = V1-Morphe, 11.06.-17.06.05 = V2-Morphe, 23.09.05 = Sexupare, primär Adulte, 09.10.05 = Ovipare.

In der nachstehenden Tab. 28 sind die Honigtauprobenzahlen (N) für *C. piceicola* und *C. pruinosa* angeführt, welche für die statistischen Berechnungen der morphenspezifischen Unterschiede in den Zucker- und Aminosäurenkonzentrationen herangezogen wurden.

Tab. 28: Honigtauprobenzahlen (N) für die statistischen Berechnungen der Zucker- und Aminosäurenkonzentrationsunterschiede des Honigtaus verschiedener Morphen für *C. piceicola* und *C. pruinosa*

	N bei *C. piceicola*						**N** bei *C. pruinosa*			
	Fx	**V1**	**V2**	**SpJuli**	**SpAug**	**Ovipar**	**V1**	**V2**	**SpSept**	**Ovipar**
Zucker	3	65	55	46	16	2	40	30	4	12
Aminosäuren	3	48	48	43	12	3	37	26	5	10

Im Rahmen des Morphenvergleiches wurde die Honigtauqualität durch folgende Parameter definiert:
– Gesamt- und Einzelkonzentrationen der Zucker und Aminosäuren, – prozentuale Anteile der einzelnen Zucker bzw. Aminosäuren, – Signifikante Korrelationen bestimmter Zucker und Aminosäuren jeweils untereinander, – Korrelationen zwischen Gesamtzucker- und Gesamtaminosäurenkonzentrationen und – Korrelationen zwischen der Summe der Konzentrationen essentieller Aminosäuren und der Konzentrationssumme von Glutamin und Glutamat.

4.2.3.1. Zucker des Honigtaus verschiedener Morphen von *C. piceicola* und *C. pruinosa*

Der Honigtau der einzelnen Morphen von *C. piceicola* und *C. pruinosa* variiert bezüglich der Gesamtzuckerkonzentrationen und der Zuckerzusammensetzungen teilweise sehr beträchtlich. Die nachstehenden Abbildungen 79 und 80 zeigen die Unterschiede in den Gesamtzuckerkonzentrationen sowie in den Konzentrationen und prozentualen Anteilen der einzelnen Zucker bezüglich des Honigtaus der verschiedenen Morphen von *C. piceicola* und *C. pruinosa*.

4.2.3.1.1. *C. piceicola*

Für *C. piceicola* zeigt sich, dass der im Mai gewonnene Honigtau der Fundatrix (Fx) und der Fundatrigenien (Virginopare der 1.Generation = V1) eine im Mittel über 6-fach höhere Gesamtzuckerkonzentration aufweist als der von der Sexuparen im Juli und August und der von der Oviparen im Oktober gebildete Honigtau.

Aus Abb. 79 b geht hervor, dass sich die Zuckerspektren des in sechs verschiedenen Jahreszeiten gewonnenen Honigtaus der insgesamt fünf Morphen von *C. piceicola* deutlich unterscheiden. Im Honigtau der Fundatrices (Fx) konnten nur Fructose, Glucose, Trehalose und Melezitose nachgewiesen werden. Der Honigtau der Virginoparen der 1.Generation (V1, Fundatrigenien) enthält neben den genannten Zuckern zusätzlich Saccharose, Turanose, Maltose und Raffinose. Das Zuckerspektrum der Virginoparen der 2.Generation (V2-Morphe) entspricht, bis auf die anstelle von Turanose vorkommende Xylose, demjenigen der V1-Generation (V1-Morphe). Der im Juli gewonnene Honigtau der Sexuparen enthält Fructose, Saccharose, Trehalose, Erlose und Melezitose, der Honigtau der Sexuparen vom August enthielt dieselben Zucker, jedoch fehlte Erlose. Der im Oktober gewonnene Honigtau der Oviparen enthielt nur mehr noch Fructose, Saccharose und Melezitose.

Der von allen fünf Morphen am stärksten ausgeschiedene Zucker ist das Trisaccharid Melezitose. Die Fundatrices sowie die Virginoparen der 1. und 2. Generation (V1-, V2-Morphe) geben das Disaccharid Trehalose mit der zweithöchsten Konzentration ab. Die Sexuparen und Oviparen von *C. piceicola* scheiden hingegen mehr Saccharose als Trehalose aus. Beim Vergleich der Einzelzuckerkonzentrationen des Honigtaus der einzelnen Morphen von *C. piceicola* fällt auf, dass Melezitose im Honigtau der Fundatrices gefolgt von der V1-Morphe die signifikant höchste Konzentration erreicht. Die Melezitosekonzentrationen des Honigtaus der V2-Morphe, der Sexuparen vom Juli, August bzw. September und der Oviparen unterscheiden sich nicht signifikant voneinander. Die Trehalosekonzentration ist auch im Mai-Honigtau der Fundatrices und der V1-Morphe am signifikant höchsten. Im Honigtau der Oviparen konnte Trehalose nicht nachgewiesen werden. Die Saccharosekonzentration zeigt im Honigtau der V1-Morphe die signifikant höchste Konzentration und Glucose ist ebenso im Mai-Honigtau der Fundatrix und V1-Morphe höher konzentriert als bei den anderen Morphen. Das Trisaccharid Erlose wurde nur von der V1- und V2-Morphe in nennenswert hohen Konzentrationen ausgeschieden. Die Konzentrationen der in den Honigtau ausgeschiedenen Fructose bleiben im jahreszeitlichen Verlauf bei den einzelnen Morphen von *C. piceicola* unverändert. Die prozentualen Fructoseanteile sind hingegen infolge der deutlich höheren Gesamtzuckerkonzentrationen im Honigtau der Fundatrix und der V1-Morphe signifikant geringer als bei den übrigen Morphen. Die Trehaloseanteile sind hingegen im Mai-Honigtau der letzteren beiden Morphen signifikant höher als im Honigtau der übrigen Morphen. Der prozentuale Anteil von Melezitose ist im Honigtau der V1- und V2-Morphe geringer als bei den anderen Morphen. Letzteres liegt daran, dass die Anzahl an Einzelzuckern im Honigtau der V1- und V2-Morphe (jeweils 9 Zucker) wesentlich höher ist als bei den anderen Morphen. Der prozentuale Anteil von Saccharose ist im Honigtau der Oviparen signifikant höher als bei der V1- und V2-Morphe sowie der Sexuparen vom August. Im Honigtau der Fundatrix konnte Saccharose gar nicht nachgewiesen werden.

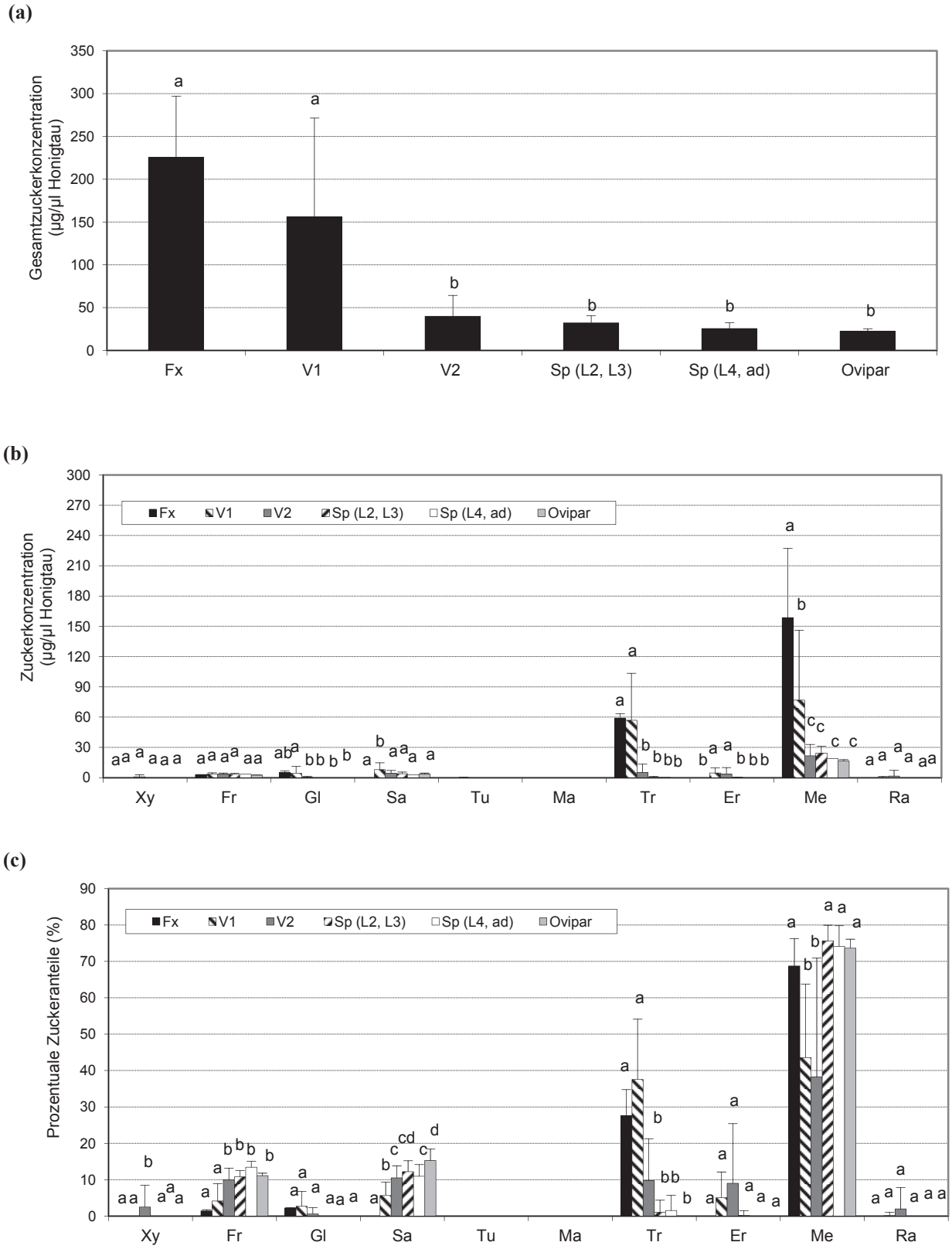


Abb. 79 (a – c): Gesamtzuckerkonzentrationen **(a)**, Einzelzuckerkonzentrationen **(b)** und prozentuale Anteile der einzelnen Zucker **(c)** des Honigtaus der Fundatrix, V1- und V2-Morphe, Sexupare (L2-, L3-Larven), Sexupare (L4-Larve, Adult) und der Oviparen von *C. piceicola*. Xy = Xylose, Fr = Fructose, Gl = Glucose, Sa = Saccharose, Tu = Turanose, Ma = Maltose, Tr = Trehalose, Er = Erlose, Me = Melezitose, Ra = Raffinose.
Anzahl der für die Berechnungen herangezogenen Honigtauproben: $N_{Fx} = 3$, $N_{V1} = 64$, $N_{V2} = 55$, $N_{Sp(L2, L3)} = 46$, $N_{Sp (L4, ad)} = 16$, $N_{Ovipar} = 2$. Die Buchstaben über den Säulen geben die Signifikanzen an. Werte mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant bei $p<0,05$ (Kruskal-Wallis- Test, DUNN) (Mittelwert ± Stab).

4.2.3.1.2. *C. pruinosa*

Die Abbildungen 80 (a – c) zeigen die bei den einzelnen Morphen von *C. pruinosa* ermittelten Unterschiede in den Konzentrationen und prozentualen Anteile der Einzelzucker. Die V1-Morphe von *C. pruinosa* scheidet bezüglich der löslichen Kohlenhydrate einen 14-fach höher konzentrierten Honigtau aus als die übrigen Morphen.

Der Honigtau der V2-Morphe enthält die meisten Zucker – nämlich Xylose, Fructose, Glucose, Saccharose, Trehalose, Erlose, Melezitose und Raffinose. Die V1-Morphe rangiert mit sechs Zuckern – Fructose, Glucose, Saccharose, Trehalose, Erlose und Melezitose – an 2.Stelle, die Oviparen mit Xylose, Fructose, Saccharose und Melezitose an 3. Stelle und die Sexuparen von August bzw. September mit nur drei Zuckern – Fructose, Saccharose und Melezitose – an 4.Stelle. Im Honigtau aller vier Morphen ist Melezitose der höchstkonzentrierte Zucker.

Der morphenspezifische Vergleich der Zuckerkonzentrationen zeigt, dass – wie bei *C. piceicola* – auch die einzelnen Morphen von *C. pruinosa* Fructose in ähnlich hohen, sich nicht signifikant unterscheidenden Konzentrationen abgeben. Die Konzentrationen von Glucose, Trehalose, Erlose und Melezitose sind hingegen im Mai-Honigtau der V1-Morphe deutlich am höchsten. Saccharose ist im Honigtau der V1-Morphe signifikant höher konzentriert als in dem der V2-Morphe und der Oviparen. Der im Juni gewonnene Honigtau der V2-Morphe weist zwar ein noch höheres Zuckerspektrum auf als das der V1-Morphe, jedoch liegen wesentlich geringere Konzentrationen der Einzelzucker vor. Der im September und Oktober gewonnene Honigtau der Sexuparen und Oviparen zeichnet sich dadurch aus, dass keine Glucose, Trehalose und Erlose mehr vorkommen.

Beim Vergleich der prozentualen Anteile der Einzelzucker an der Gesamtzuckerkonzentration fällt auf, dass sich die Melezitoseanteile im Honigtau der vier Morphen von *C. pruinosa* nicht signifikant unterscheiden. Der Trehaloseanteil ist, genauso wie bei *C. piceicola*, im Honigtau der V1-Morphe am signifikant höchsten. Saccharose erreicht hingegen im Honigtau der V2-Morphe und Sexuparen signifikant höhere prozentuale Anteile als im Honigtau der V1-Morphe und der Oviparen. Der Fructoseanteil ist im zuckerreichsten Honigtau der V1-Morphe am signifikant geringsten und im Honigtau der Oviparen am höchsten. Weiters ist auch der Erloseanteil im Honigtau der V1-Morphe signifikant geringer als bei den anderen Morphen.

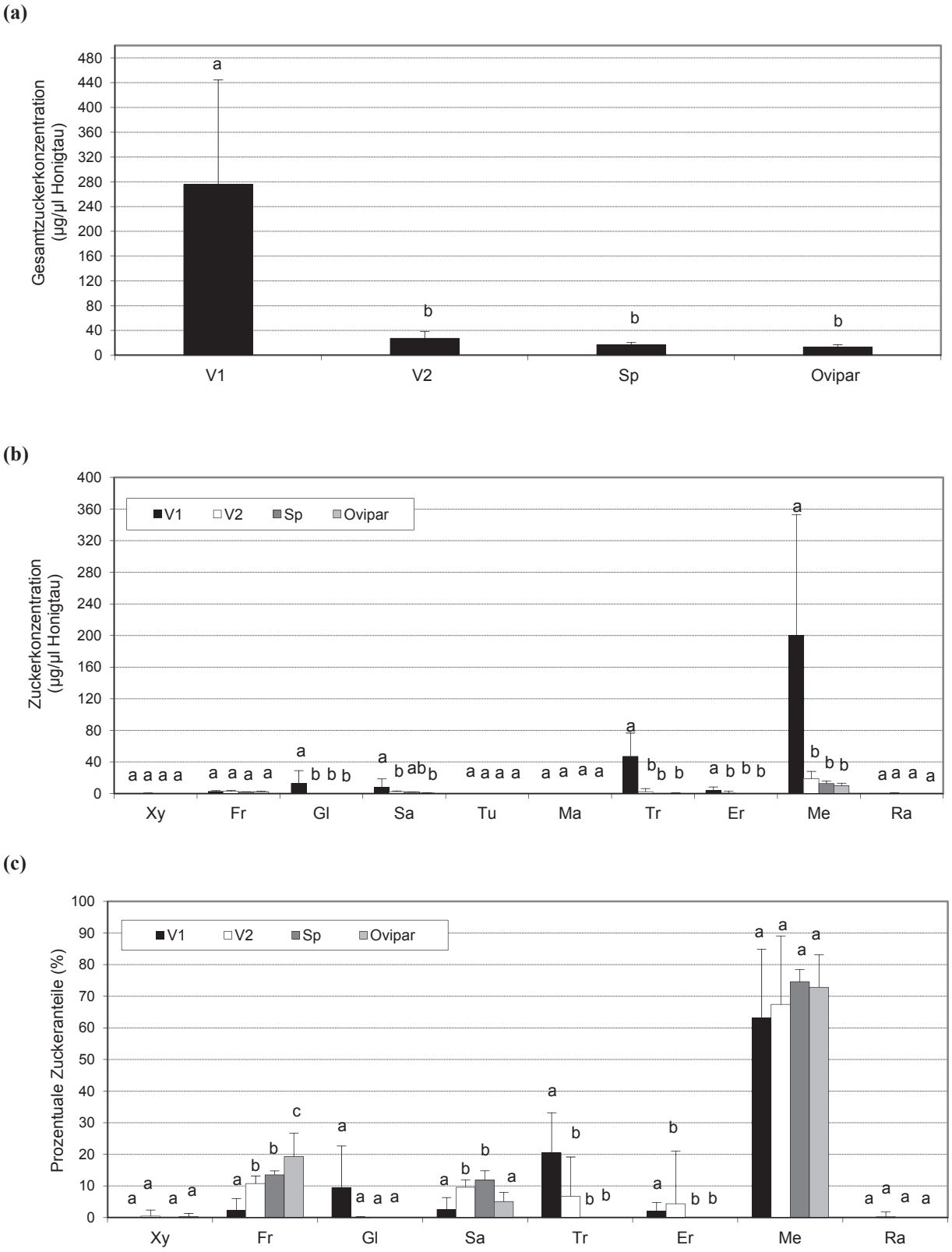


Abb. 80 (a – c): Gesamtzuckerkonzentrationen **(a)**, Einzelzuckerkonzentrationen **(b)** und prozentuale Anteile der einzelnen Zucker **(c)** des Honigtaus der V1- und V2-Morphe, Sexupare und der Oviparen von *C. pruinosa*.
Xy = Xylose, Fr = Fructose, Gl = Glucose, Sa = Saccharose, Tu = Turanose, Ma = Maltose, Tr = Trehalose, Er = Erlose, Me = Melezitose, Ra = Raffinose.
Anzahl der für die Berechnungen herangezogenen Honigtauproben: $N_{V1} = 40$, $N_{V2} = 30$, $N_{Sp} = 4$, $N_{Ovipar} = 12$.
Die Buchstaben über den Säulen geben die Signifikanzen an. Werte mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant bei $p<0,05$ (Kruskal-Wallis- Test, DUNN) (Mittelwert ± Stab).

4.2.3.1.3. Korrelationen der Zuckerkonzentrationen des Honigtaus der verschiedenen Morphen von *C. piceicola* und *C. pruinosa*

Bei allen Morphen von *C. piceicola* und *C. pruinosa* steigt die Melezitosekonzentration mit der Gesamtzuckerkonzentration am stärksten.

Im Anhang sind die Korrelationstabellen der Gesamt- und Einzelzuckerkonzentrationen des Honigtaus der einzelnen Morphen von *C. piceicola* und *C. pruinosa* dargestellt (A-Tab. 25 – 28). Bei fast allen Morphen von *C. piceicola* und *C. pruinosa* korrelieren die Saccharosekonzentrationen signifikant positiv mit den Melezitose-, Fructose- und Trehalosekonzentrationen. Nachfolgend sind für die einzelnen Morphen von *C. piceicola* (Abb. 81 – 82) und *C. pruinosa* (Abb. 83 – 84) die Korrelationen zwischen den Saccharose- und Fructose- und zwischen den Saccharose- und Melezitosekonzentrationen dargestellt. Der morphenspezifische Vergleich bei *C. piceicola* zeigt, dass es im Honigtau der V2-Morphe und der Sexuparen vom August ab einem bestimmten Saccharosespiegel zu keinem weiteren Anstieg in den Fructosekonzentrationen mehr kommt. Im Juli gibt es die Tendenz zu einem langsameren, aber kontinuierlichen Anstieg der Fructosekonzentration und Saccharose wird weniger rasch in Fructose und Glucose umgesetzt. Bei einer zunehmenden Aufnahme und Ausscheidung von Saccharose stellt sich im Honigtau der V2-Morphe von *C. piceicola* auch eine Sättigung bezüglich der Melezitosekonzentration ein (Abb. 81 b).

Die V1- und V2-Morphe von *C. pruinosa* geben bei ansteigenden Saccharosekonzentrationen ebenso vermehrt Melezitose in den Honigtau ab (Abb. 82 a, b). Die Fructosekonzentrationen des Honigtaus der V2- Morphe und der Oviparen von *C. pruinosa* steigen ebenso bei zunehmenden Saccharosekonzentrationen (Abb. 84 b-c). Die V1-Morphen beider *Cinara*-Arten zeigen hingegen bezüglich der Fructose- und Saccharosekonzentrationen keine signifikanten Korrelationen (Abb. 82 a, 84 a).

Abweichend von der V1- und V2-Morphe scheiden die Sexuparen von *C. piceicola* bei zunehmenden Saccharosemengen Trehalose nicht vermehrt aus (A-Tab. 27). Im Gegensatz zur V1- und V2-Morphe erhöht sich die Trehalosekonzentration ebenso nicht bei den Oviparen von *C. pruinosa* bei zunehmender Saccharoseausscheidung (A-Tab. 28).

Bei der Fundatrix von *C. piceicola* und der Sexuparen von *C. pruinosa* konnten wegen der geringen Stichprobenumfänge ($N < 5$) keine signifikanten Korrelationen zwischen den Konzentrationen einzelner Zucker festgestellt werden.

Innerhalb der verschiedenen Morphen von *C. pruinosa* fällt auf, dass die V1-Morphe zugunsten eines im Honigtau zunehmenden Saccharosespiegels eine abnehmende Glucosemenge ausscheidet (A-Tab. 28). Die V1-Morphe von *C. pruinosa* scheidet zudem bei ansteigender Melezitosekonzentration vermehrt Erlose aus, während im Honigtau der V2-Morphe die Erlosekonzentration zugunsten einer sich erhöhenden Melezitosekonzentration zurückgeht (A-Tab. 28). Ansonsten konnten bei *C. pruinosa* und auch bei *C. piceicola* keine signifikant negativen Korrelationen zwischen Fructose, Glucose, Saccharose, Trehalose, Erlose und Melezitose ermittelt werden (A-Tab. 27 und 28).

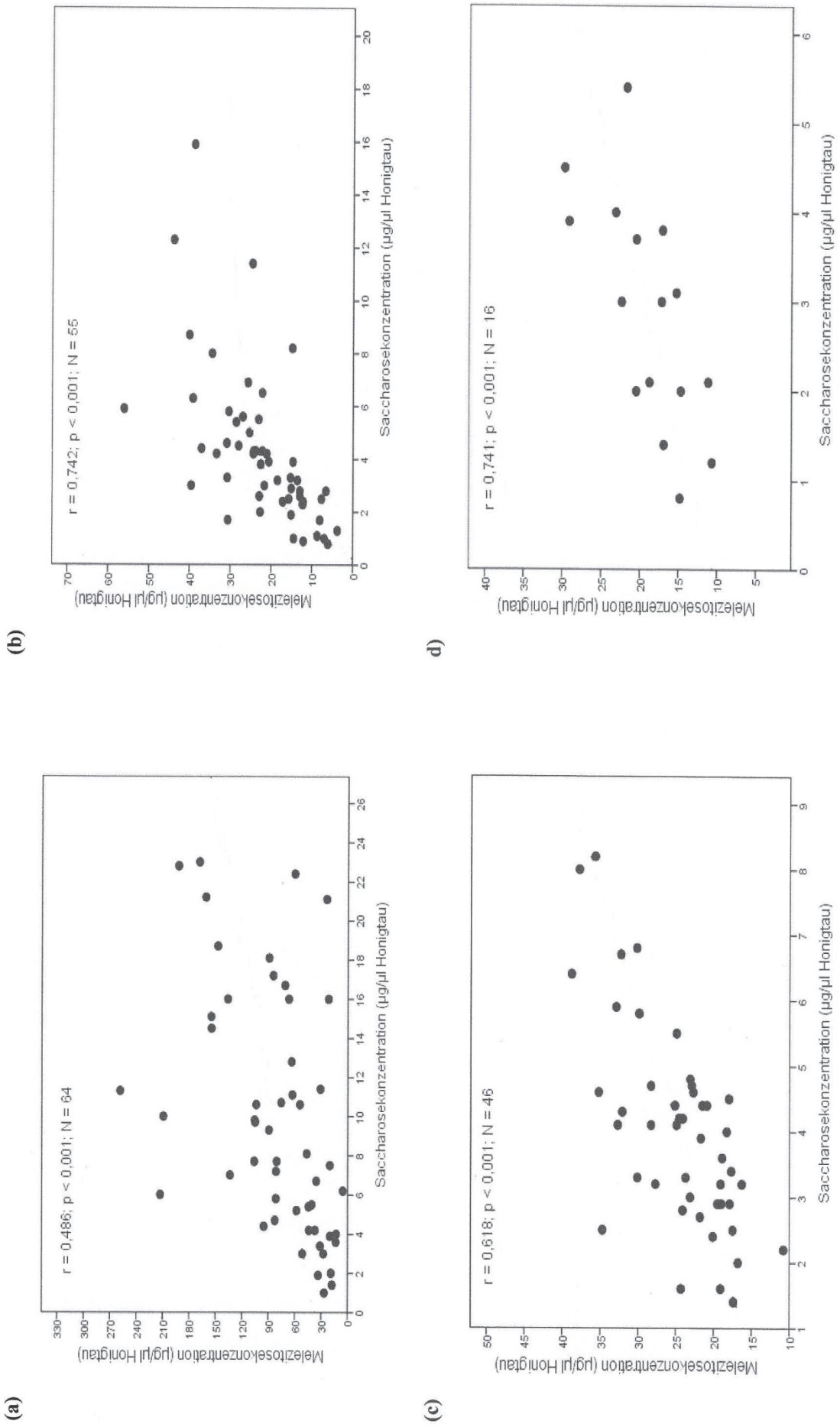


Abb. 81 (a – d): Spearman-Korrelation zwischen der Saccharose- und Melezitosekonzentration des Honigtaus für verschiedene Morphen von *C. piceicola*: V1-Morphe **(a)**, V2-Morphe **(b)**, Sexupare vom Juli **(c)** und Sexupare vom August **(d)**.

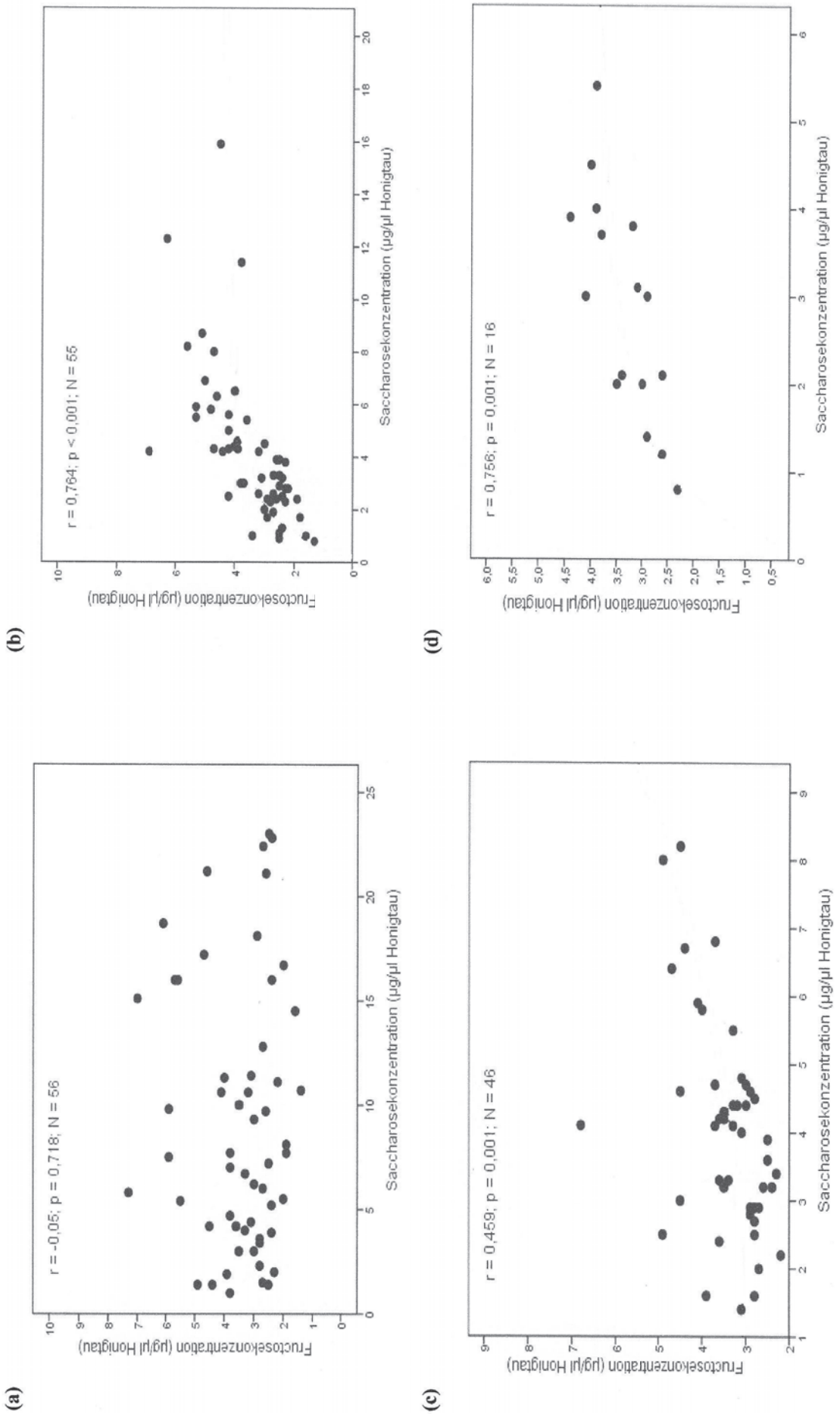


Abb. 82 (a – d): Spearman-Korrelation zwischen der Saccharose- und Fructosekonzentration des Honigtaus für verschiedene Morphen von *C. piceicola*: V1-Morphe **(a)**, V2-Morphe **(b)**, Sexupare vom Juli **(c)** und Sexupare vom August **(d)**

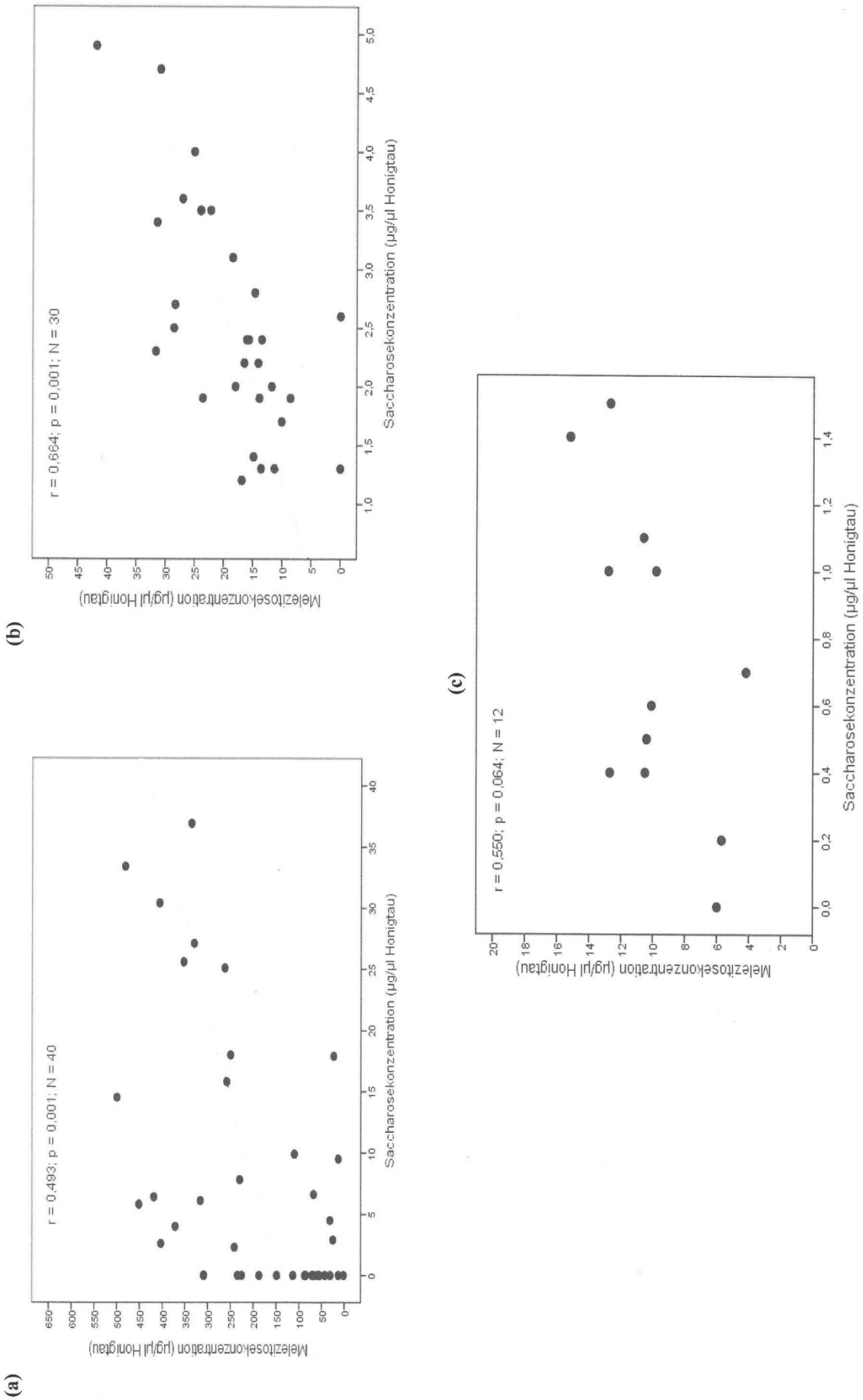


Abb. 83 (a – c): Spearman-Korrelation zwischen der Saccharose- und Melezitosekonzentration des Honigtaus für verschiedene Morphen von *C. pruinosa*: V1-Morphe **(a)**, V2-Morphe **(b)** und Ovipare **(c)**.

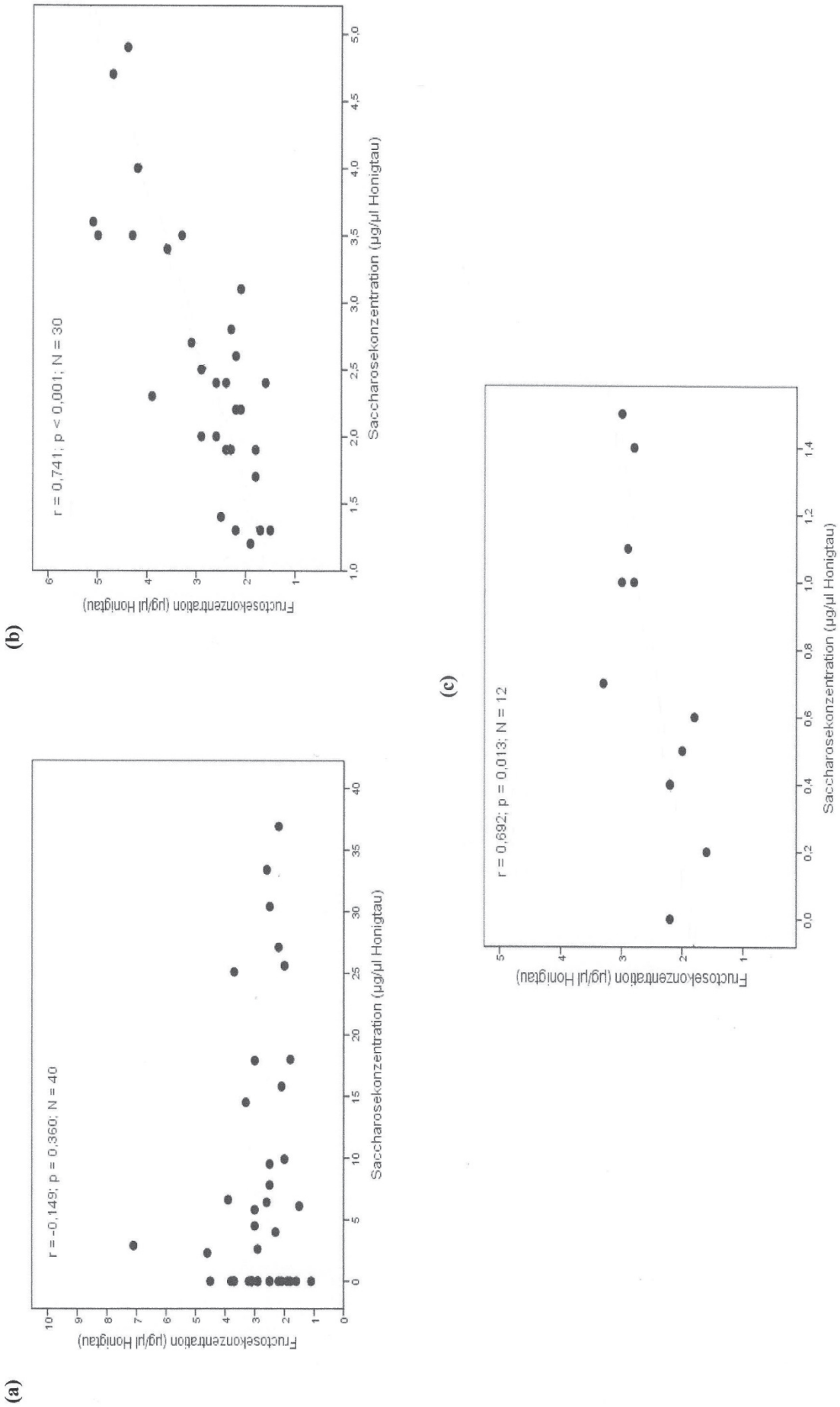


Abb. 84 (a – c): Spearman-Korrelation zwischen der Saccharose- und Fructosekonzentration des Honigtaus für verschiedene Morphen von *C. pruinosa*: V1-Morphe **(a)**, V2-Morphe **(b)** und Ovipare **(c)**.

4.2.3.2. Aminosäuren des Honigtaus verschiedener Morphen von *C. piceicola* und *C. pruinosa*

Im Gegensatz zu den Zuckerspektren unterscheiden sich die Aminosäurespektren des zu sechs verschiedenen Jahreszeiten gewonnenen Honigtaus von *C. piceicola* und des zu vier verschiedenen Jahreszeiten gewonnenen Honigtaus von *C. pruinosa* bezüglich der einzelnen Morphen nur geringfügig. Die morphenspezifischen Unterschiede in den Gesamtaminosäurenkonzentrationen des Honigtaus sind für *C. piceicola* in Abb. 85 und für *C. pruinosa* in Abb. 90 dargestellt. Aus Gründen einer besser Übersicht wurden nur die vier am stärksten konzentrierten nicht essentiellen Aminosäuren Glutamin, Glutamat, Serin sowie Asparagin und die vier am stärksten konzentrierten essentiellen Aminosäuren Threonin, Arginin, Leucin sowie Valin/Tryptophan jeweils einzeln in den nachfolgenden Abbildungen dargestellt. Die morphenspezifischen Konzentrationsunterschiede dieser insgesamt 8 Aminosäuren sind für *C. piceicola* in den Abb. 86 (a-b), 87 (a-b), 88 (a-b) sowie 89 (a-b) und für *C. pruinosa* in den Abb. 91 (a-b), Abb. 92 (a-b), 93 (a-b) sowie 94 (a-b) ersichtlich. Die übrigen essentiellen und nicht essentiellen Aminosäuren sind bezüglich ihrer morphenspezifischen Konzentrationsunterschiede im Anhang in A-Tab. 23 für *C. piceicola* und in A-Tab. 24 für *C. pruinosa* ersichtlich.

4.2.3.2.1. *C. piceicola*

Der im Mai gewonnene Honigtau der Fundatrix und der V1-Morphe weist eine 3- bis 4-fach höhere Gesamtaminosäurenkonzentration auf als der im Juni produzierte Honigtau der V2-Morphe, der im Juli und August ausgeschiedene Honigtau der Sexuparen sowie der im Oktober abgegebene Honigtau der Oviparen (Abb. 85).

Der Honigtau der V1- und V2-Morphe enthält jeweils 18 Aminosäuren, nämlich die nicht essentiellen Aminosäuren Asparagin, Glutamin, Serin, Aspartat, Glutamat, Glycin, Alanin, Prolin, Cystein sowie Tyrosin und die essentiellen Aminosäuren Arginin, Threonin, Valin/Tryptophan, Phenylalanin, Isoleucin, Leucin, Lysin und Histidin. Die Fundatrices scheiden – ohne Aspartat, Cystein und Isoleucin – nur 15 Aminosäuren aus. Im Honigtau der Sexuparen vom Juli konnte kein Phenylalanin und Cystein und im Honigtau der Sexuparen vom August kein Cystein nachgewiesen werden. Der Honigtau der Oviparen setzte sich aus nur 14 Aminosäuren zusammen, denn es fehlte neben Phenylalanin, Cystein und Isoleucin auch noch Prolin. Die mit Abstand am höchsten konzentrierte Aminosäure im Honigtau der Fundatrices und der V1-Morphe von *C. piceicola* ist Glutamin. Bei der V2-Morphe, den Sexuparen sowie den Oviparen ist hingegen jeweils Glutamat die am höchsten konzentrierte Aminosäure, gefolgt von Glutamin.

Der Vergleich der Konzentrationen der einzelnen Aminosäuren zeigt bei *C. piceicola*, dass die Fundatrices gefolgt von der V1-Morphe die signifikant höchsten Glutaminmengen ausscheiden (Abb. 86 a). Ebenso sind die Serin- und Tyrosinkonzentrationen im Honigtau der Fundatrices und der V1-Morphe höher als bei den anderen Morphen von *C. piceicola* (Abb. 87 a, A-Tab.23). Weiters ist auch Glycin im Honigtau der Fundatrices signifikant höher konzentriert als in dem der V2-Morphe, der Sexuparen und Oviparen (A-Tab.23). Die Glutamatkonzentrationen unterscheiden sich hingegen bei den einzelnen Morphen von *C. piceicola* nicht signifikant (Abb. 86 b).

Der im Juli und August ausgeschiedene Honigtau der Sexuparen unterscheidet sich nur in der Prolinkonzentration, welche im Honigtau der Sexuparen vom August signifikant höher ist (A-Tab.23).

Innerhalb der essentiellen Aminosäuren sind Valin/Tryptophan, Phenylalanin, Isoleucin und Histidin im Honigtau der V1-Morphe signifikant höher konzentriert als in dem der V2-Morphe und der Sexuparen (Abb. 89 b, A-Tab. 23).

Die essentielle Aminosäure Leucin kommt im Honigtau der V1-Morphe in signifikant höheren Konzentrationen vor als in dem der V2-Morphe und der Sexuparen vom Juli (Abb. 89 a). Die essentielle Aminosäure Arginin ist hingegen im Honigtau der Oviparen mit signifikant höheren Konzentrationen nachgewiesen worden als bei den Sexuparen vom August und den Fundatrices (Abb. 88 b). Threonin, Alanin und Prolin sind im Honigtau der V1-Morphe signifikant höher konzentriert als in dem der V2-Morphe (Abb. 88 a, A-Tab. 23). Die letzteren beiden Aminosäuren weisen zudem auch noch im Honigtau der Sexuparen vom Juli signifikant geringere Konzentrationen auf als in dem der V1-Morphe.

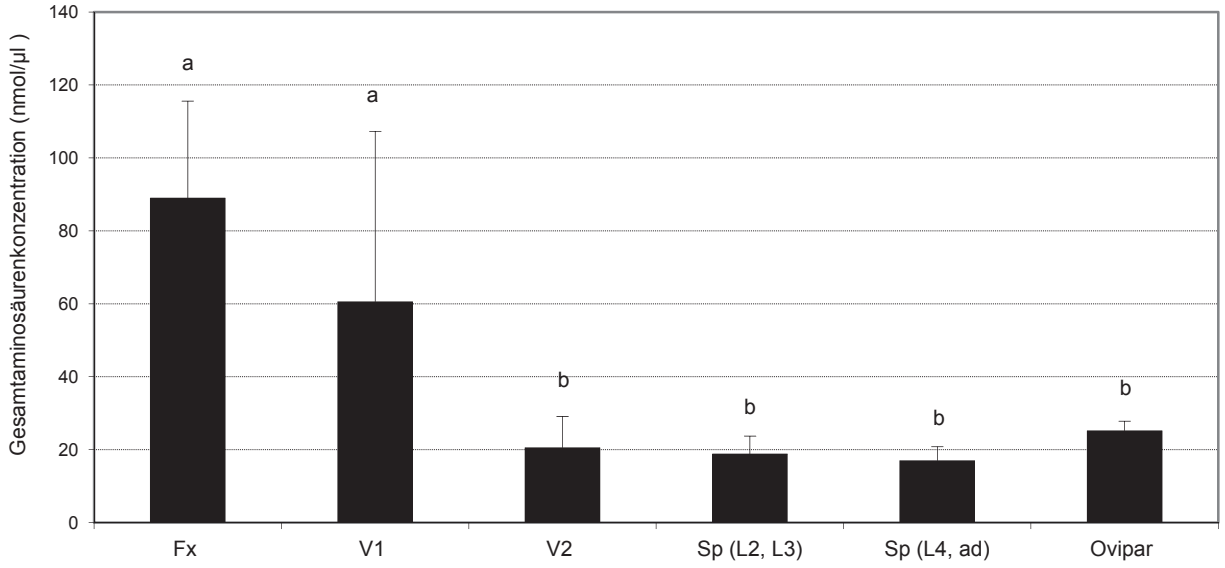


Abb. 85: Gesamtaminosäurenkonzentration des Honigtaus der Fundatrix, V1- und V2-Morphe, Sexupare (L2-, L3-Larven), Sexu-pare (L4-Larve, Adult) und der Oviparen von *C. piceicola*. Anzahl der für die Berechnungen herangezogenen Honigtauproben:
$N_{Fx} = 3$, $N_{V1} = 48$, $N_{V2} = 48$, $N_{Sp(L2, L3)} = 43$, $N_{Sp\ (L4, ad)} = 12$, $N_{Ovipar} = 3$. Die Buchstaben über den Säulen geben die Signifikanzen an. Werte mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant bei $p<0,05$ (Kruskal-Wallis- Test, DUNN) (Mittelwert ± Stab).

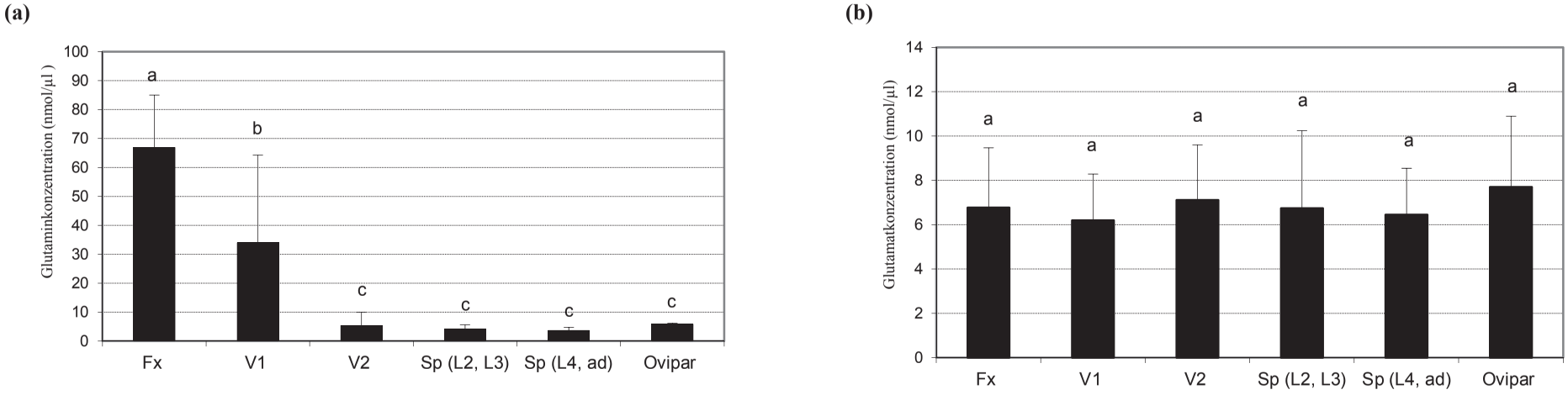


Abb. 86 (a – b): Glutaminkonzentration **(a)** und Glutamatkonzentration **(b)** des Honigtaus der Fundatrix, V1- und V2-Morphe, Sexupare (L2-, L3-Larven), Sexupare (L4-Larve, Adult) und der Oviparen von *C. piceicola*. Anzahl der für die Berechnungen herangezogenen Honigtauproben: $N_{Fx} = 3$, $N_{V1} = 48$, $N_{V2} = 48$, $N_{Sp(L2, L3)} = 43$, $N_{Sp(L4, ad)} = 12$, $N_{Ovipar} = 3$. Die Buchstaben über den Säulen geben die Signifikanzen an. Werte mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant bei $p<0,05$ (Kruskal-Wallis- Test, DUNN) (Mittelwert ± Stab).

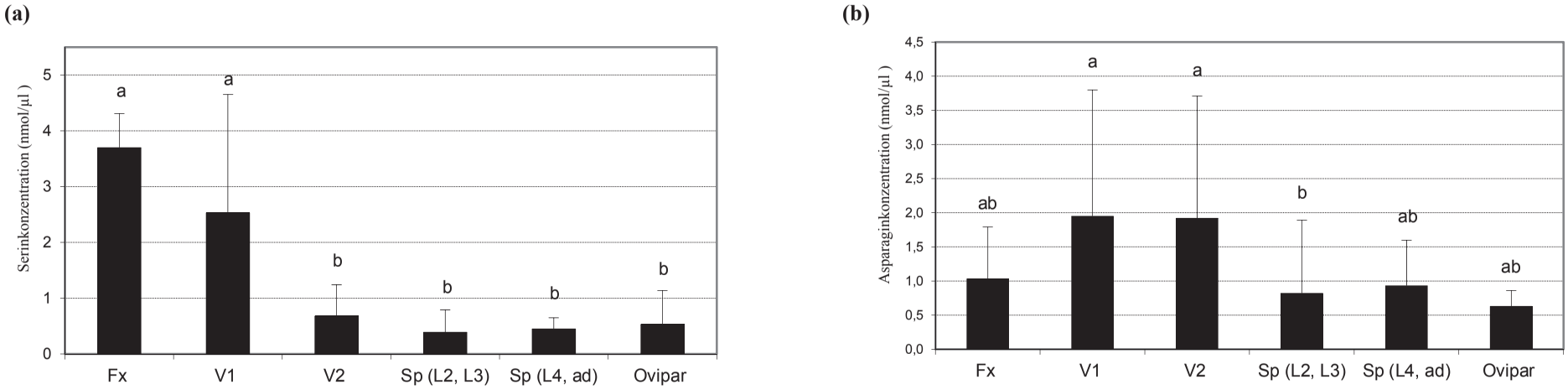


Abb. 87 (a – b): Serinkonzentration **(a)** und Asparaginkonzentration **(b)** des Honigtaus der Fundatrix, V1- und V2-Morphe, Sexupare (L2-, L3-Larven), Sexupare (L4-Larve, Adult) und der Oviparen von *C. piceicola*. Anzahl der für die Berechnungen herangezogenen Honigtauproben: $N_{Fx} = 3$, $N_{V1} = 48$, $N_{V2} = 48$, $N_{Sp(L2, L3)} = 43$, $N_{Sp(L4, ad)} = 12$,$N_{Ovipar} = 3$. Die Buchstaben über den Säulen geben die Signifikanzen an. Werte mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant bei $p<0,05$ (Kruskal-Wallis- Test, DUNN) (Mittelwert ± Stab).

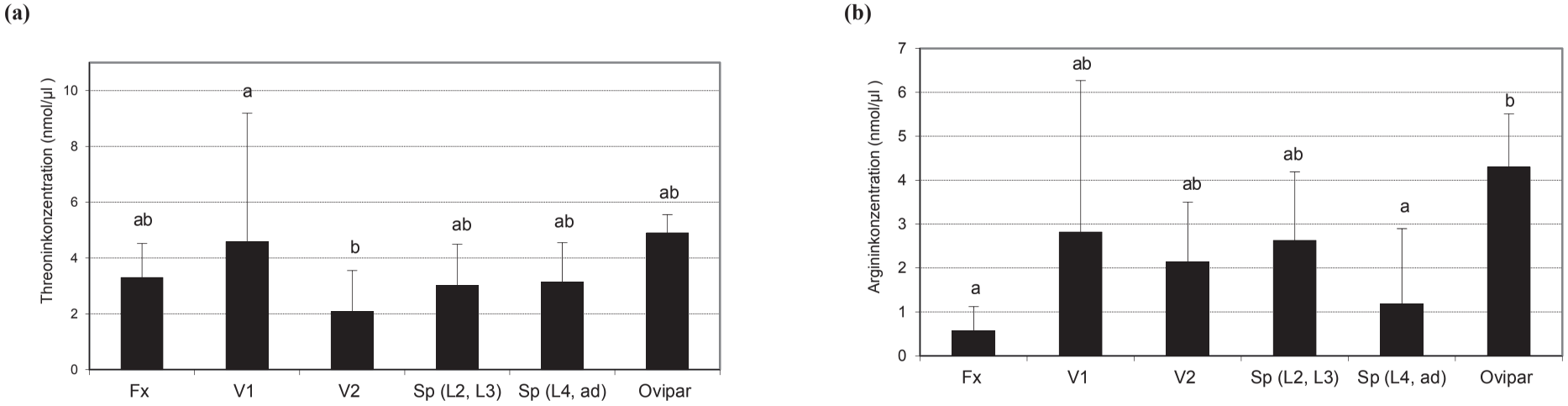


Abb. 88 (a – b): Threoninkonzentration **(a)** und Argininkonzentration **(b)** des Honigtaus der Fundatrix, V1- und V2-Morphe, Sexupare (L2-, L3-Larven), Sexupare (L4-Larve, Adult) und der Oviparen von *C. piceicola.* Anzahl der für die Berechnungen herangezogenen Honigtauproben: $N_{Fx} = 3$, $N_{V1} = 48$, $N_{V2} = 48$, $N_{Sp(L2, L3)} = 43$, $N_{Sp (L4, ad)} = 12$, $N_{Ovipar} = 3$. Die Buchstaben über den Säulen geben die Signifikanzen an. Werte mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant bei $p<0,05$ (Kruskal-Wallis- Test, DUNN) (Mittelwert ± Stab).

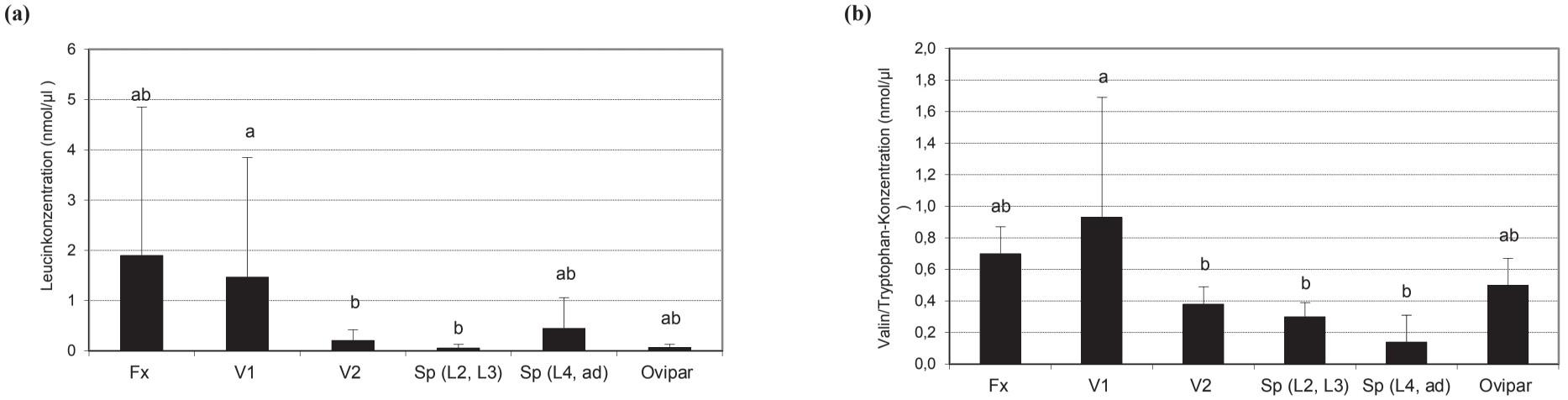


Abb. 89 (a –b): Leucinkonzentration **(a)** und Valin/Tryptphankonzentration **(b)** des Honigtaus der Fundatrix, V1- und V2-Morphe, Sexupare (L2-, L3-Larven), Sexupare (L4-Larve, Adult) und der Oviparen von *C. piceicola.* Anzahl der für die Berechnungen herangezogenen Honigtauproben: $N_{Fx} = 3$, $N_{V1} = 48$, $N_{V2} = 48$, $N_{Sp(L2, L3)} = 43$, $N_{Sp (L4, ad)} = 12$, $N_{Ovipar} = 3$. Die Buchstaben über den Säulen geben die Signifikanzen an. Werte mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant bei $p<0,05$ (Kruskal-Wallis- Test, DUNN) (Mittelwert ± Stab).

2.) *C. pruinosa*

Der im Mai ausgeschiedene Honigtau der V1-Morphe enthält eine deutlich höhere Gesamtaminosäurenkonzentration als derjenige der anderen drei Morphen. Der Honigtau der V2-Morphe, der Sexuparen und der Oviparen enthält in etwa 1/3 weniger Aminosäuren und es gibt hinsichtlich der Gesamtaminosäurekonzentrationen dieser drei Morphen keine signifikanten Unterschiede (Abb. 90).

Die Aminosäurespektren der vier Morphen von *C. pruinosa* unterscheiden sich hingegen nur geringfügig. Im Honigtau der V1-Morphe und der Oviparen wurden jeweils 18 Aminosäuren festgestellt, und zwar sind das Asparagin, Arginin, Glutamin, Serin, Aspartat, Glutamat, Glycin, Threonin, Alanin, Prolin, Valin/Tryptophan, Phenylalanin, Cystein, Isoleucin, Leucin, Lysin, Histidin und Tyrosin. Der Honigtau der V2-Morphe setzt sich aus nur 16 Aminosäuren zusammen, denn es fehlen Prolin und Phenylalanin. Im Honigtau der Sexuparen konnte kein Phenylalanin, Cystein und Lysin nachgewiesen werden.

Genau wie bei *C. piceicola* ist auch bei der V1-Morphe von *C. pruinosa* Glutamin die am höchsten konzentrierte Aminosäure, während im Honigtau der anderen Morphen Glutamat am stärksten vorkommt. Glutamin, Serin, Tyrosin und die essentiellen Aminosäuren Isoleucin und Leucin sind im Honigtau der V1-Morphe am höchsten konzentriert (Abb. 91 a, 92 a, A-Tab. 24). Die Argininkonzentration ist im Honigtau der Oviparen signifikant höher als in dem der V1-Morphe und der Sexuparen (Abb. 93 b). Glutamat, Threonin und Phenylalanin sind im Honigtau der V1-Morphe signifikant höher konzentriert als in dem der V2-Morphe (Abb. 91 b, 93 a, A-Tab. 24). Asparagin ist ebenso im Honigtau der V1-Morphe höher konzentriert als in dem der V2-Morphe und der Sexuparen (Abb. 93 b). Die Konzentrationen von Alanin und Histidin sind im Honigtau der V1-Morphe höher als in dem der V2-Morphe und der Oviparen (A-Tab. 24). Die essentielle Aminosäure Valin/Tryptophan ist im Honigtau der V2-Morphe am signifikant geringsten konzentriert (Abb. 94 b). Die Prolinkonzentration ist hingegen im Honigtau der V2-Morphe signifikant höher als in dem V1-Morphe (A-Tab. 24).

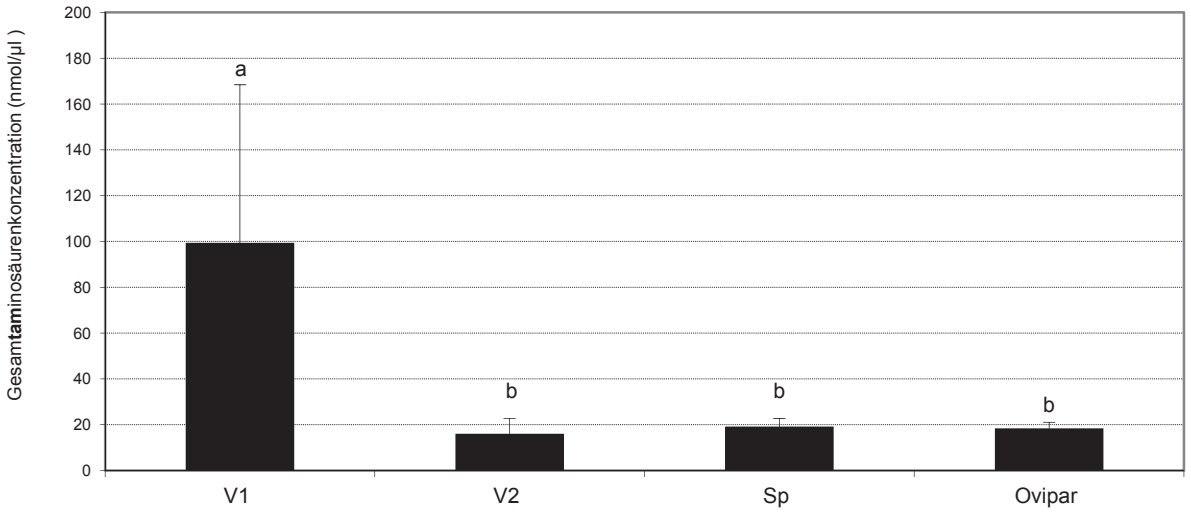


Abb. 90: Gesamtaminosäurenkonzentration des Honigtaus der V1- und V2-Morphe, Sexupare und der Oviparen von *C. pruinosa*. Anzahl der für die Berechnungen herangezogenen Honigtauproben: $N_{V1} = 37$, $N_{V2} = 26$, $N_{Sp(L2, L3)} = 5$, $N_{Sp} = 5$, $N_{Ovipar} = 10$. Die Buchstaben über den Säulen geben die Signifikanzen an. Werte mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant bei $p<0,05$ (Kruskal-Wallis- Test, DUNN) (Mittelwert ± Stab).

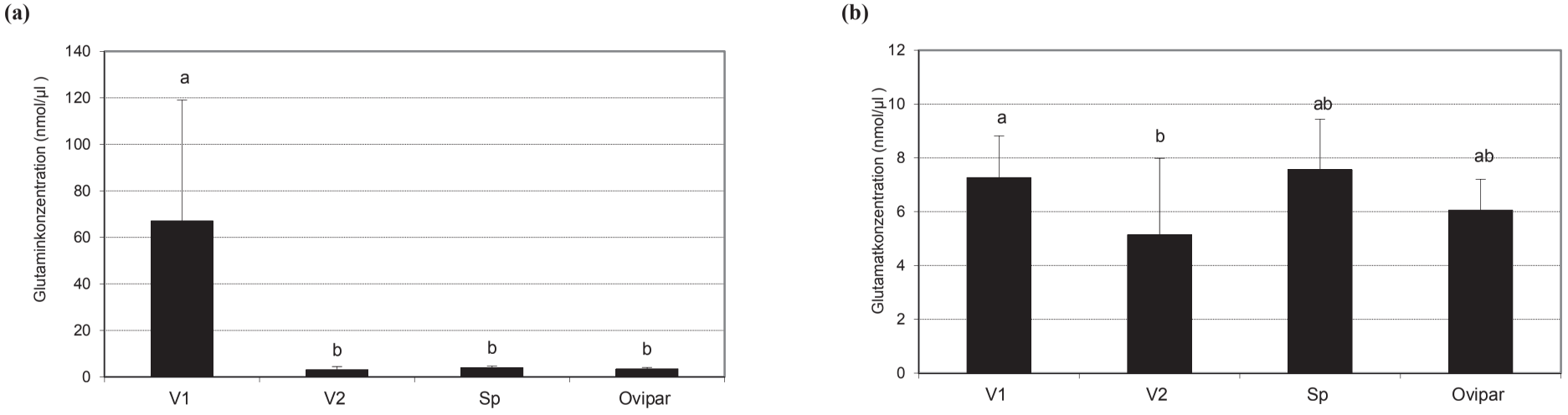


Abb. 91 (a – b): Glutaminkonzentration **(a)** und Glutamatkonzentration **(b)** des Honigtaus der V1- und V2-Morphe, Sexupare und der Oviparen von *C. pruinosa*. Anzahl der für die Berechnungen herangezogenen Honigtauproben: $N_{V1} = 37$, $N_{V2} = 26$, $N_{Sp(L2, L3)} = 5$, $N_{Sp} = 5$, $N_{Ovipar} = 10$. Die Buchstaben über den Säulen geben die Signifikanzen an. Werte mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant bei $p<0,05$ (Kruskal-Wallis- Test, DUNN) (Mittelwert ± Stab).

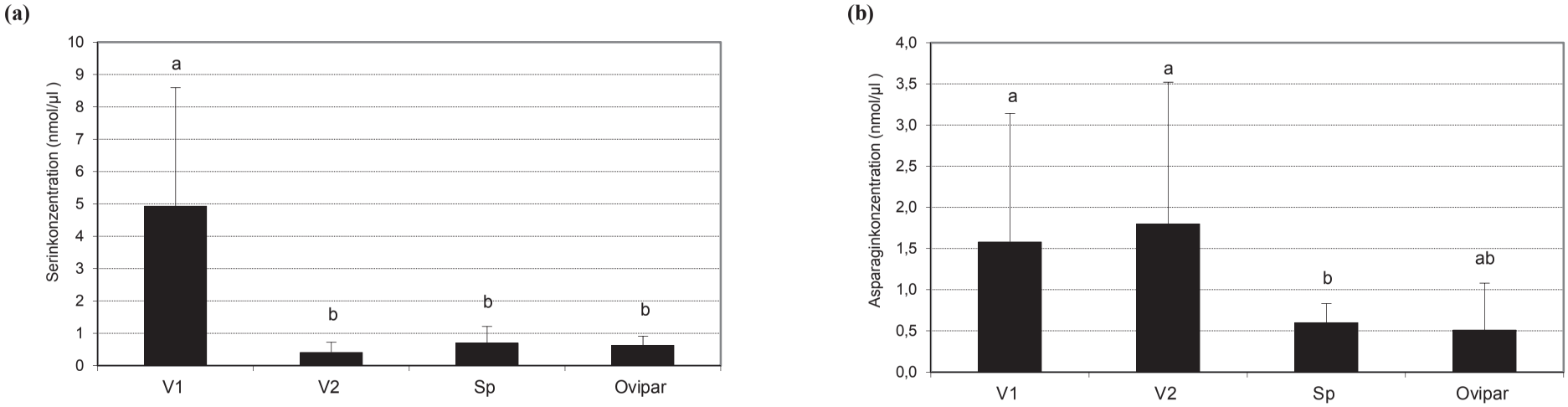


Abb. 92 (a – b): Serinkonzentration **(a)** und Asparaginkonzentration **(b)** des Honigtaus der V1- und V2-Morphe, Sexupare und der Oviparen von *C. pruinosa*. Anzahl der für die Berechnungen herangezogenen Honigtauproben: $N_{V1} = 37$, $N_{V2} = 26$, $N_{Sp(L2, L3)} = 5$, $N_{Sp} = 5$, $N_{Ovipar} = 10$. Die Buchstaben über den Säulen geben die Signifikanzen an. Werte mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant bei $p<0,05$ (Kruskal-Wallis- Test, DUNN) (Mittelwert ± Stab).

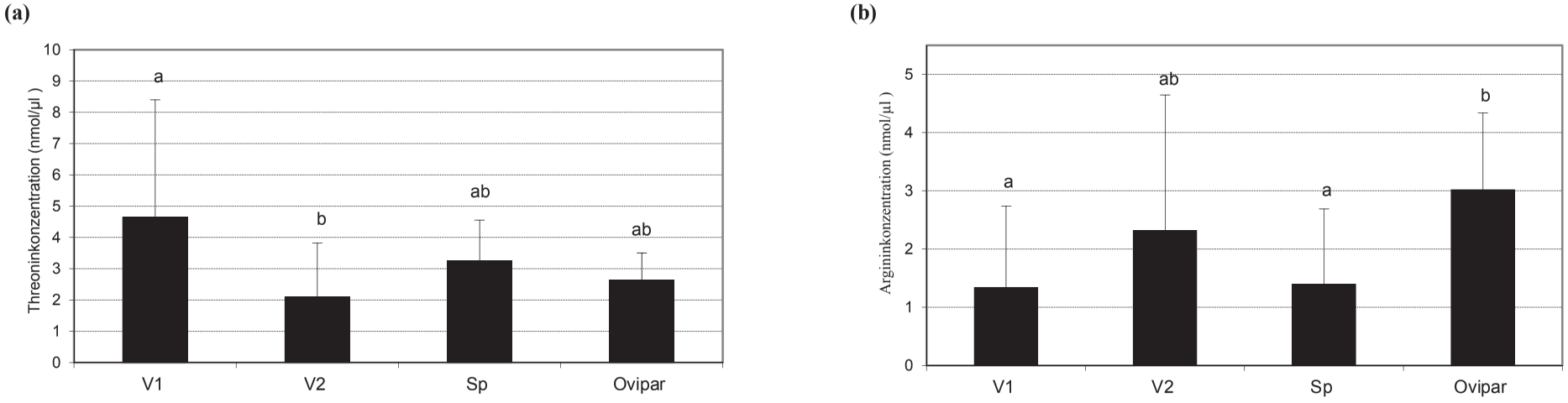


Abb. 93 (a – b): Threoninkonzentration **(a)** und Argininkonzentration **(b)** des Honigtaus der V1- und V2-Morphe, Sexupare und der Oviparen von *C. pruinosa*. Anzahl der für die Berechnungen herangezogenen Honigtauproben: $N_{V1} = 37$, $N_{V2} = 26$, $N_{Sp(L2, L3)} = 5$, $N_{Sp} = 5$, $N_{Ovipar} = 10$. Die Buchstaben über den Säulen geben die Signifikanzen an. Werte mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant bei $p<0,05$ (Kruskal-Wallis- Test, DUNN) (Mittelwert ± Stab).

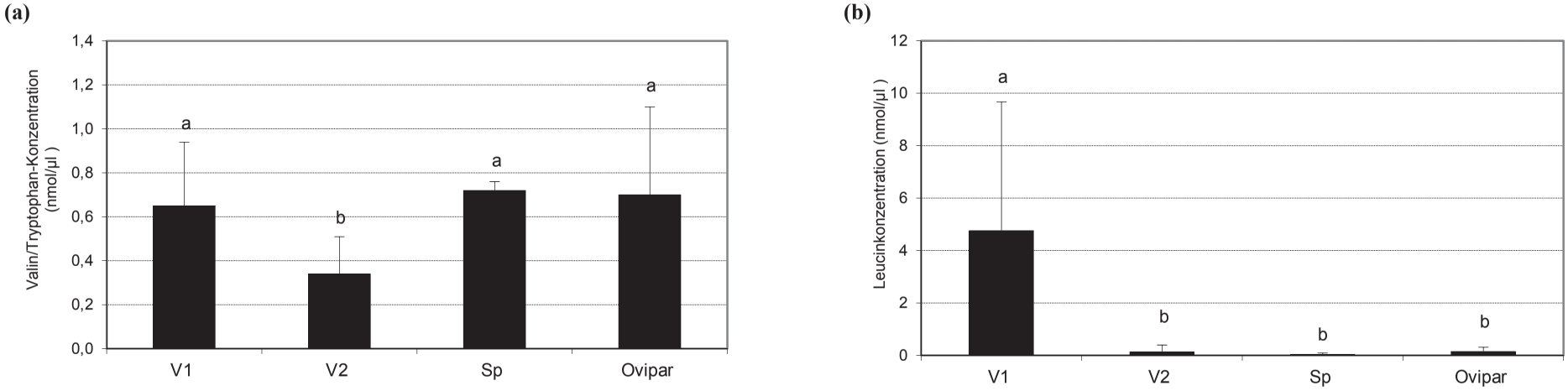


Abb. 94 (a – b): Valin/Tryptophankonzentration **(a)** und Leucinkonzentration **(b)** des Honigtaus der V1- und V2-Morphe, Sexupare und der Oviparen von *C. pruinosa*. Anzahl der für die Berechnungen herangezogenen Honigtauproben: $N_{V1} = 37$, $N_{V2} = 26$, $N_{Sp(L2, L3)} = 5$, $N_{Sp} = 5$, $N_{Ovipar} = 10$. Die Buchstaben über den Säulen geben die Signifikanzen an. Werte mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant bei $p<0,05$ (Kruskal-Wallis- Test, DUNN) (Mittelwert ± Stab).

3.) Korrelationen der Aminosäurenkonzentrationen des Honigtaus der verschiedenen Morphen von *C. piceicola* und *C. pruinosa*

Inwieweit die Konzentrationen einzelner Aminosäuren untereinander und mit der Gesamtaminosäurenkonzentration korrelieren, wurde am Beispiel der beiden am höchsten konzentrierten, nicht essentiellen Aminosäuren Glutamin und Glutamat untersucht. Die Ergebnisse der Korrelationen sind für die einzelnen Morphen von *C. piceicola* und *C. pruinosa* tabellarisch im Anhang zusammengefasst (A-Tab. 29 – 30). Die V1-Morphe von *C. piceicola* und *C. pruinosa* weist bei ansteigenden Gesamtaminosäurenkonzentrationen auch entsprechend hohe Glutamin-, Serin- und Glycin-konzentrationen im Honigtau auf. Die V2-Morphe von *C. piceicola* scheidet hingegen vor allem die beiden essentiellen Aminosäuren Leucin und Threonin und die Sexuparen vom August neben Threonin auch die essentiellen Aminosäuren Histidin und Arginin bei hohen Gesamtaminosäurenkonzentrationen verstärkt aus.
Aus den anschließenden Streudiagrammen (Abb. 95, 96) sind die Zusammenhänge zwischen der Konzentrationssumme der essentiellen Aminosäuren und der Summe der beiden am höchsten konzentrierten Aminosäuren Glutamin und Glutamat für die einzelnen Morphen von *C. piceicola* und *C. pruinosa* ersichtlich.
Wegen des sehr geringen Stichprobenumfanges (N < 5) wurde diesbezüglich für die Fundatrix keine Korrelation ermittelt. Innerhalb der einzelnen Morphen von *C. piceicola* und *C. pruinosa* scheidet jeweils die V1-Morphe am stärksten essentielle Aminosäuren bei ansteigenden Glutamin- und Glutamatkonzentrationen aus (Abb. 95 a). Die V1-Morphe von *C. piceicola* gibt vor allem die essentiellen Aminosäuren Histidin, Leucin, Phenylalanin, Threonin und Valin/Tryptophan bei ansteigenden Glutamin- und Glutamatkonzentrationen ab und die V1-Morphe von *C. pruinosa* neben diesen fünf genannten auch noch Isoleucin und Lysin (A-Tab. 29 – 30). Bei *C. pruinosa* wurde überhaupt nur bei der V1-Morphe eine signifikante Korrelation zwischen den Konzentrationen der essentiellen Aminosäuren und der Konzentrationssumme von Glutamin und Glutamat festgestellt (Abb. 96 a). *C. piceicola* gibt auch als V2-Morphe vermehrt essentielle Aminosäuren bei erhöhten Glutamin- und Glutamatmengen in den Honigtau ab (Abb. 95 b). Es handelt sich bei letzterer um dieselben fünf essentiellen Aminosäuren wie bei der V1-Morphe, welche jedoch nur bei erhöhten Glutaminmengen vermehrt ausgeschieden werden (A-Tab. 29).

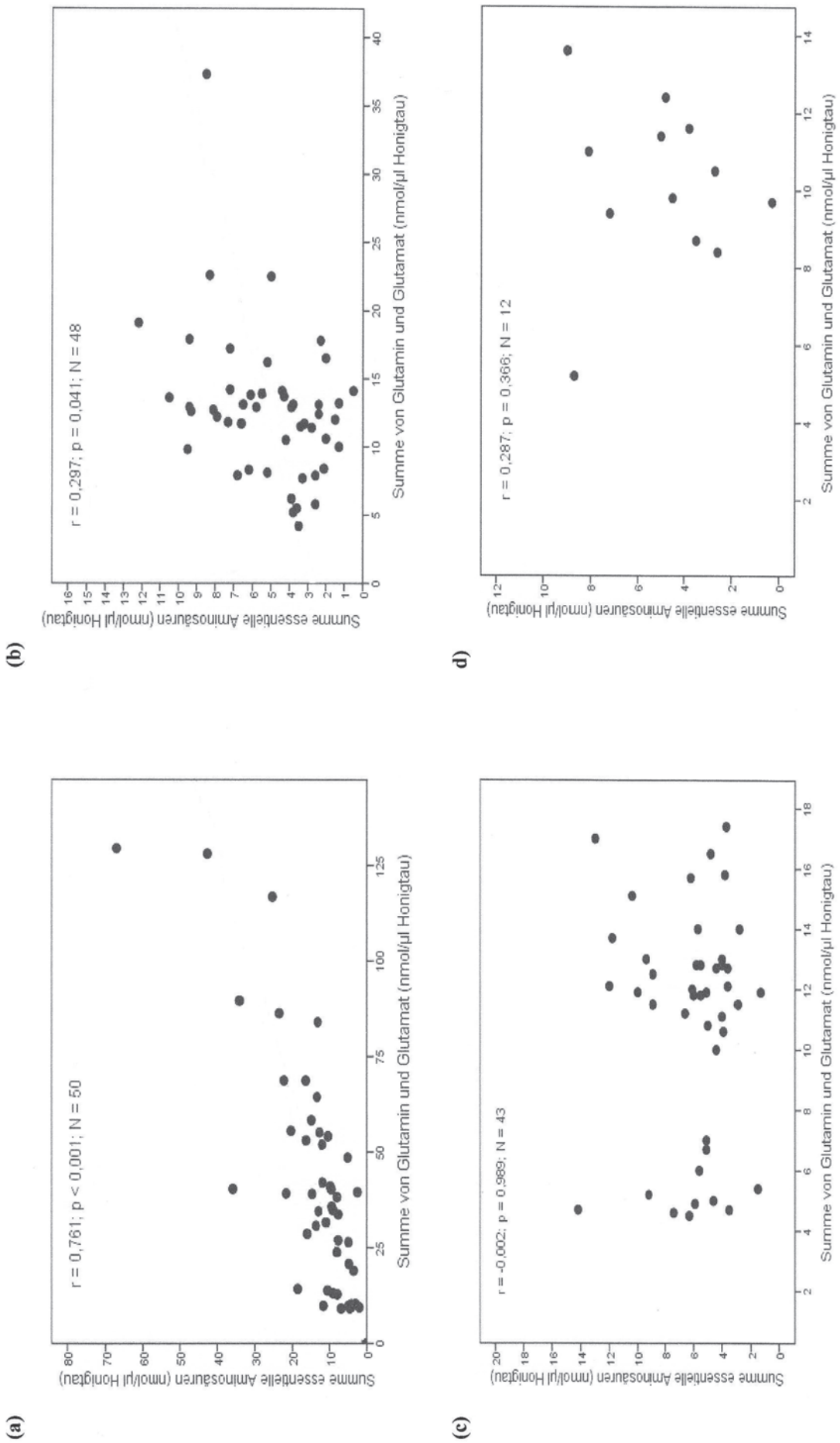


Abb. 95 (a – d): Spearman-Korrelation zwischen der Summe der Konzentrationen der essentiellen Aminosäuren und der Konzentrationssumme der nicht essentiellen Aminosäuren Glutamin und Glutamat für die V1-Morphe **(a)**, V2-Morphe **(b)**, Sexupare (L2, L3) vom Juli **(c)** und die Sexupare (L4, ad) vom August und September **(d)** von *C. piceicola*

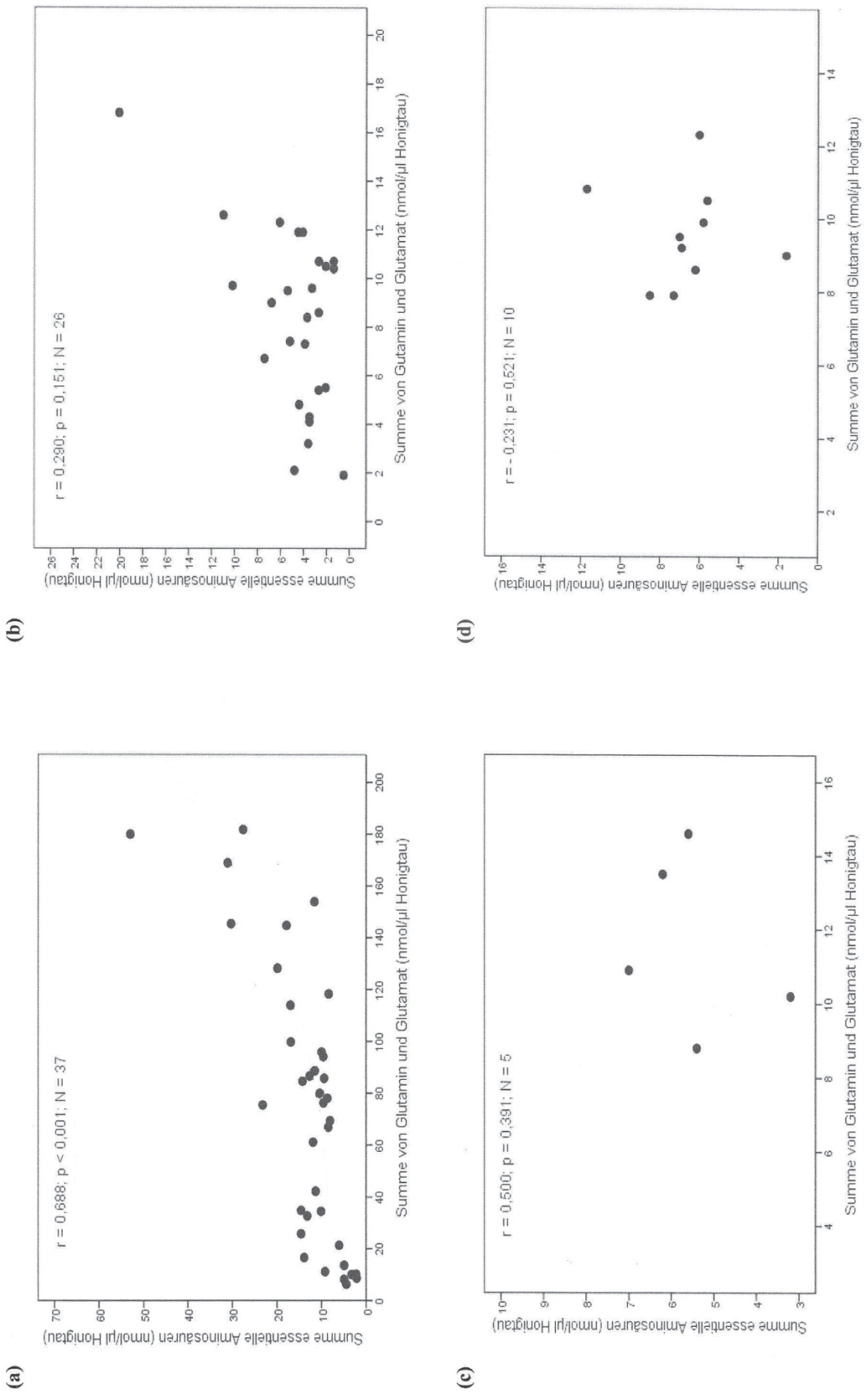


Abb. 96 (a – d): Spearman-Korrelation zwischen der Summe der Konzentrationen der essentiellen Aminosäuren und der Konzentrationssumme der nicht essentiellen Aminosäuren Glutamin und Glutamat für die V1-Morphe **(a)**, V2-Morphe **(b)**, Sexupare **(c)** und die Ovipare **(d)** von *C. pruinosa*

4.2.3.3. Korrelation zwischen der Gesamtzucker- und Gesamtaminosäurenkonzentration

Inwieweit die Zucker- und Aminosäurenkonzentrationen des Honigtaus von verschiedenen Morphen einer *Cinara*-Art korrelieren, wurde bei *C. piceicola* und *C. pruinosa* untersucht. In den nachfolgenden Streudiagrammen (Abb. 97 und 98) sind die Korrelationen der Gesamtzucker- und Gesamtaminosäurenkonzentrationen des Honigtaus der einzelnen Morphen von *C. piceicola* und *C. pruinosa* ersichtlich. Wegen der sehr geringen Stichprobenzahlen (N < 4) wurden die Gesamtzucker- und Gesamtaminosäurenkonzentrationen des Honigtaus der Fundatrix und der Oviparen von *C. piceicola* nicht dargestellt. Der Honigtau von *C. piceicola* zeigt nur bei der V1- und V2-Morphe einen signifikanten Zusammenhang in den Gesamtzucker- und Gesamtaminosäurenkonzentrationen. Die V1- und auch die V2-Morphe von *C. piceicola* scheiden bei hohen Gesamtzuckerkonzentrationen auch ansteigende Aminosäuremengen aus. Bei *C. pruinosa* gibt keine der vier Morphen einen Honigtau ab, dessen Gesamtzuckergehalt mit der Gesamtaminosäuren-konzentration korreliert.

Vergleicht man die gemittelten Gesamtzucker- und Gesamtaminosäurenkonzentrationen bei den einzelnen Morphen von *C. piceicola*, so zeigt sich, dass die im Mai gewonnenen Honigtauproben der Fundatrices und der V1-Morphe in etwa 17 bis 18 mal höhere Zuckermengen wie Aminosäuremengen enthalten. Die V2-Morphe, die Sexuparen und Oviparen von *C. piceicola* scheiden einen vergleichsweise zuckerärmeren Honigtau aus. Bei diesen drei genannten Morphen ist der Zuckergehalt nur in etwa 10 bis 12 mal höher als der Aminosäurengehalt.

Bei den verschiedenen Morphen von *C. pruinosa* zeigt sich eine ähnliche graduelle Abstufung im Verhältnis der Zucker- und Aminosäurenkonzentrationen. Im Honigtau der V1-Morphe ist der Zuckergehalt etwa 20 mal so hoch als der Aminosäurengehalt. Bei der V2-Morphe ist die Gesamtzuckerkonzentration nur mehr 12 mal höher als die Gesamtaminosäurenkonzentration und bei den Sexuparen und Oviparen reduziert sich der Zuckergehalt nochmals um die Hälfte. Der Zuckergehalt des Honigtaus der Sexuparen und Oviparen ist nur mehr noch etwa 5 bis 6 mal höher als der Aminosäurengehalt. Obwohl bei den Oviparen von *C. piceicola* nur zwei Honigtauproben als Vergleichsbasis herangezogen werden konnten, zeigt diese Morphe genauso wie bei *C. pruinosa* die Tendenz noch weniger Zuckermengen auszuscheiden als die übrigen Morphen.

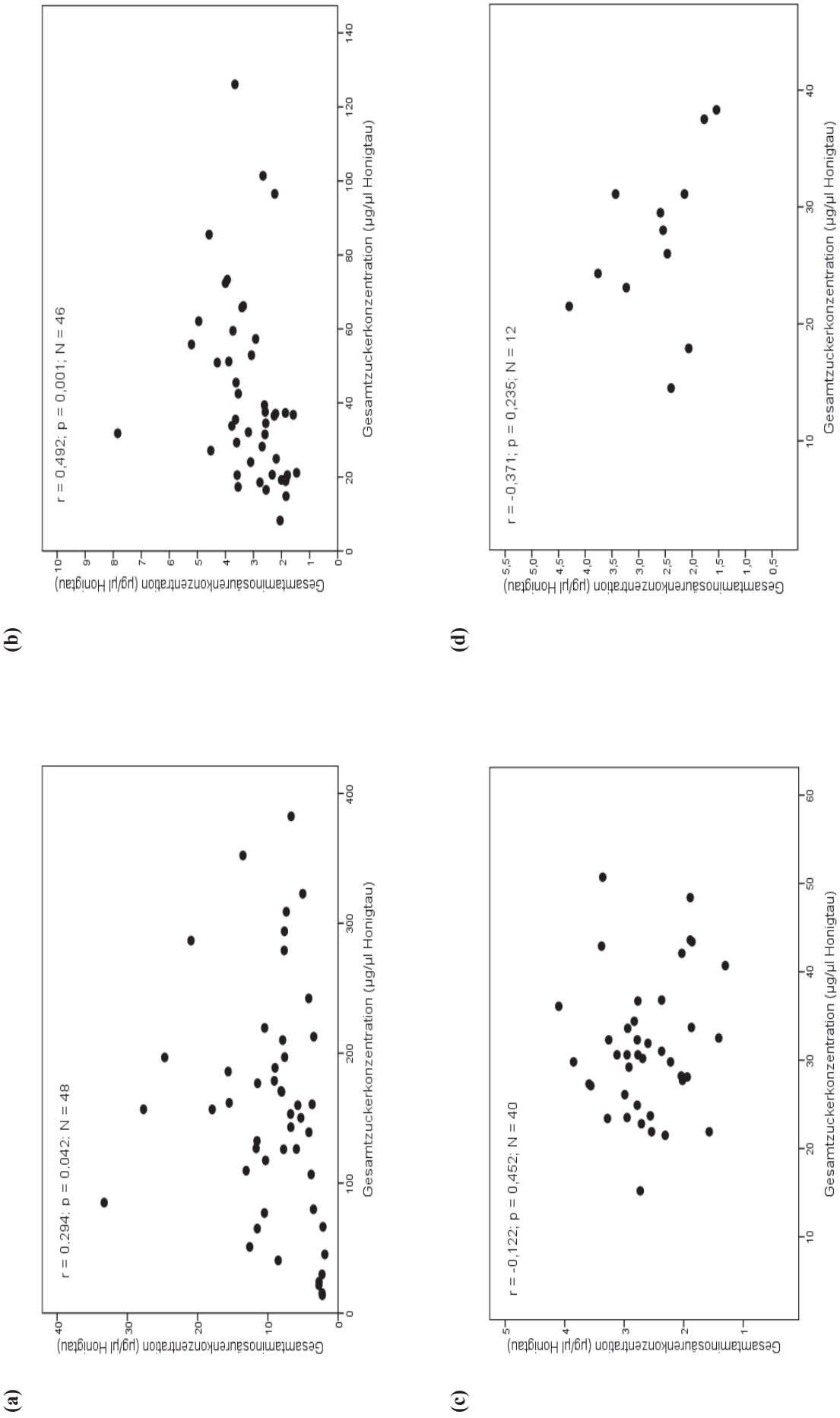


Abb. 97 (a – d): Spearman-Korrelation zwischen der Gesamtzucker- und Gesamtaminosäurenkonzentration des Honigtaus verschiedener Morphen von *C. piceicola*: V1-Morphe **(a),** V2-Morphe **(b),** Sexuparen (L2- und L3-Larvenstadien) vom Juli **(c)** und der Sexuparen (L4-Larvenstadium, Adult) vom August und September **(d)**.

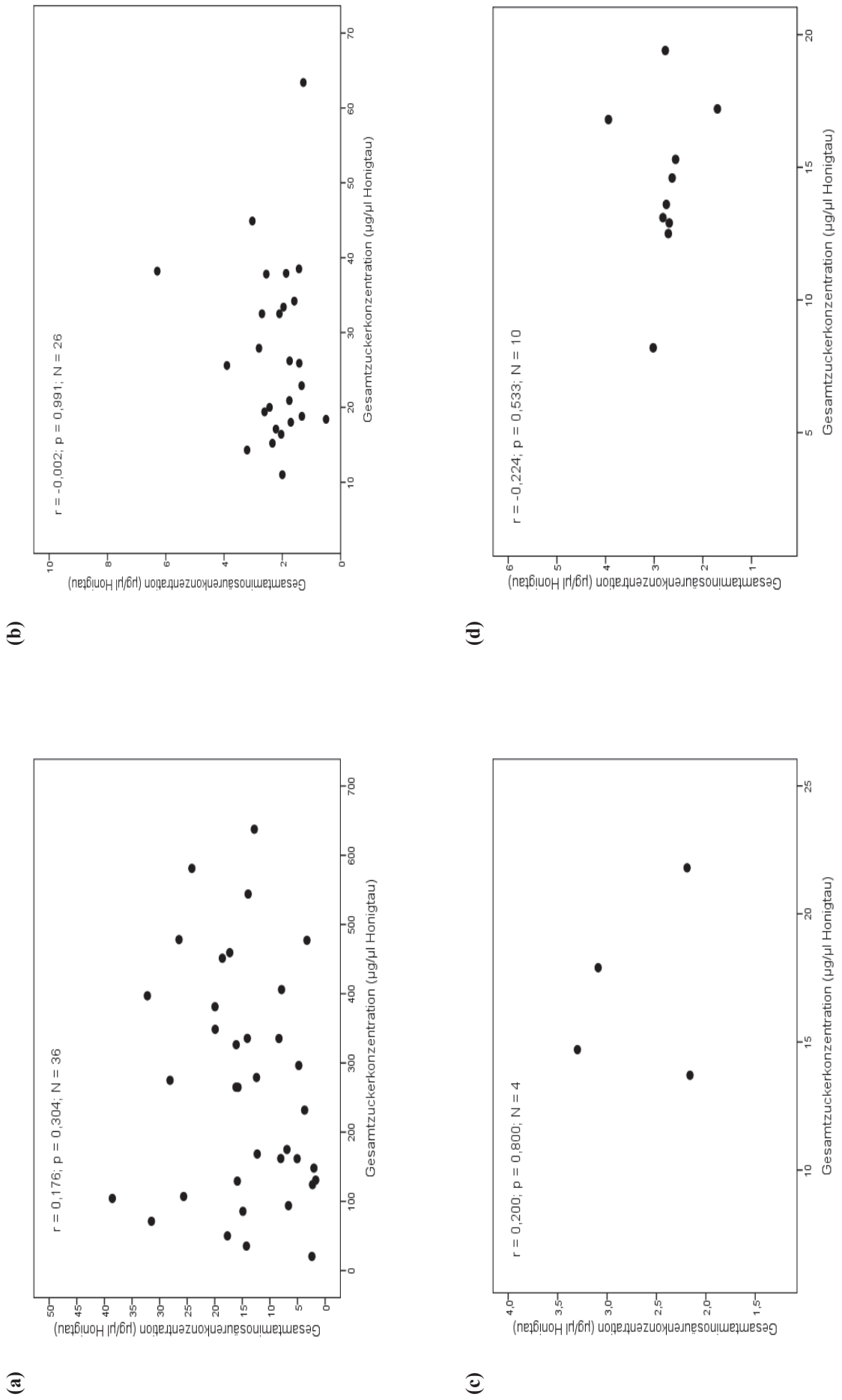


Abb. 98 (a – d): Spearman-Korrelation zwischen der Gesamtzucker- und Gesamtaminosäurenkonzentration des Honigtaus verschiedener Morphen von *C. pruinosa*: V1-Morphe **(a),** V2-Morphe **(b),** Sexuparen **(c)** und der Oviparen **(d)**.

4.2.4. Einfluss des Saugortes auf die Qualität des Honigtaus

Inwieweit sich die Honigtauqualität von ast- und wurzelsaugenden *C. pruinosa* gibt, wurde im Jahr 2005 untersucht. Die Honigtauqualität wurde durch die Gesamtzucker- und Gesamtaminosäurenkonzentrationen sowie durch die Konzentrationen der einzelnen Zucker und Aminosäuren definiert. Alle Honigtauproben stammen aus den Nachmittagsstunden zwischen 16:00 – 18:00.

Für die Analyse der Qualitätsunterschiede des Honigtaus von an Ästen und Wurzeln saugenden *C. pruinosa* wurde einerseits am 11.07. und 13.07. von Sexuparen und andererseits auch am 23.09. und 09.10. von Oviparen Honigtau gewonnen. Die am 11.07. und 13.07. gewonnenen Honigtauproben wurden nur für die Analyse von Unterschieden in den Aminosäurenspektren und -konzentrationen verwendet. Die Honigtauproben der beiden Sammelzeitpunkte im Herbst und im Juli wurden jeweils zusammen ausgewertet. Der im Juli und der im Herbst gewonnene Honigtau stammt von *pruinosa*-Kolonien, welche an älteren Trieben des unteren Stammdrittels (W6S4, W6S5, W7S6, W7S7) saugten (Definition der Saugorte unter Abb. 26). Die an oberflächennahen Wurzeln saugenden *pruinosa*-Kolonien wurden für die Honigtaugewinnung freigelegt (Abb. 9 und 10). Tabelle 29 zeigt die für die Ermittlung von signifikanten Qualitätsunterschieden des Honigtaus herangezogenen Honigtauprobenzahlen (N) bezüglich der ast- und wurzelsaugenden *C. pruinosa*.

Tab. 29: Honigtauprobenzahlen für die Ermittlung von Honigtauqualitätsunterschieden ast- und wurzelsaugender *C. pruinosa*

	Honigtau vom 11.07./13.07.05		**Honigtau vom 23.09./09.10.05**	
	Wurzel	**Ast**	**Wurzel**	**Ast**
Zucker	-	-	4	11
Aminosäuren	5	20	2	10

Der von ast- und wurzelsaugenden *C. pruinosa* im Herbst (23.09., 09.10.) ausgeschiedene Honigtau unterscheidet sich nicht hinsichtlich der Gesamtzucker- und Gesamtaminosäurenkonzentrationen. In den nachfolgenden Tabellen 30 – 32 sind die genauen Werte und die signifikanten Unterschiede der Gesamtzucker- und Gesamtaminosäurenkonzentrationen sowie die Konzentrationen der einzelnen Zucker und Aminosäuren für die ast- und wurzelsaugenden *C. pruinosa*-Kolonien angeführt.

Der im Herbst gewonnene Honigtau der oberirdisch und unterirdisch saugenden *C. pruinosa* weist mit Fructose, Saccharose und Melezitose dieselben drei Zucker auf. Der von *C. pruinosa* beider Saugorte am meisten ausgeschiedene Zucker ist Melezitose. Wurzelsaugende *pruinosa*-Kolonien scheiden jedoch eine fast zweimal so hohe Saccharosemenge aus wie astsaugende. Ast- sowie wurzelsaugende *pruinosa*-Kolonien geben insgesamt jeweils 11 Aminosäuren in den Honigtau ab, welche sich in den Konzentrationen nicht signifikant unterscheiden. Es handelt sich um die sechs nicht essentiellen Aminosäuren Asparagin, Glutamin, Serin, Glutamat, Glycin und Alanin sowie um die fünf essentiellen Aminosäuren Arginin, Threonin, Valin/Tryptophan, Isoleucin und Leucin.

Der von astsaugenden *pruinosa*-Kolonien ausgeschiedene Honigtau enthält weiters noch zusätzlich Histidin, Tyrosin und Aspartat, welche im Honigtau von wurzelsaugenden *C. pruinosa* nicht nachgewiesen werden konnten. Prolin konnte weder im Honigtau von wurzelsaugenden noch von astsaugenden oviparen *C. pruinosa* detektiert werden. Innerhalb der einzelnen Aminosäuren werden Glutamat gefolgt von Glutamin und Threonin von ast- und wurzelsaugenden, oviparen *C. pruinosa* am stärksten in den Honigtau ausgeschieden.

Der ausschließlich auf Aminosäurenkonzentrationen basierende Vergleich des Honigtaus der Sexuaparen vom Juli zeigte, dass die astsaugenden *pruinosa*-Kolonien eine signifikant höhere Gesamtaminosäurenmenge ausscheiden als die wurzelsaugenden (Tab. 32). Letzteres liegt in erster Linie daran, dass astsaugende, sexupare *C. pruinosa* deutlich höhere Mengen der essentiellen Aminosäuren Arginin und Threonin ausscheiden. Weiters wurde nur im Honigtau von astsaugenden *C. pruinosa* Asparagin und Aspartat nachgewiesen. Der Honigtau von wurzelsaugenden, sexuparen *C. pruinosa* enthielt allerdings eine signifikant höhere Histidinkonzentration und – anders als astsaugende *pruinosa*-Kolonien – auch Spuren von Cystein. Ansonsten unterscheiden sich die aus insgesamt 14 gemeinsamen Aminosäuren bestehenden Spektren der ast- und wurzelsaugenden, sexuparen *C. pruinosa* nicht voneinander. Genauso wie die Oviparen scheidet die sexupare *C. pruinosa* die nicht essentielle Aminosäure Glutamat gefolgt von Glutamin am stärksten aus.

Tab. 30: Zuckerkonzentrationen des Honigtaus von wurzel- und astsaugenden, oviparen *C. pruinosa* vom Herbst (23.09., 09.10.)

Art / Kolonie	M ± Stab [µg/µl Honigtau]						
	GesZu	Fr	Gl	Sa	Tr	Er	Me
Cprui Wurzel	1,2 ± 0,1	0,2 ± 0,02	0,0	0,2 ± 0,04 a	0,00	0,00	0,8 ± 0,14
Cprui Ast	1,4 ± 0,4	0,3 ± 0,05	0,0	0,1 ± 0,08 b	0,00	0,00	1,0 ± 0,38
p (MW)	0,2	0,088	1,000	0,026	-	-	0,240

Tab. 31: Aminosäurenkonzentrationen des Honigtaus von wurzel- und astsaugenden, oviparen *C. pruinosa* vom Herbst (23.09., 09.10.)

Art / Kolonie	M ± Stab [nmol/µl Honigtau]									
	GesAs	Asn	Arg	Gln	Ser	Asp	Glu	Gly	Thr	Ala
Cprui Wurzel	14,3 ± 2,6	0,3 ± 0,0	0,8 ± 0,1	3,9 ± 1,7	0,6 ± 0,3	0,0	5,4 ± 0,9	0,1 ± 0,0	2,1 ± 0,2	0,4 ± 0,0
Cprui Ast	18,8 ± 3,7	0,7 ± 0,5	1,9 ± 1,5	4,0 ± 0,6	0,7 ± 0,4	0,2 ± 0,2	7,1 ± 1,5	0,2 ± 0,3	2,9 ± 1,3	0,3 ± 0,2
p (MW)	0,2	0,1	0,4	1,0	0,8	0,3	0,2	1,0	0,2	0,6

Art / Kolonie	M ± Stab [nmol/µl Honigtau]								
	Pro	Val/Try	Phe	Cys	Ilu	Leu	Lys	His	Tyr
Cprui Wurzel	0,0	0,6 ± 0,0	0,0	0,0	0,1 ± 0,07	0,2 ± 0,1	0,0	0,0	0,0
Cprui Ast	0,0	0,8 ± 0,4	0,0	0,0	0,1 ± 0,07	0,1 ± 0,2	0,0	0,1 ± 0,10	0,1 ± 0,1
p (MW)	1,0	0,2	1,0	1,0	0,9	0,2	1,0	0,4	0,1

Tab. 32: Aminosäurenkonzentrationen des Honigtaus von wurzel- und astsaugenden, sexuparen *C. pruinosa* vom Juli (11.07., 13.07.)

Art / Kolonie	M ± Stab [nmol/µl Honigtau]									
	GesAs	Asn	Arg	Gln	Ser	Asp	Glu	Gly	Thr	Ala
Cprui Wurzel	12,8 ± 5,3	0,00	0,2 ± 0,3	3,1 ± 2,8	0,4 ± 0,5	0,0	7,1 ± 1,9	0,3 ± 0,3	0,4 ± 0,9	0,2 ± 0,3
Cprui Ast	20,0 ± 4,8	0,8 ± 1,3	3,0 ± 1,8	4,1 ± 1,4	0,4 ± 0,3	0,1 ± 0,3	7,2 ± 3,5	0,1 ± 0,2	3,5 ± 1,6	0,1 ± 0,1
p (MW)	0,02	0,08	0,001	0,3	0,7	0,2	0,7	0,4	0,003	0,6

Art / Kolonie	M ± Stab [nmol/µl Honigtau]								
	Pro	Val/Try	Phe	Cys	Ilu	Leu	Lys	His	Tyr
Cprui Wurzel	0,1 ± 0,1	0,4 ± 0,3	0,0	0,02 ± 0,04	0,2 ± 0,3	0,1 ± 0,2	0,04 ± 0,05	0,2 ± 0,2	0,1 ± 0,0
Cprui Ast	0,0 ± 0,03	0,3 ± 0,1	0,0	0,0	0,02 ± 0,05	0,08 ± 0,07	0,08 ± 0,06	0,01 ± 0,03	0,1 ± 0,1
p (MW)	0,07	0,8	-	0,05	0,2	0,6	0,2	0,001	0,9

4.2.5. Einfluss des Ameisenbesuches auf die Qualität des Honigtaus

Der am 01.06.05 von den abgeschirmten Kolonien der drei *Cinara*-Arten gesammelte Honigtau stammt ausschließlich vom Wirtsbaum „N1B9“. Die Honigtauproben der Kolonien von den selben drei *Cinara*-Arten, bei denen der Ameisenbesuch durchgehend zugelassen wurde, stammen aus dem Zeitraum zwischen dem 19.05. bis 31.05.05 von den Wirtsbäumen „N1B8, N1B10 und N1B11“. Es handelt sich somit bei beiden Varianten um *Cinara*-Kolonien, die der V1-Morphe zuzurechnen sind. Die Berücksichtigung der Tageszeit der Honigtauprobengewinnung beim Vergleich des Honigtaus von Lauskolonien mit und ohne Ameisenbesuch unterblieb wegen der geringen Honigtauprobenzahl bei *C. piceicola* „Ohne Ameisenbesuch“. Die Qualität des Honigtaus von Lauskolonien „Mit“ und „Ohne“ Ameisenbesuch wird durch die Gesamtzucker- und Gesamtaminosäurenkonzentrationen sowie durch die Konzentrationen und prozentualen Anteile der einzelnen Zucker und Aminosäuren definiert. Für die Analyse weiterer, möglicherweise ebenso vom Ameisenbesuch beeinflusster Parameter der Honigtauqualität wurden Korrelationen bestimmter Zucker und Aminosäuren untereinander sowie Korrelationen zwischen Gesamtzucker- und Gesamtaminosäurenkonzentrationen durchgeführt. Innerhalb der Konzentrationen einzelner Aminosäuren wurde der Zusammenhang zwischen der Summe der beiden am höchsten konzentrierten, nicht essentiellen Aminosäuren Glutamin sowie Glutamat und der Summe der Konzentrationen essentieller Aminosäuren untersucht.
In Tabelle 33 sind die Honigtauprobenzahlen der von Ameisen abgeschirmten und nicht abgeschirmten Kolonien von *C. piceicola*, *C. pruinsa* und *C. pilicornis* angeführt, welche für die Ermittlung der qualitativen Unterschiede des Honigtaus herangezogen wurden.

Tab.33: Honigtauprobenzahlen für die Ermittlung von Honigtauqualitätsunterschieden bei Lauskolonien „Mit“ und „Ohne“ Ameisenbesuch für *C. piceicola*, *C. pruinosa* und *C. pilicornis*

	C. piceicola		***C. pruinosa***		***C. pilicornis***	
	Mit	Ohne	Mit	Ohne	Mit	Ohne
Zucker	109	16	82	29	119	35
Aminosäuren	88	14	72	26	104	30

4.2.5.1. Zucker des Honigtaus von *C. piceicola*, *C. pruinosa* und *C. pilicornis* auf Fichten „Mit“ und „Ohne“ Ameisenbesuch

Die Zuckermuster des Honigtaus von *C. piceicola*, *C. pruinosa* und *C. pilicornis* wurden jeweils in Abhängigkeit vom Ameisenbesuch analysiert. Die Abb. 99, 104 und 109 zeigen die Konzentrationen der löslichen Kohlenhydrate und die Abb. 113, 115 sowie 118 die Aminosäurenkonzentrationen für die drei Arten in den jeweiligen Versuchsvarianten.. Signifikante Zusammenhänge zwischen den Konzentrationen einzelner Zucker sind in den Abb. 100 – 103, 105 – 108 und 110 – 112 für die beiden Varianten jeweils artbezogen gezeigt.

1.) *C. piceicola*

Der Zuckergehalt des Honigtaus von ameisenfrei gehaltenen *C. piceicola* ist im Mittel um über 40 % höher als derjenige von ameisenbelaufenen *piceicola*-Kolonien (Abb. 99 a). Das Zuckerspektrum des Honigtaus von der Variante „Ohne Ameisenbesuch“ enthält die 10 Zucker Xylose, Fructose, Glucose, Saccharose, Turanose, Maltose, Trehalose, Erlose, Melezitose und Raffinose. In der Variante „Mit Ameisenbesuch“ fehlt lediglich Xylose.

Unabhängig vom Ameisenbesuch dominiert im Honigtau von *piceicola*-Kolonien Melezitose gefolgt von Trehalose. Ohne Ameisenbesuch scheidet *C. piceicola* eine im Mittel fast viermal höhere Melezitose- als Trehalosemenge aus. Ameisenbelaufene *piceicola*-Kolonien produzieren hingegen einen Honigtau, dessen Melezitosekonzentration nur geringfügig höher ist als die Trehalosekonzentration.

Der Vergleich der Einzelzuckerkonzentrationen zeigt, dass ameisenbelaufene *piceicola*-Kolonien eine signifikant höhere Glucosemenge und signifikant geringere Maltose-, Melezitose- sowie Raffinosemengen in den Honigtau ausscheiden (Abb. 99 b). Die Melezitosekonzentration des Honigtaus von *C. piceicola* „Ohne Ameisenbesuch" ist mit 228,4 ± 170,6 µg/µl Honigtau um mehr als das doppelte so hoch wie diejenige des Honigtaus von *C. piceicola* „Mit Ameisenbesuch".

Die Unterschiede in den prozentualen Zuckerzusammensetzungen bestehen darin, dass der Honigtau von *C. piceicola* „Mit Ameisenbesuch" signifikant höhere Fructose-, Glucose-, Saccharose- und Trehaloseanteile und signifikant geringere Maltose-, Melezitose- und Raffinoseanteile enthält als derjenige von *C. piceicola* „Ohne Ameisenbesuch" (Abb. 99 c).

Bei beiden Varianten korrelieren die am höchsten konzentrierten Zucker Melezitose und Trehalose jeweils auch am stärksten mit den Gesamtzuckerkonzentrationen. Im Honigtau beider Varianten korrelieren sowohl die Fructose- als auch die Saccharosekonzentrationen positiv mit den Trehalose- und Melezitosekonzentrationen, wobei die r_S-Werte bei der Variante „Ohne Ameisenbesuch" zumeist höher liegen als bei der Variante „Mit Ameisenbesuch". In den Abb. 100 – 103 sind die bei beiden Varianten am stärksten miteinander korrelierenden Hauptzucker dargestellt. Es handelt sich um die mit der Melezitosekonzentration signifikant positiv korrelierenden Saccharose-, Glucose- und Trehalosekonzentrationen. *C. piceicola* scheint unabhängig des Ameisenbesuches bei Erreichen eines bestimmten Saccharosespiegels keine weitere Melezitose und Trehalose mehr zu bilden und auszuscheiden (Abb. 100 a – b, Abb. 102 a – b). Die Trehalose- und Melezitosekonzentrationen zeigen bei beiden Varianten annähernd lineare Verteilungen der Meßpunkte (Abb. 103 a, b).

Anders als bei *C. piceicola* „Mit Ameisenbesuch" gibt es bei ameisenfrei gehaltenen *C. piceicola* keine Korrelation zwischen den Glucose- und Melezitosekonzentrationen (Abb.101).

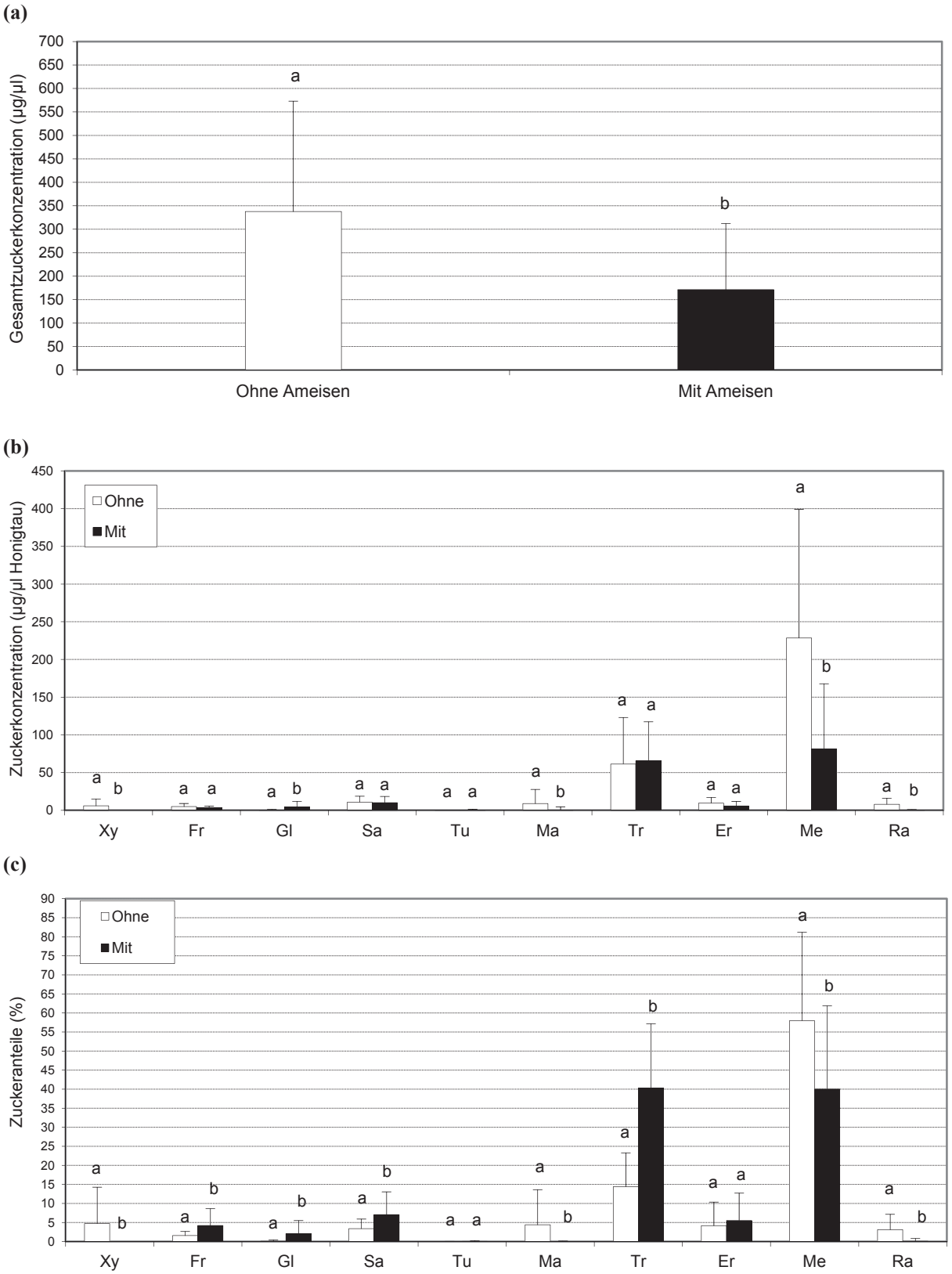


Abb. 99 (a – c): Gesamtzuckerkonzentrationen **(a)**, Konzentrationen **(b)** und prozentuale Anteile **(c)** der einzelnen Zucker des Honigtaus von *C. piceicola* „Mit“ und „Ohne“ Ameisenbesuch. $N_{Ohne} = 16$, $N_{Mit} = 109$.
Xy = Xylose, Fr = Fructose, Gl = Glucose, Sa = Saccharose, Tu = Turanose, Ma = Maltose, Tr = Trehalose, Er = Erlose, Me = Melezitose, Ra = Raffinose.
Werte mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant (Mann Whitney-U Test, $p < 0,05$) (Median, Minimum, Maximum).

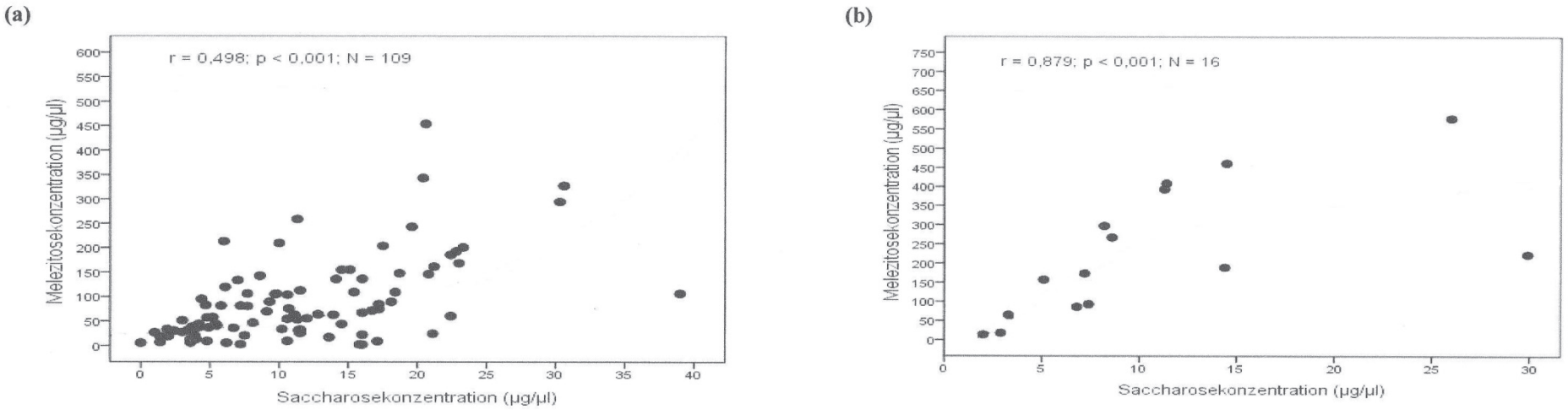


Abb. 100 (a – b): Spearman-Korrelation zwischen der Saccharose- und Melezitosekonzentration bezüglich des Honigtaus von *C. piceicola* „Mit Ameisenbesuch“ **(a)** und von *C. piceicola* „Ohne Ameisenbesuch“ **(b)**.

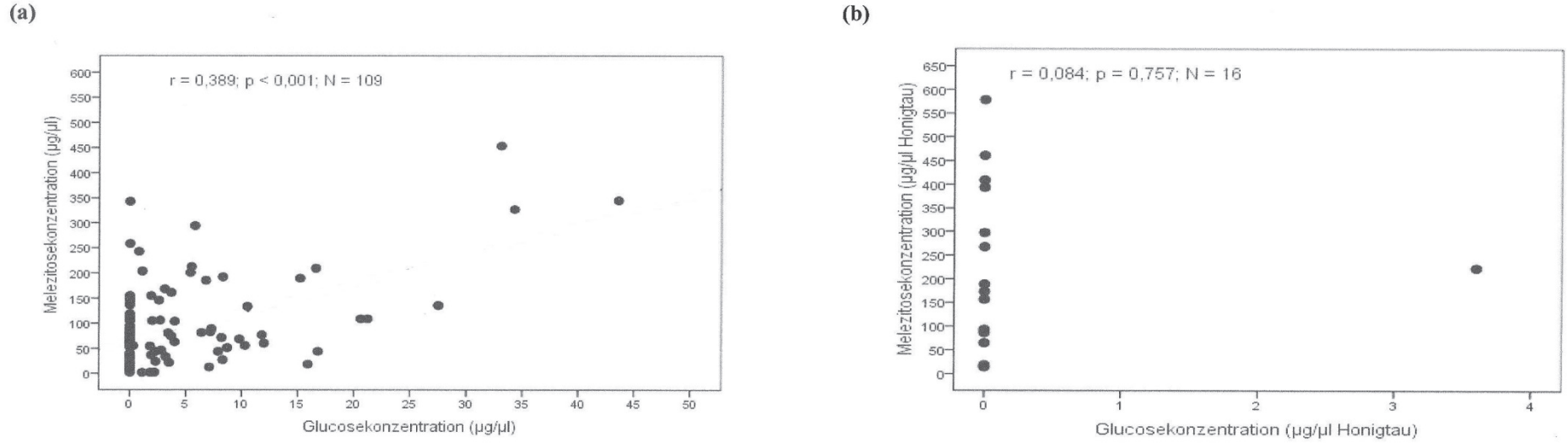
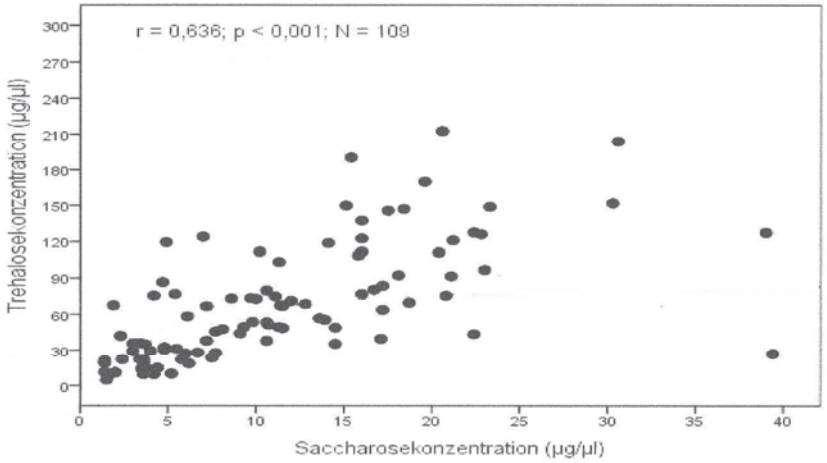


Abb. 101 (a – b): Spearman-Korrelation zwischen der Glucose- und Melezitosekonzentration bezüglich des Honigtaus von *C. piceicola* „Mit Ameisenbesuch“ **(a)** und von *C. piceicola* „Ohne Ameisenbesuch“ **(b)**.

(a)



(b)

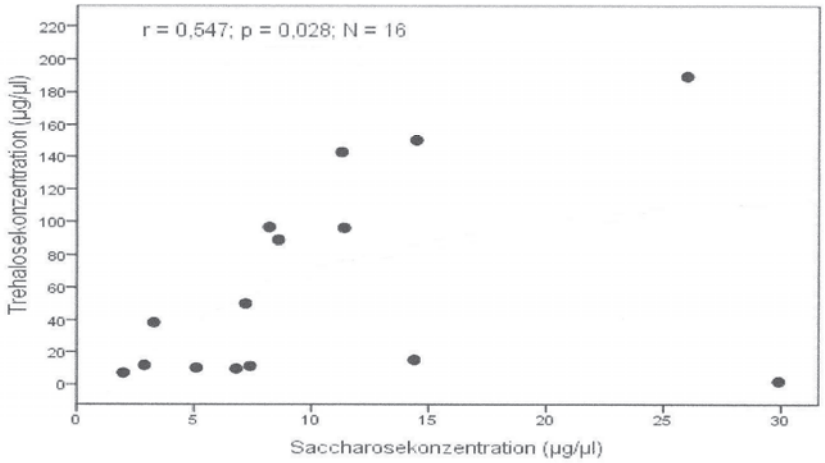
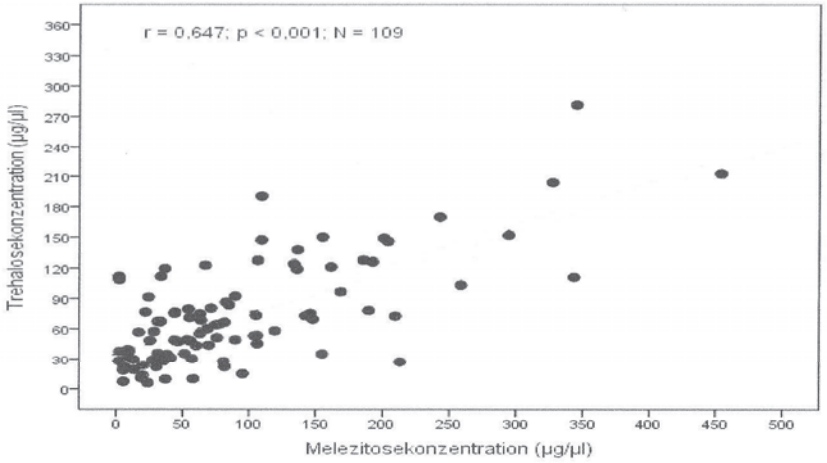


Abb. 102 (a – b): Spearman-Korrelation zwischen der Trehalose- und Saccharosekonzentration bezüglich des Honigtaus von *C. piceicola* „Mit Ameisenbesuch“ **(a)** und von *C. piceicola* „Ohne Ameisenbesuch“ **(b)**.

(a)



(b)

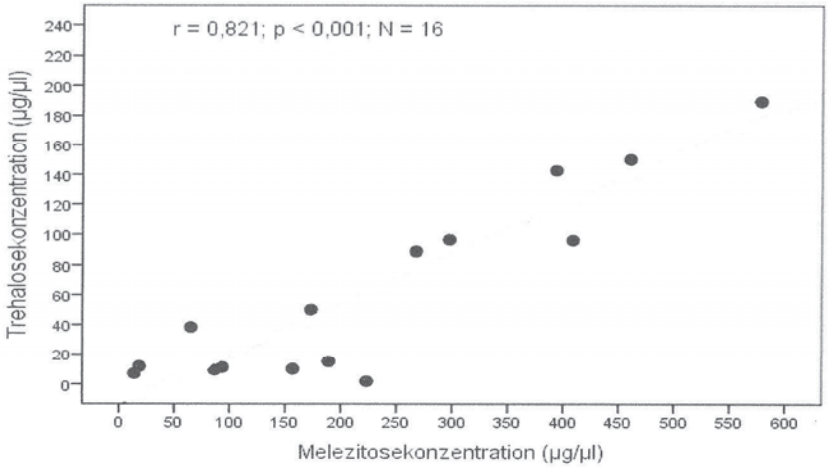


Abb. 103 (a – b): Spearman-Korrelation zwischen der Trehalose- und Melezitosekonzentration bezüglich des Honigtaus von *C. piceicola* „Mit Ameisenbesuch“ **(a)** und von *C. piceicola* „Ohne Ameisenbesuch“ **(b)**.

2.) *C. pruinosa*

C. pruinosa scheidet ohne Ameisenbesuch – genauso wie *C. piceicola* – einen zuckerreicheren Honigtau aus als mit Ameisenbesuch. Die Gesamtzuckerkonzentration des Honigtaus von ameisenbelaufenen *pruinosa*-Kolonien ist im Mittel um etwa 47 % höher als bei ameisenfrei gehaltenen *pruinosa*-Kolonien (Abb. 104 a).

Der Honigtau der Variante „Mit Ameisenbesuch“ setzt sich aus Fructose, Glucose, Saccharose, Maltose, Trehalose, Erlose und Melezitose zusammen. Im Honigtau der Variante „Mit Ameisenbesuch“ wurden neben diesen 7 Zucker zusätzlich Xylose, Turanose und Raffinose detektiert. Beide Varianten scheiden Melezitose gefolgt von Trehalose am stärksten aus. Die vom Ameisenbesuch abhängigen Unterschiede in den Konzentrationen der einzelnen Zucker ähneln denen von *C. piceicola*. Der von der Variante „Ohne Ameisenbesuch“ ausgeschiedene Honigtau enthält signifikant mehr Fructose, Saccharose, Trehalose, Erlose und Melezitose. Glucose ist hingegen im Honigtau von ameisenbelaufenen signifikant höher konzentriert (Abb. 104 b).

Die prozentualen Zuckerzusammensetzungen des Honigtaus der beiden Varianten von *C. pruinosa* unterscheiden sich insofern, dass nur die Monosaccharide Fructose und Glucose im Honigtau der Variante „Mit Ameisenbesuch“ signifikant höhere Anteile aufweisen, während die Anteile von Saccharose, Erlose und Melezitose im Honigtau der Variante „Ohne Ameisenbesuch“ signifikant höher sind (Abb. 104 c).

Im Honigtau beider Varianten ist ein Anstieg der Fructosekonzentration mit einer Erhöhung der Erlosekonzentration, eine zunehmende Saccharosekonzentration mit Erhöhungen der Trehalose- und Melezitosekonzentrationen und eine steigende Trehalosekonzentration mit einer hochsignifikanten Erhöhung der Melezitosekonzentration verbunden. Die bei beiden Varianten höchsten Korrelationen sind in den Abb. 105 – 108 dargestellt. Es handelt sich wie bei *C. piceicola* um die mit der Melezitosekonzentration signifikant positiv korrelierenden Saccharose- und Trehalosekonzentrationen sowie um die ebenso positiv korrelierenden Saccharose- und Trehalosekonzentrationen. Anders als bei *C. piceicola* geht die Glucosekonzentration im Honigtau von *C. pruinosa* zugunsten einer zunehmenden Melezitoseausscheidung zurück.

Bei zunehmender Saccharoseaufnahme steigt die abgegebene Melezitosemenge zunächst an und erreicht bei ameisenbelaufenen *C. pruinosa* eine Sättigung (Abb. 105 a). Bei abgeschirmten *C. pruinosa* zeigt sich hingegen die Tendenz eines allmählichen Abfalles der Melezitosekonzentration, wenn die Saccharosemenge einen bestimmten Bereich übersteigt (Abb. 105 b). Die Trehalose- und Melezitosekonzentrationen zeigen im Zusammenhang ein ähnliches Muster wie bei *C. piceicola*. Hohe Melezitosekonzentrationen korrespondieren bei beiden Varianten mit hohen Trehalosekonzentrationen (Abb. 108 a – b).

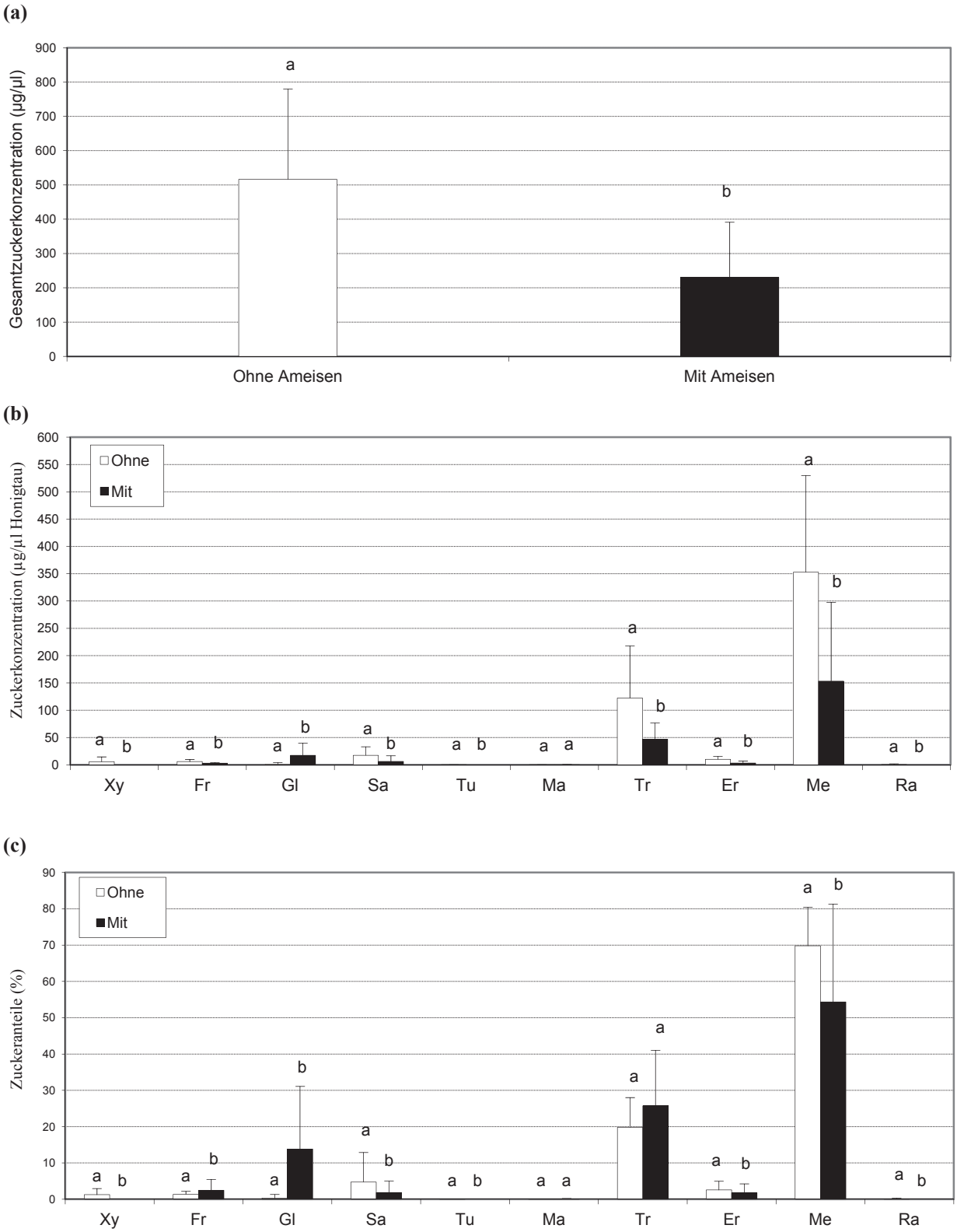


Abb. 104 (a – c): Gesamtzuckerkonzentrationen **(a)**, Konzentrationen **(b)** und prozentuale Anteile **(c)** der einzelnen Zucker des Honigtaus von *C. pruinosa* „Mit“ und „Ohne“ Ameisenbesuch. $N_{Ohne} = 29$, $N_{Mit} = 82$. Xy = Xylose, Fr = Fructose, Gl = Glucose, Sa = Saccharose, Tu = Turanose, Ma = Maltose, Tr = Trehalose, Er = Erlose, Me = Melezitose, Ra = Raffinose. Werte mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant (Mann Whitney-U Test, $p < 0,05$) (Median, Minimum, Maximum).

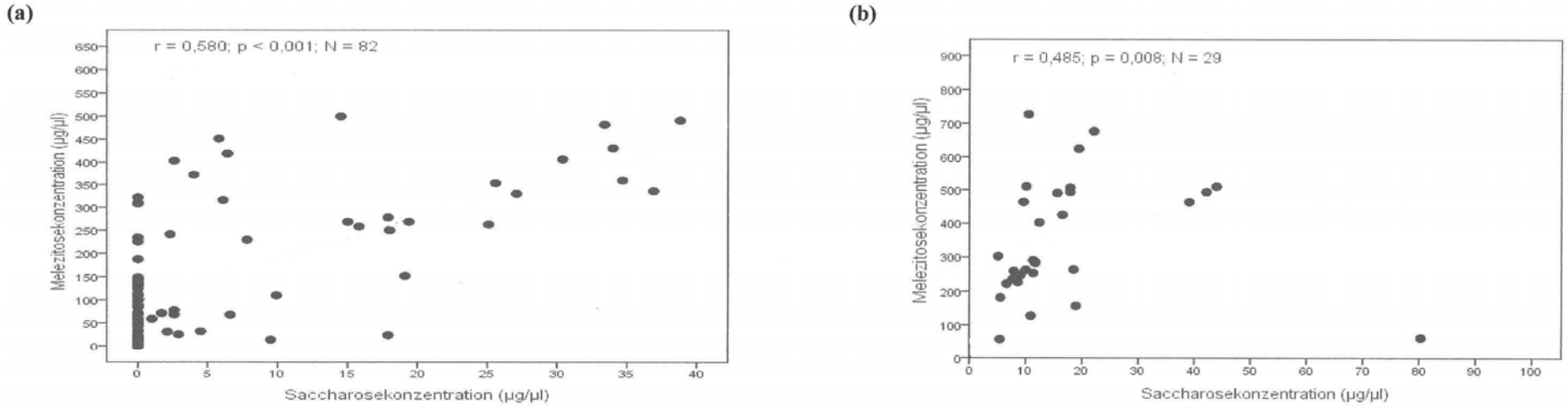


Abb. 105 (a – b): Spearman-Korrelation zwischen der Saccharose- und Melezitosekonzentration bezüglich des Honigtaus von *C. pruinosa* „Mit Ameisenbesuch“ **(a)** und von *C. pruinosa* „Ohne Ameisenbesuch“ **(b)**.

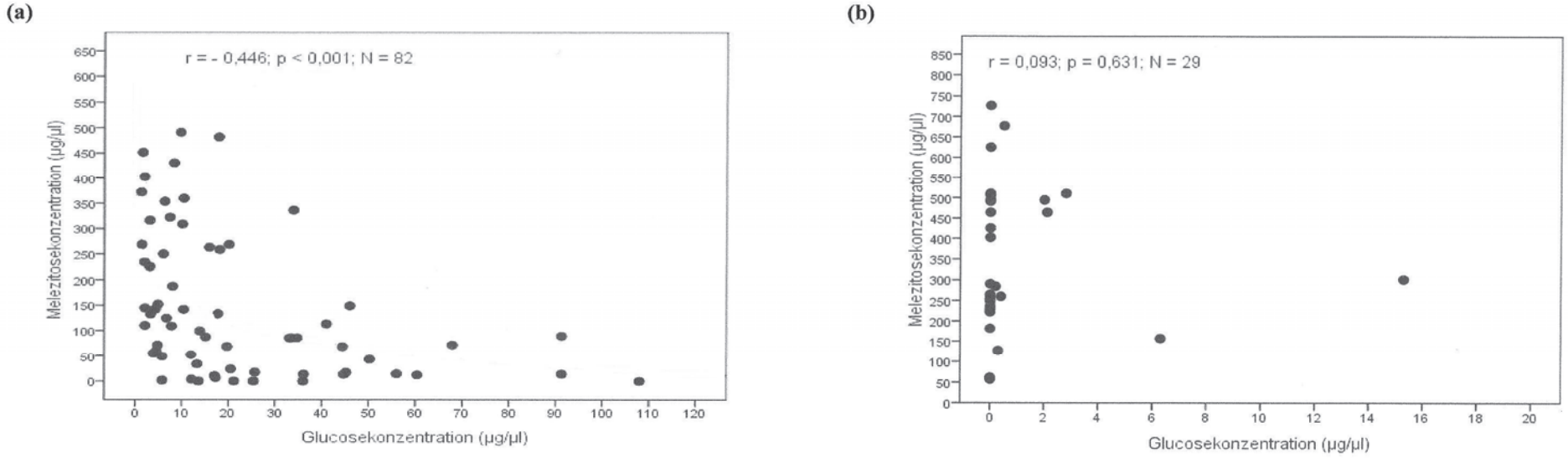
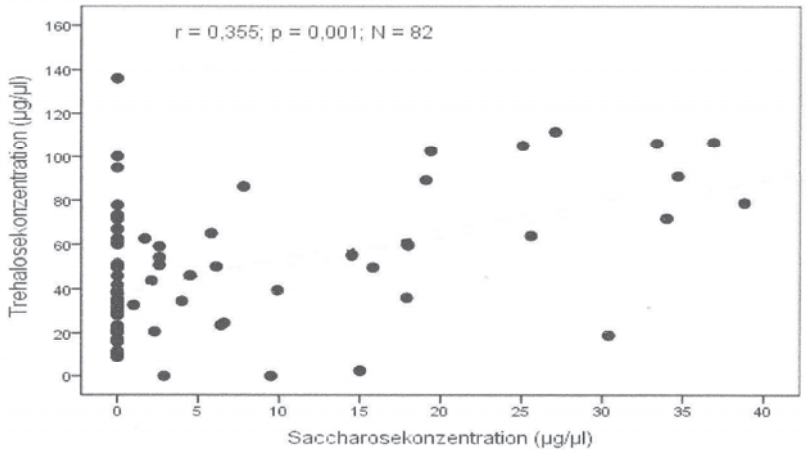


Abb. 106 (a – b): Spearman-Korrelation zwischen der Glucose- und Melezitosekonzentration bezüglich des Honigtaus von *C. pruinosa* „Mit Ameisenbesuch“ **(a)** und von *C. pruinosa* „Ohne Ameisenbesuch“ **(b)**.

(a)



(b)

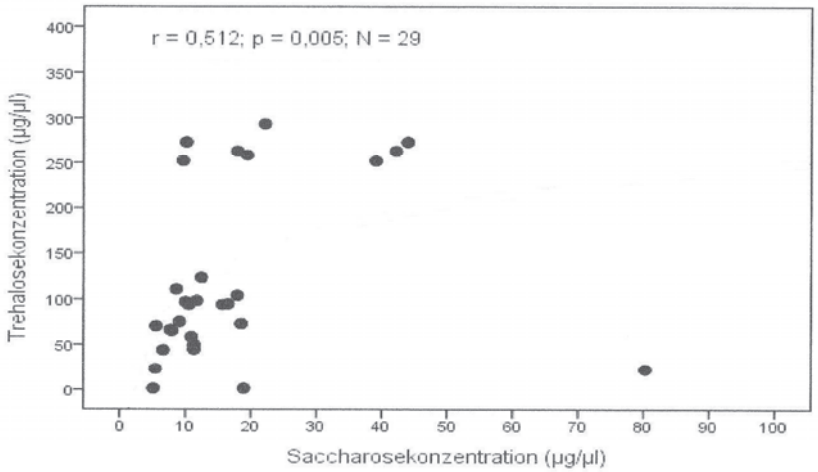
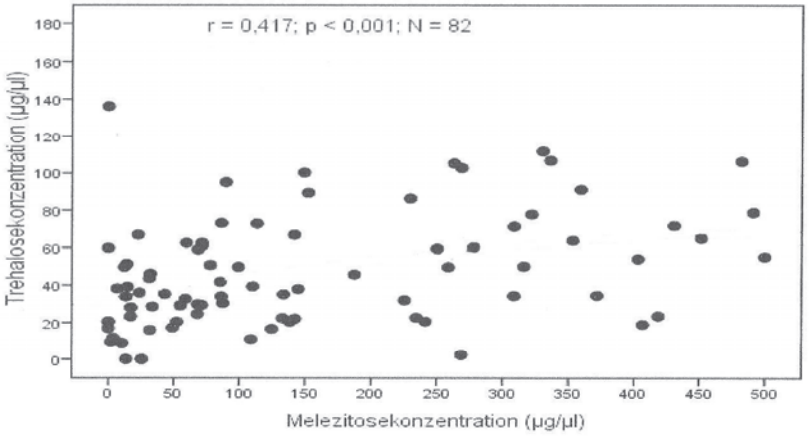


Abb. 107 (a – b): Spearman-Korrelation zwischen der Trehalose- und Saccharosekonzentration bezüglich des Honigtaus von *C. pruinosa* „Mit Ameisenbesuch“ **(a)** und von *C. pruinosa* „Ohne Ameisenbesuch“ **(b)**.

(a)



(b)

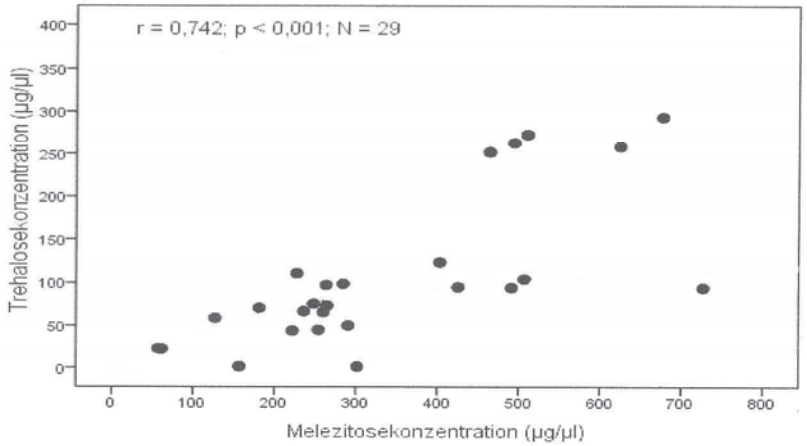


Abb. 108 (a – b): Spearman-Korrelation zwischen der Trehalose- und Melezitosekonzentration bezüglich des Honigtaus von *C. pruinosa* „Mit Ameisenbesuch“ **(a)** und von *C. pruinosa* „Ohne Ameisenbesuch“ **(b)**.

3.) *C. pilicornis*

Genauso wie bei den beiden myrmecophilen *Cinara*-Arten beinhaltet auch der Honigtau von ameisenfrei gehaltenen *C. pilicornis* eine signifikant, im Mittel rund viermal, höhere Gesamtzuckerkonzentration als der von ameisenbelaufenen *C. pilicornis* (Abb. 109 a). Insgesamt setzt sich der Honigtau von *C. pilicornis* „Ohne Ameisenbesuch" aus 10 Zuckern zusammen. Es handelt sich um Xylose, Fructose, Glucose, Saccharose, Turanose, Maltose, Trehalose, Erlose, Melezitose und Raffinose. Im Honigtau von *C. pilicornis* „Mit Ameisenbesuch" sind bis auf Xylose die selben Zucker nachgewiesen worden. Ohne Ameisenbesuch scheidet *C. pilicornis* das Trisaccharid Melezitose mit der weitaus höchsten Konzentration aus. Ameisenbelaufene *pilicornis*-Kolonien scheiden hingegen Melezitose, Erlose und Trehalose in ähnlich hohen Mengen aus (Abb. 109 b).

Die Saccharose-, Turanose-, Maltose-, Trehalose-, Melezitose- sowie Raffinosekonzentrationen sind im Honigtau der Variante „Ohne Ameisenbesuch" signifikant höher als bei der Variante „Mit Ameisenbesuch". Die Monosaccharide Fructose und Glucose sowie das Trisaccharid Erlose unterscheiden sich bezüglich der beiden Varianten nicht signifikant in ihren Konzentrationen (Abb. 109 b).

Der Vergleich der prozentualen Zuckeranteile zeigt, dass Fructose, Saccharose sowie Erlose im Honigtau von *C. pilicornis* „Mit Ameisenbesuch" signifikant höhere Anteile erreichen, während Turanose, Maltose und Melezitose im Honigtau von *C. pilicornis* „Ohne Ameisenbesuch" höhere Anteile haben (Abb. 109 c).

Die höchsten Korrelationen wurden ebenso wie bei *C. piceicola* und *C. pruinosa* zwischen den mit der Melezitosekonzentration signifikant korrelierenden Trehalose-, Saccharose- und Glucosekonzentrationen ermittelt. Diese drei zuletzt genannten Korrelationen werden für beide Varianten in den nachfolgenden Abb. 110 – 112 dargestellt.

Weiters wurde bei beiden Varianten auch eine signifikant positive Korrelation zwischen der Fructose- und Erlosekonzentration festgestellt. Auffallend ist hier auch, dass *C. pilicornis* „Ohne Ameisenbesuch" Glucose bei vermehrter Melezitosebildung mit steigender Konzentration ausscheidet, während bei *C. pilicornis* „Mit Ameisenbesuch" die Glucosekonzentration zugunsten einer steigenden Melezitosekonzentration zurückgeht (Abb. 111 a – b).

Weitere allerdings nur bei der Variante „Mit Ameisenbesuch" festgestellte signifikante Korrelationen, welche direkt wie indirekt im Zusammenhang mit der Glucosekonzentration stehen, sind folgende:

Eine mit steigender Fructosekonzentration einhergehende Erhöhung der Saccharosekonzentration und eine gleichzeitige Abnahme der Glucosekonzentration, welche wiederum sowohl mit der Turanose- als auch der Trehalosekonzentration signifikant positiv korreliert. Ein Anstieg der Saccharosekonzentration ist mit einem Rückgang der Turanosekonzentration und mit einer Zunahme der Erlosekonzentration verbunden.

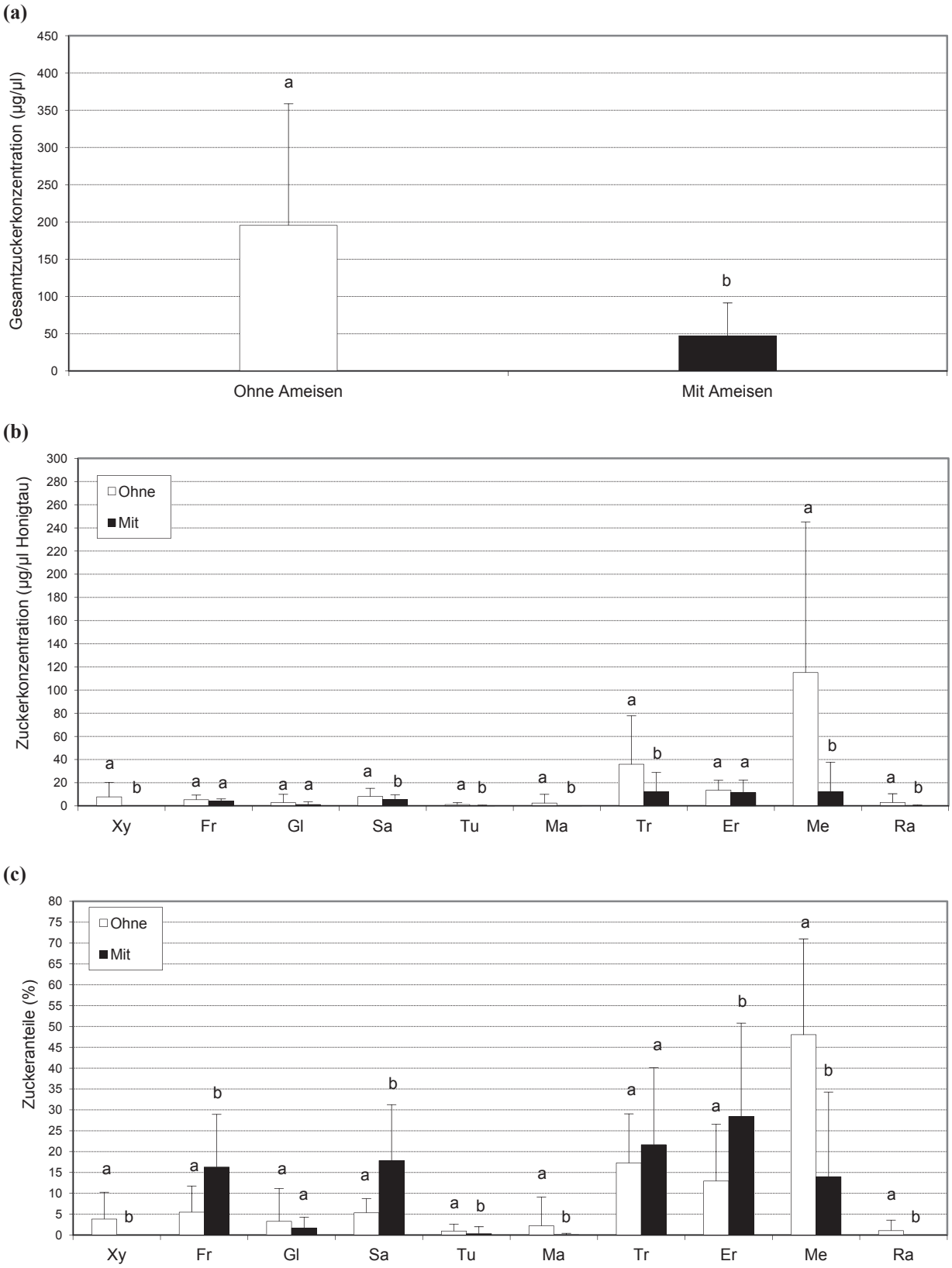


Abb. 109 (a – c): Gesamtzuckerkonzentrationen **(a)**, Konzentrationen **(b)** und prozentuale Anteile **(c)** der einzelnen Zucker des Honigtaus von *C. pilicornis* „Mit“ und „Ohne“ Ameisenbesuch. $N_{Ohne} = 35$, $N_{Mit} = 119$. Xy = Xylose, Fr = Fructose, Gl = Glucose, Sa = Saccharose, Tu = Turanose, Ma = Maltose, Tr = Trehalose, Er = Erlose, Me = Melezitose, Ra = Raffinose. Werte mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant (Mann Whitney-U Test, $p < 0,05$) (Median, Minimum, Maximum).

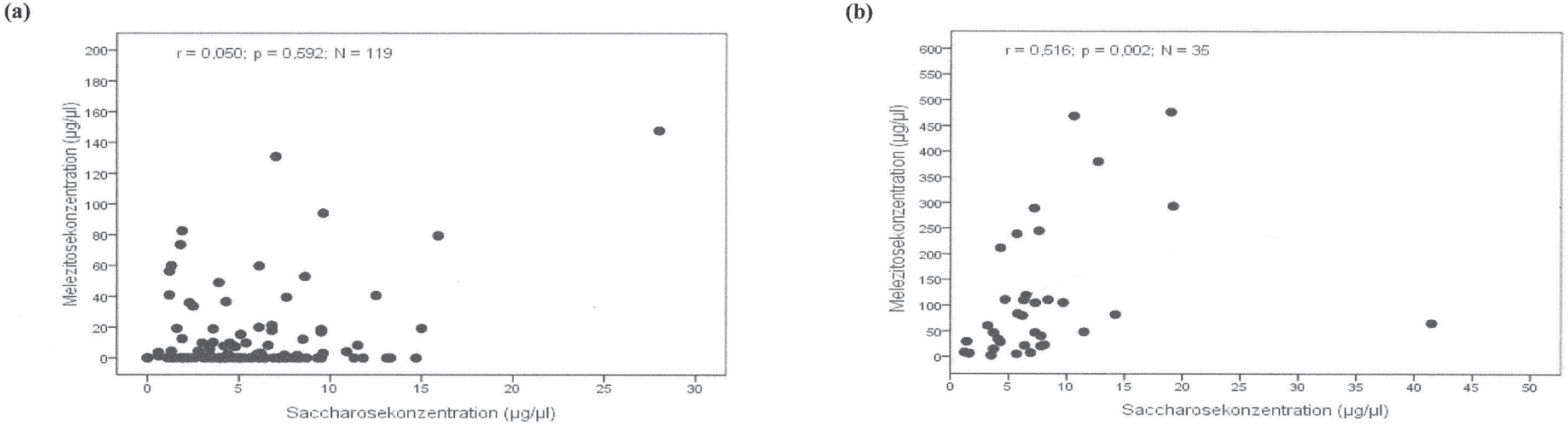


Abb. 110 (a – b): Spearman-Korrelation zwischen der Saccharose- und Melezitosekonzentration bezüglich des Honigtaus von *C. pilicornis* „Mit Ameisenbesuch“ **(a)** und von *C. pilicornis* „Ohne Ameisenbesuch“ **(b)**.

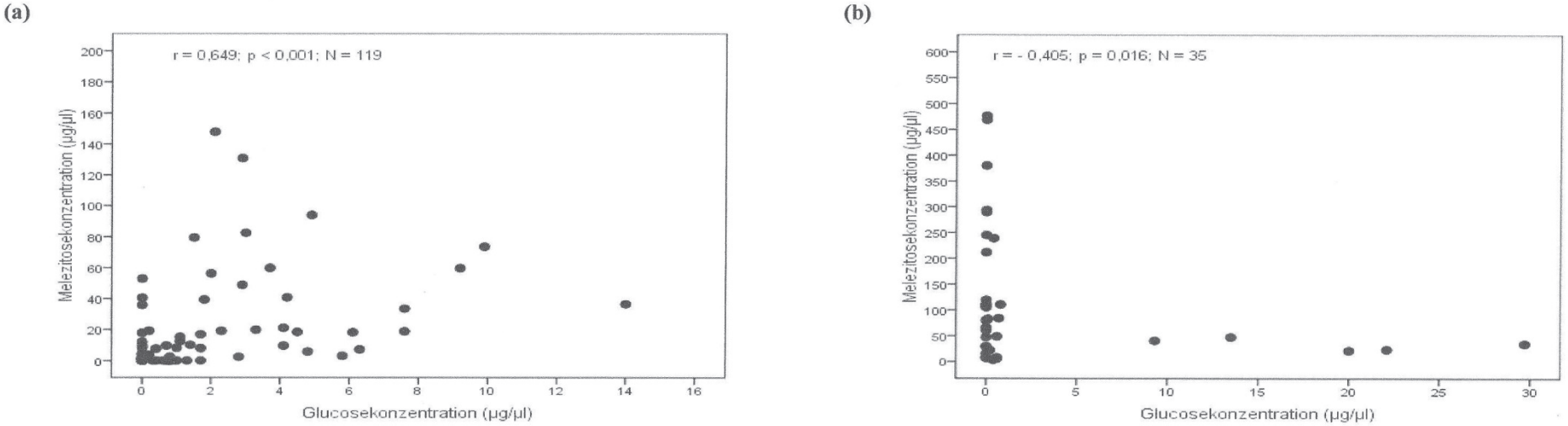


Abb. 111 (a – b): Spearman-Korrelation zwischen der Glucose- und Melezitosekonzentration bezüglich des Honigtaus von *C. pilicornis* „Mit Ameisenbesuch“ **(a)** und von *C. pilicornis* „Ohne Ameisenbesuch“ **(b)**.

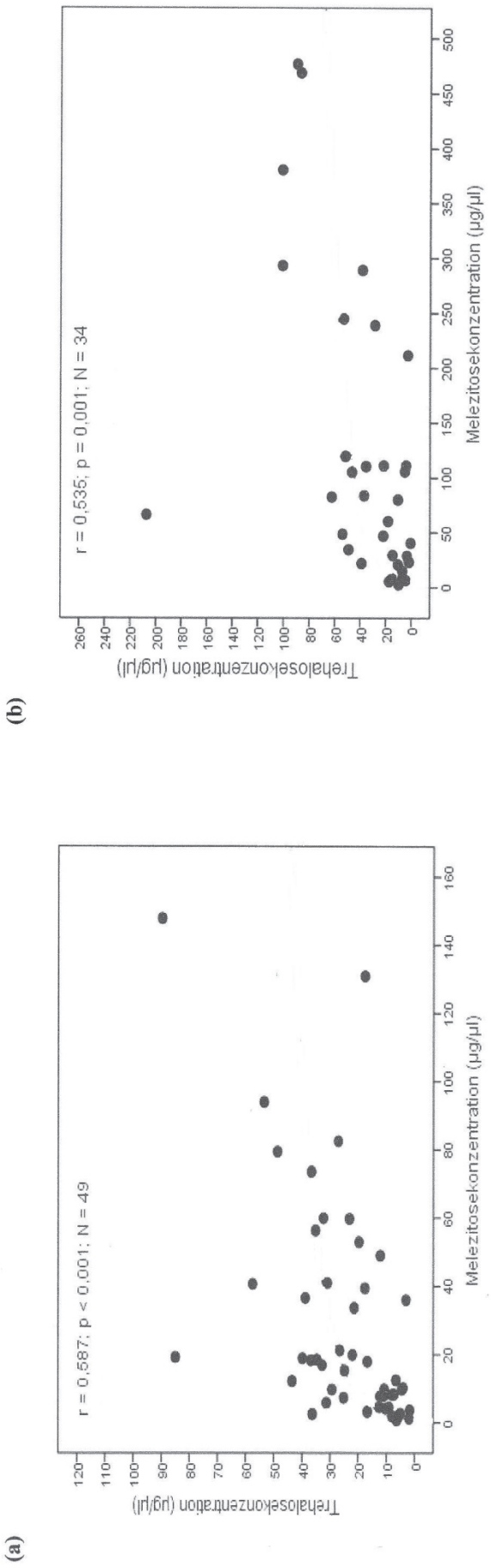


Abb. 112 (a – b): Spearman-Korrelation zwischen der Trehalose- und Melezitosekonzentration bezüglich des Honigtaus von *C. pilicornis* „Mit Ameisenbesuch“ **(a)** und von *C. pilicornis* „Ohne Ameisenbesuch“ **(b)**.

4.2.5.2. Aminosäuren des Honigtaus von *C. piceicola*, *C. pruinosa* und *C. pilicornis* auf Fichten „Mit“ und „Ohne“ Ameisenbesuch

Die qualitativen und quantitativen Aminosäurenzusammensetzungen des Honigtaus von *C. piceicola*, *C. pruinosa* und *C. pilicornis* wurden jeweils unter dem Gesichtspunkt des Ameisenbesuches untersucht. Die nachfolgenden Abb. 113, 114 und 117 zeigen die Gesamtaminosäurenkonzentrationen und die Konzentrationen sowie prozentualen Anteile der einzelnen Aminosäuren für ameisenbelaufene und nicht belaufene Kolonien von *C. piceicola*, *C. pruinosa* und *C. pilicornis*. Weiters wurde auch der Zusammenhang zwischen den am höchsten konzentrierten, nicht essentiellen Aminosäuren und den essentiellen Aminosäuren untersucht. In den Abb. 114, 116 und 118 sind diesbezüglich die Korrelationen der Konzentrationssumme von Glutamin und Glutamat mit der Summe der Konzentrationen aller essentieller Aminosäuren für beide Varianten jeweils für *C. piceicola*, *C. pruinosa* und *C. pilicornis* dargestellt.

1.) *C. piceicola*

Im Gegensatz zu den Gesamtzuckerkonzentrationen unterscheiden sich die Gesamtaminosäurenkonzentrationen bezüglich des Honigtaus von ameisenbelaufenen und ameisenfrei gehaltenen *piceicola*-Kolonien nicht signifikant (Abb. 113 a). Im Honigtau der Variante „Mit Ameisenbesuch“ konnten insgesamt 18 Aminosäuren nachgewiesen werden. Es handelt sich um die 10 nicht essentiellen Aminosäuren Asparagin, Glutamin, Serin, Aspartat, Glutamat, Glycin, Alanin, Prolin, Cystein und Tyrosin und um die 8 essentiellen Aminosäuren Arginin, Threonin, Valin/Tryptophan, Phenylalanin, Isoleucin, Leucin, Lysin und Histidin. Im Honigtau der Variante „Ohne Ameisenbesuch“ konnte kein Aspartat und Cystein nachgewiesen werden.

C. piceicola scheidet unabhängig des Ameisenbesuches Glutamin gefolgt von Glutamat am stärksten in den Honigtau aus. Innerhalb der einzelnen Aminosäuren sind Glutamat und Tyrosin sowie die essentiellen Aminosäuren Arginin, Threonin, Valin/Tryptophan, Phenylalanin, Leucin und Histidin im Honigtau von ameisenbelaufenen *C. piceicola* signifikant höher konzentriert (Abb. 113 b).

Der Vergleich der prozentualen Aminosäurenzusammensetzungen bezüglich der beiden Varianten von *C. piceicola* zeigt, dass der Honigtau von *C. piceicola* „Ohne Ameisenbesuch“ signifikant höhere Glutamin- und Glycinanteile aufweist, während die Anteile der Aminosäuren Arginin, Glutamat, Threonin, Alanin, Valin/Tryptophan, Phenylalanin, Isoleucin, Leucin, Histidin und Tyrosin im Honigtau von *C. piceicola* „Mit Ameisenbesuch“ signifikant höher sind (Abb. 113 c).

Unabhängig des Ameisenbesuches scheidet *C. piceicola* bei ansteigenden Konzentrationen von Glutamin und Glutamat auch erhöhte Konzentrationen der essentiellen Aminosäuren aus (Abb. 114). Bei der Variante „Mit Ameisenbesuch“ folgt der Anstieg in den Konzentrationen der essentiellen Aminosäuren annähernd einem logistischen Wachstum und bei der Variante „Ohne Ameisenbesuch“ ist der Zusammenhang zwischen der Summe von Glutamin und Glutamat und der Summe der essentiellen Aminosäuren annähernd linear (Abb. 114 a – b).

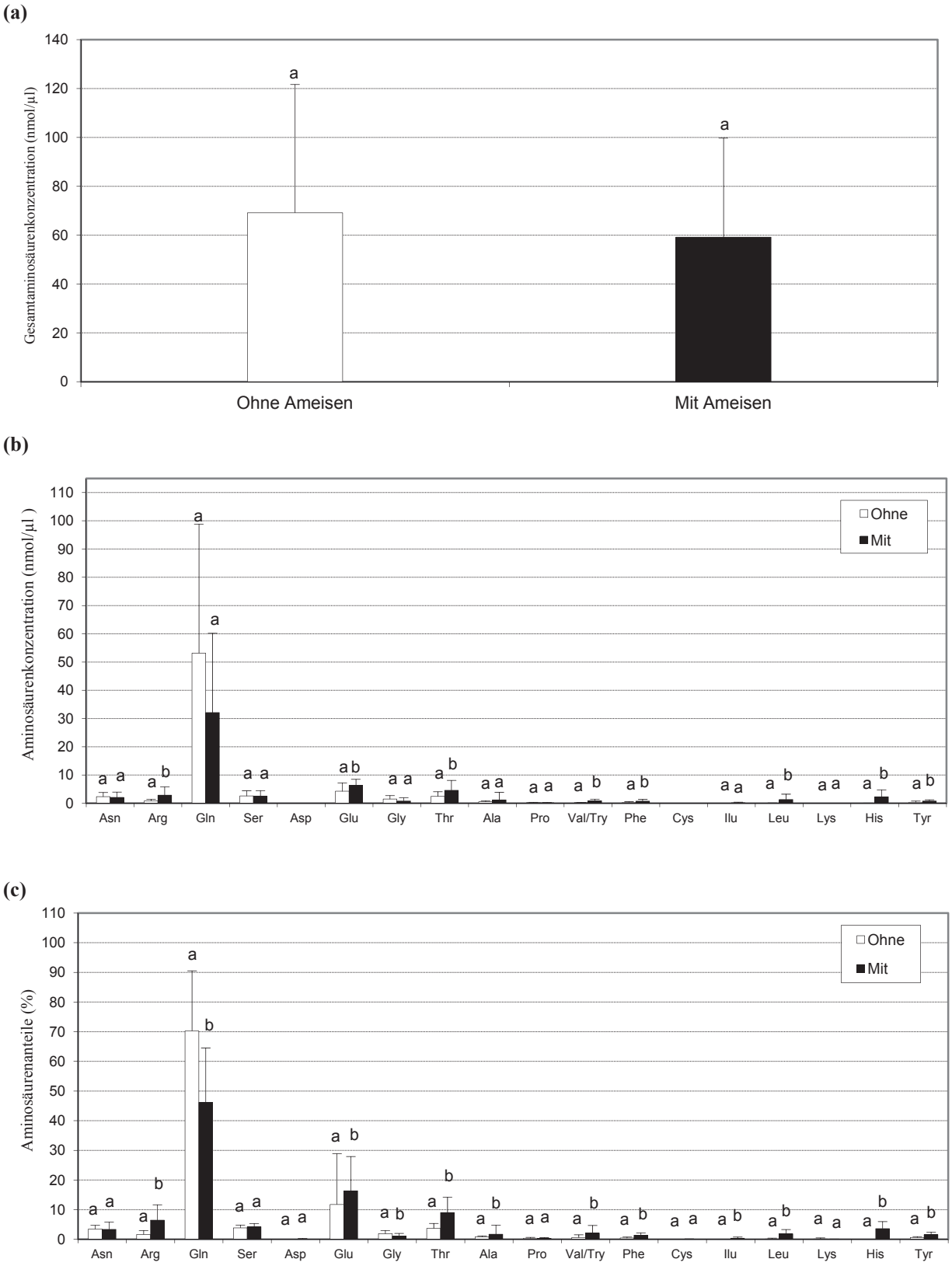
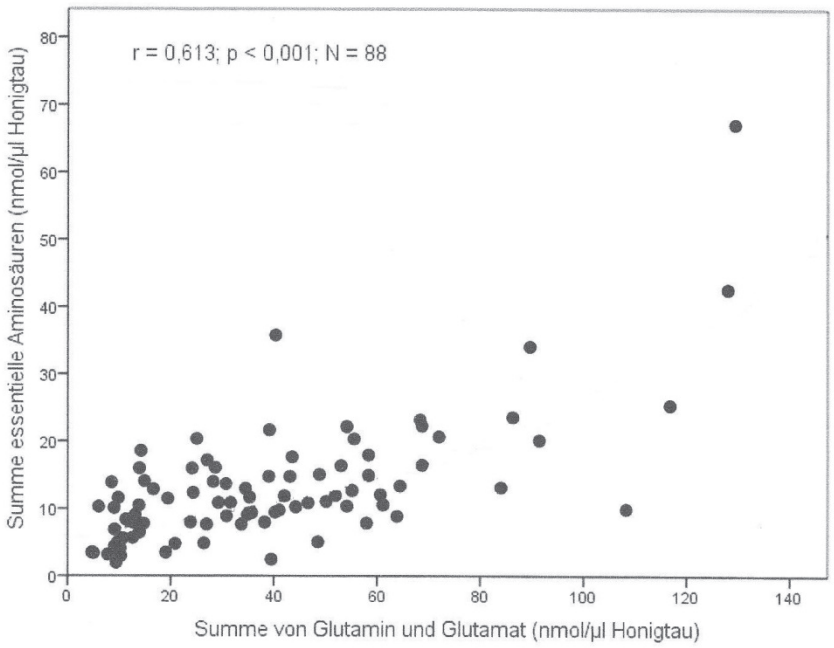


Abb. 113 (a – c): Gesamtaminosäurenkonzentrationen **(a)**, Konzentrationen **(b)** und prozentuale Anteile **(c)** der einzelnen Aminosäuren des Honigtaus von *C. piceicola* „Mit“ und „Ohne“ Ameisenbesuch. $N_{Ohne} = 14$, $N_{Mit} = 88$. Asn = Asparagin, Arg = Arginin, Gln = Glutamin, Ser = Serin, Asp = Aspartat, Glu = Glutamat, Gly = Glycin, Thr = Threonin, Ala = Alanin, Pro = Prolin, Val/Try = Valin/Tryptophan, Phe = Phenylalanin, Cys = Cystein, Ilu = Isoleucin, Leu = Leucin, Lys = Lysin, His = Histidin, Tyr = Tyrosin. Werte mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant (Mann Whitney-U Test, $p < 0{,}05$) (Median, Minimum, Maximum).

(a)



(b)

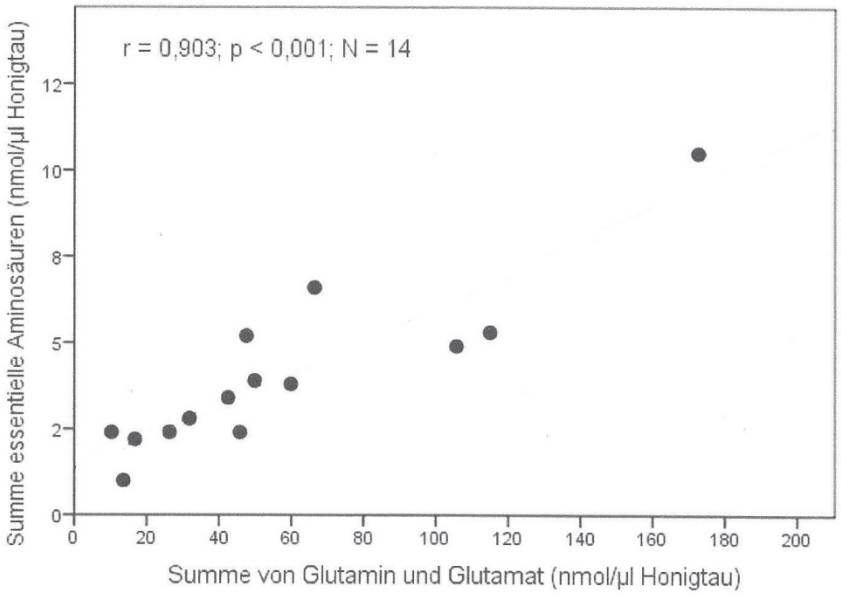


Abb. 114 (a – b): Spearman-Korrelation der Konzentrationssumme von Glutamin und Glutamat mit der Konzentrationssumme der essentiellen Aminosäuren für *C. piceicola* „Mit Ameisenbesuch“ **(a)** und für *C. piceicola* „Ohne Ameisenbesuch“ **(b)**.

2.) *C. pruinosa*

Anders als *C. piceicola* scheidet *C. pruinosa* „Ohne Ameisenbesuch“ einen an Aminosäuren höher konzentrierten Honigtau als „Mit Ameisenbesuch“ (Abb. 115 a). Der Honigtau von ameisenfrei gehaltenen und ameisenbelaufenen *pruinosa*-Kolonien setzt sich aus jeweils insgesamt 18 Aminosäuren zusammen. Es handelt sich um die 10 nicht essentiellen Aminosäuren Asparagin, Glutamin, Serin, Aspartat, Glutamat, Glycin, Alanin, Prolin, Cystein und Tyrosin und um die 8 essentiellen Aminosäuren Arginin, Threonin, Valin/Tryptophan, Phenylalanin, Isoleucin, Leucin, Lysin und Histidin.

Glutamin wird auch von *C. pruinosa* unabhängig des Ameisenbesuches mit Abstand am stärksten ausgeschieden.

Beim Vergleich der Konzentrationen der einzelnen Aminosäuren zeigt sich, dass Asparagin, Glutamin, Serin, Glycin, Prolin, Phenylalanin und Lysin im Honigtau der Variante „Ohne Ameisenbesuch“ signifikant höher konzentriert sind. Die Aminosäuren Arginin, Glutamat, Valin/Tryptophan und Leucin sind hingegen im Honigtau von *C. pruinosa* „Mit Ameisenbesuch“ signifikant höher konzentriert (Abb. 115 b).

Die prozentualen Aminosäurezusammensetzungen des Honigtaus der beiden Varianten unterscheiden sich insoweit, dass die Anteile von Asparagin, Glutamin, Glycin, Prolin, Phenylalanin und Lysin im Honigtau von *C. pruinosa* „Ohne Ameisenbesuch“ signifikant höher und die Anteile von Arginin, Serin, Glutamat, Threonin, Alanin, Valin/ Tryptophan, Leucin, Histidin und Tyrosin hingegen im Honigtau von *C. pruinosa* „ Mit Ameisenbesuch“ signifikant höher sind (Abb. 115 c).

C. pruinosa gibt bei ansteigenden Glutamin- und Glutamatkonzentrationen ebenso wie *C. piceicola* unabhängig des Ameisenbesuches vermehrt essentielle Aminosäuren, darunter vor allem das am höchsten konzentrierte Threonin, in den Honigtau ab (Abb. 116). Bei der Variante „Mit Ameisenbesuch“ ist der Anstieg der in den Honigtau ausgeschiedenen essentiellen Aminosäuren bei zunehmenden Glutamin- und Glutamatkonzentrationen wesentlich stärker (Abb. 116 a). Bei der Variante „Ohne Ameisenbesuch“ ist der Anstieg der essentiellen Aminosäuren hingegen nur sehr minimal (Abb. 116 b).

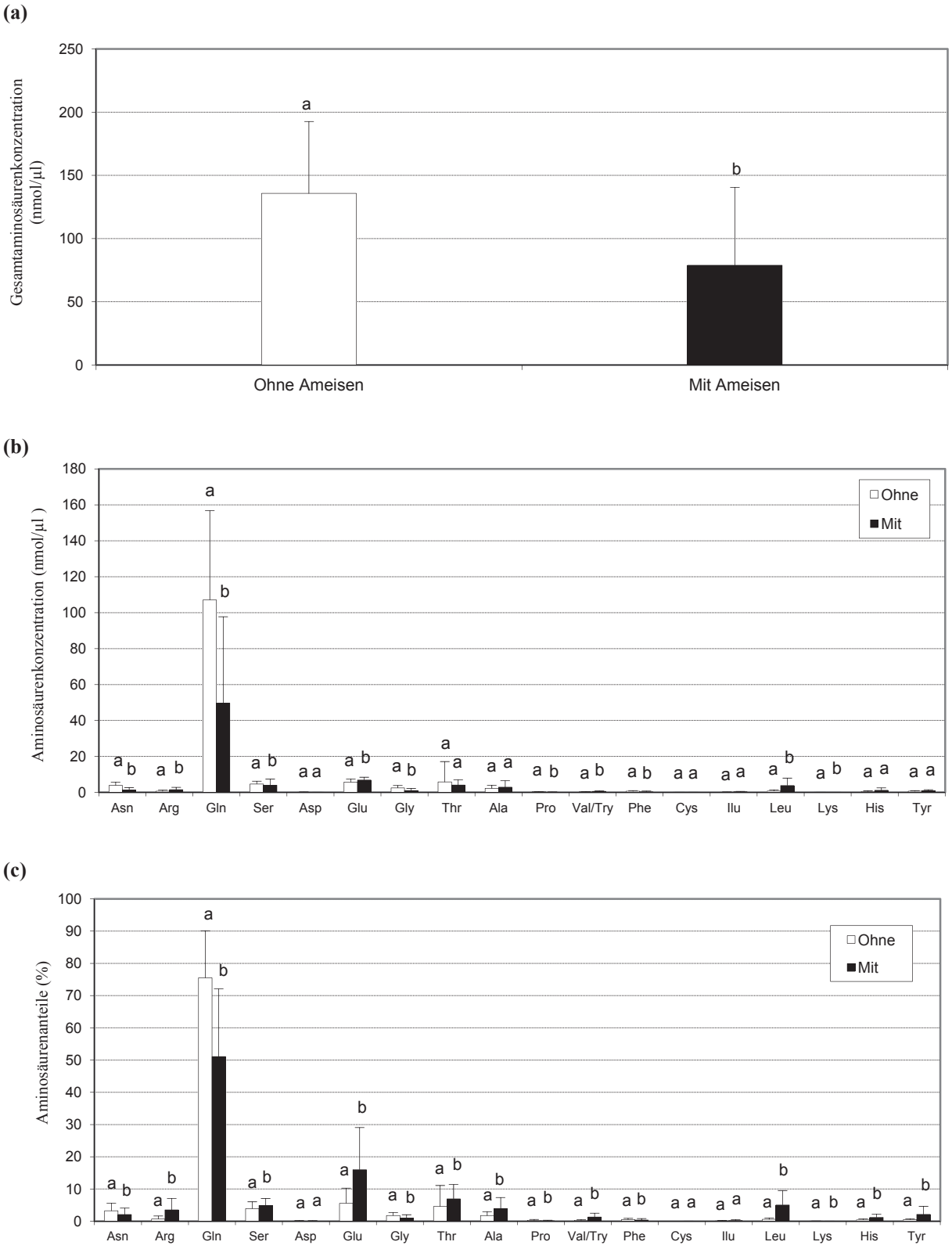
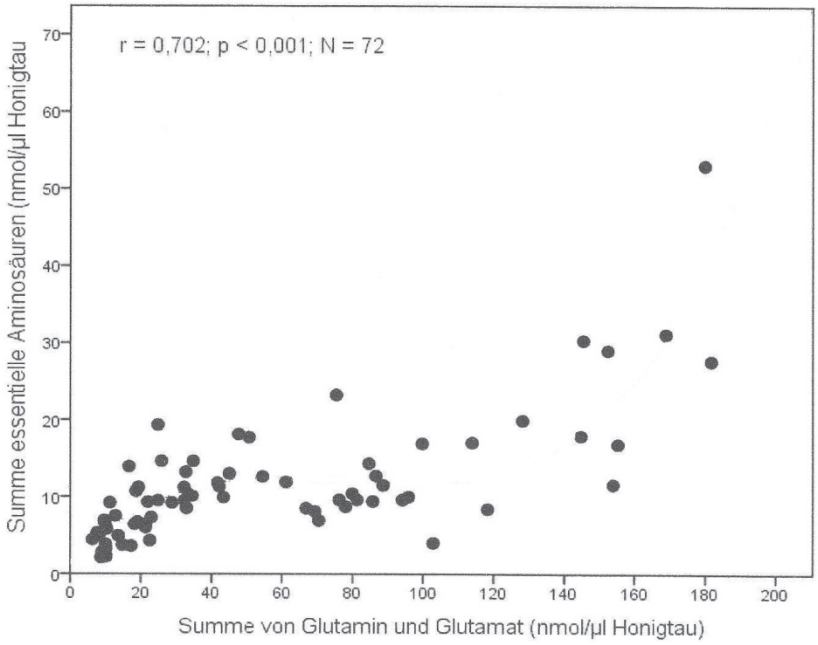


Abb. 115 (a – c): Gesamtaminosäurenkonzentrationen **(a)**, Konzentrationen **(b)** und prozentuale Anteile **(c)** der einzelnen Aminosäuren des Honigtaus von *C. pruinosa* „Mit“ und „Ohne“ Ameisenbesuch. $N_{Ohne} = 26$, $N_{Mit} = 72$. Asn = Asparagin, Arg = Arginin, Gln = Glutamin, Ser = Serin, Asp = Aspartat, Glu = Glutamat, Gly = Glycin, Thr = Threonin, Ala = Alanin, Pro = Prolin, Val/Try = Valin/Tryptophan, Phe = Phenylalanin, Cys = Cystein, Ilu = Isoleucin, Leu = Leucin, Lys = Lysin, His = Histidin, Tyr = Tyrosin. Werte mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant (Mann Whitney-U Test, $p < 0,05$) (Median, Minimum, Maximum).

(a)



(b)

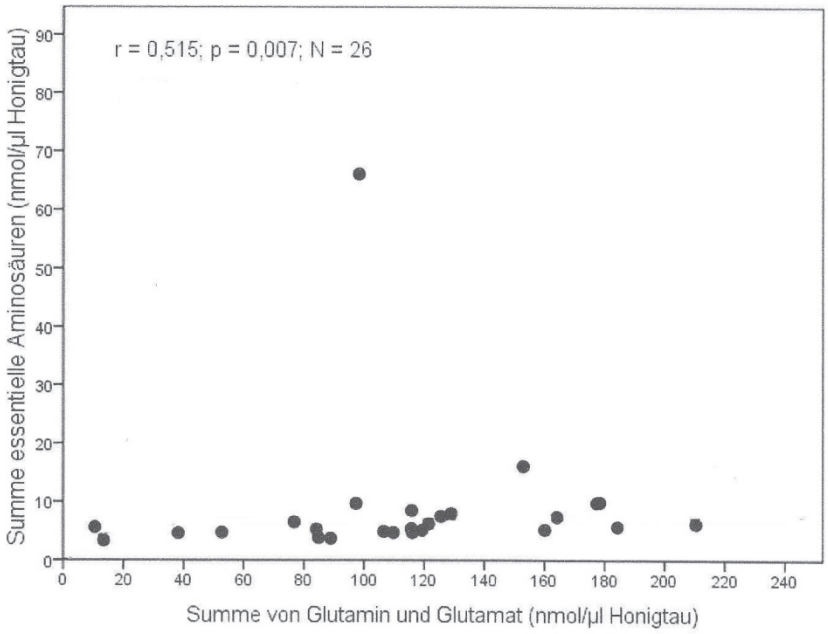


Abb. 116 (a – b): Spearman-Korrelation der Konzentrationssumme von Glutamin und Glutamat mit der Konzentrationssumme der essentiellen Aminosäuren für *C. pruinosa* „Mit Ameisenbesuch“ **(a)** und für *C. pruinosa* „Ohne Ameisenbesuch“ **(b)**.

3.) *C. pilicornis*

Genau wie *C. pruinosa* scheidet auch *C. pilicornis* unter Ameisenabschirmung einen aminosäurereicheren Honigtau aus als mit Ameisenbesuch. Der Honigtau von ameisenfrei gehaltenen *C. pilicornis* enthält im Mittel sogar eine mehr als doppelt so hohe Gesamtaminosäurenkonzentration als der Honigtau von ameisenbelaufenen *pilicornis*-Kolonien (Abb. 117 a). Die aus 17 bzw. 18 Aminosäuren bestehenden Aminosäurespektren des Honigtaus beider Varianten unterscheiden sich bis auf das im Honigtau von *C. pilicornis* „Ohne Ameisenbesuch" nicht nachweisbare Cystein nicht. Die Aminosäurespektren beider Varianten bestehen weiters jeweils aus den nicht essentiellen Aminosäuren Asparagin, Glutamin, Serin, Aspartat, Glutamat, Glycin, Alanin, Prolin und Tyrosin sowie aus den essentiellen Aminosäuren Arginin, Threonin, Valin/Tryptophan, Phenylalanin, Isoleucin, Leucin, Lysin und Histidin.
Ohne Ameisenbesuch scheidet *C. pilicornis* die nicht essentielle Aminosäure Glutamin mit Abstand am stärksten aus. Mit Ameisenbesuch gibt *C. pilicornis* hingegen Glutamin in nur geringfügig höheren Konzentrationen in den Honigtau ab als Glutamat.
Der Vergleich der einzelnen Aminosäurenkonzentrationen zeigt, dass *C. pilicornis* „Ohne Ameisenbesuch" hauptsächlich nicht essentielle Aminosäuren wie Asparagin, Glutamin, Serin, Aspartat, Glycin, Alanin, Prolin sowie Tyrosin und ferner auch die essentielle Aminosäure Phenylalanin in signifikant höheren Konzentrationen ausscheidet. Im Honigtau von *C. pilicornis* „Mit Ameisenbesuch" sind hingegen zumeist essentielle Aminosäuren wie Valin/ Tryptophan, Isoleucin, Leucin, Lysin sowie Histidin und ausserdem auch die nicht essentielle Aminosäure Glutamat signifikant höher konzentriert (Abb. 117 b).
Die prozentualen Aminosäurenzusammensetzungen des Honigtaus beider *pilicornis*-Varianten unterscheiden sich insofern, dass die Anteile der Aminosäuren Glutamin, Glycin, Alanin und Phenylalanin im Honigtau von *C. pilicornis* „Ohne Ameisenbesuch" signifikant höher sind, während die Aminosäuren Arginin, Glutamat, Threonin, Valin/Tryptophan, Isoleucin, Leucin, Lysin und Histidin im Honigtau von *C. pilicornis* „Mit Ameisenbesuch" mit signifikant höheren Anteilen vertreten sind (Abb. 117 c).
Ein Anstieg der Glutaminkonzentration ist bei beiden Varianten auch mit einer erhöhten Ausscheidung von Serin, Glycin, Threonin, Alanin, Phenylalanin und Tyrosin verbunden.
Ein Anstieg der Glutamatkonzentration ist bei beiden Varianten mit einer Zunahme der Arginin-, Threonin-, Prolin-, Valin/Tryptophan- und Tyrosinkonzentrationen verbunden. Die Variante „Ohne Ameisenbesuch" scheidet ferner auch zunehmend mehr Asparagin und Glycin aus und die Variante „Mit Ameisenbesuch" vermehrt Serin, Isoleucin, Leucin und Histidin.
Anders als bei den anderen beiden *Cinara*-Arten scheidet bei *C. pilicornis* nur die Variante „Mit Ameisenbesuch" eine mit dem Anstieg der Glutamin- und Glutamatkonzentrationen verbundene erhöhte Menge an essentiellen Aminosäuren, darunter vor allem Threonin und Arginin, in den Honigtau aus (Abb. 118). Dieser zunächst steile Anstieg der essentiellen Aminosäuren erreicht ab dem Konzentrationsniveau von etwa 15 bis 20 nmol/µl Honigtau eine Sättigung. Der Zusammenhang zwischen der Summe von Glutamin und Glutamat und der Summe der essentiellen Aminosäuren kann als sigmoide Funktion beschrieben werden (Abb. 118 a).

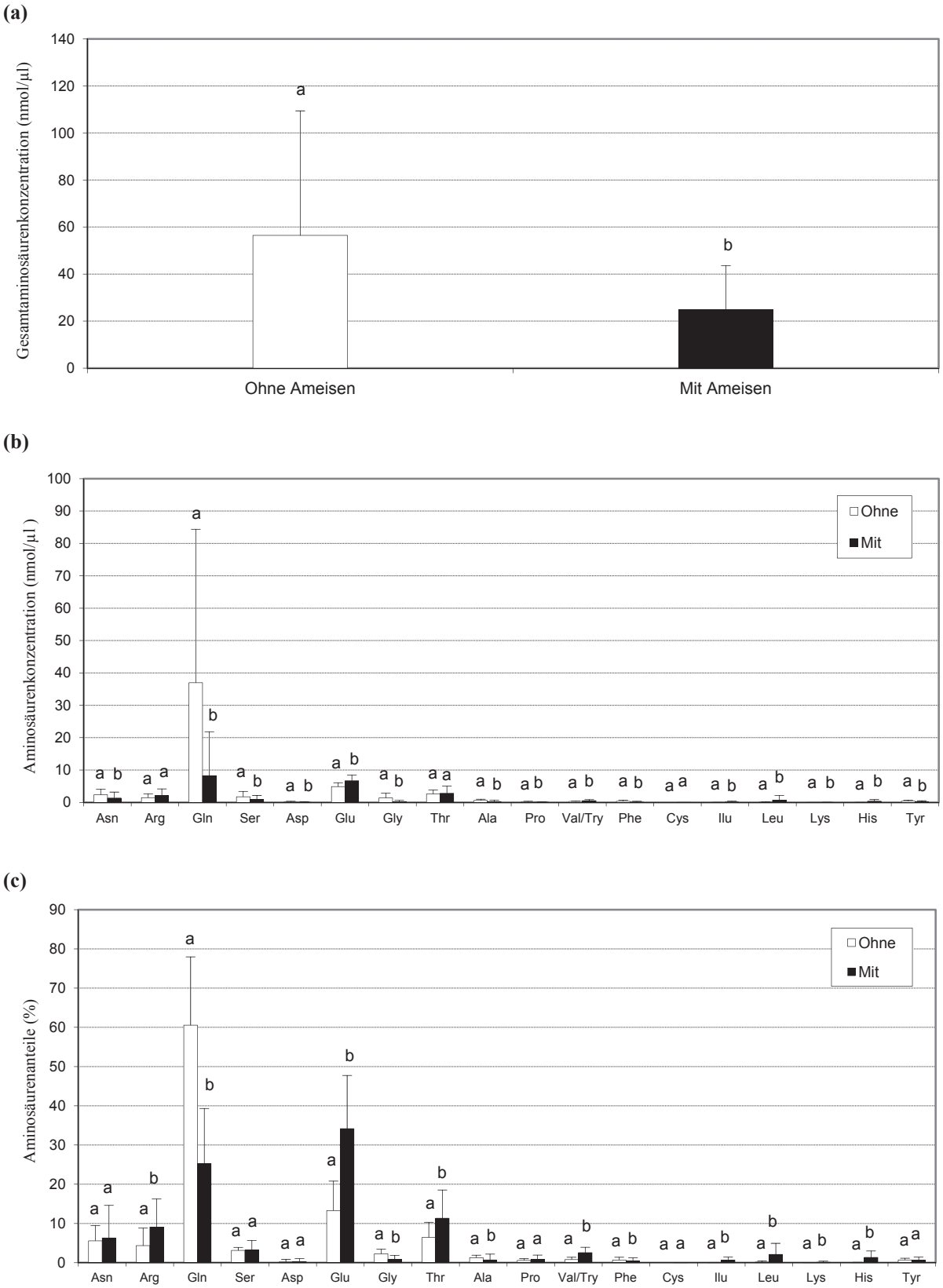
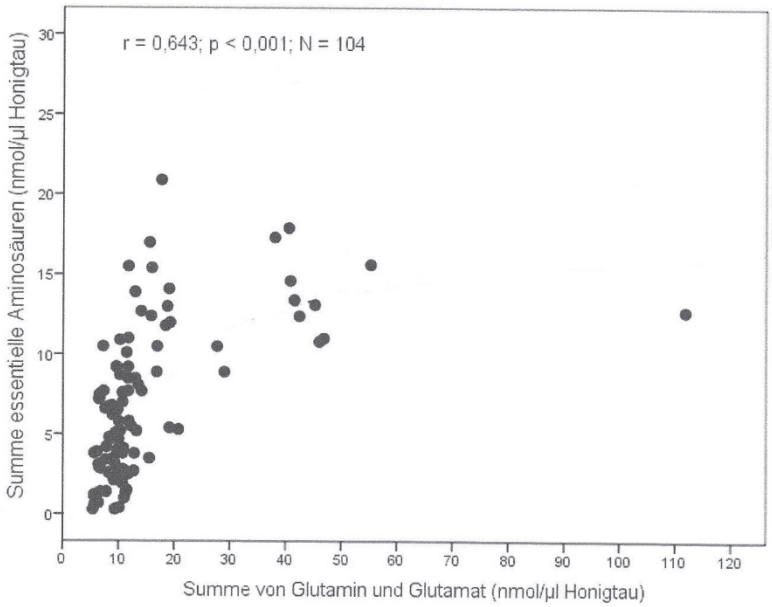


Abb. 117 (a – c): Gesamtaminosäurenkonzentrationen **(a)**, Konzentrationen **(b)** und prozentuale Anteile **(c)** der einzelnen Aminosäuren des Honigtaus von *C. pilicornis* „Mit“ und „Ohne“ Ameisenbesuch. $N_{Ohne} = 30$, $N_{Mit} = 104$. Asn = Asparagin, Arg = Arginin, Gln = Glutamin, Ser = Serin, Asp = Aspartat, Glu = Glutamat, Gly = Glycin, Thr = Threonin, Ala = Alanin, Pro = Prolin, Val/Try = Valin/Tryptophan, Phe = Phenylalanin, Cys = Cystein, Ilu = Isoleucin, Leu = Leucin, Lys = Lysin, His = Histidin, Tyr = Tyrosin. Werte mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant (Mann Whitney-U Test, $p < 0{,}05$) (Median, Minimum, Maximum).

(a)



(b)

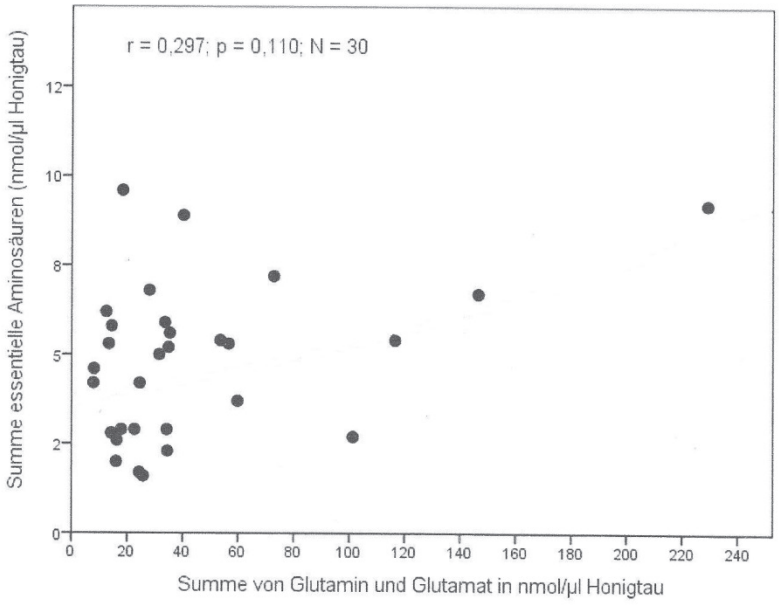


Abb. 118 (a – b): Spearman-Korrelation der Konzentrationssumme von Glutamin und Glutamat mit der Konzentrations-summe der essentiellen Aminosäuren für *C. pilicornis* „Mit Ameisenbesuch“ **(a)** und für *C. pilicornis* „Ohne Ameisenbesuch“ **(b)**.

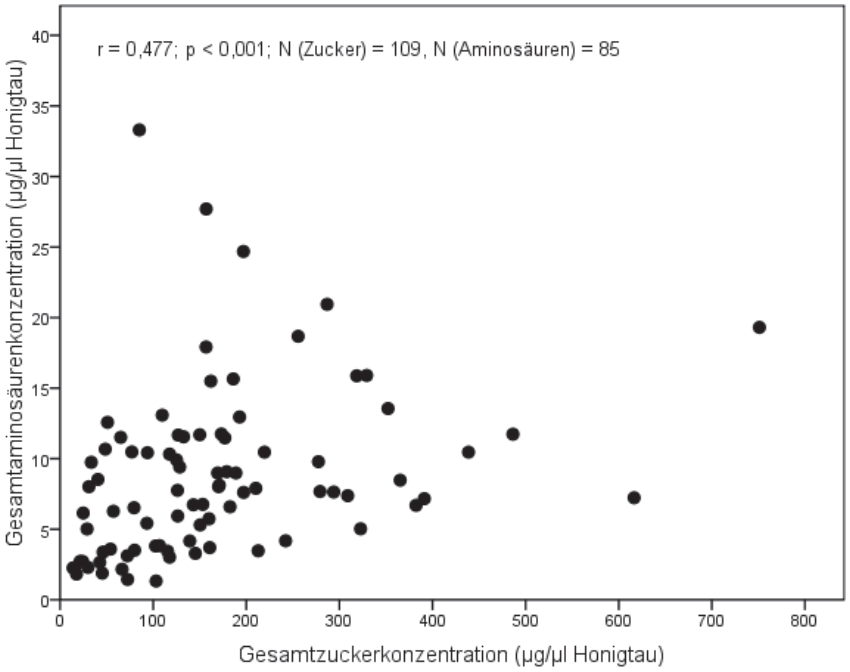
4.2.5.3. Korrelation zwischen der Gesamtzucker- und Gesamtaminosäurenkonzentration des Honigtaus von *Cinara*-Kolonien „Mit“ und „Ohne“ Ameisenbesuch

Inwieweit es einen Zusammenhang zwischen den in den Honigtau ausgeschiedenen Zucker- und Aminosäuremengen gibt, wurde sowohl bei ameisenfrei gehaltenen als auch bei ameisenbelaufenen Kolonien von *C. piceicola*, *C. pruinosa* und *C. pilicornis* untersucht. Die in den nachfolgenden Streudiagrammen (Abb. 119 – 120) dargestellten Punkteverteilungen zeigen zum einem, ob die Gesamtaminosäuren- mit den Gesamtzuckerkonzentrationen korrelieren und zum anderen auch wie stark diese Korrelationen sind.

Bei der obligat myrmecophilen *C. piceicola* korrelieren die Gesamtaminosäuren- und Gesamtzuckerkonzentrationen unabhängig des Ameisenbesuches signifikant positiv miteinander. Die nicht myrmecophile *C. pilicornis* produziert ebenso einen Honigtau, dessen Gesamtzucker- und Gesamtaminosäurenkonzentrationen signifikant positiv korrelieren. Der Zusammenhang von Gesamtzucker- und Gesamtaminosäurenkonzentrationen ist bei *C. pilicornis* allerdings deutlich weniger stark als bei *C. piceicola*. *C. piceicola* und *C. pilicornis* ist gemeinsam, dass ameisenfrei gehaltene Kolonien jeweils höhere Korrelationen zeigen als ameisenbelaufene Kolonien (Abb. 119 und 121). Bei *C. pruinosa* korrelieren die Gesamtaminosäuren- und Gesamtzuckerkonzentrationen weder bei Kolonien „Mit“ als auch „Ohne“ Ameisenbesuch (Abb. 120).

Bei allen drei *Cinara*-Arten scheiden ameisenfrei gehaltene Kolonien einen im Verhältnis zum Gesamtaminosäurengehalt kohlenhydratreicheren Honigtau aus als ameisenbelaufene Kolonien. Die konkreten Verhältnisse der Gesamtzucker- und Gesamtaminosäurenkonzentrationen zeigen, dass *C. piceicola* „Mit Ameisenbesuch“ eine rund 20 mal höhere Zuckermenge als Aminosäurenmenge, *C. piceicola* „Ohne Ameisenbesuch“ eine rund 34 mal höhere Zuckermenge als Aminosäurenmenge, *C. pruinosa* „Mit Ameisenbesuch“ eine rund 21 mal höhere Zuckermenge wie Aminosäurenmenge, *C. pruinosa* „Ohne Ameisenbesuch“ eine rund 27 mal höhere Zuckermenge als Aminosäurenmenge, *C. pilicornis* „Mit Ameisenbesuch“ eine rund 13 mal höhere Zuckermenge als Aminosäurenmenge und *C. pilicornis* „Ohne Ameisenbesuch“ eine rund 24 mal höhere Zuckermenge als Aminosäurenmenge in den Honigtau ausscheiden.

(a)



(b)

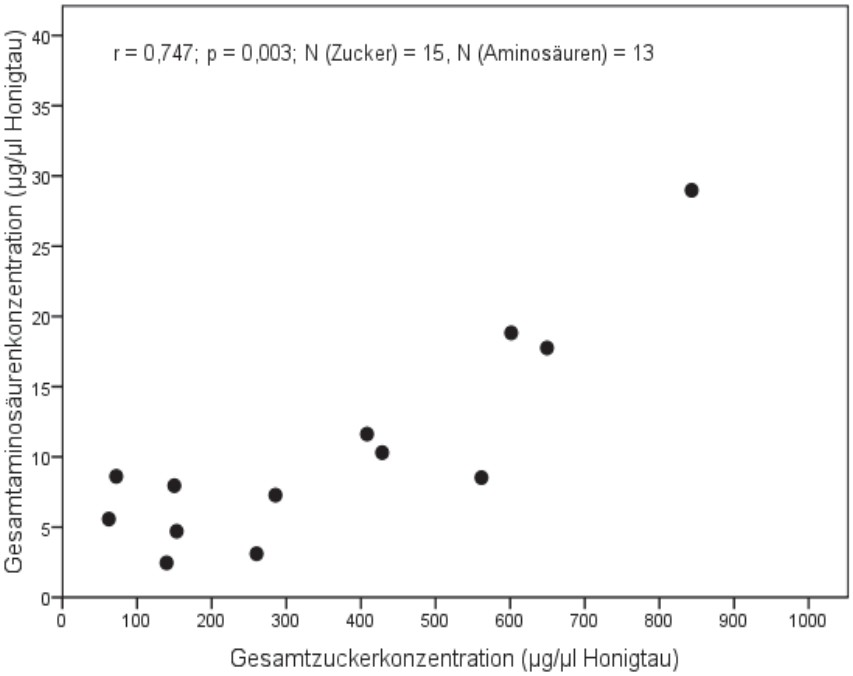
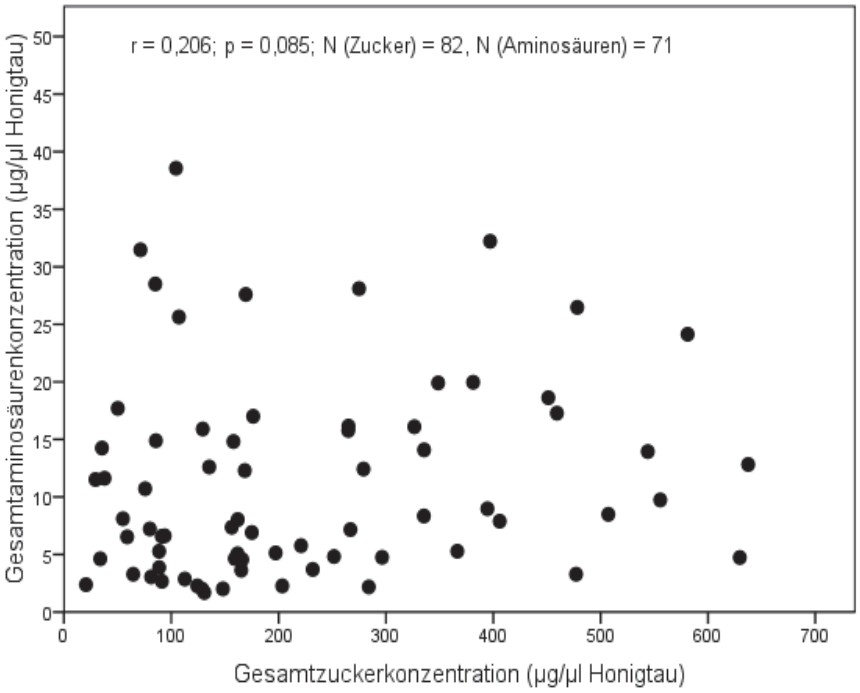


Abb. 119 (a – b): Spearman-Korrelation zwischen der Gesamtzucker- und Gesamtaminosäurenkonzentration des Honigtaus von *C. piceicola* „Mit Ameisenbesuch“ **(a)** und *C. piceicola* „Ohne Ameisenbesuch“ **(b)**.

(a)



(b)

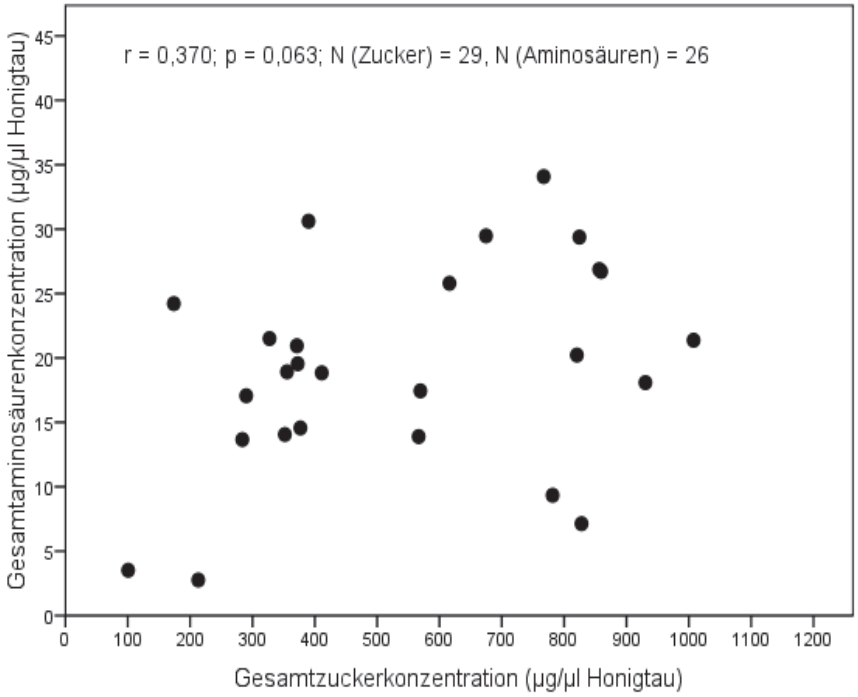
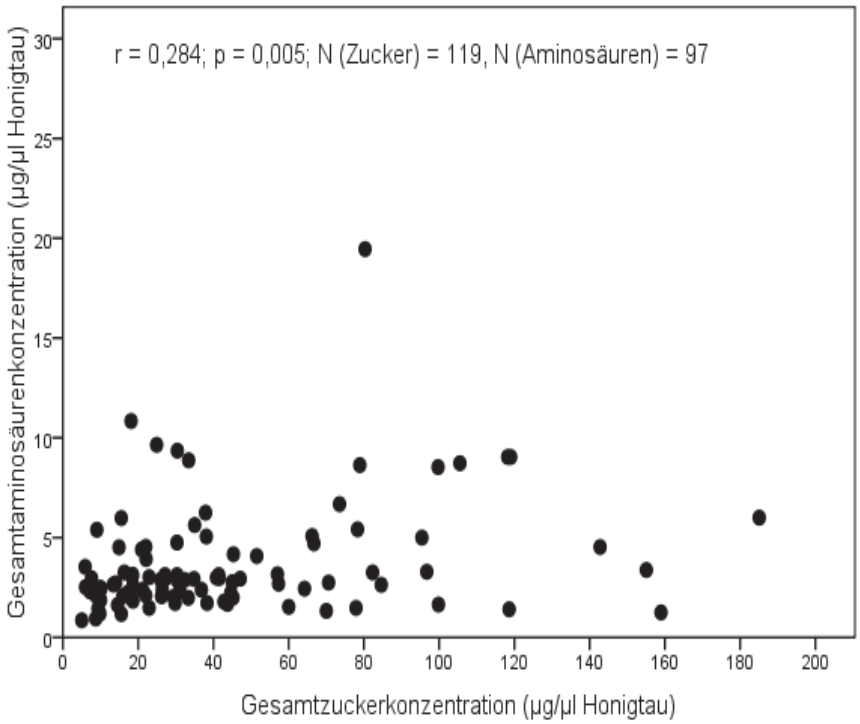


Abb. 120 (a – b): Spearman-Korrelation zwischen der Gesamtzucker- und Gesamtaminosäurenkonzentration des Honigtaus von *C. pruinosa* „Mit Ameisenbesuch“ **(a)** und *C. pruinosa* „Ohne Ameisenbesuch“ **(b)**.

(a)



(b)

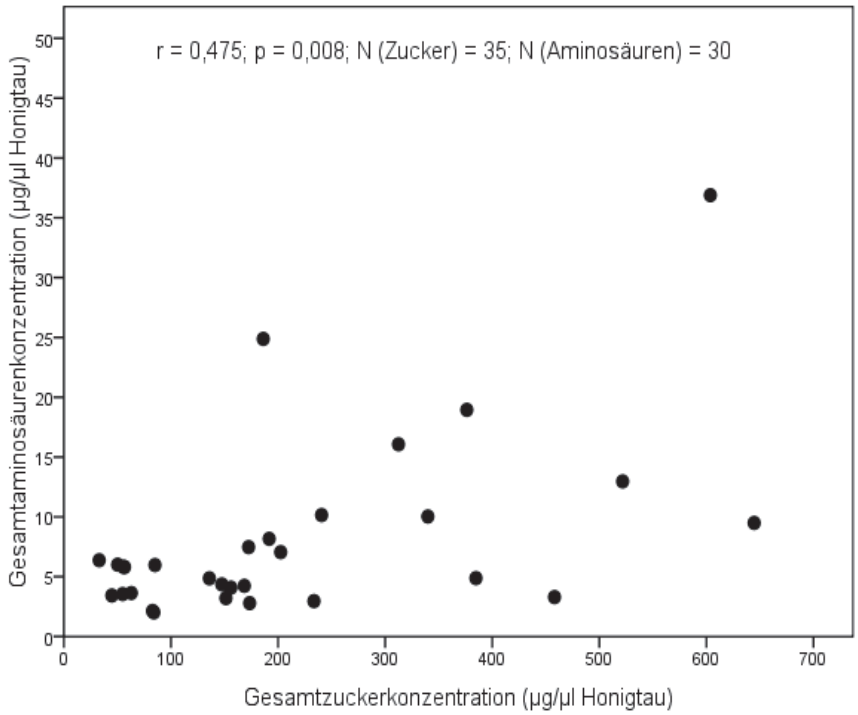


Abb. 121 (a – b): Spearman-Korrelation zwischen der Gesamtzucker- und Gesamtaminosäurenkonzentration des Honigtaus von *C. pilicornis* „Mit Ameisenbesuch“ **(a)** und *C. pilicornis* „Ohne Ameisenbesuch“ **(b)**.

4.2.6. Jahresspezifischer Vergleich der Honigtauqualität für *C. piceicola* und *C. pruinosa*

Die Qualität des Honigtaus von *C. piceicola* und *C. pruinosa* wurde jeweils bezüglich bestimmter Zeiträume von 2004 und 2005 miteinander verglichen. Die Honigtauqualität wurde durch die Gesamtzucker- und Gesamtaminosäurenkonzentrationen sowie durch die Konzentrationen der einzelnen Zucker und Aminosäuren definiert.

Die Honigtauproben von *C. piceicola* stammen von den Wirtsbäumen N1B8 und N1B10 und diejenigen von *C. pruinosa* nur von N1B8. Bezüglich des Wirtsbaumes N1B8 handelt es sich um Honigtauproben der V1- und V2-Morphe von *C. piceicola*, die im Jahr 2004 am 25.05. und 26.05. (V1-Morphe) bzw. am 07.06. und 08.06. (V2-Morphe) und im Jahr 2005 am 24.05. und 25.05. (V1-Morphe) bzw. am 11.06. und 12.06. (V2-Morphe) gewonnen wurden. Die Honigtauproben von *C. pruinosa* wurden ausschließlich von der V1-Morphe gewonnen, und zwar am 24.05. und 25.05. des Jahres 2004 und am 19.05. und 22.05. des Jahres 2005. Die Honigtauproben vom Wirtsbaum N1B10 wurden von der V2-Morphe und den Sexuparen von *C. piceicola* gewonnen. Der Honigtau von Lauskolonien der V2-Morphe stammt vom 08.06.2004 bzw. vom 12.06.2005 und der von den Sexuparen vom 14.07.2004 bzw. vom 11.07. – 13.07.2005.

Im Anhang sind die von der ortsansässigen Klimastation stammenden Wetterdaten (Mittlere, maximale, minimale Tagestemperatur, Niederschlagsmenge, Temperatursumme) in Bezug auf die Tage der Honigtaugewinnung (A-Tab. 31) ersichtlich. Die monatlichen Wetterdaten der Jahre 2003, 2004 und 2005 (A-Tab. 32, A-Abb. 1 – 3) dienen als Interpretationshilfe, um saisonale und jahresspezifische Unterschiede in den Ergebnissen aus den Honigtauanalysen umfassender erklären zu können.

Der jahresspezifische Vergleich der Zucker- und Aminosäurenkonzentrationen bezieht sich jeweils getrennt auf die beiden Wirtsbäume und wird nachstehend in eigenen Unterkapiteln beschrieben.

In Tabelle 34 sind die Honigtauprobenzahlen für die einzelnen Morphen von *C. piceicola* und *C. pruinosa* ersichtlich, welche für die Ermittlung von jahresspezifischen Honigtauqualitätsunterschieden zur Verfügung standen.

Tab. 34: Honigtauprobenzahlen für die Ermittlung von jahresspezifischen Honigtauqualitätsunterschieden für *C. piceicola* und *C. pruinosa* von den Wirtsbäumen N1B8 und N1B10.

	Wirtsbaum N1B8						Wirtsbaum N1B10			
	V1, C. piceicola		**V2, C. piceicola**		**V1, C. pruinosa**		**V2, C. piceicola**		**Sp, C. piceicola**	
	2004	2005	2004	2005	2004	2005	2004	2005	2004	2005
Zucker	20	44	10	19	14	47	6	18	22	22
Aminosäuren	24	31	9	21	-	-	5	13	13	20

4.2.6.1. Jahresspezifischer Vergleich der Zucker des Honigtaus für *C. piceicola* und *C. pruinosa*

Der im Jahr 2005 von den einzelnen *piceicola*-Morphen und der von der V1-Morphe von *C. pruinosa* gewonnene Honigtau ist zumeist zuckerreicher als der von vergleichbaren Zeiträumen des Jahres 2004. Der Honigtau der V1-Morphe von *C. pruinosa* wurde nur hinsichtlich der Zuckerkonzentrationen untersucht.

4.2.6.1.1. Zuckerkonzentrationen des Honigtaus von *C. piceicola* und *C. pruinosa* auf dem Wirtsbaum N1B8

Die Gesamtzuckerkonzentrationen des im Mai 2005 von der V1-Morphe von *C. piceicola* und *C. pruinosa* gewonnenen Honigtaus sind signifikant höher als diejenigen vom Mai 2004. Der von der V2-Morphe von *C. piceicola* im Juni gewonnene Honigtau ist hingegen 2004 zuckerreicher als im Vergleichszeitraum 2005. In den Abb. 122 (a – c) sind die Gesamtzuckerkonzentrationen des Honigtaus der V1-Morphe von *C. piceicola* sowie *C. pruinosa* und der V2-Morphe von *C. piceicola* jeweils für 2004 und 2005 dargestellt.

Der am 24. bzw. 25.Mai 2005 von der V1-Morphe von *C. piceicola* gewonnene Honigtau enthält einen im Mittel mehr als doppelt so hohen Gesamtzuckergehalt als derjenige vom 25. und 26. Mai 2004 (Abb. 122 a). Die Gesamtzuckerkonzentration des am 11. und 12. Juni 2005 gewonnenen Honigtaus der V2-Morphe von *C. piceicola* ist im Mittel um 30 % geringer als diejenige des am 07. und 08.Juni 2004 gewonnenen Honigtaus (Abb. 122 b). Der zwischen dem 19. und 22.Mai 2005 gewonnene Honigtau der V1-Morphe von *C. pruinosa* ist im Mittel um etwa das 8-Fache höher konzentriert als der am 24. und 25.Mai 2004 gewonnene Honigtau (Abb. 122 c).

Die Zuckerzusammensetzungen des von der V1-Morphe von *C. piceicola* im Mai 2004 und 2005 ausgeschiedenen Honigtaus unterscheiden sich durch die 2005 nicht nachweisbare Xylose und Raffinose. Ansonsten sind im Honigtau beider Vergleichsjahre die 7 Zucker Fructose, Glucose, Saccharose, Turanose, Trehalose, Erlose und Melezitose enthalten. Die V1-Morphe von *C. piceicola* scheidet an den Untersuchungstagen von 2004 deutlich mehr Trehalose als Melezitose aus und im Vergleichszeitraum des Folgejahres hingegen in etwa gleich viel Trehalose und Melezitose. Der Vergleich der Einzelzuckerkonzentrationen zeigt, dass die Fructose-, Saccharose-, Erlose- und Melezitosekonzentrationen des Honigtaus von 2005 deutlich höher sind als im Honigtau von 2004 (Abb. 123 a).

Die Zuckerspektren des Honigtaus der V2-Morphe von *C. piceicola* unterscheiden sich bezüglich 2004 und 2005 dadurch, dass im Honigtau von 2005 keine Xylose, Maltose und Raffinose nachgewiesen werden konnte. Genauso wie die V1-Morphe scheidet auch die V2-Morphe von *C. piceicola* im Jahr 2004 am stärksten Trehalose gefolgt von Melezitose in den Honigtau aus. 2005 scheidet die V2-Morphe von *C. piceicola* hingegen am stärksten Melezitose gefolgt von Erlose und Trehalose aus. Der Jahresvergleich der Einzelzuckerkonzentrationen zeigt, dass die Glucose- und Trehalosekonzentrationen im Honigtau von 2004 höher. Die Erlosekonzentration des Honigtaus von 2004 ist hingegen signifikant geringer als im Vergleichszeitraum 2005 (Abb. 123 b).

Die Zuckerzusammensetzungen des Honigtaus der V1-Morphe von *C. pruinosa* unterscheiden sich bezüglich der beiden Vergleichsjahre insofern, dass Maltose und Erlose nur im Honigtau von 2005 auftreten und Xylose nur im Honigtau von 2004. 2005 scheidet *C. pruinosa* Melezitose mit Abstand am stärksten gefolgt von Trehalose in den Honigtau aus. Im Vergleichszeitraum 2004 sind die Trehalose- und Melezitosekonzentrationen des Honigtaus der V1-Morphe von *C. pruinosa* hingegen ähnlich hoch. Im Jahresvergleich wird auch deutlich, dass *C. pruinosa* an den Untersuchungstagen des Jahres 2005 wesentlich mehr Glucose, Trehalose und Melezitose ausscheidet als im Vergleichszeitraum 2004 (Abb. 123 c).

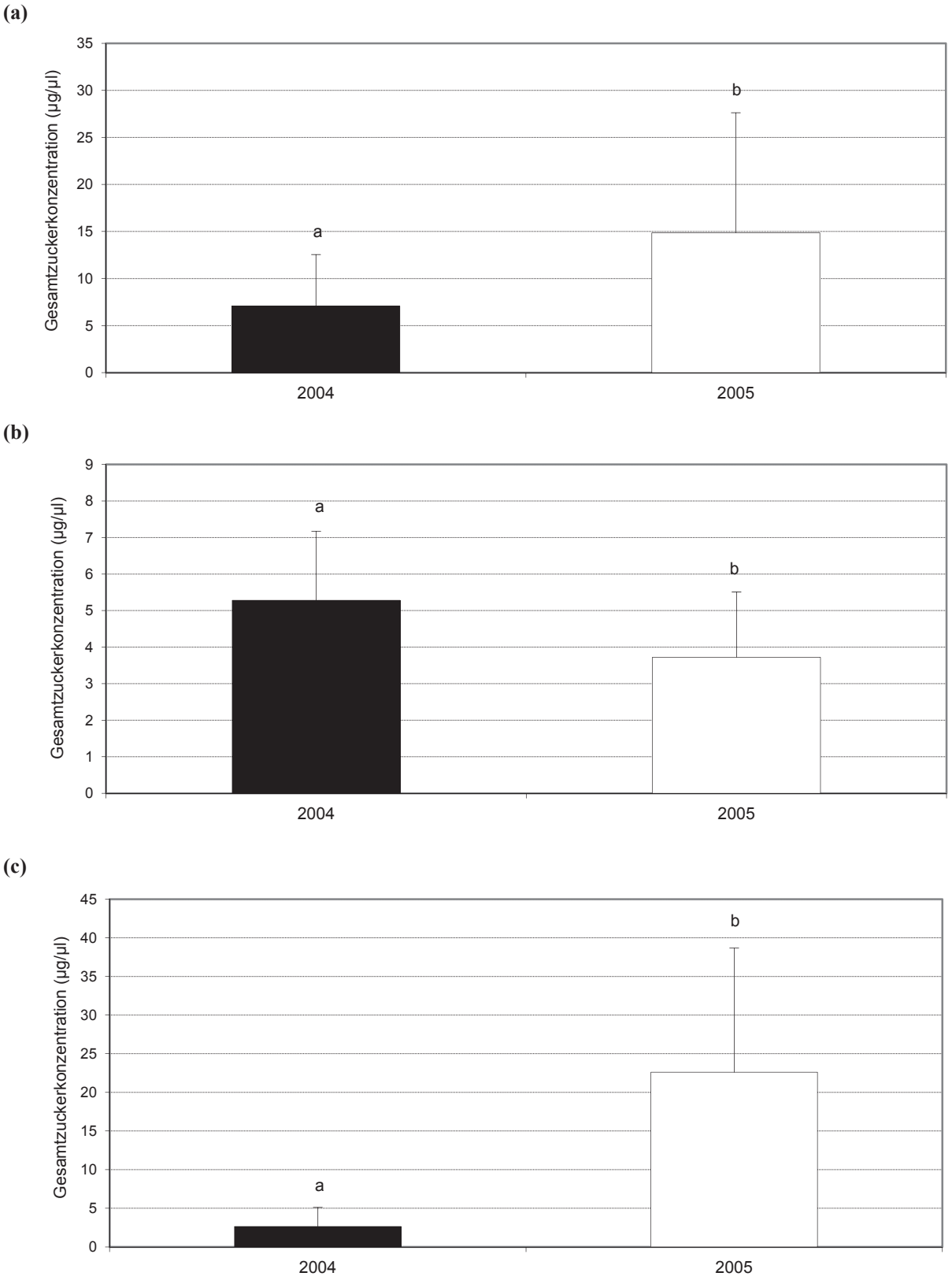


Abb. 122 (a – c): Gesamtzuckerkonzentrationen des Honigtaus der V1-Morphe **(a)** sowie der V2-Morphe von *C. piceicola* **(b)** und der V1-Morphe von *C. pruinosa* **(c)** vom Wirtsbaum N1B8 bezüglich 2004 und 2005.
Xy = Xylose, Fr = Fructose, Gl = Glucose, Sa = Saccharose, Tu = Turanose, Ma = Maltose, Tr = Trehalose, Er = Erlose, Me = Melezitose, Ra = Raffinose.Werte mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant (Mann Whitney-U Test, $p < 0,05$) (Mittelwert ± Stab).

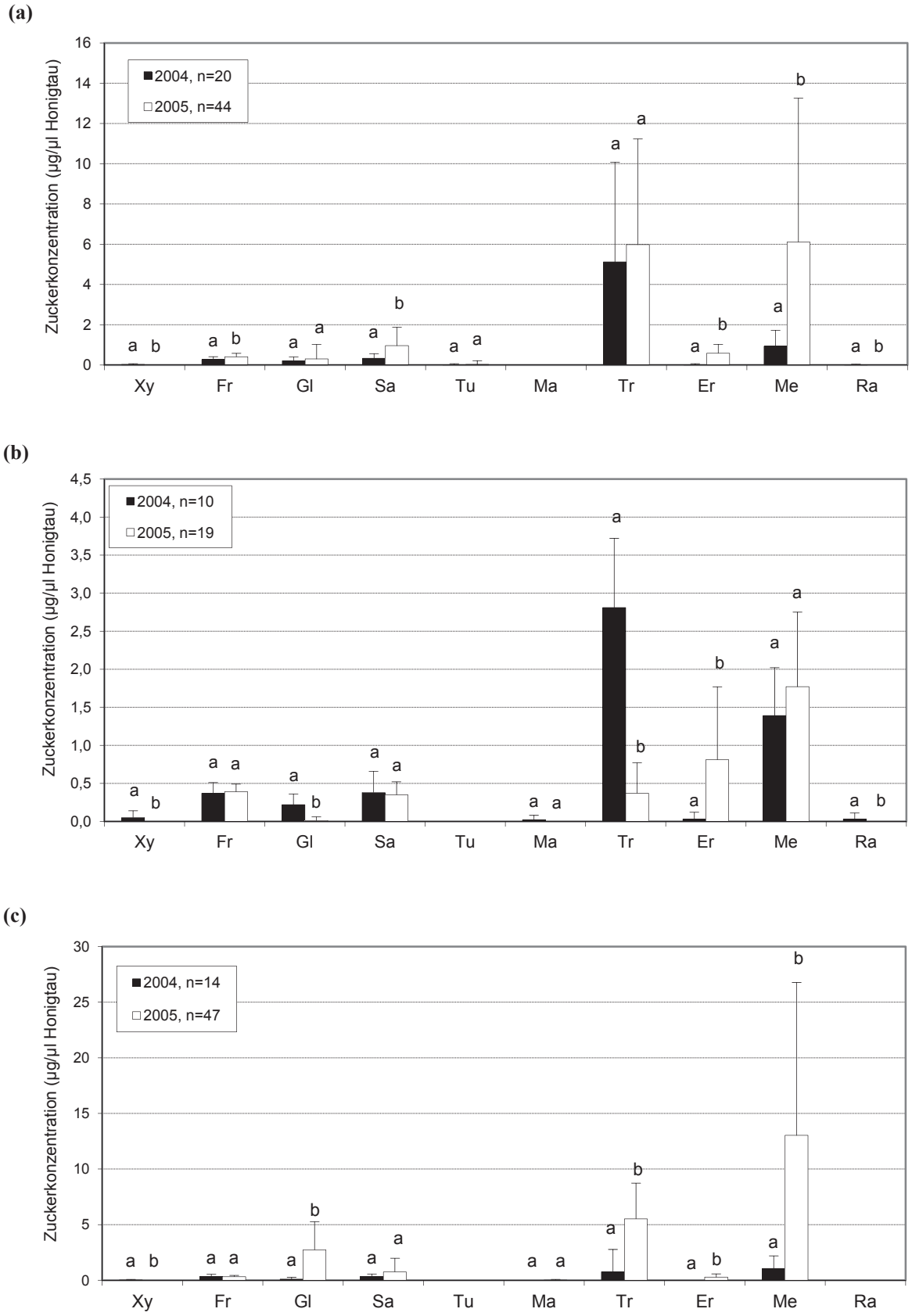


Abb. 123 (a – c): Einzelzuckerkonzentrationen des Honigtaus der V1-Morphe **(a)** sowie der V2-Morphe von *C. piceicola* **(b)** und der V1-Morphe von *C. pruinosa* **(c)** vom Wirtsbaum N1B8 bezüglich 2004 und 2005.
Xy = Xylose, Fr = Fructose, Gl = Glucose, Sa = Saccharose, Tu = Turanose, Ma = Maltose, Tr = Trehalose, Er = Erlose, Me = Melezitose, Ra = Raffinose.Werte mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant (Mann Whitney-U Test, $p < 0{,}05$) (Mittelwert ± Stab).

4.2.6.1.2. Zucker des Honigtaus von *C. piceicola* auf dem Wirtsbaum N1B10

Anders als bei der auf dem Wirtsbaum N1B8 saugenden V2-Morphe ist die Gesamtzuckerkonzentration des vom Juni 2004 stammenden Honigtaus signifikant geringer als im Vergleichszeitraum von 2005 (Abb. 124 a).
Die Sexuparen von *C. piceicola* scheiden ebenso im Juli 2005 einen zuckerreicheren Honigtau als im Vergleichszeitraum von 2004 (Abb. 124 b).
Die Zuckerspektren des Honigtaus der V2-Morphe von *C. piceicola* unterscheiden sich bezüglich der beiden Vergleichsjahre insofern, dass im Honigtau von 2005 keine Maltose und Erlose nachgewiesen werden konnten. Insgesamt treten im Honigtau von 2004 und 2005 Xylose, Fructose, Glucose, Saccharose, Trehalose und Melezitose auf. In beiden Untersuchungsjahren scheidet die V2-Morphe von *C. piceicola* Melezitose gefolgt von Trehalose am stärksten in den Honigtau aus. Der Jahresvergleich der Einzelzuckerkonzentrationen zeigt, dass die Fructose-, Saccharose- und Melezitosekonzentrationen des Honigtaus von 2005 signifikant höher sind; die Glucosekonzentration ist hingegen signifikant geringer als im Vergleichszeitraum 2004 (Abb. 125 a).
Der im Juli der beiden Vergleichsjahre gewonnene Honigtau der Sexuparen von *C. piceicola* unterscheidet sich bezüglich der Zuckerspektren darin, dass Xylose und Glucose nur im Honigtau von 2004 auftreten und Erlose nur im Honigtau von 2005. Die Sexuparen von *C. piceicola* scheiden 2005 mit Abstand am stärksten das Trisaccharid Melezitose in den Honigtau aus. Im Vergleichszeitraum 2004 scheidet *C. piceicola* hingegen Melezitose und Trehalose in ähnlich hohen Mengen aus. Der Jahresvergleich der Einzelzuckerkonzentrationen zeigt, dass die Sexuparen genauso wie die V2-Morphe die selben drei Zucker Fructose, Saccharose und Melezitose 2005 in signifikant höheren Konzentrationen ausscheiden als im Vergleichszeitraum 2004. Die Trehalosekonzentration ist hingegen im Honigtau von 2004 höher konzentriert als 2005 (Abb. 125 b).

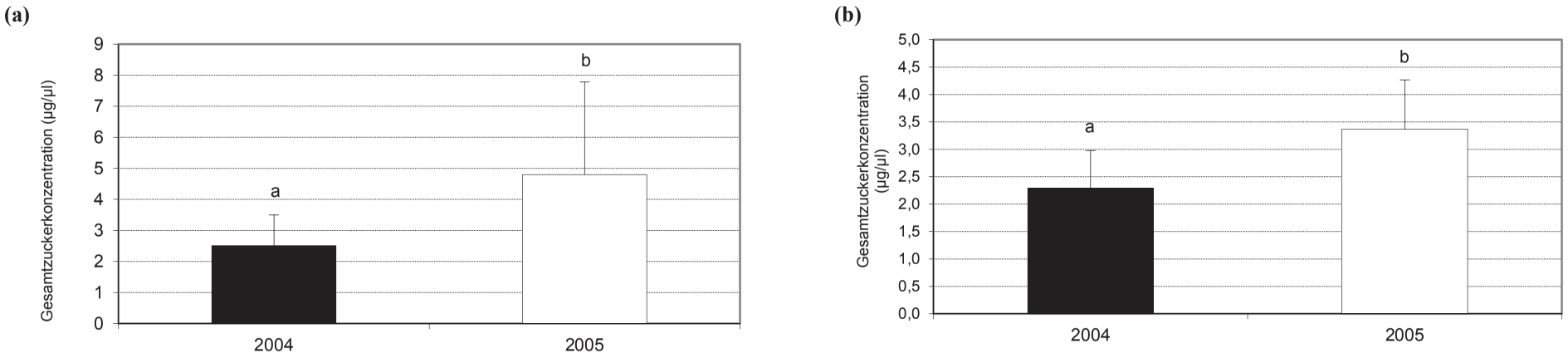


Abb. 124 (a – b): Gesamtzuckerkonzentrationen des Honigtaus der V2-Morphe **(a)** sowie der Sexuparen von *C. piceicola* **(b)** vom Wirtsbaum N1B10 bezüglich 2004 und 2005. Werte mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant (Mann Whitney-U Test, $p < 0,05$) (Mittelwert ± Stab).

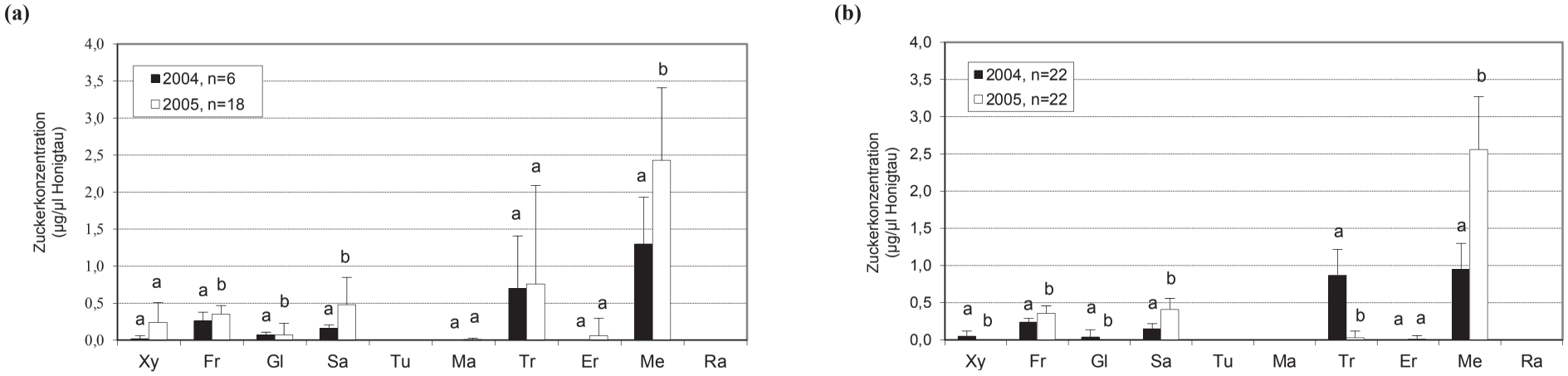


Abb. 125 (a – b): Einzelzuckerkonzentrationen des Honigtaus der V2-Morphe **(a)** sowie der Sexuparen von *C. piceicola* **(b)** vom Wirtsbaum N1B10 bezüglich 2004 und 2005. Xy = Xylose, Fr = Fructose, Gl = Glucose, Sa = Saccharose, Tu = Turanose, Ma = Maltose, Tr = Trehalose, Er = Erlose, Me = Melezitose, Ra = Raffinose.
Werte mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant (Mann Whitney-U Test, $p < 0,05$) (Mittelwert ± Stab).

4.2.6.2. Jahresspezifischer Vergleich der Aminosäuren des Honigtaus für *C. piceicola*

Der auf 2004 und 2005 bezogene Jahresvergleich der Aminosäurenkonzentrationen wurde bei der auf dem Wirtsbaum N1B8 saugenden V1- und V2-Morphe von *C. piceicola* sowie bei der auf dem Wirtsbaum N1B10 saugenden V2-Morphe und Sexuparen von *C. piceicola* untersucht. Der an den jeweiligen Untersuchungstagen des Jahres 2005 gewonnene Honigtau ist bei fast allen *piceicola*-Morphen nicht nur zuckerreicher, sondern weist auch signifikant höhere Gesamtaminosäurenkonzentrationen auf als in den Vergleichszeiträumen von 2004.

4.2.6.2.1. Aminosäuren des Honigtaus von *C. piceicola* auf dem Wirtsbaum N1B8

Der von der V1-Morphe von *C. piceicola* am 24. und 25.Mai 2005 produzierte Honigtau ist mehr als dreimal höher an Aminosäuren konzentriert (um 72,9 % mehr) als der Honigtau vom 25. bzw. 26.Mai des Vorjahres 2004 (Abb. 127 a). Die Gesamtaminosäurenkonzentrationen des am 07./08.06.04 und 11./12.06.05 gewonnenen Honigtaus der V2-Morphe von *C. piceicola* unterscheiden sich hingegen bezüglich der beiden Untersuchungsjahre nicht signifikant voneinander (Abb. 126 b).

Die in den Abb. 127 (a – b) dargestellten Einzelaminosäurenkonzentrationen des Honigtaus der V1-Morphe und V2-Morphe zeigen, dass sich die Aminosäurespektren beider Morphen bezüglich 2004 und 2005 nur geringfügig unterscheiden. Bis auf das im Honigtau von 2004 nicht nachweisbare Cystein kamen im Honigtau beider Morphen und Untersuchungsjahre jeweils insgesamt 17 Aminosäuren vor. Es handelt sich um die 9 nicht essentiellen Aminosäuren Asparagin, Glutamin, Serin, Aspartat, Glutamat, Glycin, Alanin, Prolin und Tyrosin sowie um die 8 essentiellen Aminosäuren Arginin, Threonin, Valin/Tryptophan, Phenylalanin, Isoleucin, Leucin, Lysin und Histidin. Die V1-Morphe von *C. piceicola* scheidet 2004 die nicht essentielle Aminosäure Glutamat am stärksten aus, gefolgt von den ähnlich hoch konzentrierten Aminosäuren Glutamin und Arginin. 2005 scheidet die V1-Morphe Glutamin mit Abstand am meisten aus und an 2. Stelle rangiert erst Glutamat (Abb. 127 a).

Der 2004 von der V2-Morphe gewonnene Honigtau enthält zwar ebenso am meisten Glutamat, jedoch in nur geringfügig höheren Mengen als die ähnlich stark konzentrierten Aminosäuren Arginin, Glutamin und Threonin. Im 2005 gewonnenen Honigtau der V2-Morphe ist Glutamat gefolgt von Glutamin die mit Abstand am häufigste Aminosäure (Abb. 127 b).

Der Jahresvergleich der Einzelaminosäurenkonzentrationen zeigt, dass die V1-Morphe 2005 fast alle Aminosäuren in höheren Mengen ausscheidet als im Vergleichszeitraum des Vorjahres. Es handelt sich konkret um die Konzentrationen von Asparagin, Arginin, Glutamin, Serin, Glycin, Threonin, Alanin, Prolin, Valin/Tryptophan, Phenylalanin, Isoleucin, Leucin, Histidin und Tyrosin (Abb. 127 a).

Im 2004 von der V2-Morphe gewonnenen Honigtau sind die 8 Aminosäuren Arginin, Threonin, Alanin, Valin/ Tryptophan, Phenylalanin, Isoleucin, Leucin und Tyrosin höher konzentriert als im Vergleichszeitraum von 2005 (Abb. 127 b).

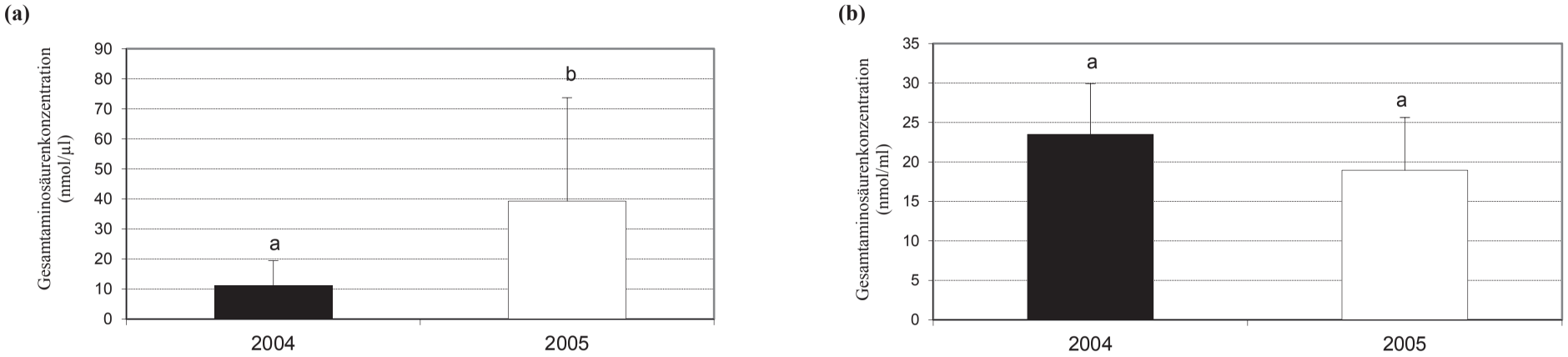


Abb. 126 (a – b): Gesamtaminosäurenkonzentrationen des Honigtaus der V1-Morphe **(a)** sowie der V2-Morphe von *C. piceicola* **(b)** vom Wirtsbaum N1B8 bezüglich 2004 und 2005. Werte mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant (Mann Whitney-U Test, $p < 0,05$) (Mittelwert ± Stab).

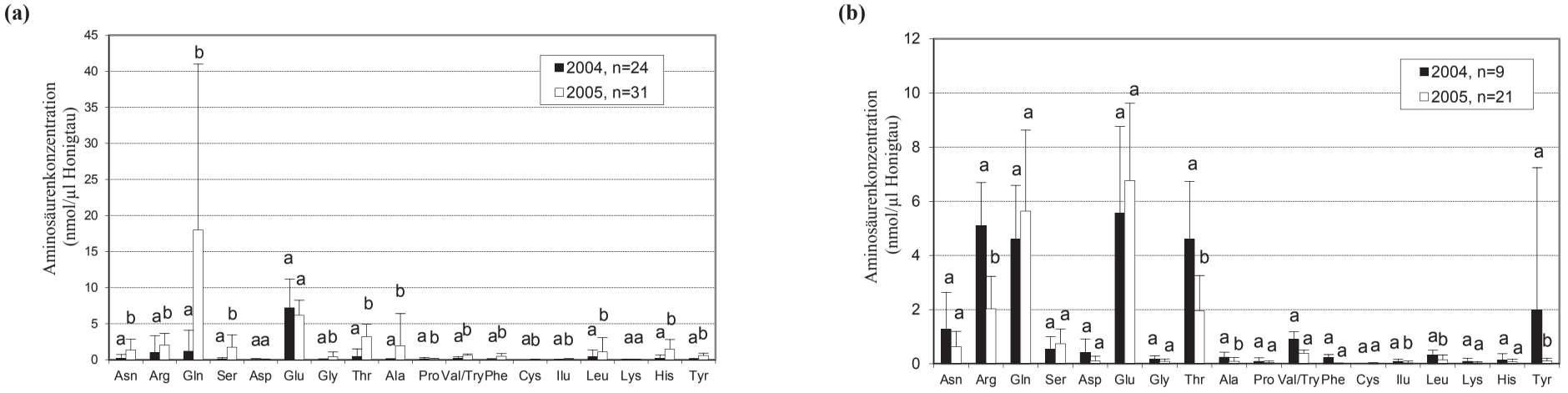


Abb. 127 (a – b): Einzelaminosäurenkonzentrationen des Honigtaus der V1-Morphe **(a)** sowie der V2-Morphe von *C. piceicola* **(b)** vom Wirtsbaum N1B8 bezüglich 2004 und 2005. Asn = Asparagin, Arg = Arginin, Gln = Glutamin, Ser = Serin, Asp = Aspartat, Glu = Glutamat, Gly = Glycin, Thr = Threonin, Ala = Alanin, Pro = Prolin, Val/Try = Valin/Tryptophan, Phe = Phenylalanin, Cys = Cystein, Ilu = Isoleucin, Leu = Leucin, Lys = Lysin, His = Histidin, Tyr = Tyrosin. Werte mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant (Mann Whitney-U Test, $p < 0,05$) (Mittelwert ± Stab).

4.2.6.2.2. Aminosäuren des Honigtaus von *C. piceicola* auf dem Wirtsbaum N1B10

Der von der V2-Morphe am 08. Juni 2005 produzierte Honigtau ist deutlich höher an Aminosäuren konzentriert (um 45,5 % mehr) als der Honigtau vom 12.Juni des Vorjahres 2004 (Abb. 128 a).

Der am 11.-13.Juli 2005 von der Sexuparen gewonnene Honigtau ist ebenso signifikant höher an Aminosäuren konzentriert als der am 14.Juli 2004 gewonnene Honigtau (Abb. 128 b).

In den Abb. 129 (a – b) sind die Einzelaminosäurenkonzentrationen des Honigtaus der V2-Morphe und der Sexuparen von *C. piceicola* bezüglich der beiden Untersuchungsjahre 2004 und 2005 dargestellt.

Die Aminosäurespektren des Honigtaus der V2-Morphe unterscheiden sich bezüglich 2004 und 2005 deutlich stärker als bei der auf dem Wirtsbaum N1B8 saugenden V2-Morphe. Der 2004 von der V2-Morphe gewonnene Honigtau enthielt kein Aspartat, Phenylalanin, Lysin und Histidin, doch wurde dafür – im Gegensatz zum Honigtau von 2005 – Prolin nachgewiesen. Im Honigtau beider Untersuchungsjahre waren nur insgesamt 13 Aminosäuren gemeinsam vertreten (Abb. 129 a).

Der Honigtau der Sexuparen setzte sich 2004 und 2005 aus jeweils insgesamt 17 Aminosäuren zusammen. Cystein konnte in keinem der beiden Untersuchungsjahre nachgewiesen werden. Der einzige Unterschied in den Aminosäurespektren beider Untersuchungsjahre bestand darin, dass die essentielle Aminosäure Phenylalanin nur im Honigtau von 2004 und die essentielle Aminosäure Lysin nur im Honigtau von 2005 enthalten war (Abb. 129 b).

Die nicht essentielle Aminosäure Glutamat wurde von beiden Morphen in jeweils beiden Untersuchungsjahren am stärksten ausgeschieden. An 2. Stelle rangierte Glutamin.

Der Jahresvergleich der Einzelaminosäuren zeigte, dass der 2005 von beiden Morphen ausgeschiedene Honigtau höhere Glutamat- und Valin/Tryptophan-Konzentrationen aufweist. Die V2-Morphe scheidet 2005 weiters noch signifikant höhere Glutamin- und Serinmengen und die Sexupare scheidet 2005 größere Threoninmengen in den Honigtau als in den jeweiligen Vergleichszeiträumen von 2004 (Abb. 129 a – b).

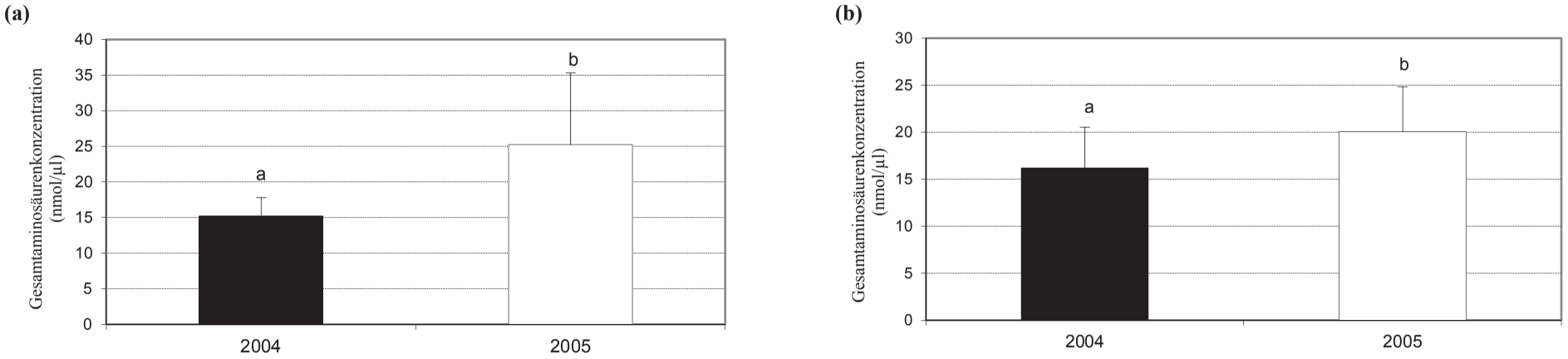


Abb. 128 (a – b): Gesamtaminosäurenkonzentrationen des Honigtaus der V2-Morphe **(a)** sowie der Sexuparen von *C. piceicola* **(b)** vom Wirtsbaum N1B10 bezüglich 2004 und 2005. Werte mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant (Mann Whitney-U Test, $p < 0{,}05$) (Mittelwert ± Stab).

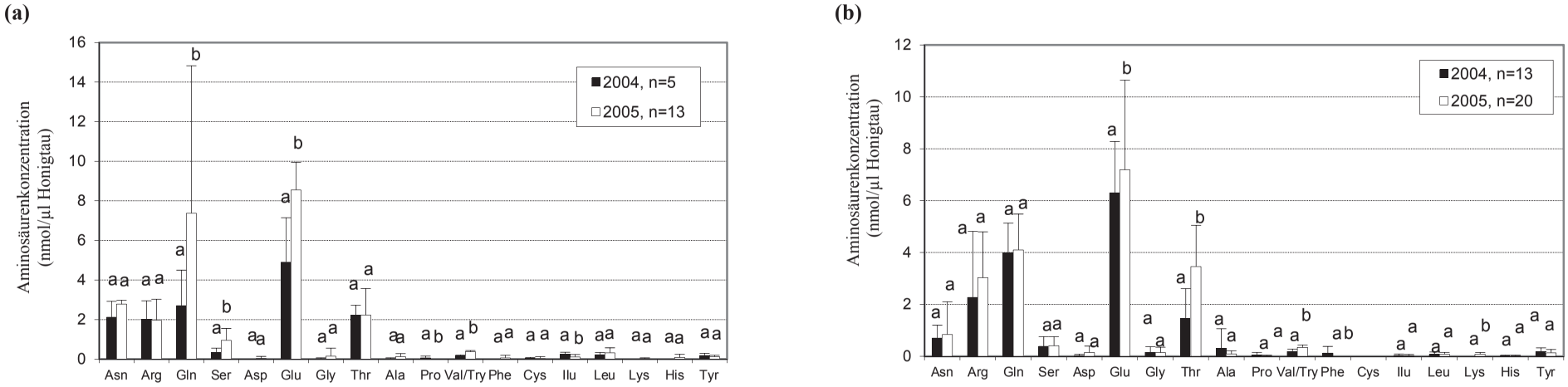


Abb. 129 (a – b): Einzelaminosäurenkonzentrationen des Honigtaus der V2-Morphe **(a)** sowie der Sexuparen von *C. piceicola* **(b)** vom Wirtsbaum N1B10 bezüglich 2004 und 2005. Asn = Asparagin, Arg = Arginin, Gln = Glutamin, Ser = Serin, Asp = Aspartat, Glu = Glutamat, Gly = Glycin, Thr = Threonin, Ala = Alanin, Pro = Prolin, Val/Try = Valin/Tryptophan, Phe = Phenylalanin, Cys = Cystein, Ilu = Isoleucin, Leu = Leucin, Lys = Lysin, His = Histidin, Tyr = Tyrosin. Werte mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant (Mann Whitney-U Test, $p < 0{,}05$) (Mittelwert ± Stab).

4.3. Vergleich der Aminosäurenzusammensetzungen von Fichtenphloemsaft und Honigtau

Von insgesamt vier Phloemsaftproben, welche zwischen dem 08.06. – 23.07.05 (08.06., 12.06., 15.06., 19.06., 20.06., 25.06., 26.06., 27.06., 29.06., 02.07., 03.07., 05.07., 10.07., 11.07., 13.07., 16.07., 17.07., 20.07., 21.07., 23.07.) innerhalb von 16:00-21:00 gewonnen wurden, wurden die Aminosäurenkonzentrationen und prozentualen Anteile der einzelnen Aminosäuren bestimmt. Die im selben Zeitraum in den Nachmittags- und Abendstunden (16:00-21:00) gewonnenen Honigtauproben (n = 40) wurden ebenso hinsichtlich der Aminosäurenkonzentrationen und prozentualen Anteile der einzelnen Aminosäuren analysiert und mit denen des Phloemsaftes verglichen. Die Honigtauproben stammen von der V2-Morphe und der Sexuparen von *C. piceicola* der Wirtsbäume „N1B8, N1B10 und N1B11".

In den Abbildungen 130 (a – c) sind die Gesamtaminosäurenkonzentrationen sowie die Konzentrationen und prozentualen Anteile der einzelnen Aminosäuren von Phloemsaft und Honigtau dargestellt. Die Gesamtaminosäurenkonzentration des Phloemsaftes ist mit 105,9 ± 27,7 nmol/µl mehr als fünfmal so hoch wie die des Honigtaus von *C. piceicola* (20,21 ± 5,27 nmol/µl) (Abb. 133 a).

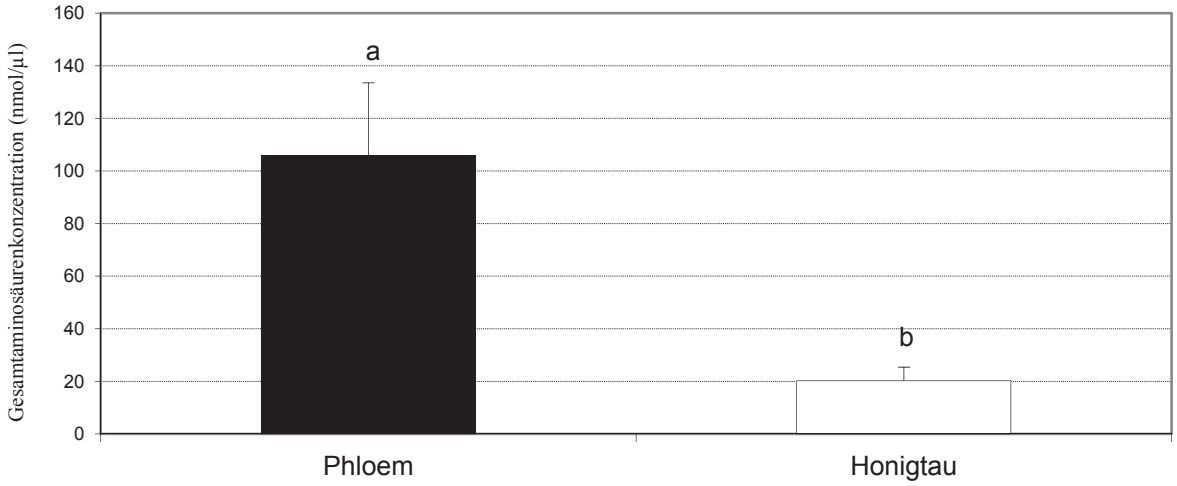
Die Aminosäurespektren des Fichtenphloemsaftes und Honigtaus unterscheiden sich dadurch, dass im Phloemsaft das essentielle Arginin und das nicht essentielle Aspartat nicht nachgewiesen werden konnten. Ansonsten setzt sich der Phloemsaft und Honigtau jeweils aus den neun nicht essentiellen Aminosäuren Asparagin, Glutamin, Serin, Gutamat, Glycin, Alanin, Prolin, Cystein sowie Tyrosin und aus den 7 essentiellen Aminosäuren Threonin, Valin/ Tryptophan, Phenylalanin, Isoleucin, Leucin, Lysin und Histidin zusammen.

Die im Phloemsaft mit Abstand am stärksten konzentrierte Aminosäure ist Glutamin gefolgt von den in ähnlich hohen Mengen vertretenen Aminosäuren Glutamat und Threonin. Im Honigtau dominiert hingegen Glutamat vor Glutamin und Threonin. Der Vergleich der Einzelaminosäuren zeigt, dass die Glutaminkonzentration im Phloemsaft im Mittel rund 9 mal höher ist als im Honigtau. Des weiteren erreichen auch die nicht essentiellen Aminosäuren Serin, Glutamat, Glycin, Alanin, Prolin und Tyrosin sowie die essentiellen Aminosäuren

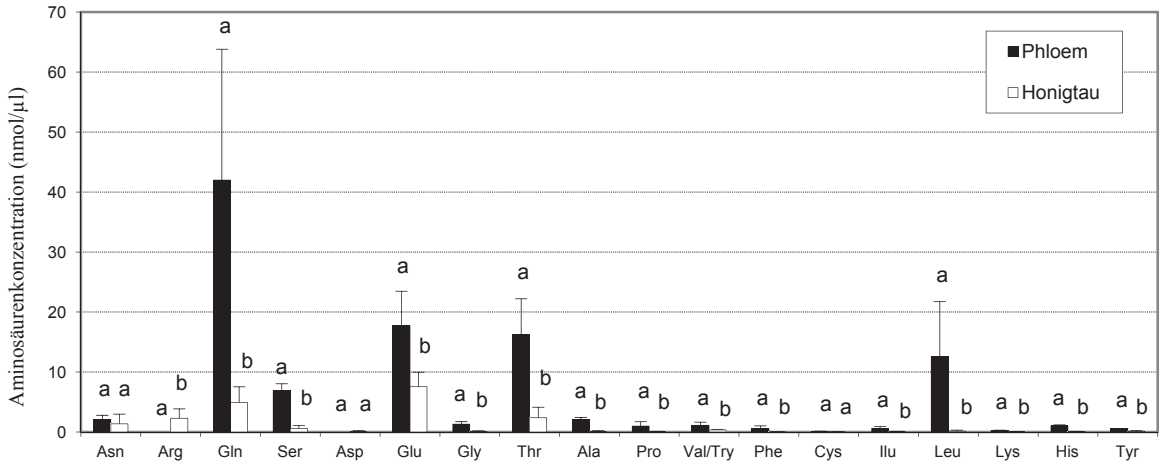
Threonin, Valin/Tryptophan, Phenylalanin, Isoleucin, Leucin, Lysin und Histidin im Phloemsaft signifikant höhere Konzentrationen als im Honigtau. Besonders gross ist die Differenz bei den essentiellen Aminosäuren Threonin und Leucin. Threonin ist im Mittel um den Faktor 6,9 und Leucin im Mittel sogar um den Faktor 73,8 höher konzentriert (Abb. 130 b).

Die prozentualen Aminosäurenzusammensetzungen von Phloemsaft und Honigtau unterscheiden sich ähnlich wie die Aminosäurenkonzentrationen durch die im Phloemsaft signifikant höheren Anteile von Glutamin, Serin, Glycin, Alanin, Prolin, Phenylalanin, Isoleucin, Leucin und Histidin. Die nicht essentielle Aminosäure Glutamat und die essentielle Aminosäure Valin/Tryptophan erreichen hingegen im Honigtau signifikant höhere Anteile (Abb. 130 c).

(a)



(b)



(c)

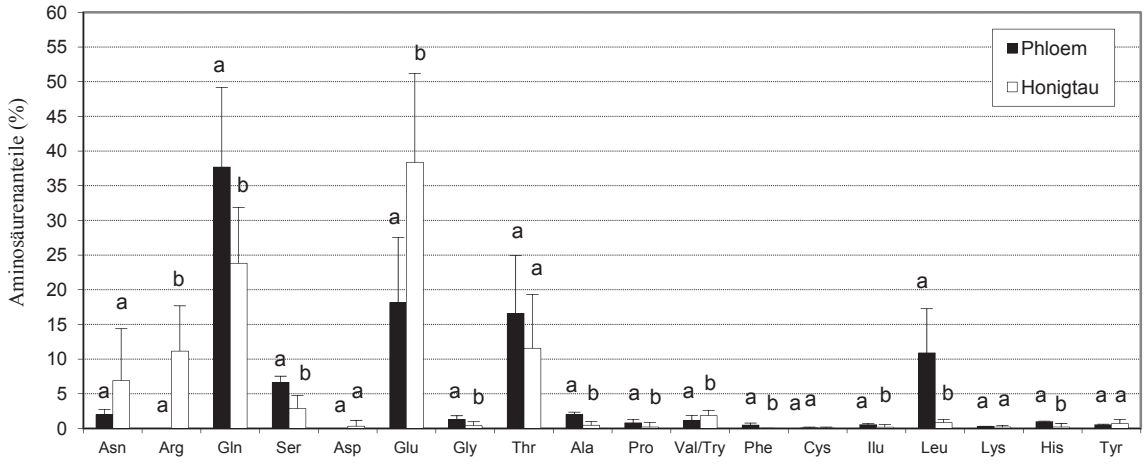


Abb. 130 (a – c): Gesamtaminosäurenkonzentrationen **(a)**, Konzentrationen **(b)** und prozentuale Anteile **(c)** der einzelnen Aminosäuren des Honigtaus von *C. piceicola* (n = 40) und des Fichtenphloemsaftes (n =4). Asn = Asparagin, Arg = Arginin, Gln = Glutamin, Ser = Serin, Asp = Aspartat, Glu = Glutamat, Gly = Glycin, Thr = Threonin, Ala = Alanin, Pro = Prolin, Val/Try = Valin/Tryptophan, Phe = Phenylalanin, Cys = Cystein, Ilu = Isoleucin, Leu = Leucin, Lys = Lysin, His = Histidin, Tyr = Tyrosin. Werte mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant bei $p<0,05$ (Mann Whitney-U Test, $p < 0,05$) (Mittelwert ± Stab).

5. DISKUSSION

Im Mittelpunkt der vorliegenden Untersuchung stand die Trophobiose ausgewählter Fichtenlachniden und der Kleinen Roten Waldameise *Formica polyctena.* Um ein tieferes Verständnis der Wechselbeziehungen zu erzielen, wurden die verschiedenen Rindenläuse in der Situation der Koexistenz hinsichtlich honigtauanalytischer und phänologischer Parameter untersucht.

Unter Berücksichtigung dieser Aspekte wurden im einzelnen vor allem die Zusammenhänge zwischen der Qualität des Honigtaus, der Abundanzen der Lachniden und des Ameisenbesuches untersucht. Die zeitliche und räumliche Besiedlungsdynamik der verschiedenen Rindenläuse innerhalb des Wirtsbaumes sowie der Einfluss des Ameisenbesuches auf die Honigtauqualität waren ebenso Gegenstand dieser Untersuchung.

Die Ergebnisse aus der Honigtau- und Phloemsaftanalyse liefern zudem auch einen wichtigen Beitrag für die Klärung von möglichen saisonal bedingten und artspezifischen, stoffwechselphysiologischen Unterschieden bzw. Ähnlichkeiten koexistierender Fichtenrindenläuse. Letzteres dürfte insbesonders für die Waldtrachtforschung und die Ernährungsbiologie der Waldameisen von Interesse sein.

5.1. Phloemsaft

Das Phloem wurde erstmals von HARTIG (1837) als durchgehende Leitungsbahn der Pflanzen erkannt und physiologisch untersucht. Das aus Siebröhren oder – bei Nadelhölzern – aus Siebzellen zusammengesetzte Phloem dient einerseits dem Abtransport der Assimilate und andererseits der Verteilung der gelösten Nahrungsstoffe in alle Teile der Pflanze. Der Siebröhrensaft beinhaltet primär lösliche Kohlenhydrate sowie in geringeren Konzentrationen Stickstoffverbindungen, Fette, organische Säuren, Nucleinsäuren, Mineralstoffe, Vitamine, Phytohormone und Enzyme. Die Kohlenhydrate machen bis zu etwa 90 % der Trockensubstanz aus. Der Stickstoffgehalt des Siebröhrensaftes beträgt hingegen nur etwa 0,03 % – 0,27 %. Bei den Stickstoffverbindungen des Phloemsaftes handelt es sich hauptsächlich um Aminosäuren und Amide und bei den Kohlenhydraten fast stets um Saccharose (MAURIZIO, 1985).

In der Literatur werden drei sehr häufig angewandte Techniken beschrieben, wie Phloemsaft aus den Siebröhren bzw. Siebzellen der Pflanzen gewonnen werden kann (WIEDEMANN, 2005). Die von KING & ZEEVAART (1974) entwickelte, auf unverholzte Pflanzen ausgerichtete EDTA-Exudationstechnik und das direkte Anscheiden des Phloems sind jedoch bei Gymnospermen wegen des speziellen Siebröhrenaufbaus nicht anwendbar (ZIEGLER & MITTLER, 1959). Die von KENNEDY & MITTLER (1953) eingeführte Aphidentechnik beruht darauf, dass mit Hilfe der Rüssel phloemsaugender Insekten die Assimilat-Leitbahnen gezielt punktiert werden können.

In der vorliegenden Studie wurde der Phloemsaft der Fichte ebenso über die Aphidentechnik, d.h. über die gekappten Saugborsten von *C. piceicola* gewonnen. Genauso wie bei ZIEGLER & MITTLER (1959) war auch in der vorliegenden Studie die Dauer des Phloemsaftaustrittes aus den Saugborsten nur sehr kurz und die Phloemsaftmenge deshalb auch sehr gering. Die Schwierigkeiten bei der Gewinnung des Fichtenphloemsaftes und die Tatsache, dass der Fichtenphloemsaft bisher noch nicht hinsichtlich der Aminosäurenzusammensetzung untersucht wurde, waren der Grund, den Fichtenphloemsaft nur hinsichtlich der Aminosäuren zu analysieren.

Die erstmals in dieser Studie ermittelte Gesamtaminosäurenkonzentration des Phloemsaftes der Fichte lag mit 105,85 ± 27,65 nmol/µl (Abb. 130 a) in dem in der Literatur angegebenen Bereich von 60 – 200 nmol/µl Phloemsaft

(LOHAUS & MOELLER, 2000; SANDSTRÖM & MORAN, 2001; BERNAYS & KLEIN, 2002; WILKINSON & DOUGLAS, 2002). Von den insgesamt 16 im Fichtenphloemsaft detektierten Aminosäuren rangierte Glutamin mit im Mittel rund 38 Mol % vor Glutamat mit im Mittel rund 18 Mol % an erster Stelle.

WILKINSON & DOUGLAS (2002) zeigten, dass im Phloemsaft von 11 der insgesamt 16 untersuchten Pflanzenarten ebenso Glutamat und dessen Amid Glutamin dominierten. An der dritten und vierten Stelle kamen die beiden essentiellen Aminosäuren Threonin mit 16,6 ± 8,3 % und Leucin mit 10,9 ± 6,4 %. Threonin war neben Glutamat auch im Phloemsaft von *Tanacetum vulgare* die dominanteste essentielle Aminosäure (WIEDEMANN, 2005). Die im Aminosäuremuster des Phloemsaftes zahlreicher Pflanzenarten ebenso als Hauptkomponenten auftretenden nicht essentiellen Aminosäuren Asparagin und Aspartat (KUO-SELL, 1989; KARLEY et al., 2002; WIEDEMANN, 2005) traten im Phloemsaft der Fichte hingegen deutlich zurück. Aspartat konnte sogar neben den essentiellen Aminosäuren Arginin und Methionin im Fichtenphloemsaft überhaupt nicht nachgewiesen werden.

Nach WIEDEMANN (2005) fehlte im Aminosäuremuster des Phloemsaftes von *T. vulgare* neben Lysin ebenso Methionin. Der Phloemsaft von *Salix acutifolia*, die Wirtspflanze der Grossen Weidenrindenlaus *Tuberolachnus salignus*, war ebenso frei von Methionin sowie Arginin und ausserdem fehlten auch die essentiellen Aminosäuren Tryptophan, Histidin und Lysin (MITTLER, 1953, 1957, 1958). Die von DEHN (1961) analysierten Siebröhrensäfte von vier krautigen Gewächsen enthielten ebenso Glutamin als die mengenmäßig stärkste Aminosäure, während die essentiellen Aminosäuren Methionin und Tryptophan auch bei keiner der untersuchten Pflanzenarten nachgewiesen werden konnten.

Da in der vorliegenden Studie die beiden essentiellen Aminosäuren Valin und Tryptophan mittels der angewandten HPLC-Analytik nicht aufgetrennt werden konnten, ist nicht klar, ob nicht auch eine dieser beiden Aminosäuren im Phloemsaft der Fichte fehlt.

Unter den insgesamt zehn essentiellen Aminosäuren zeigen insbesonders Histidin, Methionin, Threonin, Tryptophan und Valin stark variierende Phloemsaftkonzentrationen (DADD, 1985; RHABÉ et al., 1990; GIROUSSE et al., 1991; MORRIS, 1991; DOUGLAS, 1993; SANDSTRÖM & MORAN, 1999). Letzteres kann sich mitunter auch limitierend bei Stoffwechselprozessen und bei der Regulation der Populationsdynamik von Aphiden auswirken (BERNAYS & WOODHEAD, 1984; BRODBECK & STRONG, 1987; SANDSTRÖM & MORAN, 1999; WILKINSON & DOUGLAS, 2002). Einen vermutlich noch viel stärker wirksamen regulatorischen Effekt auf die Saugrate, das Aphidenwachstum, die Fruchtbarkeitsrate und das Populationswachstum der Aphiden dürften jedoch die während des Jahresverlaufs stark schwankenden relativen Anteile der im Phloemsaft dominanten, nicht essentiellen Aminosäuren Glutamin, Glutamat, Asparagin und Aspartat haben (KARLEY et al., 2002).

Ein hoher Glutamin- und ein verhältnismäßig geringer Glutamatspiegel des Phloemsaftes wird nicht nur mit jungen, wachsenden Pflanzen assoziiert (DOUGLAS, 1993; CORBESIÉR et al., 2001; KARLEY et al., 2002), sondern hat auch die Wirkung eines Signals für eine gesteigerte Saugrate (SRIVASTAVA et al., 1993; CORUZZI & ZHOU, 2001; KARLEY et al., 2002). Letzteres erklärt auch die im Frühjahr auf jungen, wachsenden Pflanzen auftretenden, höheren Vermehrungsraten und größeren Besiedlungsdichten vieler Aphidenarten (PARKER et al., 2000; PROSSER et al., 1992; KARLEY et al., 2002).

5.2. Phloemsauger als Nahrungsspezialisten

Alle Pflanzensaftsauger gehören der Insektenordnung Hemiptera (Schnabelkerfe) an. KLOFT & KUNKEL (1969) unterscheiden innerhalb der Hemipteren insgesamt vier Ernährungsformtypen. Ein Vertreter dieser Gruppe sind die sogenannten Phloembibitoren, welche mittels ihrer Saugborsten direkt das Siebröhrensystem anstechen, stellen die eigentlichen Honigtauerzeuger dar. Zu letzteren sind die meisten Zikaden, ca. 61 % der Schildläuse (Coccina), ca. 96 % der Blattläuse (Aphidina), fast alle Blattflöhe (Psyllina) und alle Weißen Fliegen (Aleyrodina) zuzuordnen.
Charakteristisch für alle Hemipteren ist die Umbildung der paarigen Maxillen und Mandibeln zu vier lanzettförmigen Stechborsten. Diese Stechborstenbündel befinden sich in der vom Labium gebildeten Stechborstenscheide. Die zentral gelegenen Maxillen bilden durch ihre feste Aneinanderverfalzung zwei Rohrsysteme – den größeren Nahrungskanal und das kleinere Speichelrohr (AUCLAIR, 1963; KLOFT et al., 1985; PONSEN, 1987).
Die Assimilat-Leitungsbahnen werden von den meisten Phloemsaugern durch sogenanntes intrazelluläres Stechen erreicht. Die Stechborsten werden hierbei auf geradestem Wege geführt und durchstechen die Zellen des Pflanzengewebes. Zu den intrazellulär stechenden Phloemsaugern zählen die Schildläuse, Blattlflöhe und ein Großteil der Aphidina, darunter auch die Familie der Lachnidae (KUNKEL, 1966).
Die Aufnahme des Phloemsaftes erfolgt primär auf passivem Weg. Die treibende Kraft für die Versorgung des Phloemsaugers mit Nahrung ist der Turgordruck der Siebröhren. Der im Phloem vorherrschende Überdruck (Messwerte liegen bei 0,5 bis 3 MPa) bewirkt, dass der Phloemsaft in die Stechborsten der Blattläuse gepresst wird (DOUGLAS, 2003). Zu einem gewissen Teil wird der Phloemsaft aber auch aktiv durch die Pharynx-Pumpe hochgepumpt (MITTLER, 1954, 1962; KLOFT, 1957, 1960; MAURIZIO, 1985; SRIVASTAVA, 1987; WIEDEMANN, 2005). Letzteres ist beispielsweise dann erforderlich, wenn Aphiden in künstlichen Diäten gehalten werden (KUNKEL, 1966; KLOFT et al., 1985). Die ebenso im Pharynx liegende Ventileinrichtung fungiert ihrerseits als Sperre und verhindert, dass zuviel Phloemsaft einströmt. Auf diese Weise können die Pflanzenläuse die Phloemsaftaufnahme durchaus auch in einem gewissen Rahmen selbst steuern (EHRHARDT, 1962, 1963).
Die pflanzenparasitische Ernährungsweise der Pflanzenläuse zeigt sich nicht nur in einem funktionsmorphologischen Umbau der Mundwerkzeuge, sondern auch in einer starken Vereinfachung des Verdauungstraktes und in einer Reduktion der Malphigi-Gefäße. Bei den Blattläusen (Aphidina) sind gar keine Malphigi-Gefäße mehr ausgebildet und ein Kropf fehlt ebenso (AUCLAIR, 1963; KLOFT et al., 1985; PONSEN, 1987; SRIVASTAVA, 1987).
Das Rectum und die Speicheldrüsen übernehmen die exkretorische Funktion der Malphigi-Gefäße und anstelle von Harnsäure scheiden Pflanzenläuse Ammoniak aus (KLOFT et al., 1985; SRIVASTAVA, 1987).
Abbildung 131 zeigt den schematischen Aufbau des Verdauungstraktes einer Lachnide (Rekonstruiert aus den Angaben von KLOFT et al., 1985). Im allgemeinen gliedert sich der Darm der Pflanzensaftsauger in den Vorder- (Ösophagus), Mittel- und Hinterdarm. Die Grenze zwischen Vorder- und Mitteldarm wird durch die sogenannten *Valvula cardiaca* gebildet. Letztere haben die Funktion eines Ventils und verhindern den Rückstrom des Nahrungssaftes aus dem Mitteldarm. Der vordere, großlumige Teil des Mitteldarmes wird als Magen bezeichnet und im Anschluss daran befinden sich die in mehreren Windungen verlaufenden Dünndarmschlingen. Wegen der fehlenden Malphigi-Gefäße ist die Grenze zwischen Mittel- und Hinterdarm nach außen nicht mehr erkennbar. In Abb. 131 ist der Beginn des Hinterdarmes als geringfügige Erweiterung des zuvor sehr schmalen Dünndarmes (Ileum) dargestellt. Der erweiterte Endabschnitt des Hinterdarmes wird als Enddarm (Rectum) bezeichnet. Innerhalb der Blattläuse (Aphidina) haben die Rindenläuse (Lachnidae), Zierläuse (Phyllaphididae), Ahornzierläuse (Depranosiphidae) und die Gattungen *Cryptomyzus* und *Capitomyzus* der Röhrenblattläuse (Aphididae) sogenannte Filterdärme entwickelt

(KUNKEL & KLOFT, 1977; KLOFT et al., 1985). Bei den Lachniden handelt es sich um eine kleine, einfach gebaute Filterkammer (AUCLAIR, 1963).

Das anatomisch-physiologische Grundprinzip einer Filterkammer besteht darin, dass der vordere Abschnitt des Mitteldarmes und Teile des Hinterdarmes zusammengeschlossen werden und dadurch grosse Abschnitte des Mitteldarmes entlastet werden.

Generell ist der Darm von Blattläusen mit Filterdarm wesentlich leistungsstärker als derjenige von filterdarmlosen Blattläusen. Dies zeigt sich vor allem in einem deutlich höheren Ausnutzungsgrad, d.h. in einem höheren Anteil an assimilierten Nährstoffen (Aminosäuren, Monosaccharide). KLOFT & KUNKEL (1977) untersuchten einheimische, von Bienen beflogene Pflanzenlausarten und fanden heraus, dass Schildläuse und Blattläuse mit Filterdärmen eine 2 bis 3 mal höhere Honigtau-Abgabefrequenz aufweisen als jene Pflanzenlausarten ohne Filterdarm. Weiters enthielt der Honigtau von Pflanzenläusen mit Filterdarm einen Trockengewichtsanteil von etwa 25 % bis 40 % Saccharose verglichen mit dem nur bis maximal 1 %-igen Saccharosegehalt von filterdarmlosen Pflanzenläusen.

Ausserdem ist das Auswahlvermögen des Darmes von Pflanzenläusen mit Filterdarm bezüglich der Amino-Stickstoffverbindungen nicht nur grösser als bei filterdarmlosen Pflanzenläusen sondern auch flexibler. Letzteres bedeutet, dass sich die Auswahl und die Ausscheidung bestimmter Amino-Stickstoffverbindungen stärker nach dem entsprechenden Angebot im Phloemsaft richtet (MITTLER, 1958 C; KUNKEL & HERTEL, 1975; HERTEL & KUNKEL, 1976, 1977).

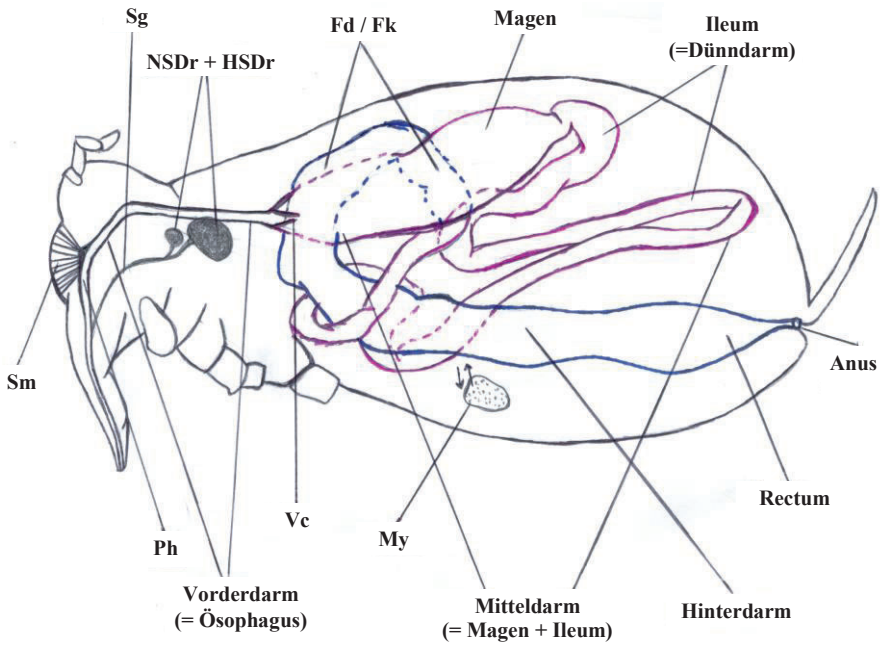


Abb.131: Schematischer Aufbau des Verdauungstraktes einer Lachnide (*Cinara* spec.). Zur besseren Übersicht wurden weniger Dünndarmschlingen eingezeichnet (verändert nach KLOFT et al., 1985).
Fd / Fk = Filterdarm bzw. Filterkammer im Bereich des Zusammenschlusses des vorderen Mittel- und Vorderen Hinterdarmes; My = Mycetom; NSDr + HSDr = Neben- und Hauptspeicheldrüse; Ph = Pharynx; Sg = Speichelgang; Sm = Saugmuskulatur; Vc = *Valvulae cardiaca*.

5.3. Vom Phloemsaft zum Honigtau

Der Honigtau phloemsaugender Insekten ist u.a. der nicht mehr verwertete Rückstand des aufgenommenen Phloemsaftes, der nach Ablauf der enzymatischen Umsetzungen und Resorptionsprozesse im Darm des Phloemsaugers übrig bleibt (DUSPIVA, 1953, 1954, 1955).

Der Phloemsaft enthält in der Regel einen starken Überschuss an Zuckern, vor allem die in den meisten Pflanzensäften vorherrschende Saccharose (ZIEGLER, 1975; MAURIZIO, 1985; LOHAUS & MÖLLER, 2000; FISHER, 2000; DOUGLAS, 2006). Die Saccharosekonzentration des Phloemsaftes liegt bei 0,2 mol/l bis 1,5 mol/l und variiert mit der Lufttemperatur, den Lichtverhältnissen, dem Alter und der Art der Pflanze (WINTER et al., 1992; GEIGER & SERVAITES, 1994; KEHR et al., 1998). Die sehr hohen Saccharosekonzentrationen sind auch dafür verantwortlich, dass der osmotische Druck des Phloemsaftes um bis zu 5 Mal höher ist als derjenige der Insektenhämolymphe (DOUGLAS, 2006). Weiters kommt hinzu, dass die Aminosäurenzusammensetzung des Phloemsaftes nicht den Nährstoffbedürfnissen der Insekten entspricht. Während etliche der essentiellen Aminosäuren in unzureichenden Konzentrationen vorliegen oder teilweise gar nicht vorhanden sind, dominieren nicht essentielle Aminosäuren wie Glutamin bzw. Glutamat und / oder Aspartat bzw. Asparagin (KUO-SELL, 1989; KARLEY et al., 2002; WILKINSON & DOUGLAS, 2002; DOUGLAS, 2006).

Phloemsaugende Insekten sind deshalb darum bestrebt, die sehr grossen Konzentrationsunterschiede zwischen dem aufgenommenen Phloemsaft und der Hämolymphe so gut wie möglich auszugleichen, um einem zu starken Wasserverlust entgegenwirken zu können (KENNEDY & STROYAN, 1959; DOWNING, 1978; WILKINSON et al., 1997; WÄCKERS, 2000; FISCHER, 2001). Das Prinzip dieser als osmotische Regulation bezeichneten Prozesse besteht darin, die Konzentrationsunterschiede zwischen intra- und extrazellulären Kompartimenten zu regulieren und die Wasseraufnahme und – abgabe weitgehend auszugleichen (ECKERT, 1993).

Die Regulation der Nährstoff- und Ionenkonzentrationen des Darminhaltes wird bei den Aphiden vollständig von den Epithelzellen der Darmwand übernommen, da bei ihnen keine Malphigischen Gefässe ausgebildet sind (PONSEN, 1979; KLOFT et al., 1985; DIXON, 1998).

Bei der Osmoregulation des aufgenommenen Pflanzensaftes greifen mehrere Prozesse ineinander (POMPON et al. 2011). Primär geht es darum, dass die hohe Saccharosekonzentration des aufgenommenen Phloemsaftes reduziert wird. Einerseits geschieht dies durch Assimilation von Fructose (FEBVAY et al., 1999; ASHFORD et al., 2000) und andererseits durch die Synthese von Oligosacchariden, welche mit der Polymerisation von Glucosemolekülen einhergeht (WILKINSON et al., 1997; WILKINSON & ISHIKAWA, 1999; ASHFORD et al., 2000; DOUGLAS, 2006).

Zu Beginn wird Saccharose im Mitteldarm enzymatisch in Fructose und Glucose gespalten. Beide Monosaccharide werden über die Darmwand resorbiert und gelangen in die Hämolymphe, wo sie verstoffwechselt werden (MAURIZIO, 1985). Sowohl Glucose als auch Fructose werden im Fettkörper sofort zu Trehalose umgebildet (WYATT, 1967; KONO et al., 1998). Anschließend wird die gebildete Trehalose wieder in die Hämolymphe freigesetzt (WHEELER, 1989) und dient dort als Hauptenergielieferant für diverse Stoffwechselvorgänge wie z.B. für den Betrieb der Flugmuskulatur (CANDY, 1989).

Der Grossteil des aus den Saccharosespaltprodukten stammenden Kohlenstoffes wird jedoch nicht für die biologische Oxidation (Zellatmung) verwendet, sondern ins Aphidengewebe aufgenommen und bei der Lipidsynthese umgesetzt (KUNKEL & HERTEL, 1975; FEBVAY et al., 1988, 1999). Bei *A. pisum* wird nahezu 50 % des verstoffwechselten Saccharosekohlenstoffes ins Aphidengewebe inkorporiert und der Grossteil davon besteht aus neutralen und phosphorhältigen Lipiden (FEBVAY et al., 1999).

Da im Darmkanal eine hohe Durchflussgeschwindigkeit vorherrscht, können nicht alle Saccharosemoleküle gespalten werden. KLOFT et al. (1985) geben an, dass in etwa 50 % bis 70 % der aus dem Phloemsaft aufgenommenen Saccharose und 30 % bis 50 % des Wassers den „langen Weg“ über Mitteldarm und Hämolymphe durchlaufen. Die unvollständige Hydrolyse der Saccharose wird jedoch auch im Zusammenhang mit dem für die enzymatischen Reaktionen suboptimalen pH-Wert des Darmmilieus gesehen (MAURIZIO, 1985; SRIVASTAVA, 1987).

Saccharose wird ausserdem auch von endosymbiontischen Bakterien assimiliert. Die physiologische Aktivität dieser nach BUCHNER (1965) benannten endosymbiontischen Mikroorganismen beeinflusst die osmoregulatorischen Prozesse der Aphiden und anderer Wirtsinsektengruppen in einem nicht unwesentlichen Ausmaß. Letzteres hängt vor allem auch damit zusammen, dass die symbiontischen Bakterien die Konzentrationen der freien Aminosäuren in der Hämolymphe regulieren (WILKINSON et al., 1997; FEBVAY et al., 1999; WILKINSON & ISHIKAWA, 1999; POMPON et al., 2011). Aposymbiontische Aphiden nehmen weniger Nahrung auf und assimilieren Saccharose in geringeren Raten, sodass sich Fructose und Glucose verstärkt im Darmlumen anhäufen. Ausserdem akumulieren nicht limitierte Aminosäuren im Aphidengewebe, da sie bakteriell nicht mehr in die erforderlichen essentiellen Aminosäuren umgesetzt werden (WILKINSON et al., 1997; WILKINSON & DOUGLAS, 1995).

Für die Reduktion des osmotischen Drucks der aufgenommenen Nahrung sind Aphiden auch in der Lage, auf aktivem Wege durch Einsatz der Pharynxpumpe Xylemsaft aufzunehmen (MALONE et al., 1999; POMPON et al., 2010, 2011). Untersuchungen an *Macrosiphum euphorbiae* zeigten, dass eine Erhöhung der Osmolarität der künstlichen Diät sowie die Entfernung der endosymbiontischen Bakterien zu einer deutlichen Zunahme der Xylemsaft-Aufnahme führen (POMPON et al., 2010, 2011). Aphiden konsumieren Xylemsaft zum Verdünnen des Phloemsaftes, um einer Dehydration in osmotischen Stresssituationen entgegenzuwirken (SPILLER et al., 1990; POWELL & HARDIE, 2002; DANIELS et al., 2009).

Eine weitere Strategie zur Verdünnung des Darminhaltes ist auch die durch sogenannte Membran-assoziierte Aquaporine vermittelte Wasserübertragung. Die räumliche Nähe zwischen proximalen und distalen Darmabschnitten ermöglicht einen raschen Wasserrücktransport zur Osmoregulation des Darminhaltes. Bei Aphiden mit Transglucosidase-Aktivität im proximalen Darm wie etwa bei *A. pisum* konnten integrale Transportproteine identifiziert werden, welche einen Wassertransport von der distalen Mitteldarmregion zum Magen gewährleisten (SHAKESBY et al.,2009).

Die osmoregulatorische Funktion von Melezitose und anderer Tri- und Oligosaccharide wurde bisher mit Abstand am meisten untersucht und gilt als gesichert (KENNEDY & FOSBROOKE, 1973; FISHER et al., 1984; WALTERS & MULLIN, 1988; HENDRIX & WEI, 1994; RHODES et al., 1996, 1997; WILKINSON et al., 1997; WÄCKERS, 2000; DOUGLAS, 2006). Die primäre Bedeutung der Melezitosesynthese liegt nach PETELLE (1980) darin, dass die Rate der Zuckeraufnahme durch die Darmwand reduziert wird. Die Tatsache, dass eine Erhöhung des Saccharosegehaltes in der künstlichen Diät auch zu einem Anstieg der Trisaccharidkonzentration des Honigtaus der Blattläuse führt, deutet ganz stark auf diese These hin (WALTERS & MULLIN, 1988; SALVUCCI et al., 1997; WILKINSON et al., 1997).

Wenn der osmotische Druck des Phloemsaftes oder der künstlichen Diät bis maximal 3 mal höher ist als derjenige der Hämolymphe, vermögen Aphiden den osmotischen Druck des Honigtaus soweit zu senken, dass dieser dem der Hämolymphe ähnlich wird (DOWNING, 1978; FISHER et al., 1984).

Die Fähigkeit zur osmotischen Angleichung des Honigtaus an die Hämolymphe konnte bisher nur bei Aphiden an Krautgewächsen wie z.B. *Acyrtosiphon pisum* festgestellt werden (WILKINSON et al., 1997; DOUGLAS, 2006).

Generell liegen die in der Hämolymphe der meisten Aphiden gemessenen Trehalosekonzentrationen unter 100 mM. Die höchsten Trehalosekonzentrationen wurden in der Hämolymphe von *Myzus persicae* mit 679 mM und *Aphis gossypii* (L.) mit 926 mM gemessen (MORIWAKI et al., 2003; WIEDEMANN, 2005).

Die Hämolymphe von Cinarinen ist hinsichtlich der Osmolarität bisher noch nicht untersucht worden. In der vorliegenden Untersuchung wurden im Honigtau von *C. piceicola* (V1-Morphe) im Mittel 169,3 µg/µl für die Gesamtzuckerkonzentration und 8,6 µg/µl für die Gesamtaminosäurekonzentration gemessen. Die etwas höheren Gesamtzucker- und Gesamtaminosäurenkonzentrationen des Honigtaus von *C. pruinosa* (V1-Morphe) lagen bei 238 µg/µl bzw. 11,4 µg/µl (Abb.57a, 62a,b). Umgerechnet sind das in etwa 500 mM (*C. piceicola*) bis 700 mM (*C. pruinosa*). Letzteres würde bedeuten, dass der osmotische Druck der Hämolymphe bei den Cinarinen ähnlich hoch wie der des Honigtaus ist und damit deutlich über 100 mM liegt.

In der Hämolymphe von *M. fuscoviride* wurden unter Freilandbedingungen Gesamtzuckerkonzentrationen von 51,1 ± 1,3 µg/µl (entspricht 154 mM) gemessen. Die Gesamtzuckerkonzentration und damit auch die Osmolarität des Honigtaus von *M. fuscoviride* ist mit durchschnittlich 80 µg/µl (Spitzenwerte bis zu 120 µg/µl) jedoch deutlich höher als diejenige der Hämolymphe (FISCHER, 2001; WIEDEMANN, 2005). Diese Osmolaritätsunterschiede zwischen Hämolymphe und Honigtau könnten damit zusammenhängen, dass die von *M. fuscoviride* genutzte Wirtspflanze (*Tanacetum vulgare*) eine verholzende Pflanze ist.

Die Phloemsäfte der Holzgewächse enthalten nämlich deutlich höhere Zucker- und Aminosäurenkonzentrationen als diejenigen von Krautgewächsen (KLOFT et al., 1985). Aphiden an Holzgewächsen wie z.B. Cinarinen (Koniferenrindenläuse) könnten sog. „Beschränkte Osmoregulierer“ sein. Letzteres bedeutet, dass die Osmolarität nur in bestimmten Konzentrationsbereichen reguliert werden kann. Ausserhalb dieses Grenzbereiches folgt die Osmolarität derjenigen des umgebenden Mediums (ECKERT, 1993). DOUGLAS et al. (2006) stellten auch bei *Acyrtosiphon pisum* fest, dass die Fähigkeit zum osmoregulatorischen Ausgleich ab einem bestimmten Saccharosekonzentrationsbereich in der künstlichen Diät verloren geht. Letzteres führt dazu, dass der osmotische Druck des Darminhaltes deutlich höher ist als derjenige der Hämolymphe. Wenn die Saccharosekonzentration in der künstlichen Diät im Bereich von 1,25 mol/l bis 1,5 mol/l lag, war auch die Saccharose-Assimilationseffizienz erhöht. Dies deutet darauf hin, dass *A. pisum* zur Bewältigung des osmotischen Stresses mehr Energie benötigt, um einem Wasserverlust entgegenwirken zu können. Die Zuckerkonzentrationen des Phloemsaftes von Koniferen könnten demzufolge auch einen bestimmten Grenzbereich überschreiten außerhalb dem Aphiden die Osmolarität nicht mehr soweit regulieren können, dass der osmotische Druck des Honigtaus dem der Hämolymphe angeglichen werden kann.

Das Enzymsystem, das für die Hydrolyse der Saccharose und für die Synthese der Trisaccharide verantwortlich ist, ist nach bisherigen Untersuchungen eine α-Glucosidase (WILKINSON et al., 1997; ASHFORD et al., 2000; DOUGLAS, 2006). Die in den Darmhomogenaten des Darmes von sehr unterschiedlichen Aphiden (*A. fabae, A. pomi, Cinara pectinatae, E. lanigerum, Hyalopterus pruni, Hyperomyzus lactucae* und *Macrosiphum rosae*) gefundene α-Glucosidase hydrolysiert nicht nur Maltose, Saccharose und Trehalose sondern auch höhere Oligosaccharide (SRIVASTAVA, 1987). Die invertierenden Enzyme der Pflanzensauger spalten nicht nur zusammengesetzte Zuckerarten, sondern können über den Weg der Gruppenübertragung auch neue höhermolekulare Zucker (Oligosaccharide) aufbauen. So entstehen im Darm der Blattläuse durch Transglucosidierung und Transfructosidierung verschieden aufgebaute di-, tri- oder höhermolekulare Oligosaccharide bei gleichzeitiger Anreicherung freier Fructose und Glucose (SRIVASTAVA, 1987; WILKINSON et al., 1997; ASHFORD et al., 2000; DOUGLAS, 2006).

Der Fructosegehalt ist in den Honigtauen sehr vieler Blattläuse deutlich höher als der Glucosegehalt (KUNKEL & KLOFT, 1977; LIEBIG, 1979). Beispielsweise gibt EHRHARDT (1962) für *Megoura viciae* 22 % Fructose gegenüber 9 % freier Glucose an. Die Fructoseanteile in den Honigtauen von an *Tanacetum vulgare* saugenden, ameisenbelaufenen Aphidenarten lagen durchschnittlich über 16 % im Vergleich zu den Glucoseanteilen mit etwas über 5 % (FISCHER, 2001).

In der vorliegenden Studie sind die Fructoseanteile gegenüber den Glucoseanteilen nicht bei allen *Cinara*-Arten höher. Bei *C. pruinosa* ist der Glucosegehalt mit im Mittel 8,0 % sogar deutlich höher als der Fructosegehalt mit im Mittel 1,3 %. Bei *C. piceicola* sind die Fructose- und Glucoseanteile in etwa gleich hoch und bei *C. pilicornis* ist der Fructoseanteil mit im Mittel 9,4 % deutlich höher als der Glucoseanteil mit im Mittel 2,6 % (Abb. 57 c).

Es ist bekannt, dass auch Fructose verstoffwechselt wird. Fructose wird zu Glucose und im weiteren zu Trehalose umgewandelt (ASHFORD et al., 2000).

Generell unterscheidet sich die osmotische Regulation und Verstoffwechselung von Saccharose und deren Spaltprodukte Fructose und Glucose auch bei Aphidenarten, welche die selbe Wirtspflanze nutzen und den selben Phloemsaft aufnehmen (VÖLKL et al., 1999; FISCHER, 2001; FISCHER & SHINGLETON, 2001).

Nach DUSPIVA (1954a) ist die Acceptoraffinität der Enzyme (Saccharase) zu Glucose und Saccharose von der Aphidenart abhängig und das führt dazu, dass das selbe Enzym bei einer Aphidenart je nach seiner Affinität zu Wasser einen Monosaccharidrest entweder abspaltet (hydrolisiert) oder einen Glucoserest an ein bereits vorliegendes Oligosaccharid oder an Saccharose überträgt.

In der vorliegenden Studie deuten die signifikant höchsten Melezitose- und Glucosemengen im Honigtau von *C. pruinosa* (V1-Morphe) auf eine im Vergleich zu *C. piceicola* und *C. pilicornis* höhere Saccharaseaktivität hin (Abb. 57 b). Die enzymatischen Prozesse der Saccharosespaltung und Transglucosidierung dürften bei *C. pruinosa* infolge einer höheren Enzymaffinität am schnellsten bzw. effizientesten ablaufen. Während dieser raschen Umsetzung fällt bei *C. pruinosa* auch signifikant mehr Glucose als Ausscheidungsprodukt an. Diese unterschiedlich starken Acceptoraffinitäten der angesprochenen Enzyme dürften auch von der Menge bzw. den Mengenverhältnissen der von diesen Enzymen katalysierten Substratmolekülen abhängig sein.

Diese Annahme über die genannten stoffwechselphysiologischen Unterschiede wird dadurch bestärkt, dass nur bei *C. pruinosa* Glucose bei ansteigendem Gesamtzuckergehalt und bei ansteigender Melezitose- sowie Saccharosekonzentration signifikant abnimmt (Abb.59; A-Tab. 1, A-Tab.2).

Die generell sehr geringen Anteile von Fructose und Glucose und die hohen Melezitose- und Trehaloseanteile in den Honigtauen der untersuchten Cinarinen sprechen für eine Weiterverarbeitung dieser Monosaccharide. Bei den myrmecophilen Cinarinen *C. piceicola* und *C. pruinosa* bewegen sich die Trehaloseanteile im Mittel zwischen 21,0 % bis 38,0 % und die Melezitoseanteile zwischen 47,0 % bis 66,0 %. Der Honigtau von *C. pilicornis* enthält Trehalose und Melezitose mit im Mittel 26,0 % bzw. 28,0 % in ähnlich hohen Mengen (Abb. 57c).

FISCHER (2001) stellte in den Honigtauen aller nicht myrmecophilen Aphidenarten ebenso Melezitoseanteile von deutlich unter 50 % der Gesamtzuckerkonzentration, aber auch im Verhältnis höhere Erloseanteile fest.

Die vorliegende Studie zeigte ebenso, dass die beiden nicht myrmecophilen Cinarinen *C. costata* und *C. pilicornis* deutlich weniger Melezitose ausscheiden als *C. piceicola* und *C. pruinosa* (Abb.57 b, 63 b).

Myrmecophile Blattläuse reagieren durch das Betrillern der Ameisen mit einer Erhöhung der Honigtauabgaberate (BANKS & NIXON, 1959; YAO & AKIMOTO, 2001, 2002). Eine damit verbundene, vermehrte Phloemsaftaufnahme versetzt die Blattläuse allerdings auch in einen erhöhten osmotischen Stress (STADLER & DIXON, 2005; YOO & HOLWAY, 2011). Die deutlich höheren Gesamtzucker- und Gesamtaminosäurekonzentrationen sowie die sehr hohen Melezitoseanteile im Honigtau von ameisenbelaufenen Aphiden sind demnach auch eine Folge der zunehmenden osmoregulatorischen Stoffwechselvorgänge (FISCHER, 2001).

Eine durch den Ameisenbesuch ausgelöste Erhöhung der Honigtauproduktion kann sich bei den Blattläusen sowohl positiv als auch negativ auswirken. Dies liegt daran, dass die Netto-Effekte eines Mutualismus für die jeweiligen Partner sowohl vorteilhaft sein können als auch mit gewissen physiologischen Kosten verbunden sind (ADDICOTT,

1978; MORALES, 2000 a; STADLER & DIXON, 2005; JOHNSON, 2008; SHIBAO et al., 2009; YOO & HOLWAY, 2011).
Aus der Sicht des myrmecophilen Honigtauerzeugers werden die Vorteile des Ameisenbesuches wie etwa der Schutz vor Fressfeinden, die Dezimierung phytophager Nahrungskonkurrenten und eine verbesserte Hygiene durch die Inkaufnahme erhöhter metabolischer Kosten erworben. Eine trophobiontische Beziehung zwischen Ameisen und Homopteren unterliegt demnach einem „Trade-off-Mechanismus“ (DELABIE, 2001; STADLER & DIXON, 2005; YOO & HOLWAY, 2011). Nach STADLER & DIXON (2005) ist die Entwicklung von Aphiden-Ameisen-Interaktionen ein kontinuierlicher, von evolutiven Mechanismen gesteuerter Prozess. Der Antagonismus ist hierbei die ursprünglichste und der obligatorische Mutualismus die evolutiv jüngste Form einer Ameisen-Aphiden-Interaktion. Eine mutualistische Beziehung ist nach den genannten Autoren dadurch charakterisiert, dass Aphiden und Ameisen durch ihren gegenseitigen Einfluss ein größeres Populationswachstum und größere Koloniegrößen erreichen (STADLER & DIXON, 2005).
Ein Richtungswechsel zum Antagonismus wird hingegen dann angezeigt, wenn der Ameisenbesuch negative Effekte bei den Aphiden auslöst. Beispiele hierfür wären abnehmende Entwicklungsraten (STADLER & DIXON, 1998), eine verringerte Reproduktion (YAO et al., 2000; SHIBAO et al., 2009) und ein reduziertes Populationswachstum (JOHNSON, 2008).
Die Vorteile und energetischen Kosten einer trophobiontischen Beziehung sind im besonderen auch abhängig von den Dichten der Phloemsauger und der beteiligten Ameisen und variieren ausserdem auch stark mit der Zeit (BILLICK & TONKEL, 2003). Ein hohes Ameisenbesuchslevel kann den stoffwechselphysiologischen Stress für die Blattläuse soweit erhöhen, dass diese eine geringere Überlebensdauer haben als ohne Ameisenbesuch.
YOO & HOLWAY (2011) fanden heraus, dass kleine Gruppen der obligatorisch myrmecophilen Baumwoll-Blattlaus *Chaitophorus populicola* bei einem starken Belauf durch *Linepithema humile* eine verringerte Überlebensdauer hatten. Bei grossen Aphidenaggregationen und einem mäßig hohen Ameisenbesuchsniveau von 0 bis 1 Ameise pro Aphide sind die physiologischen Kosten für die Aphiden hingegen vernachlässigbar klein.
Die Mechanismen, welche für die physiologischen Kosten seitens der myrmecophilen Honigtauerzeuger verantwortlich sind, sind ein erhöhter Stoffwechselumsatz bei der Produktion eines hochqualitativen Honigtaus (hoher Trisaccharidanteil), eine reduzierte Nährstoffaufnahme infolge hoher Saug- und Exkretionsraten sowie der Verlust von Verdauungsenzymen (YAO & AKIMOTO, 2001; KATAYAMA & SUZUKI, 2002; ,STADLER & DIXON, 2005).
Die geringe Stickstoffqualität des Phloemsaftes verschärft zudem das Problem der ausreichenden Resorption von für den Blattlausstoffwechsel erforderlichen Nährstoffen. Die unzureichende Stickstoffmenge und die unausgewogene Aminosäurenzusammensetzung stellen die eigentliche Stickstoff-Barriere bei der Nutzung des Phloemsaftes dar. Das Konzentrationsverhältnis der essentiellen zu den nicht essentiellen Aminosäuren liegt nämlich bei 1 : 4 bis 1 : 20 (DOUGLAS et al., 2006; DOUGLAS, 2006).
Ausserdem ist die Durchflussgeschwindigkeit des aufgenommenen Phloemsaftes im Darm der Phloemsauger so hoch, dass nicht genügend essentielle Aminosäuren über die Darmwand resorbiert werden können. Als Abfallprodukte fallen deshalb nicht nur überschüssige Zucker an, sondern auch nicht resorbierte Aminosäuren. Um dieses Defizit in der Nährstoffaufnahme auszugleichen, ist eine hohe Saug- und Exkretionsrate unabdingbar (WOODRING et al., 2004).
Unabhängig des Bindungsgrades an Ameisen erfordert die pflanzenparasitische Lebensweise und stickstoffarme Nahrung generell bei allen Phloemsaugern eine entsprechende stoffwechselphysiologische Anpassung.
Das von BUCHNER (1965) erstmals nachgewiesene Zusammenleben mit endosymbiontischen Mikroorganismen spielt in diesem Zusammenhang eine überaus wichtige Rolle. Diese *Buchnera*-Bakterien haben die Kapazität für die

Synthese der meisten nicht essentiellen Aminosäuren eingebüßt, d.h. die zugehörigen Gene fehlen bei ihnen. Deshalb haben diese Bakterien auch im Sinne einer echten Symbiose ein obligatorisches Abhängigkeitsverhältnis zu ihren Wirtsorganismen entwickelt (DOUGLAS, 2006).

Die für Aphiden und andere Insekten (vor allem aus den Ordnungen der Coleoptera, Dictyoptera, Hemiptera und Phthiraptera) enorm hohe ernährungsphysiologische Bedeutung dieser in sogenannten Myzetocyten angesiedelten symbiontischen *Buchnera*-Bakterien besteht vor allem in der Versorgung mit fehlenden oder unzureichend vorhandenen essentiellen Aminosäuren. Des weiteren werden die Wirtsinsekten auch mit Sterinen und wichtigen Vitaminen versorgt (BUCHNER, 1965; EHRHARDT, 1968 a,b, 1969; DADD & KRIEGER, 1968; SRIVASTAVA et al., 1985; DOUGLAS, 1989; PROSSER & DOUGLAS, 1991; SASAKI et al., 1991; PROSSER et al., 1992; LIADOUZE et al., 1995; DOUGLAS et al., 2001).

Bei den Aphidoidea befinden sich die zu speziellen Gewebelappen (Myzetome) organisierten Myzetocyten frei im Hämocoel zumeist unterhalb des Darmes und stehen mit diesem und der Hämolymphe in enger stoffwechselphysiologischer Verbindung (BUCHNER, 1965; MCLEAN & HOUK, 1973; HOUK, 1987; DOUGLAS, 1989).

SASAKI & ISHIKAWA (1995) fanden heraus, dass die in den Myzetocyten von *A. pisum* lebenden endosymbiontischen *Buchnera*-Bakterien Glutamin in Glutaminsäure hydrolisieren und daraus die nicht essentiellen Aminosäuren Alanin, Aspartat und Prolin sowie die essentiellen Aminosäuren Isoleucin, Leucin, Phenylalanin und Valin synthetisieren.

Die essentiellen Aminosäuren Threonin, Lysin, Methionin und Tryptophan wurden ebenso als Syntheseprodukte von Bakterien der Gattung *Buchnera* nachgewiesen und die dominanten Aminosäuren Glutamin und Glutaminsäure gelten als die wichtigsten, vom Wirtsinsekt stammenden Stickstoffquellen und Ausgangssubstanzen für die Bildung aller anderen Aminosäuren (DOUGLAS & PROSSER, 1992; MUNSON & BAUMANN, 1993; LAI et al., 1994; LIADOUZE et al., 1996).

Die endosymbiontischen Bakterien der untersuchten Fichtenlachniden könnten demnach auch für die im Fichtenphloemsaft nicht nachweisbaren Aminosäuren Arginin, Methionin und Aspartat einen Ausgleich schaffen.

Die essentiellen Aminosäuren Valin/Tryptophan, Isoleucin und Lysin konnten im Phloemsaft der Fichte zwar noch detektiert werden, waren aber mit nur etwa 0,3 % bis 1,2 % an der Gesamtaminosäurenkonzentration (Abb.130 c) in besonders geringen Mengen vertreten. Die im Honigtau von *C. piceicola* angetroffenen Mengen dieser essentiellen Aminosäuren waren hingegen unverhältnismäßig hoch. Es liegt deshalb sehr nahe, dass die Syntheseaktivität der endosymbiontischen Bakterien von *C. piceicola* bezüglich dieser genannten Aminosäuren entsprechend hoch sein muss. Auch bei *Aphis fabae* und *A. pisum* wurden verglichen mit der niedrigen Tryptophankonzentration in der Nahrung relativ hohe Konzentrationen dieser essentiellen Aminosäure im Honigtau gemessen (MORVAN et al., 1988; PROSSER & DOUGLAS, 1991). Bei den beiden an *Triticum aestivum* saugenden Aphidenarten *Schizaphis graminum* und *Rhopalsiphum padi* waren Tryptophan, Arginin und Histidin im Honigtau ebenso deutlich höher konzentriert als im Phloemsaft (SANDSTRÖM & MORAN, 2001).

Die im Honigtau von *C. piceicola* mit den höchsten Exkretionsraten von rund 42,6 % und 35,7 % detektierten, nicht essentiellen Aminosäuren Glutamat und Tyrosin lassen hingegen auf einen Überschuss dieser Aminosäuren im Fichtenphloemsaft schließen. Die genannten Exkretionsraten entsprechen hierbei den prozentualen Anteilen der Aminosäurenkonzentrationen des Honigtaus an denjenigen des Phloemsaftes (Abb. 130 b).

Die konkreten Zusammenhänge darüber, warum gewisse Aminosäuren, darunter vor allem Glutamin und Glutamat, in relativ hohen Mengen wieder über den Honigtau ausgeschieden werden, können mit Hilfe der bisherigen Erkenntnisse über den Aphidenstoffwechsel besser verstanden werden. FEBVAY et al. (1999) zeigten an *A. pisum*, dass 80 %

des ausgeschiedenen Amino-Stickstoffs von in der Nahrung im Übermaß vorhandenen Aminosäuren stammt. SASAKI & ISHIKAWA (1993) stellten ausserdem auch fest, dass Glutamin aktiv im Aphidenstoffwechsel erzeugt wird, selbst dann, wenn diese Aminosäure der künstlichen Diät entzogen wird (FEBVAY et al., 1990). Die Entfernung von Aspartat, Glutamat, Asparagin und Glutamin aus der Nahrungsquelle führt allerdings zu einer Stagnation des Aphidenwachstums. Wenn jedoch nur die eine oder andere dieser vier genannten Aminosäuren aus der Nahrungsquelle entzogen wird, bleibt dies ohne Effekt auf die Entwicklung der Aphiden (DADD & KRIEGER, 1968).

Die vermehrte Aussscheidung einzelner, nicht essentieller Aminosäuren könnte jedoch auch durch eine Erhöhung der Saugrate zustandekommen. Neben Saccharose haben nämlich auch einzelne, artspezifisch unterschiedliche Aminosäuren eine primär phagostimulierende Wirkung (SRIVASTAVA, 1987). Bei *Aphis fabae* hatten beispielsweise Alanin, Prolin und Serin einen primär phagostimulierenden Effekt (LECKSTEIN & LLEWELLYN, 1973).

Die Variationen in der Aufnahme und Exkretion einzelner Aminosäuren werden jedoch in erster Linie durch die Verfügbarkeit im Phloemsaft und durch den metabolischen Bedarf für die Proteinsynthese sowie für den Aufbau anderer Verbindungen bestimmt. Ausserdem spielen die artspezifischen endosymbiontischen Syntheseleistungen der *Buchnera*-Bakterien eine maßgebliche Rolle (SANDSTRÖM & MORAN, 2001).

Die interspezifischen Unterschiede in den Gesamtaminosäurenkonzentrationen des Honigtaus der untersuchten Fichtenlachniden kommen primär dadurch zustande, dass *C. pilicornis* weitaus weniger Glutamin, Serin und Tyrosin über den Honigtaus ausscheidet (Abb. 61 c). Möglicherweise ist bei *C. pilicornis* bedingt durch eine geringere Saugrate auch die Aufnahmerate von Glutamin, Serin und Tyrosin aus dem Phloemsaft geringer als bei den anderen beiden *Cinara*-Arten.

SANDSTRÖM & MORAN (2001) stellten bei drei auf der Weizenart *Triticum aestivum* saugenden Aphidenarten ebenso fest, dass die Aufnahme- und Eleminationsraten der einzelnen Aminosäuren, die ausgeschiedenen Honigtaumengen sowie die Wachstums- und Respirationsraten sehr unterschiedlich sind. Diejenige Aphidenart, die die geringste Wachstumsrate und zugleich höchste Respirationsrate aufwies und ausserdem auch die geringsten Honigtaumengen produziert, hatte auch die signifikant geringste totale Aminosäurenkonzentration im aufgenommenen Phloemsaft und im abgegebenen Honigtau.

Die zuletzt genannten Kriterien treffen im gross und ganzen auch auf *C. pilicornis* zu. Die sonnenexponierte Saugposition von *C. pilicornis* könnte ebenso eine erhöhte Respirationsrate erforderlich machen. Ein geringerer Ameisenbesuch, eine niedrigere Honigtautropfenfrequenz und eine in diesem Kontext auch sehr stark anzunehmende geringere Honigtaumenge sowie die signifikant kleineren Kolonien bei *C. pilicornis* sprechen ein übriges dafür (SCHEURER, 1964, 1965, 1967; KLOFT et al., 1985; BAUER-DUBAU, 1997).

5.3.1. Artspezifische Unterschiede in der Qualität des Honigtaus

Grosse Ähnlichkeiten in den Aminosäurenmustern und in den qualitativen sowie quantitativen Zuckerspektren des Honigtaus von *C. piceicola* und *C. pruinosa* rechtfertigen die Schlussfolgerung, dass sich die myrmecophilen *Cinaren* stoffwechselphysiologisch näher stehen als die nicht myrmecophilen Arten *C. pilicornis* und *C. costata.*

Wenn man davon ausgeht, dass der aus Trehalose, Erlose und Melezitose bestehende subsummierte Zuckeranteil und die Gesamtaminosäurenkonzentrationen im Honigtau von *C. piceicola* und *C. pruinosa* in etwa gleich hoch sind, könnte man auch auf einen ähnlich hohen osmotischen Druck des Honigtaus diese *Cinara*-Arten schließen.

Ein weiteres Indiz für grössere stoffwechselphysiologische Ähnlichkeiten bei den beiden myrmecophilen *Cinarinen* dürften auch die höheren Korrelationen zwischen Gesamtzucker- und Gesamtaminosäurenkonzentrationen sein. Bei *C. piceicola* und *C. pruinosa* wurden r_S –Werte von 0,824 ($p < 0,001$) bzw. 0,748 ($p = 0,005$) ermittelt und bei *C. pilicornis* ein deutlich geringerer r_S –Wert von 0,539 ($p = 0,026$) (Abb. 62). Ein möglicher Zusammenhang zwischen den ausgeschiedenen Zucker- und Aminosäurenmengen wurde bisher nur an insgesamt vier auf *T. vulgare* saugenden Aphidenarten untersucht. Die nicht myrmecophile *M. tanacetaria* hatte im Vergleich zu den myrmecophilen Aphidenarten einen deutlich geringeren Aminosäure–Zucker-Wert. (WOODRING et al., 2004; WIEDEMANN, 2005). In der vorliegenden Studie war der für *C. pilicornis* ermittelte mittlere Zucker-Aminosäuren-Wert mit 45,93µg/µl : 3,71 µg/µl ebenso deutlich geringer als bei *C. piceicola* mit 169,29 µg/µl : 8,56 µg/µl und bei *C. pruinosa* mit 237,96 µg/µl : 11,37 µg/µl (Abb. 62 a – c).

WOODRING et al. (2004) geben an, dass die hohen Aminosäurenkonzentrationen in sehr zucker- bzw. melezitose-reichen Honigtauproben durch eine gesteigerte Saugrate zustandekommen. Um den Bedarf an Aminosäuren mit sehr geringen Konzentrationen decken zu können, wird die Saugrate entsprechend dem Ausmaß des Mangels soweit gesteigert, dass die restlichen Aminosäuren zwangsläufig als Abfallprodukt anfallen (WOODRING et al., 2004; WIEDEMANN, 2005). Es handelt sich hierbei vor allem um die für viele phytophage Insekten limitiert vorhandenen, essentiellen Aminosäuren Histidin, Methionin und Tryptophan (BRODBECK & STRONG, 1987).

C. piceicola und *C. pruinosa* nehmen demnach pro Zeiteinheit mehr Phloemsaft auf als *C. pilicornis*. Dafür spricht jedenfalls die verstärkte Synthese von Trehalose und Melezitose infolge eines auch erhöhten osmotischen Drucks des Nahrungsstromes im Darmtrakt dieser Cinarinen. Bei dieser Konzentrationserhöhung des Honigtaus dürften sekundär auch mehr Aminosäuren als Abfallprodukt anfallen. Dabei handelt es sich vor allem um die nicht essentiellen, auch im Phloemsaft in hohen Konzentrationen vorkommenden Aminosäuren Glutamin und Glutamat (ZIEGLER, 1975; DOUGLAS, 1993; FISCHER, 2001; KARLEY et al., 2002).

Der osmotische Druck des Honigtaus und der Hämolymphe der Blattläuse bezieht alle gelösten Nährstoffmoleküle mit ein. Es ist sehr wahrscheinlich, dass es einen Zusammenhang zwischen der osmotischen Regulation der Zucker- und Aminosäurenkonzentrationen gibt. Einen Hinweis dazu lieferten FEBVAY et al.(1999). Die Autoren fanden heraus, dass Aphiden unabhängig der Aminosäurenzusammensetzung der künstlichen Diät ein konstantes Kohlenstoff-Stickstoffverhältnis in den resorbierten Nährstoffen aufrechterhalten. Eine zentrale Stellung nimmt hierbei die Neosynthese der Aminosäuren aus Saccharosemolekülen ein. Die Kohlenstoffgerüste der Aminosäuren stammen nämlich zum Grossteil aus Saccharose-Kohlenstoffen. Die Aminosäurenzusammensetzung der Nahrung bestimmt im wesentlichen, wieviel Saccharose für die Synthese von noch erforderlichen Aminosäuren benötigt wird.

Die nicht myrmecophile und von Ameisen gar nicht besuchte *C. costata* verhält sich aus stoffwechselphysiologischer Sicht ganz anders als die übrigen Cinarinen der Fichte. Die extrem hohe Saccharosekonzentration im Honigtau der V2-Morphe von *C. costata* deutet jedenfalls auf eine weitaus geringere Saccharaseaktivität hin (Abb.63 b, c). Vermutlich erfolgt die osmotische Regulation bei *C. costata* primär durch eine gesteigerte Saccharoseausscheidung anstatt einer Saccharosespaltung und Umwandlung der Monosaccharide in Trisaccharide. Eine verglichen mit den myrmecophilen *Cinara*-Arten geringere Saugrate, Durchflussgeschwindigkeit des Nahrungsstromes und Honigtauabgabe-Häufigkeit bei *C. costata* würde ebenso viel eher für die Ausscheidung von Saccharose als für die aufwendige und für den Ameisenbesuch förderliche Oligosaccharidsynthese sprechen. Unklar bleibt allerdings ein möglicher Zusammenhang der Honigtauqualität und des bevorzugten Aufenthaltes von *C. costata* auf schwachwüchsigen Trieben (SCHEURER, 1964; KLOFT et al., 1985). Ein angenommen sehr niedriger Amino-Stickstoffgehalt im Phloemsaft von dünnen, schwachwüchsigen Trieben sollte *C. costata* viel eher zu einer erhöhten

Phloemsaftaufnahmerate veranlassen. Entsprechend dem geringen Aminosäurenangebot und dem gesteigerten Aminosäurenbedarf von *C. costata* würde Saccharose verstärkt als Abfallprodukt anfallen. Es könnte aber auch sein, dass *C. costata* generell einen geringeren Nährstoffbedarf hat als myrmecophile Cinarinen. Letzteres würde auch das geringe Populationswachstum und die relativ kleinen Kolonien bei dieser *Cinara*-Art erklären (SCHEURER, 1964; KLOFT et al., 1985; BAUER-DUBAU, 1997).

5.3.2. Saisonale Unterschiede in der Qualität des Honigtaus

Eine Reihe von abiotischen und biotischen Umweltfaktoren wie etwa die Tageszeit, die Lichtverhältnisse, die Luftfeuchtigkeit, die Temperatur und Phloemsaftqualität der Wirtspflanze beeinflussen den Stoffwechsel und damit auch die Qualität des Honigtaus von Aphiden (KUNKEL & KLOFT, 1977).

Die saisonalen Veränderungen in Anzahl und Konzentration der Aminosäuren des Phloemsaftes wirken sich besonders stark auf die Stoffwechselphysiologie der Aphiden aus. Die Tatsache, dass sich auch die Saccharosekonzentration des Phloemsaftes in Abhängigkeit der Tages- und Jahreszeit verändert, wurde im Zusammenhang mit dem Stoffwechsel von Aphiden bisher noch weniger untersucht (MOORBY, 1981).

Bisherige qualitative Analysen des Honigtaus der Fichtenrindenläuse gaben Hinweise auf variierende Zuckermuster einzelner *Cinara*-Arten und Morphen (BAUER-DUBAU, 1997).

Die in der vorliegenden Studie ermittelten Gesamtzucker- und Gesamtaminosäurenkonzentrationen des Honigtaus von *C. piceicola* und *C. pruinosa* unterscheiden sich innerhalb der einzelnen Morphen deutlich stärker als im zwischenartlichen Vergleich sowie im Vergleich der übrigen genannten Variabilitätsparameter. Mit Ausnahme von Fructose, Glucose, Saccharose und Glutamat schwanken ebenso die Konzentrationen der einzelnen Zucker und Aminosäuren am stärksten im Honigtau der verschiedenen Morphen.

Diese morphenabhängigen Konzentrationsschwankungen der Zucker und Aminosäuren können zugleich auch als jahreszeitliche Schwankungen der Zucker- und Aminosäurenkonzentrationen des Honigtaus angesehen werden. Der Honigtau der verschiedenen Morphen stammt nämlich auch aus unterschiedlichen Monaten bzw. Monatsdekaden. Jahreszeitliche, von der Wirtspflanzenphysiologie beeinflusste und morphenabhängige Veränderungen in den Zucker- und Aminosäurenkonzentrationen des Honigtaus lassen sich generell nicht klar voneinander trennen (FISCHER, 2001).

Am stärksten verändern sich die Gesamtzucker- und Gesamtaminosäurenkonzentrationen zwischen den im Mai und den in den nachfolgenden Monaten gewonnenen Honigtauproben. Der im Mai gesammelte Honigtau stammt von ungeflügelten Morphen, den Fundatrices und Fundatrigenien (V1-Morphe). Dieser Honigtau enthielt eine im Mittel um 5 bis 20 mal höhere Gesamtzucker- und eine im Mittel um 3 bis 6 mal höhere Gesamtaminosäurenkonzentration als derjenige der nachfolgenden, größtenteils geflügelten V2-Morphe und der ebenso zu einem hohen Anteil geflügelten Sexuparengeneration von *C. piceicola* und *C. pruinosa* (Abb. 79 a, 80 a, Abb. 85 und 90). Nach KUNKEL & HERTEL (1975) unterscheidet sich die Ernährungsbiologie der ungeflügelten Morphe bei *M. persicae* bereits im Jugendstadium deutlich von derjenigen der geflügelten Morphe. Alate assimilieren nämlich deutlich mehr Zucker, um mehr Fett für den Verbreitungsflug zu speichern.

Das sich im Honigtau der V2-Morphe von *C. piceicola* und *C. pruinosa* zugunsten der Gesamtaminosäurenkonzentration verschobene Verhältnis der Gesamtzucker- und Gesamtaminosäurenkonzentration weist ebenso auf den erhöhten Zuckerbedarf der geflügelten V2-Morphe hin.

Die Fundatrices und Fundatrigenien (V1-Morphe) der untersuchten *Cinara*-Species scheiden vor allem Melezitose und Trehalose in deutlich höheren Konzentrationen aus als die nachfolgenden Morphen (Abb. 79 b, 80 b).
FISCHER (2001) stellte bei den einzelnen Morphen von *Aphis fabae fabae* ebenso Unterschiede in den Gesamtzuckerkonzentrationen fest. Die Autorin begründete erhöhte Gesamtzuckerkonzentrationen mit einer verstärkten Saugtätigkeit der Aphiden. Es ist durchaus vorstellbar, dass die verglichen mit anderen Morphen grösseren und zu höheren Reproduktionsraten fähigen Fundatrices und Fundatrigenien (SCHEURER, 1964, 1965; BAUER-DUBAU, 1997) auch entsprechend höhere Saugraten aufweisen. Eine gesteigerte Phloemsaftaufnahmerate ist jedoch auch mit einer zunehmenden Osmoregulation und Trisaccharidsynthese verbunden (MITTLER, 1958 a; DOWNING, 1978; FISHER et al., 1984; WALTERS & MULLIN, 1988; WILKINSON et al., 1997). Bei vermehrter Saugtätigkeit erhöhen sich allerdings nicht nur die Gesamtzucker- und Melezitosekonzentrationen des Honigtaus, sondern auch die Gesamtaminosäurenkonzentrationen (WOODRING et al., 2004).
Die Fundatrices und Fundatrigenien von *C. piceicola* und die Fundatrigenien von *C. pruinosa* scheiden vor allem Glutamin mit Abstand am stärksten aus (Abb. 86 a, 91 a). Ausserdem geben die Fundatrices und Fundatrigenien von *C. piceicola* auch die essentiellen Aminosäuren Valin/Tryptophan, Phenylalanin, Leucin und Histidin in deutlich größeren Mengen in den Honigtau ab als die nachfolgenden Morphen (Abb. 79 a, 89 b, A-Tab. 23). Die Fundatrigenien von *C. pruinosa* scheiden hingegen nur das essentielle Leucin verstärkt in den Honigtau aus (Abb. 94 b).
Die Aufnahme- und Exkretionsraten der einzelnen Aminosäuren stehen in engem Zusammenhang mit den pflanzenphysiologisch bedingten Schwankungen der Aminosäurenkonzentrationen des Phloemsaftes (MITTLER, 1958 a; AUCLAIR, 1963; MITTLER & MEIKLE, 1991). Das saisonal variierende Glutamin-Glutamat-Verhältnis des Honigtaus der verschiedenen Morphen von *C. piceicola* und *C. pruinosa* könnte ein Hinweis dazu sein. Die Glutaminkonzentration geht in den ab Mitte Juni gewonnenen Honigtauproben zugunsten der Glutamatkonzentration deutlich zurück. Während das Glutamin-Glutamat-Verhältnis bei den Fundatrices und der V1-Morphe von *C. piceicola* bei 10 : 1 bzw. bei 5,5 : 1 liegt, sind die Glutamatkonzentrationen im Honigtau der nachfolgenden Morphen (V2, Sexupare, Sexuales) sogar etwas höher als die Glutaminkonzentrationen. Bei *C. pruinosa* verhält es sich genauso. Der Honigtau der V1-Morphe von *C. pruinosa* enthält 9 mal so viel Glutamin wie Glutamat. Im Honigtau der V2-Morphe, der Sexuparen und Sexuales ist hingegen Glutamat etwas höher konzentriert als Glutamin (Abb. 86, 91).
DOUGLAS (1993) erklärte, dass ein hoher Glutamatanteil im Phloemsaft der Wirtspflanze die ernährungsbiologische Qualität der Wirtspflanze herabsetzt und dies führt schließlich auch zu einer relativ schwachen Aphidenentwicklung. SRIVASTAVA et al. (1983) fanden bei *A. pisum* heraus, dass ein hoher Glutamatspiegel in den Pflanzensäften sogar die Saugrate der Aphiden hemmt.
Eine Abnahme in der Phloemsaftaufnahmerate würde auch die signifikant geringeren Gesamtzucker-, Trehalose-, Melezitose- und Gesamtaminosäurenkonzentrationen im Honigtau der V2-Morphe, der Sexuparen und Sexuales der untersuchten Cinarinen erklären.
Im nachfolgenden Kapitel wird verdeutlicht, dass sich die saisonalen Veränderungen in der Physiologie der Wirtspflanze nicht nur unmittelbar auf die Ernährungsphysiologie und die Honigtauqualität der Aphiden auswirken, sondern auch auf deren Populationsdynamik.

5.4. Jahreszeitliche Aspekte zur Phänologie der Lachniden

5.4.1. Saisonale Veränderungen der Abundanzen der Lachnidenkolonien

Die abiotischen und biotischen Entwicklungsbedingungen (Temperatur, Luftfeuchtigkeit, Nährstoffzusammensetzung des Phloemsaftes) der Phloemsauger variieren mit den verschiedenen Jahreszeiten. Die einzelnen Morphen und Generationen der Aphiden haben sich stoffwechselphysiologisch an diese saisonal schwankenden Entwicklungsverhältnisse angepasst. Die saisonalen Veränderungen in der Physiologie der Wirtspflanze wirken sich im besonderen Maße auf den Stoffwechsel und den Massenwechsel der im Jahresverlauf auftretenden Morphen aus (MITTLER, 1958; DIXON, 1970; WEILBULL, 1988; SANDSTRÖM & PETTERSON, 1994; KARLEY et al., 2002). KARLEY et al. (2002) sehen in dem vom Pflanzenalter abhängigen Wandel der Aminosäurenzusammensetzung des Phloemsaftes eine besonders starke Wirkung auf die Ernährungsphysiologie und den Gesamtstoffwechsel der Aphiden.
Nach KLOFT (1960) und DIXON (1966) besitzt der Phloemsaft von Koniferen zu Beginn der Vegetationsperiode im März bis Mitte Mai den höchsten Gehalt an Stickstoff. Während der bis in den Juni andauernden Periode des Längenwachstums liegen optimale Nährstoffverhältnisse für die Lachnidenentwicklung vor. In diesem Zeitraum kommt es auch zu einem steilen Anstieg des Populationswachstums der Lachnidenkolonien. Nach BAUER-DUBAU (1997) kommen die höchsten Individuendichten der als Vermehrungsgeneration bezeichneten, aus den Fundatrices hervorgehenden V1-Morphe (Virginopare der 1. Generation) von *C. piceicola* innerhalb der 1. Junidekade zustande. Für *C. piceicola* und andere Fichtenlachniden wurden insgesamt vier asexuelle, vivipare Generationen und eine sexuelle, ovipare Generation erfasst, welche zu bestimmten Zeiten ihre maximalen Ausprägungen erreichen (SCHEURER, 1964, 1965; BAUER-DUBAU, 1997).
In der vorliegenden Studie wurden für *C. piceicola* die saisonalen Abundanzmuster für die 2. Mai- und 3. Maidekade, die 2. Junidekade, die 2. Julidekade, die 2. August- und 1. Oktoberdekade untersucht. In der 2. Maidekade dominierte die Fundatrixgeneration und junge Larven (L1, L2) der V1-Morphe, in der 3. Maidekade ältere Larven (L3, L4) und Adulte der V1-Morphe, in der 2. Junidekade die V2-Morphe, in der 2. Juli- und 2. Augustdekade jüngere (L1, L2, L3) bzw. ältere (L4, Adulte) Sexupare und in der 1. Oktoberdekade die Oviparen.
Im Laufe des Juni kommt es auch zu einer Umstellung des Stoffhaushaltes der Pflanze, da die für das Längenwachstum verbrauchten Nährstoffvorräte in den Speicherzellen der Stamm- und Rindenteile wieder aufgefüllt werden müssen. Der apikal gerichtete Pflanzenstrom nimmt ab und die Assimilate werden von oben nach unten fließend im Stamm und in den Wurzeln gespeichert. Das Heranwachsen der Nadeln der Koniferen und das allmähliche Verholzen der diesjährigen Triebe sind für die im Juni bis August vorherrschende Veränderung des Nährstoffangebotes der Phloemsauger verantwortlich. Das Eiweiß-Kohlenhydratverhältnis des Phloemsaftes verschiebt sich zugunsten der Zuckerteile. Diese Veränderungen bewirken als wesentlicher Steuerungsfaktor den Massenwechsel der Pflanzenläuse (MÜLLER, 1956; KLOFT, 1960; BÜCKLE, 1963 a, b; DIXON, 1966; SCHEURER, 1964, 1971).
In der vorliegenden Studie wurde innerhalb der 2. Juni- und 3. Junidekade ein deutlicher Rückgang der Lachnidenkoloniegröße beobachtet (Abb. 37 - 39). Möglicherweise werden zu dieser Zeit mehr Energie- und auch Proteinressourcen für den Aufbau der geflügelten V2-Generation benötigt. Die V2-Morphe (Virginopare der 2. Generation), welche bis Anfang Juli ihre maximale Ausprägung erreicht, setzt sich nämlich hauptsächlich aus Alaten zusammen (BAUER-DUBAU, 1997). Ein erhöhter Nährstoffbedarf würde auch den massiven Rückgang in den ausgeschiedenen Zucker- und Aminosäuremengen zwischen der 3. Mai- und 2. Junidekade erklären (Abb. 79, 80, 85, 90) erklären. FEBVAY et al. (1999) stellten fest, dass Aphiden das Kohlenstoff-Stickstoff-Verhältnis in den resorbierten

Nährstoffen unabhängig des Aminosäurenangebotes auf ein relativ konstantes Niveau regulieren können. Die Saugrate wird dazu entsprechend erhöht oder verringert und richtet sich zudem auch nach den Nährstoffbedürfnissen der verschiedenen Morphen. HERTEL & KUNKEL (1977) zeigten bei *Myzus persicae*, dass alate Morphen um ca. 43 % mehr Stickstoff über den Honigtau ausscheiden als gleich genährte Aptere. Die ungeflügelte Morphe scheint demnach durch die hohen Reproduktions- und Wachstumsraten mehr Aminosäuren zu benötigen. Die Geflügelten sind wegen des erhöhten Energiebedarfes bei der Migration hingegen deutlich mehr auf Kohlenhydrate angewiesen.
Eine möglicherweise mit dem Glutamatspiegel des Fichtenphloemsaftes im Zusammenhang stehende verminderte Aminosäurenaufnahmerate (SRIVASTAVA et al., 1983) könnte zudem auch für die geringeren Körpergrössen und Fruchtbarkeitsraten der V2-Morphe, der Sexuparen- und Sexualesgeneration verantwortlich sein.
Wie bereits an anderer Stelle erwähnt, sind hohe Glutaminanteile des Phloemsaftes mit jungen Pflanzen und hohe Glutamatanteile mit alternden Pflanzen assoziiert (SRIVASTAVA et al., 1983; DOUGLAS, 1993; KARLEY et al., 2002). KARLEY et al. (2002): stellte bei *M. persicae* fest, dass die Saugrate an alten Pflanzen gegenüber jungen Pflanzen reduziert war. Dies führte auch dazu, dass die Aphiden an jungen Pflanzen eine geringere Entwicklungsdauer und eine höhere Überlebensrate bis zur Geschlechtsreife sowie einen grösseren täglichen Wachstumszuwachs zeigten.
Eine saisonale, pflanzenphysiologisch bedingte Abnahme der Konzentrationen etlicher Aminosäuren im Phloemsaft der Wirtspflanzen führt sehr wahrscheinlich auch zu einem erhöhten Glutaminbedarf. Dies würde erklären, dass die genannten Morphen (V2, Sexupare, Sexuales) deutlich weniger Glutamin in den Honigtau ausscheiden. Die Glutamatkonzentration des Honigtaus bleibt hingegen unabhängig der Morphe bzw. Jahreszeit einigermaßen konstant. Wahrscheinlich wird Glutamat als Ausgangssubstrat für die Synthese anderer Aminosäuren sehr schnell verstoffwechselt (SASAKI & ISHIKAWA, 1995).

5.4.2. Saisonale Veränderungen der Abundanzen und Saugorte in Abhängigkeit der *Cinara*-Species

Physiologisch bedingte Änderungen in der Phloemsaftzusammensetzung dürften auch bei der Auslösung von Migrationsbewegungen und bei saisonalen Veränderungen in der Nutzung bestimmter Saugortqualitäten eine wesentliche Rolle spielen (KLOFT et al., 1985).
Im Verlauf einer Vegetationsperiode führen manche Cinarinen der Fichte und auch anderer Koniferen lange Wanderungen innerhalb des gleichen Baumes aus. An den dies- und einjährigen Trieben der Fichte beginnt und endet zugleich auch der Jahreszyklus der Lachniden. Der Beginn setzt mit dem Schlupf der Fundatrices ein und das Ende besteht in der Eiablage durch die Oviparen (KLOFT et al., 1985). Die Aufenthaltsbereiche innerhalb eines Wirtsbaumes variieren bei den myrmecophilen Cinarinen sowohl bezüglich der einzelnen Morphen als auch während des Auftretens einer bestimmten Morphe deutlich stärker als bei wenig bis gar nicht von Ameisen belaufenen *Cinara*-Arten (SCHEURER, 1964, 1965; KLOFT et al., 1985; BAUER-DUBAU, 1997).
Die in der vorliegenden Studie herangezogenen Kriterien für die Saugortqualität waren zum einem das Alter der besiedelten Triebe und zum anderen die räumliche Ebene innerhalb der Längsachse des Wirtsbaumes. BAUER-DUBAU (1997) kategorisiert die Aufenthaltsorte der Cinarinen ebenso nach dem Alter der Triebe und nach einzelnen räumlichen Abschnitten des Wirtsbaumes, d.h. nach dem oberen, mittleren und unteren Stammdrittel. Nach KLOFT et al. (1985) sind die Saugorte der einzelnen Lachniden auch relevante taxonomische Bestimmungsmerkmale.
Die in der vorliegenden Studie in der Situation der Koexistenz untersuchten drei Fichtencinarinen *C. piceicola*, *C. pruinosa* und *C. pilicornis* unterscheiden sich deutlich in ihrer Jahresphänologie und in den saisonalen Migrationen

innerhalb des Wirtsbaumes. Alle drei Cinarinen zeigten jedoch die Tendenz, mit dem Rückgang der Individuendichten der Lauskolonien in der 2. Junidekade den Schwerpunkt der Besiedlung vom oberen Baumdrittel zunehmend auf die mittlere und untere Baumregion zu verlagern (Abb. 52 a, 53 a, 54 a, 55 a, 56 a).

Die beiden myrmecophilen Cinarinen ähneln sich in ihrem Migrationsverhalten insofern, dass mit fortschreitendem Populationswachstum im Jahresverlauf zunehmend ältere Triebe besiedelt werden (Abb. 52 b, 53 b, 54 b, 55 b). Nach BAUER-DUBAU (1997) zeigen bei *C. pruinosa* bereits die Fundatrices eine stärkere Bevorzugung von mehrjährigen, verholzten Zweigen in Stammnähe, an der Schnittstelle von Ast und Stamm sowie am Stamm des mittleren Baumdrittels. Anders als *C. piceicola* saugt *C. pruinosa* kaum an 1-2-jährigen Trieben und diesjährige Triebe werden gar nicht genutzt. Insbesonders 3-4-jährige Triebe scheinen von *C. pruinosa* stark favorisiert zu werden (KLOFT et al. 1985; BAUER-DUBAU, 1997).

Die phänologischen Unterschiede zwischen *C. piceicola* und *C. pruinosa* zeigen sich vor allem darin, dass die Kolonien von *C. pruinosa* im Mai schneller wachsen und während der Vermehrungs- und Stagnationsphase auch signifikant größer sind als bei *C. piceicola*. Weiters zeigt nur *C. pruinosa* eine komplette Verlagerung der Saugorte zur Wurzelregion (SCHEURER, 1964; BAUER-DUBAU, 1997).

In allen drei Untersuchungsjahren verließ *C. pruinosa* die oberirdische Fichtenregion bis spätestens zur 3. Junidekade und besiedelte bis in den späten September die Wurzelregion. Die Wurzelmigration selbst scheint nach BAUER-DUBAU (1997) stärker durch Standort- und Witterungsfaktoren beeinflusst zu werden als durch pflanzenphysiologisch bedingte Änderungen in der Phloemsaftzusammensetzung. SCHEURER (1964) stellte das aus der V1-Generation und den erstgeborenen V2-Töchtern gebildete Populationsmaximum von *C. pruinosa* genauso wie in der vorliegenden Studie innerhalb der 1. Junidekade fest und beobachtete stammabwärts zur Wurzelregion abwandernde *pruinosa*-Kolonien ebenso gegen Ende der 2. Junidekade. Die hauptsächlich alate V2-Morphe von *C. pruinosa* erreicht ihr Populationsmaximum demnach auch unterirdisch in der Wurzelregion. BAUER-DUBAU (1997) beobachtete während der Sommerstagnation von *C. pruinosa* hingegen nur in einem der insgesamt drei Untersuchungsjahre eine allerdings auch nur partielle Abwanderung zur Wurzelregion.

Als einzige der hier untersuchten Cinarinen besiedelt *C. piceicola* die oberirdische Fichtenregion durchgehend vom Frühjahr bis Herbst und ist folglich auch die konstanteste *Cinara*-Art des erfassbaren oberirdischen Fichtenbereiches. *C. piceicola* ist zwar auch in der Lage, während der Hochsommerdepression die unterirdischen Saugorte an den Fichtenwurzeln zu nutzen, doch wurde bei dieser *Cinara*-Art bisher keine geschlossene Wurzelmigration von ganzen Kolonien beobachtet (BAUER-DUBAU, 1997).

Die am stärksten saisonal geprägte Tendenz in der Besiedlung junger und älterer Triebe zeigt ebenso *C. piceicola*. Im Frühjahr besiedelt diese Cinarine diesjährige, 1-2- sowie 2-3-jährige Triebe deutlich stärker als nach dem Massenwechsel. In der Phase der Hochsommerdepression, welche in den Zeitraum zwischen der 2. Juni- und der 1. Septemberdekade fällt, werden hingegen bevorzugt ältere Triebe (≥ 3- bis < 6-jährig) aufgesucht (Abb. 52 b, 53 b). Diese saisonalen Unterschiede in den Saugortpräferenzen sind im Zusammenhang mit den morphenabhängigen Nährstoffbedürfnissen und stoffwechselphysiologischen Unterschieden zu betrachten.

Die im Vergleich zu alaten Individuen der V2- und Sexuparen-Generation grösseren, fruchtbareren und ungeflügelten Fundatrices und V1-Individuen von *C. piceicola* saugen bevorzugt an jungen Trieben.

In ähnlicher Weise zeigte auch KIDD (1985) an der auf der Kiefer (*P. sylvestris*) saugenden *C. pinea*, dass jahreszeitliche Veränderungen in der Wirtspflanze einen wichtigen Einfluss auf das Wachstum, die Reproduktion und Mortalität der Phloemsauger haben. Nach dem Maiaustrieb zur Zeit der Sommersonnenwende benötigte *C. pinea* eine höhere Entwicklungszeit, war insgesamt kleiner, weniger fruchtbar und wies eine geringere Überlebensrate auf.

Ein höherer Aminostickstoff-Gehalt in jungen, wachsenden Trieben der Fichte würde erklären, warum Fundatrices und V1-Individuen entsprechend des höheren Proteinbedarfes diese Saugorte auch stärker aufsuchen als nachfolgende Morphen. Nach KARLEY et al. (2002) bezieht sich der in Abhängigkeit zum Pflanzenalter stehende Wandel der Aminosäurenzusammensetzung auf alle Blätter der Vertikale von der Terminale bis zur Basis. Ein hoher Glutaminspiegel ist mit jungen Pflanzen assoziiert (CORBESIER et al., 2001). In diesem Kontext sind auch die wesentlich höheren Glutaminkonzentrationen des im Mai gewonnenen Honigtaus der Fundatrices und der V1-Morphe von *C. piceicola* und *C. pruinosa* zu sehen (Abb. 86 a, 91 a).

Der Stickstoffgehalt der Nahrung dürfte somit nicht nur die Besiedlungsstärke von Aphiden beeinflussen (FEBVAY et al., 1988; PROSSER et al., 1992; ABISGOLD et al., 1994), sondern neben den morphenspezifischen Nährstoffbedürfnissen auch für jahreszeitliche Schwankungen in den genutzten Saugorten verantwortlich sein.

Im Falle von *C. pilicornis* gibt es hingegen keine jahreszeitlichen Schwankungen in der Besiedlung von unterschiedlich alten Trieben. Die ausschließlich in der Peripherie auf dies- und einjährigen Trieben saugende *C. pilicornis* zeichnet sich im besonderen durch ihre Unempfindlichkeit gegenüber Licht und Hitze aus. *C. pruinosa* ist allem Anschein nach die hitzeempfindlichste *Cinara*-Art (KLOFT et al., 1985). Nach eigenen Beobachtungen zeigte sich letzteres insbesonders dann, wenn Mischkolonien mit *C. piceicola* zustandekommen. *C. pruinosa* saugt dann hauptsächlich an der lichtabgewandten Astunterseite, während *C. piceicola* auf die lichtzugewandte Astoberseite und besonders auf die seitlichen Astpartien auszuweichen scheint.

Im allgemeinen ist die Präsenz von *C. pilicornis* sehr stark von der Verholzung der Maitriebe abhängig. Ein entgültiger Zusammenbruch der *pilicornis*-Kolonien wurde in der Regel nach dem zwischen Mitte Juni und Anfang Juli gemessenen Abundanzmaximum beobachtet (SCHEURER, 1964; LIEBIG, 1999).

5.5. Interaktionen der Honigtauerzeuger mit den Ameisen

Mutualismen sind dynamische Beziehungen zwischen verschiedenartigen Organismen, welche voneinander sowohl deutliche Vorteile beziehen können als auch bestimmte Kosten in die Partnerschaft investieren müssen (STADLER & DIXON, 2005; YOO & HOLWAY, 2011). Die meisten bisherigen Studien über Homopteren-Ameisen-Interaktionen focusierten sich auf die positiven Effekte des Ameisenbesuches für die Honigtauerzeuger. Verschiedene, teilweise auch koexistierende Homopterenarten haben jedoch auch sehr unterschiedliche Beziehungen zu Ameisen entwickelt. Diese Palette an Ameisen-Homopteren-Interaktionen erstreckt sich vom strengen, obligatorischen, dem häufigeren fakultativen Mutualismus bis zum Antagonismus, bei dem die Strategie auf die Vermeidung des Ameisenbesuches abzielt (BRONSTEIN, 2001a, b; HOLLAND et al., 2002; STADLER & DIXON, 2005).

Evolutionsbiologisch betrachtet haben sich mutualistische Ameisen-Homopteren-Lebensgemeinschaften aus Räuber-Beute-Beziehungen entwickelt. In diesem Kontext entwickelten Phloemsauger sogenannte Appeasement-Strategien, welche zum Schutz vor den wehrhaften Ameisen eingesetzt wurden. Diese zu einem komplexen Schutzmechanismus integrierten Anpassungen und Verhaltensweisen der Phloemsauger varrieren in Abhängigkeit der jeweiligen Aphidenspecies, bestimmen über deren Trophobioseeignung und dienen letztlich der interspezifischen Koordination des Verhaltens beider Trophobiosepartner (KLOFT, 1959, 1960; KLINGAUF, 1967; KUNKEL, 1973; ECKLOFF, 1976, 1978; KLOFT et al., 1985). Lachniden gehören zu jener Homopterengruppe, welche infolge der auffälligen Körper- und Beinbewegungen, der Körpergrösse und der sessilen, fluchtarmen Lebensweise einem besonders starken Selektionsdruck ausgesetzt sind. Um nun mit Ameisen im selben Habitat koexistieren oder gar die Vorteile des Ameisenbesuches nutzen zu können, geht ECKLOFF (1976) davon aus, dass grosse Phloemsauger einen besonderen, auf Angriffshemmung oder Abschreckung ausgerichteten Körpergeruch entwickelt haben.

Im allgemeinen gilt, dass der Schutz vor Prädatoren und Parasitoiden der wichtigste Vorteil für das Überlebenspotential ameisenbesuchter Aphidenkolonien ist (BANKS, 1962: WAY, 1963; TILLES & WOOD, 1982; BUCKLEY, 1987; BRETON & ADDICOTT, 1992; JIGGINS et al., 1993; STECHMANN et al., 1996; DIXON, 1998; FLATT & WEISSER, 2000; QUEIROZ & OLIVEIRA, 2001; KAPLAN & EUBANKS, 2002; BISHOP & BRISTOW, 2003; NAGY et al., 2007; STEWART-JONES et al., 2008).

Die von Ameisen vermittelten Effekte sind dichteabhängig und werden vor allem im Wachstum und in der Überlebensrate von Aphidenkolonien sowie in der Produktion alater Emigranten gemessen (TEGELAAR et al., 2012). Bei zunehmender Dichte der Aphidenkolonien sinkt der positive Effekt des Ameisenbesuches auf die Wachstumsrate (BRETON & ADDICOTT, 1992 a, BILLICK & TONKEL, 2003). Die auf der Ebene von Aphidenkolonien wirksamen Effekte des Ameisenbesuches entsprechen jedoch nicht automatisch denjenigen auf Individuenebene. FLATT & WEISSER (2000) stellten fest, dass einzelne Individuen von *Metopeurum fuscoviride* bei kontinuierlichem Belauf mit *Lasius niger* in ihrer Fitneß auch in Abwesenheit natürlicher Prädatoren signifikant positiv beeinflusst werden. Einzelne Individuen von *M. fuscoviride* hatten bei Ameisenbelauf eine deutliche höhere Lebenserwartung, wurden früher geschlechtsreif und produzierten deutlich mehr Nachkommen.

In der Koloniegründungsphase haben die zumeist nur aus einigen wenigen Individuen bestehenden Aphidenkolonien größere Überlebenschancen, wenn sie von Ameisen besucht werden. Bei zunehmender Koloniegröße und abnehmendem Ameisenbesuch sinkt hingegen die Überlebensrate der Aphiden (ADDICOTT, 1978; KAPLAN & EUBANKS, 2002; YOO & HOLWAY, 2011). Letzteres ergibt sich aus dem natürlichen, jahresperiodischen Umstand, dass der Ameisenbelauf relativ zum raschen, exponentiellen Wachstum der Aphidenkolonien zurückgeht. Zum einem steigt dann aber auch der Prädationsdruck und zum anderen auch der intra- und interspezifische Konkurrenzdruck um die

Nahrung und das Service der mutualistischen Ameisen (ADDICOTT, 1978; SUDD, 1988; CUSHMAN & ADDICOTT, 1989; CUSHMAN & WHITHAM, 1991; ITIOKA & INOUE, 1996; FISCHER ET AL., 2001; OLIVER et al., 2007; SMITH et al., 2008; MINARRO et al., 2010). Die Vorteile des Ameisenbesuches für trophobiontische Honigtauerzeuger beschränken sich nämlich nicht nur auf die Abwehr von Prädatoren und Parasitoiden. Die durch Ameisenbesuch bedingte Erhöhung der Phloemsaftsaugrate kann nämlich auch die Wachstums- und Fruchtbarkeitsrate von Aphiden erhöhen und die Generationszeit verkürzen. (BANKS, 1962; WAY, 1963; BRISTOW, 1994; BRETON & ADDICOTT, 1992; STADLER & DIXON, 1999; DEL-CLARO & OLIVEIRA, 2000; MORALES & BEAL, 2006). Ausserdem verbessern die Ameisen den Gesundheitszustand der Aphiden unmittelbar durch die Entfernung des Honigtaus und die hygienische Beseitigung von infektiösen Krankheitserregern (NIXON, 1951; BUCKLEY, 1987; WIMP & WHITHAM, 2001; NIELSEN et al., 2012). NIELSEN et al. (2012) zeigten, dass *Formica podzolica* die durch den entomopathogenen Pilz *Pandora neoaphidis* verursachten Infektionen bei *Aphis asclepiadis* signifikant herabsetzt. Letzteres geschieht durch mehrere Strategien. Einerseits werden infektiöse Aphidenkadaver rasch abtransportiert und andererseits werden lebende Aphiden intensiv beleckt und dabei Pilzsporen entfernt. Ausserdem putzen sich die Ameisen nach dem Kontakt mit Pilzsporenträgern und minimieren so zusätzlich das Infektionsrisiko.

Der unmittelbare Kontakt zu den Ameisen hat jedoch für die Aphiden nicht nur hygienische Bedeutung im Zusammenhang mit der Entfernung des Honigtaus. Die von den Ameisen ausgehenden taktilen und chemischen Reize üben auf die Aphiden nämlich auch einen beruhigenden Effekt aus. Myrmecophile Aphiden entwickeln bei Ameisenbesuch größere Aggregationen mit einem geringeren Anteil an Geflügelten. Letzteres steht in engem Zusammenhang mit bestimmten, von den Ameisen produzierten Pheromonen und Allomonen. Diese chemischen Substanzen verringern zum einem unmittelbar die Mobilität der Aphiden und unterdrücken zum anderen auch die Bildung von alaten Aphiden. Auf diese Weise wird die Abwanderungsbereitschaft der Aphiden herabgesetzt und der Zusammenhalt grosser Aphidenkolonien gefördert (KLEINJAN & MITTLER, 1975; DIXON & AGARWALA, 1999; MÜLLER & GODFRAY, 1999; KUNERT & WEISSER, 2003; KINDLMANN et al., 2007; OLIVER et al., 2007). Ameisen verstärken somit die Entstehung sogenannter „crowding conditions“. Dies führt jedoch auch zwangsläufig zu einem Anstieg der intraspezifischen Konkurrenz. Die durch den Ameisenbesuch verursachte Verzögerung der Abwanderung von Aphidenkolonien kann sich jedoch für die erfolgreiche Gründung neuer Kolonien an anderen Wirtspflanzen sehr nachteilig auswirken. Eine zeitlich verzögerte Besiedlung neuer Wirtspflanzen könnte infolge eines fortgeschrittenen Reifungsprozesses der Wirtspflanzen mit einer Verschlechterung der Phloemsaftqualität einhergehen (KLEINJAN & MITTLER, 1975; KINDLMANN et al., 2007; OLIVER et al., 2007).

Grosse Aphidenaggregationen sind zudem auch ein starker Anziehungspunkt für Parasitoide, welche gegen Ameisenattaken weitgehend immun sind (VÖLKL, 1992; STADLER & DIXON, 1999; OLIVER et al., 2007; MONDOR et al., 2008; TEGELAAR et al., 2012). Eine durch den Ameisenbesuch ausgelöste Verzögerung der Dispersion von Aphidenkolonien und die Unterdrückung bzw. Reduktion der Entwicklung alater Aphiden verursachen demnach indirekte Fitnesskosten, weil das Potential der Bildung von Metapopulationen herabgesetzt wird. Direkte Fitnesskosten bei fakultativ myrmecophilen Aphiden sind hingegen im Zusammenhang mit einem erhöhten Metabolismus und mit der Bildung des Honigtaus zu sehen (YAO & AKIMOTO, 2001; FISCHER & SHINGLETON, 2001; STADLER et al., 2001, 2002). Bei *Aphis fabae* wirkte sich der Belauf mit *Lasius niger* beispielsweise so aus, dass die Aphiden sich langsamer entwickelten, insgesamt kleiner und weniger fruchtbar waren als ohne Ameisenbesuch. Bei der obligat myrmecophilen *Symdobius oblongus* bewirkte die kontinuierliche Anwesenheit von *L. niger* hingegen eine deutliche Verlängerung der Überlebensrate, eine Abnahme der intraspezifischen Konkurrenz infolge der Aufteilung in kleinere Aphidenkolonien und eine allgemeine Verbesserung der körperlichen Fitness

(Körpergröße, Wachstum, Fruchtbarkeit) (STADLER & DIXON, 1999).
Hohe Saug- und Honigtauabgaberaten können die Resorption wichtiger Nährstoffe wie essentielle Aminosäuren und Vitamine reduzieren, sodass die Aphiden Beeinträchtigungen im Wachstum und in der Fruchtbarkeit erleiden (YAO & AKIMOTO, 2001; KATAYAMA & SUZUKI, 2002; STADLER & DIXON, 2005). Insbesonders dann, wenn der Prädationsdruck sehr klein und das Ameisenbesuchslevel sehr hoch ist, steigen die metabolischen Kosten für die Aphiden sehr stark an. Letzteres kann sich auch für obligat myrmecophile Aphiden nachteilig auswirken. Die stark an den Ameisenbesuch gebundene *Chaitophorus populicola* wird beispielsweise bei einem Belauf durch *Linepithema humilis* in mittlerer Intensität gefördert, aber bei hoher Besuchsintensität in ihrer Überlebensrate und Fruchtbarkeit negativ beeinflusst (YOO & HOLWAY, 2011). Myrmecophile Aphiden produzieren zumeist einen sehr zuckerreichen Honigtau mit hohen Trisaccharidanteilen. Ein damit verbundener erhöhter Stoffwechselumsatz und eine geringere Assimilationsrate werden von diesen Aphiden in Kauf genommen, um ihre Attraktivität für Ameisen zu steigern (VÖLKL et al., 1999; FISCHER & SHINGLETON, 2001; YAO & AKIMOTO, 2001; STADLER & DIXON, 2005).
Die mit der Nutzung mutualistischer Vorteile verknüpften energetischen Kosten sollten für die myrmecophilen Honigtauerzeuger in der Endbilanz geringer sein als die Vorteile des Ameisenbesuches. Veränderliche Umweltbedingungen wie etwa die in Raum und Zeit schwankende Präsenz von Prädatorengemeinschaften können diese Balance zwischen mutualistischen Kosten und Vorteilen stark beeinflussen (BRONSTEIN, 1994 a, b, 2001; YOO & HOLWAY, 2011).
Die hohen Investitionskosten für die Aufrechterhaltung trophobiontischer Beziehungen zu Ameisen werden auch als die vordergründige Erklärung für das nur geringe Vorkommen trophobiontischer Aphidenarten innerhalb etlicher Aphidenfamilien angesehen. Für die Entwicklung von obligatorischen Mutualismen mit Ameisen müssen zum einem die trophobiontischen Ameisenarten selbst in ausreichender Dichte vorhanden sein und zum anderen sollte auch der Prädationsdruck ausreichend stark sein, damit eine solche Assoziation vorteilhaft wird (BRISTOW, 1991; STADLER & DIXON, 1999).

5.5.1. Einfluss des Ameisenbesuches auf die Phänologie und das Verhalten koexistierender Fichtenrindenläuse (*Cinara* spec.)

In der vorliegenden Studie wurde der Einfluss des Ameisenbesuches auf die Populationsdynamik verschiedener, koexistierender Fichtenlachniden zur Zeit sehr hoher Abundanzen untersucht. Als Parameter wurden die Dauer der Präsenz und die mittlere Größe von Lachnidenkolonien ameisenbelaufener und ameisenfreier Fichten herangezogen. Die obligat formicophile *C. piceicola* wird erwartungsgemäß am stärksten durch den fehlenden Ameisenbesuch beeinträchtigt. In beiden Untersuchungsjahren ist die Verweildauer der *piceicola*-Kolonien auf ameisenfreien Bäumen deutlich kürzer als auf ameisenbelaufenen und nur auf Bäumen mit durchgehendem Ameisenbesuch entwickelte sich im Herbst auch eine Sexualesgeneration (Abb. 57). Letzteres wurde auch bei der fakultativ formicophilen *C. pruinosa* beobachtet. Nach der von Ende Mai bis Ende August bzw. Anfang September andauernden Ameisenabschirmung kam es weder im Herbst 2004 noch im Herbst 2005 zu einer von der Wurzelregion ausgehenden Neubesiedlung durch die Sexuparen- und Sexualesgeneration von *C. pruinosa*. Die Dauer der Präsenz von *C. pruinosa* wurde jedoch bei Abwesenheit der Ameisen nicht verkürzt (Abb. 58).
Genau wie bei BAUER-DUBAU (1997) kam es auch in der vorliegenden Studie zu einer bereits innerhalb der ersten Stunden nach der Ameisenabschirmung einsetzenden und kontinuierlich zunehmenden Wanderunruhe und Zersplitterung der Kolonien von *C. piceicola* und *C. pruinosa*. Als erste Reaktion auf den fehlenden Ameisenbesuch

unterbrechen etliche Lausindviduen den Saugakt und verlassen den Saugort, was zu einer mehr oder weniger kompletten Auflösung der Kolonien führt. An einer anderen Saugposition können sich umherwandernde Lachniden allerdings auch wieder zu neuen Kolonien formieren. Die 2005 bei ameisenfrei gehaltenen *piceicola*-Kolonien beobachtete Verzögerung in der Abnahme der mittleren Koloniegröße dürfte auf diese Weise zustande kommen. Erst bei noch längerem Fernbleiben trophobiontischer Ameisen reduziert sich die Individuenzahl pro Kolonie bei *C. piceicola* sehr beträchtlich (Abb. 57 b).

Die Trophobiosevorteile für die beiden myrmecophilen Cinarinen *C. piceicola* und *C. pruinosa* bestehen darin, dass die Fruchtbarkeitsraten erhöht sind, die Reproduktionsphase der adulten Lachniden früher einsetzt und damit auch länger andauert. Regelmäßig von Ameisen besuchte Lachniden beider Arten produzieren demnach mehr Nachkommen. Weiters wird der Gesundheitszustand durch das Belecken der Ameisen und die regelmäßige Entfernung des Honigtaus (Hygieneeffekt der Ameisen) stark verbessert. Letzteres bewirkt vor allem bei der obligat myrmecophilen *C. piceicola*, dass die Sterblichkeit bei den Larven in den einzelnen Generationen stark zurückgeht.

Des weiteren fördern die Ameisen auch den Zusammenhalt grosser Lachnidenkolonien (BAUER-DUBAU, 1997, 1998). Ähnliche, förderliche Effekte des Ameisenbesuches auf den Koloniezusammenhalt und die Nachkommenszahl konnte SCHEURER (1971) auch bei auf *Pinus sylvestris* saugenden, formicophilen *Cinara*-Arten nachweisen.

Formiciden vermögen die Abundanzen formicophiler Aphiden jedoch auch indirekt über eine einschränkende Wirkung auf die Entwicklung und das Dispersionsverhalten von Geflügelten zu beeinflussen. TILLES & WOOD (1982) erbrachten bei der nordamerikanischen, formicophilen *Cinara occidentalis* erstmals im Freiland den Nachweis, dass der Ameisenbesuch die Entwicklung von Alaten unterdrückt und dadurch die Populationsdichten erhöht und stabilisiert werden. In der vorliegenden Studie ist dieser von Ameisen vermittelte, für den Lachnidenkolonieverband förderliche Effekt ebenso durchaus denkbar. Bei *C. pruinosa* wurden alate Larven und sogar geflügelte Adulte der V2-Morphe und Sexuparen auf den freigelegten Wurzeln der Fichten beobachtet. Diese Beobachtungen verstärken die Annahme, dass der Großteil der Fichtenlachniden bei kontinuierlichem Ameisenbesuch bis zur Entwicklung der Sexualesgeneration in Ameisennestnähe verbleibt.

Ob der Erhalt grosser Lachnidenkolonien ein Trophobiosevorteil für myrmecophile Pflanzensaftsauger ist, hängt von der Wechselwirkung zwischen dem Kostenfaktor einer zunehmenden intraspezifischen Konkurrenz und dem Vorteil eines geringeren Prädationsrisikos durch einen vermehrten Ameisenschutz ab (SUDD, 1988; OLIVER et al., 2007). Diese Kosten-Nutzen-Abwägung („trade off“) wird in entscheidendem Maße von den Populationsdichten der Phloemsauger und der beteiligten Ameisen bestimmt (BILLICK & TONKEL, 2003).

YOO & HOLWAY (2011) zeigten bei der auf der Baumwollpflanze *Populus fremonti* S.Watson saugenden *Chaitophorus populicola* Thomas, dass sich die Intensität des Besuches durch *Linepithema humile* Mayr signifikant auf das Populationswachstum und die Reproduktionsrate auswirkt. Unter Abwesenheit von natürlichen Blattlausprädatoren verursacht ein ansteigendes Ameisenbesuchslevel direkte physiologische Kosten, welche zu einer Abnahme der Aphidenpopulationsdichte führen. Ist der Ameisenbesuch hoch, führt dies in kleinen *Chaitophorus*-Gruppen zu einem deutlichen Rückgang der individuellen Überlebensdauer. In grossen Aphidenaggregationen bleibt der negative Effekt des Ameisenbesuches auf die individuelle Überlebensdauer hingegen vernachlässigbar klein.

Grosse Aggregationen von Aphiden und Membraciden rekrutieren nämlich eine verminderte Pro-Kopf-Anzahl von trophobiontischen Ameisen (CUSHMAN & WHITHAM, 1991; BRETON & ADDICOTT, 1992; MORALES, 2000 b; GOVE & RIO-GRAY, 2006; HARMON & ANDOW, 2007). Die physiologischen Kosten des Ameisenbesuches sind demnach bei grossen Aphidendichten deutlich geringer als bei kleinen.

Der sich aus dem Zusammenschluss zu sehr grossen Verbänden ergebende physiologische Vorteil könnte für

myrmecophile Phloemsauger so gross sein, dass eine verstärkte intraspezifische Konkurrenz in Kauf genommen wird. Wenn das Level der Abwehr von mobilen Blattlausprädatoren wie adulten Coccinelliden, Anthocoriden und larvalen Chrysopiden infolge einer sehr geringen Ameisenbesuchsintensität stark zurückgeht, könnte jedoch auch das Mortalitätsrisiko für grosse Blattlausaggregationen ansteigen (HERBERT & HORN, 2008; YOO & HOLWAY, 2011). Wie wichtig der Ameisenbesuch für trophobiontische Blattläuse sein kann, zeigten auch KAPLAN & EUBANKS (2002). Die Überlebensrate der kulturschädigenden Baumwoll-Blattlaus *Aphis gossypii* Glover wird durch die effiziente Abwehr von Coccinelliden und Netzflügerlarven seitens der Roten Feuerameise *Solenopsis invicta* um das Zweifache erhöht.

Die Wirkungsweise trophobiontischer Ameisen und Blattlausprädatoren erfolgt aber nicht nur unmittelbar, indem sich die Abundanzen und die Überlebensdauer von Homopterenpopulationen verändern. Vielmehr spielen trophobiontische Ameisen und Blattlausprädatoren auch eine wichtige Rolle bei der Strukturierung von Aphidenartengemeinschaften (MÜLLER & GODFRAY, 1999; MOONEY, 2006; SMITH et al., 2008; MINARRO et al., 2010).

Ameisen können einen förderlichen Einfluss auf myrmecophile Aphiden haben und zugleich aber auch die Abundanzen nicht myrmecophiler Herbivore inklusive anderer Aphidenarten reduzieren (STADLER & DIXON, 1998; FLATT & WEISSER, 2000; FISCHER & SHINGLETON, 2001; STYRSKY & EUBANKS, 2007; SMITH et al., 2008; MINARRO et al., 2010). Die Stärke der interspezifischen Konkurrenz zwischen verschiedenen auf der selben Wirtspflanze saugenden Aphidenarten kann durch den Einfluss trophobiontischer Ameisen deutlich reduziert werden. SMITH et al. (2008) zeigten, dass Ameisen den negativen Effekt der interspezifischen Konkurrenz auf die konkurrenzschwächere, myrmecophile *Aphis asclepiadis* um zwei Drittel herabsetzen, indem die Geburtsraten der beiden konkurrenzstärkeren, aber nicht myrmecophilen Aphidenarten *Aphis nerii* und *Myzocallis asclepiadis* um die Hälfte reduziert wurden. Der negative Effekt der interspezifischen Konkurrenz auf die Abundanzen von Aphidenpopulationen kann sogar deutlich grösser sein als derjenige von natürlichen Blattlausprädatoren. MINARRO et al. (2010) fanden heraus, dass die Erhöhung der Abundanzen von den beiden myrmecophilen *Aphis*-Arten *A. pomi* De Geer und *A. spiraecola* Patch nicht durch die Reduktion natürlicher Feinde zustandekommt, sondern durch die von *L. niger* vermittelte Herabsetzung der Konkurrenz mit anderen auf der selben Wirtspflanze saugenden Aphidenarten. Nicht myrmecophile bzw. nur gelegentlich von Ameisen besuchte Blattläuse entwickeln sich hingegen ohne den Einfluss von Ameisen deutlich besser (STADLER & DIXON, 1998; FLATT & WEISSER, 2000; FISCHER & SHINGLETON, 2001; SMITH et al., 2008; MINARRO et al., 2010).

FISCHER & SHINGLETON (2001) zeigten bei der nur sehr selten von Ameisen besuchten, auf *Populus* spec. saugenden *C. tremulae*, dass die Reproduktionsrate unter Ausschluss von Ameisen höher war. Die mitunter stärker von Ameisen besuchte *Aphis fabae* hatte bei Ameisenbelauf ebenso einen geringeren Reproduktionserfolg (STADLER & DIXON, 1998; FLATT & WEISSER, 2000).

In der vorliegenden Studie gab es auch Hinweise, dass sich die nicht formicophile, nur selten bis gelegentlich von Ameisen besuchte *C. pilicornis* auf ameisenfreien Bäumen etwas länger zu halten schien (Abb. 59). Die Größe der *pilicornis*-Kolonien wurde durch den Ameisenbesuch zwar nicht signifikant beeinflusst, doch konnten auf einzelnen, ameisenfrei gehaltenen Fichten besonders grosse und zahlreiche Kolonien von *C. pilicornis* beobachtet werden (Abb. 8, 11, 59, Tab. 18). Nach den Angaben verschiedener Autoren entwickelt sich die an Ameisen weniger angepasste *C. pilicornis* auch ohne Ameiseneinfluss sehr gut und ist beim Aufbau und Zusammenhalt größerer Kolonien auch nicht auf Ameisen angewiesen (SCHEURER, 1964, 1965, 1993; KLOFT et al., 1985; BAUER-DUBAU, 1997).

Es ist durchaus denkbar, dass *C. pilicornis* durch den regelmäßigen Besuch von *F. polyctena* einen physiologischen

Stress erleidet. Trophobiontische Ameisen stimulieren die Aphiden nämlich zu einer verstärkten Saugrate und häufigeren Honigtauabgabe (YAO & AKIMOTO, 2001, 2002). Dies hat einen erhöhten osmotischen Stress zur Folge, da einfache Zucker vermehrt zu komplexeren Oligosacchariden umgesetzt werden müssen (STADLER & DIXON, 2005). Ausserdem wird die für das Wachstum und die Reproduktion verfügbare Stickstoffmenge infolge der gesteigerten Honigtauproduktion herabgesetzt (STADLER & DIXON, 1998 a). Eine geringere Wachstumsrate zeigten beispielsweise auch die an *T. vulgare* saugenden fakultativ myrmecophilen Aphidenarten bei Besuch durch *L. niger* (STADLER et al., 2002).

Die Tatsache, dass verschiedene, im selben Ameisenhabitat vorkommende Blattlausarten mit unterschiedlicher Intensität von Ameisen belaufen werden, liegt primär am Selektionsverhalten der Ameisen.

Bisherige Untersuchungen zeigen, dass insbesonders dominante Ameisenarten eine ausgeprägte Hierarchie im Belauf von unterschiedlichen, im Ameisenhabitat vorkommenden Blattlausarten haben (BAUER-DUBAU, 1997; STADLER & DIXON, 1999; VÖLKL et al., 1999; FISCHER, 2001; FISCHER et al., 2001). Generell sind Ameisen nämlich in der Lage, die nächstliegende und ergiebigste Kohlenhydratquelle in ihrem Fouragierradius zu entdecken und aufzusuchen (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990; BONSER et al., 1998; MAILLEUX et al., 2000). Die in der vorliegenden Studie untersuchte Waldameisenart *F. polyctena* zeigte nach KLOFT et al. (1985) ebenso ein ausgeprägtes Selektionsvermögen, denn sie konnte die einzelnen Blattlausarten über ihren Honigtau auseinanderhalten. FISCHER (2001) untersuchte die Honigtausammelaktivität von *L. niger* und fand heraus, dass der Honigtau der am stärksten belaufenen Blattlausarten nicht nur in besonders grossen Mengen ausgeschieden wird, sondern auch eine sehr hohe Gesamtzucker- und Melezitosekonzentration sowie einen hohen Melezitoseanteil aufweist.

Der Melezitosegehalt des Honigtaus hat für Ameisen jedoch weniger eine ernährungsphysiologische Bedeutung als eine wichtige Signalwirkung (DUCKETT, 1974; KISS, 1981; WÄCKERS, 2000; FISCHER, 2001). Hohe Melezitosekonzentrationen und Melezitoseanteile im Honigtau der Phloemsauger korrespondieren nämlich sehr stark mit hohen Gesamtzuckerkonzentrationen. Aus der Sicht der Ameisen ist ein hoher Melezitosespiegel ein unmittelbarer Indikator für eine profitable Kohlenhydratquelle (FISCHER, 2001). Am ergiebigsten ist eine Kohlenhydratquelle dann, wenn die Honigtauproduktionsrate hoch ist und zugleich auch eine hohe Gesamtzuckerkonzentration vorliegt.

Das Rekrutierungsverhalten und die Belaufsaktivität von *F. polyctena* könnte demnach ebenso durch die verfügbare Honigtaumenge, die Melezitosekonzentration und Gesamtzuckerkonzentration des Honigtaus der verschiedenen Lachnidenarten beeinflußt werden. Dafür sprechen jedenfalls die Unterschiede im Belauf der verschiedenen, koexistierenden *Cinara*-Arten und die artspezifischen Unterschiede in der Honigtauqualität.

F. polyctena besucht die beiden myrmecophilen Lachniden *C. piceicola* und *C. pruinosa* in einem erwartungsgemäß stärkeren Ausmaß als die nicht myrmecophile *C. pilicornis*. Dafür gibt es offensichtlich zwei Hauptgründe. Zum einem hat der Honigtau von *C. pilicornis* infolge der deutlich geringeren Gesamtzucker- und Melezitosekonzentration eine für Ameisen geringere Qualität. Die im Mittel weitaus kleineren, nur an der Peripherie der Fichten siedelnden Kolonien von *C. pilicornis* stellen ausserdem auch quantitativ weniger ergiebige Honigtauquellen dar als die grösseren, auf älterem Holz saugenden und regelmäßiger auf dem Wirtsbaum verteilten Kolonien der beiden anderen Cinarinen.

Die von den Ameisen vorgegebene Besuchshierarchie könnte nun dazu führen, dass die verschiedenen, im Fouragierbereich eines Ameisenvolkes auftretenden Blattlausarten um den mutualistischen Service der Ameisen konkurrieren (BRISTOW, 1984; 1991; CUSHMAN & WHITHAM, 1991; FISCHER, 2001).

Die Wahrscheinlichkeit ist gross, dass auch die beiden von Ameisen stark besuchten Fichtencinarinen (*C. piceicola*, *C. pruinosa*) insbesonders in der Situation der Koexistenz um die Vorteile des Ameisenbesuches konkurrieren.

FISCHER et al. (2001) stellte in ebensolchen Freilandversuchen fest, dass die Konkurrenz um mutualistische Beziehungen auch eine Reihe von Konsequenzen für die weniger beliebte Blattlausart in Mischkolonien hatte. Die hierarchisch untergeordnete Blattlausart verschwand, während sich die stärker besuchte Blattlausart gut entwickelte.
BAUER-DUBAU (1997) beobachtete in ihrer Studie, dass die obligat formicophile *C. piceicola* bei gleichzeitiger Präsenz von *C. pruinosa* und *C. pilicornis* am stärksten von Formiciden betreut wurde. Die Attraktivität einer *Cinara*-Art wird nach Ansicht von BAUER-DUBAU (1997) primär durch das Mengenverhältnis der im Honigtau enthaltenen Zucker bestimmt. Ferner stellte die Autorin fest, dass sich eine Massenentwicklung von *C. piceicola* hemmend auf die Entwicklung grosser *pruinosa*-Kolonien auswirkt.
In der vorliegenden Studie konnten diese von BAUER-DUBAU (1997) registrierten Hinweise auf eine mögliche, interspezifische Konkurrenz, bei der *C. pruinosa* infolge einer geringeren Attraktivität für Ameisen auch die hierarchisch unterlegene Art ist, nicht bestätigt werden. Vielmehr schien es so, dass sich *C. pruinosa* trotz der Anwesenheit grosser *piceicola*-Kolonien sehr gut vermehrte und bis zum Einsetzen der Wurzelmigration in der 1. oder 2. Junidekade sehr hohe Populationsdichten bildete (Abb. 41). Des weiteren gab es auch keinen signifikanten Unterschied in den Gesamtzuckerkonzentrationen des Honigtaus der beiden *Cinara*-Arten (Abb. 60 a). Die Melezitosekonzentration und der Melezitoseanteil des Honigtaus von *C. pruinosa* war im Mittel sogar etwas höher als bei *C. piceicola* (Abb. 60 b-c). Dennoch wurden beide Cinarinen in gleichem Maße von *F. polyctena* besucht (Abb. 45). Die nur geringfügigen Unterschiede in der Zuckerzusammensetzung des Honigtaus von *C. piceicola* und *C. pruinosa* dürften sich auf das Selektionsverhalten von *F. polyctena* kaum ausgewirkt haben.
Das Selektionsverhalten und der Kohlenhydratbedarf der Ameisen unterliegt ausserdem auch starken jahreszeitlichen Schwankungen (SUDD & SUDD, 1983; FISCHER et al., 1997). Vor der Schwärmphase der Geschlechtstiere ist der Energiebedarf deutlich höher als danach. Die Flugzeiten von *F. polyctena* fallen in den Zeitraum von Mitte April bis Ende Juni (SEIFERT, 1996). Die im vorliegenden Fall miteinander verglichenen Honigtauproben der einzelnen *Cinara*-Arten stammen aus der 3. Maidekade. Zu dieser Zeit ist der Ameisenbesuch generell noch sehr stark (Abb. 42, 43, 46). Wenn sehr grosse Kohlenhydratmengen benötigt werden, sinkt jedoch auch die Selektivität gegenüber den verschiedenen Zuckern (SUDD & SUDD, 1985; FISCHER, 2001). In diesem Kontext wird auch klar, dass *F. polyctena* den Honigtau von *C. piceicola* und *C. pruinosa* als gleichwertig betrachtet und deshalb beide Cinarinen mit der selben Intensität besucht. Die Tatsache, dass im April und Mai auch *C. pilicornis* trotz der Präsenz der anderen beiden *Cinara*-Arten in einem zwar geringeren Ausmaß, aber dennoch regelmäßig besucht wird, spricht ebenso für den im Frühjahr höheren Honigtaubedarf und das zu dieser Jahreszeit geringere Selektionsvermögen der Waldameisen (Abb. 45 a, c).

5.5.2. Einfluss des Ameisenbesuches auf die Qualität des Honigtaus koexistierender Fichtenrindenläuse (Cinara spec.)

Die Analyse des Einflusses der Ameisen auf die Fitness und Populationsdynamik der Aphiden stand bisher im Mittelpunkt der meisten Studien über trophobiontische Ameisen-Aphiden-Systeme. Der Einfluss trophobiontischer Ameisen auf den Aphidenstoffwechsel und die Qualität des Honigtaus wurde hingegen bisher noch kaum untersucht (FISCHER & SHINGLETON, 2001; IZUMI & SHIN-ICHI, 2001).
Es liegt jedoch sehr nahe, dass die von etlichen Autoren unter Ameiseneinfluss beobachtete erhöhte Honigtautropfen-Frequenz (BANKS & NIXON, 1958; MITTLER, 1958; ECKLOFF, 1976; TAKEDA et al., 1982; DEL-CLARO &

OLIVEIRA, 1993; BAUER-DUBAU, 1997; FISCHER, 2001; IZUMI & SHIN-ICHI, 2001) die enzymatischen Umsetzungsprozesse und folglich auch die Honigtauqualität beeinflusst.

Nach BAUER-DUBAU (1997) ist die Honigtautropfenfrequenz bei *C. piceicola* und *C. pruinosa* unter Ameisenbelauf um etwa 55 % – 73 % höher als ohne Ameisenbesuch. Die Häufigkeit mit der einzelne Honigtautropfen ausgeschieden werden, ist bei *C. piceicola* unter Ameisenabschirmung noch stärker reduziert als bei *C. pruinosa*.

Inwieweit Ameisen die Honigtauqualität von Lachniden beeinflussen, wurde bisher jedoch noch nicht untersucht. Die vorliegende Studie zeigt, dass von Ameisen abgeschirmte Kolonien aller drei *Cinara*-Arten einen zuckerreicheren Honigtau ausscheiden als ameisenbelaufene. Ausserdem geben *C. pruinosa* und *C. pilicornis* ohne Ameisenbesuch auch einen aminosäurereicheren Honigtau ab.

Die naheliegendste Erklärung für den Umstand, dass der Honigtau nicht ameisenbelaufener Lachnidenkolonien konzentrierter war, könnte in einem methodischen Fehler begründet sein. Bei der Honigtauprobengewinnung an ameisenfrei gehaltenen Lachnidenkolonien könnte es nämlich zu einem größeren Wasserverlust gekommen sein, da die Honigtautropfen nicht direkt vom Anus abgenommen wurden und sehr oft auch nicht unmittelbar nach der Ausscheidung. Der auf dem Auffangschälchen auftropfende Honigtau dickt jedoch sehr schnell ein, sodass bei nicht sofortiger Abnahme vom Anus der Aphide mit einem Wasserverlust zu rechnen ist (FISCHER, 2001; WIEDEMANN, 2005).

Generell sind Lachniden und andere phloemsaugende Pflanzenläuse darum bestrebt, den osmotischen Druck des Darminhaltes demjenigen der Hämolymphe anzugleichen, um einem zu grossen Wasserverlust entgegenzuwirken. Die osmotische Regulation des Wasserhaushaltes der Pflanzenläuse ist sehr oft mit der Synthese und Ausscheidung von Oligosacchariden gekoppelt (DOWNING, 1978; FISHER et al., 1984; WALTERS & MULLIN, 1988; WILKINSON et al., 1997; RHODES et al., 1997; FISCHER, 2001).

Das auf enzymkinetischen Wege entstehende osmotische Gleichgewicht zwischen den Monosacchariden auf der einen und den Di- sowie Oligosacchariden auf der anderen Seite kommt infolge des verstärkten Nährstoffverlustes bei Ameisenbesuch erst mit einer gewissen Verzögerung zustande. Eine Erhöhung der Saugtätigkeit und der gebildeten Honigtaumenge könnte den Verlust an Nährstoffen wieder kompensieren (FISCHER, 2001).

Die Tatsache, dass Aphiden unter Ameisenbesuch häufiger koten, läßt erwarten, dass auch der Durchfluss des Phloemsaftes durch den Verdauungstrakt der Aphiden erhöht wird. WIEDEMANN (2005) und WOODRING et al. (2004) gehen davon aus, dass die hohen Gesamtaminosäurenkonzentrationen und das Vorkommen von essentiellen Aminosäuren im Honigtau von an *T. vulgare* saugenden Aphiden durch die sehr hohen Durchflussraten im Darmtrakt zustandekommen. Essentielle Nährstoffe wie etwa Aminosäuren können demnach nicht in dem Ausmaß zurückbehalten werden wie sie benötigt werden, weshalb auch sehr hohe Honigtaumengen ausgeschieden werden müssen.

Auch in der vorliegenden Studie konnte festgestellt werden, dass alle drei *Cinara*-Arten die essentiellen Aminosäuren Valin/Tryptophan und Leucin sowie die nicht essentielle Aminosäure Glutamat bei Ameisenbesuch in signifikant höheren Mengen ausscheiden (Abb. 113 b, 115 b, 117 b).

Es ist sehr wahrscheinlich, dass Lachniden ohne Ameisenbesuch einen geringeren Nährstoffbedarf haben. Letzteres würde auch für die von BAUER-DUBAU (1997) gemachten Beobachtungen sprechen, dass die Reproduktionsraten von *C. piceicola* und *C. pruinosa* bei fehlendem Ameisenbesuch zurückgehen.

In der vorliegenden Studie gibt es ebenso mögliche Hinweise für einen potentiellen Einfluss des Ameisenbesuches auf den Energiestoffwechsel der Lachniden. Die myrmecophile *C. piceicola* und *C. pruinosa* scheiden bei Ameisenbelauf signifikant höhere Glucosemengen aus als ohne Ameisenbesuch. Letzteres deutet darauf hin, dass der

Energiebedarf infolge der grösseren Stoffwechselumsatzraten bei Ameisenbesuch erhöht ist. Die geringeren Trehalose- und gleichzeitig höheren Glucosekonzentrationen im Honigtau von ameisenbelaufenen Lachniden bekräftigen jedenfalls die Annahme, dass unter Ameisenbelauf vermehrt Glucose aus Trehalose für die Energiegewinnung mobilisiert wird (Abb. 99 b, 104 b).

FISCHER (2001) erbrachte ebenso einen Hinweis dafür, dass der Ameisenbesuch die enzymatische Regulationsarbeit und damit auch die energetischen Kosten erhöht. Sie fand heraus, dass ameisenbelaufene Kolonien von *M. fuscoviride* einen höheren Anteil an Trehalose im Honigtau aufweisen als ohne Ameisenbelauf.

Der unter Ameisenbelauf produzierte Honigtau von *C. piceicola* und *C. pruinosa* weist zudem auch einen höheren Gehalt an Fructose, Glucose und Saccharose auf (Abb. 99 c, 104 c). Diese Zucker sind aus stoffwechselphysiologischer Sicht für Insekten generell viel leichter zu verwerten (WÄCKERS, 2000).

IZUMI & SHIN-ICHI (2001) zeigten bei der fakultativ formicophilen *T. quercicola*, dass diese Aphidenart zu einer gewissen verhaltensbiologischen und physiologischen Plastizität befähigt ist und sich dadurch auch auf ein gelegentliches Fehlen von Ameisen einzustellen vermag. Möglicherweise entwickelten trophobiontische Pflanzenläuse unterschiedliche Strategien, sich stoffwechselphysiologisch auf eine längere oder nur gelegentliche Abwesenheit von trophobiontischen Ameisenarten mehr oder weniger gut anzupassen. Den Ameisen käme jedenfalls zugute, dass der immer noch melezitosereiche Honigtau auch einen höheren Anteil an leichter verwertbaren Zuckern (Monosaccharide) enthält.

5.6. Ökosystemare Aspekte zur Waldameisen-Lachniden-Trophobiose

Die als Trophobiose bezeichnete Ernährungsgemeinschaft der Ameisen und Honigtauerzeuger spielt im Nahrungshaushalt der Ameisen eine besonders wichtige Rolle und kennzeichnet in ihren verschiedenen Abstufungen die soziale Höhe der einzelnen Ameisenarten (WELLENSTEIN, 1952). Alle acht in Europa heimischen Roten Waldameisen (*Formica* s. str.) decken ihren Energiebedarf in erster Linie aus dem Honigtau von Phloemsaugern und haben mit sehr vielen Blattlausarten enge trophobiontische Beziehungen entwickelt (OEKLAND, 1930; WELLENSTEIN, 1952; GÖßWALD, 1989, 1990; HÖLLDOBLER & WILSON, 1990; BRETZ, 2000).

Von den mehr als 70 bisher bekannten, von Waldameisen trophobiontisch genutzten Phloemsaugerarten stellen die fast ausschließlich baumbewohnenden Rindenläuse (Lachnidae, Homoptera) die quantitativ wichtigsten Honigtauquellen dar (WELLENSTEIN, 1952; 1990; BRETZ, 2000). Wie in anderen Aphidenfamilien variiert auch innerhalb der Lachniden die Bindung an Ameisen sehr stark. STADLER (1997) geht davon aus, dass ein Drittel aller in Europa heimischen Blattlausarten fakultativ von Ameisen besucht wird, ein weiteres Drittel obligat von Ameisen abhängig ist und ebenso ein Drittel der Aphidenarten ist nicht myrmecophil.

Die meisten Lachnidenarten werden häufig, aber durchaus nicht immer mit Ameisen angetroffen (SCHEURER, 1964, 1965). Die Arten der Protolachninae werden gar nicht von Ameisen besucht und einige der auf Koniferen lebenden Cinarinae nur bei Massenvermehrungen. Die nur an unterirdischen Teilen von Korbblütern und Hahnenfußgewächsen saugenden Traminae sowie einige Arten der Lachninae und Cinarinae werden hingegen als stark formicophil eingestuft (ECKLOFF, 1976).

In ameisenreichen Wäldern ist die Vielfalt an Aphidenarten generell beträchtlich höher als in ameisenarmen Waldarealen. In den Territorien von Roten Waldameisen können mitunter alle fünf in Europa heimischen Fichtenlachnidenarten angetroffen werden und die Besiedlungsdichten myrmecophiler Aphiden sind deutlich höher als ausser-

halb des Fouragierradius der Waldameisen (MÜLLER, 1960; FOSSEL, 1972; SCHEURER, 1965, 1993; BRETZ, 2000). Myrmecophile Aphidenarten konzentrieren sich in der unmittelbaren Umgebung der Ameisennester und bilden ausgeprägte Cluster-Verteilungen (MÜLLER, 1961; KIDD & TOZER, 1984). Ein von Waldameisen besetztes Areal ist zum einem ein Ausstrahlungszentrum für die Bildung neuer Kolonien über die auswandernden Geflügelten und zum anderen auch ein Erhaltungszentrum für die Populationen in ungünstigen Jahren (KLOFT, 1965; KLOFT et al., 1985). Die Neststandorte von Waldameisen bestimmen demnach im wesentlichen auch das Verteilungsmuster von myrmecophilen Aphidenkolonien (SUDD, 1983).

Die an verschiedenen Standorten durchgeführten Studien über Fichtencinarinen zeigten, dass *C. piceicola* die einzige Fichtenlachnidenart ist, bei der der Aufbau und Fortbestand der Kolonien vom regelmäßigen Ameisenbesuch abhängig ist. Ihr Vorkommen ist auf die Belaufsflächen diverser dominanter Ameisenarten wie etwa *L. niger*, *L. fuliginosus*, *Formica* s. str. und *Camponotus* spec. begrenzt. *C. piceicola* entwickelt in der unmittelbaren Nestumgebung von Roten Waldameisen die größten Dichten. Die fakultativ myrmecophilen Cinarinen *C. pruinosa* und *C. piceae* werden zwar ebenso sehr stark von Ameisen besucht und bilden in der Nestumgebung auch sehr hohe Dichten, doch ist ihr generelles Vorkommen nicht an die Nähe von Ameisennestern gebunden (SCHEURER, 1993; BAUER-DUBAU, 1997). Anders als myrmecophile Aphiden siedeln ameisenunabhängige Aphidenarten hauptsächlich in den Randzonen von Ameisenterritorien (BRADLEY & HINKS, 1968).

In der vorliegenden Studie wurde auch bei der nicht myrmecophilen *C. pilicornis* ein regelmäßiger Besuch durch *F. polyctena* festgestellt, wenn diese zusammen mit *C. pruinosa* und/oder *C. piceicola* auf den Fichten vorkam (Abb. 45). Die möglichen Auswirkungen eines regelmäßigen Ameisenbesuches bei *C. pilicornis* sind nicht ganz eindeutig. Normalerweise wird *C. pilicornis* von dominanten Ameisenarten nicht bzw. sehr selten besucht (SCHEURER, 1965, 1993). In ähnlicher Weise beobachtete auch ADDICOTT (1978), dass die normalerweise von Ameisen nicht besuchte und von Ameisen unabhängige *Macrosiphum valerianae* stets mit Ameisen assoziiert war, wenn diese auf der Wirtspflanze zusammen mit einer oder mehreren myrmecophilen *Aphis*-Arten auftrat. Der Einfluss des Ameisenbesuches war bei dieser Aphidenart jedoch eindeutig negativ. Dies zeigte sich in einem geringeren Wachstum und in einer kürzeren Persistenz der Kolonien von *M. valerianae*.

Ein positiver Einfluss der Ameisen auf den Generationszyklus und Entwicklungsverlauf von *C. pilicornis* ist ebenso zweifelhaft. Nach SCHEURER (1964, 1965, 1993) und LIEBIG (1999) wird der Massenwechsel von *C. pilicornis* in keiner Weise durch Ameisen beeinflusst. FOSSEL (1972) machte hingegen die Feststellung, dass waldameisenreiche Wälder auch von *C. pilicornis* merklich dichter und regelmäßiger besiedelt sind als waldameisenarme. BAUER-DUBAU (1997) beobachtete ebenso, dass die geflügelte Tochtergeneration der V1-Morphe von *C. pilicornis* in Ameisenbelaufsflächen in größeren Dichten vorkommt.

Die ebenso hinsichtlich der Honigtauqualität untersuchte *C. costata* wurde von Waldameisen komplett gemieden. *C. costata* kommt nur sehr sporadisch in einzelnen, sehr kleinen Kolonien auf einigen Wirtsbäumen vor. Diese sich durch starke Wachsbemehlung auszeichnende *Cinara*-Art gilt als nicht formicophil und ameisenunabhängig (KLOFT et al., 1985). Die Wachsbedeckung des Körpers dient dem Schutz vor Verunreinigung durch die stark klebrigen Honigtauausscheidungen (KUNKEL, 1973). Aus der Sicht trophobiontischer Ameisen ist diese Wachsschutzschicht zwar hemmend, doch keineswegs hinderlich für die Entwicklung trophobiontischer Beziehungen (ECKLOFF, 1976). Vielmehr scheint es so, dass *C. costata* einen für Rote Waldmeisen unattraktiven, vielleicht sogar mehr oder weniger abschreckenden Körperduft besitzt. Wenn auch der ausgeschiedene Honigtau diese Duftstoffe enthält, wäre das auch eine Erklärung dafür, dass *F. polyctena* auch den abgetropften Honigtau von *C. costata* nicht aufnahm.

Unter dem Aspekt einer effizienten Abwehr potentieller Fressfreinde könnte die kontinuierliche Präsenz der Wald-

ameisen auf den von *C. piceicola* und *C. pruinosa* besiedelten Wirtsbäumen durchaus auch für koexistierende *C. pilicornis* und *C. costata* von Vorteil sein.

MÜLLER & GODFRAY (1997) demonstrierten, dass gemeinsame Prädatoren der jeweiligen Aphidenarten deren Interaktionen und interspezifische Konkurrenz beeinflussen. Prädatoren und mutualistische Ameisenarten sind nämlich wichtige gemeinschaftsstrukturierende Elemente innerhalb eines Multispecies-Trophobiosesystems (BRADLEY & HINKS, 1968; BRADLEY, 1973 a; ADDICOTT, 1978; MÜLLER & GODFRAY, 1999; IZUMI et al., 2000; MOONEY, 2006; SMITH et al., 2008; MINARRO et al., 2010).

Noch mehr als mutualistische Ameisen beeinflussen spezialisierte Aphidenräuber das Vorkommen, die Häufigkeit und Überlebensdauer von Aphidenpopulationen (SCHEURER, 1971; KLOFT et al., 1985; MÜLLER & GODFRAY, 1999). Insbesonders werden mobile Blattlausprädatoren wie adulte Coccinelliden, Syrphiden sowie Neuropteren und deren Larven effizient von trophobiontischen Ameisen abgewehrt (KAPLAN & EUBANKS 2002; HERBERT & HORN, 2008; SMITH et al., 2008; YOO & HOLWAY, 2011). Wenig mobile, sehr spezialisierte Blattlausprädatoren wie Syrphiden- und Coccinellidenlarven werden hingegen von Ameisen zumeist komplett ignoriert (WELLENSTEIN, 1952; SCHEURER, 1964, 1971; BAUER-DUBAU, 1997; IZUMI & SHIN-ICHI, 2000).

Die Imagines zahlreicher räuberischer, teilweise auch forstwirtschaftlich relevanter Insektenarten sind ausserdem auch häufige Nutznießer des abgetropften Honigtaus von Aphidenkolonien. Für parasitoide Insekten aus der Gruppe der Ichneumoniden, Braconiden, Chalcididen und Tachinen stellt der Honigtau von Homopteren eine besonders wichtige Kohlenhydratquelle dar (ZÖBLEIN, 1955; ELLIOTT et al., 1987; WÄCKERS, 2000).

In Fütterungsversuchen konnte gezeigt werden, dass die mit Honigtau von *Physokermes piceae* ernährten weiblichen Imagines diverser parasitoider Insektenfamilien signifikant länger lebten und eine höhere Eiablagerate aufwiesen als ungefütterte Weibchen (ZÖBELEIN, 1956 b).

Insbesonders ist der Gehalt an Saccharose und Glucose für den Nährwert des Honigtaus von maßgeblicher Bedeutung. Die Trisaccharide Melezitose und Erlose sowie das Disaccharid Trehalose führen hingegen bei alleiniger Verabreichung zu einer deutlichen Verkürzung der Lebensdauer parasitoider Wespenarten (WÄCKERS, 2000). Ein hoher Melezitosegehalt setzt ferner auch die phagostimulierende Wirkung des Honigtaus für wirtssuchende Blattlausprädatoren herab (ROMEIS & ZEBITZ, 1997). Ausserdem vermindern Trisaccharide auch die Dauer der Nutzbarkeit des Honigtaus infolge des schnellen Kristallisierens (STOFFOLANO, 1995; GILBERT & JERVIS, 1998).

Der Honigtau von nicht myrmecophilen Aphiden enthält jedoch deutlich weniger Melezitose als derjenige von myrmecophilen Aphidenarten (VÖLKL et al., 1999; FISCHER et al., 2001; FISCHER & SHINGLETON, 2001).

Aus der Sicht von Blattlausprädatoren und anderer, nicht mutualistischer, honigtaunutzender Insekten sollte der Honigtau von nicht myrmecophilen Lachniden demnach attraktiver sein. Myrmecophile Lachniden wie *C. piceicola* und *C. pruinosa* erreichen allerdings auch viel höhere Populationsdichten und der Honigtau weist auch einen deutlich höheren Gesamtzuckergehalt auf (KLOFT et al., 1985; BAUER-DUBAU, 1997). Die verfügbaren Honigtaumengen und der Nährwert des Honigtaus sind bei den myrmecophilen Lachniden folglich auch höher.

Es stellt sich nun weiters auch die Frage, welche Strategien gemeinsam vorkommende, myrmecophile Blattlausarten entwickelten, um trotz der interspezifischen Konkurrenz um die mutualistischen Vorteile und um die Nutzung gemeinsamer Ressourcen (z.B. ähnliche Saugorte) koexistieren zu können.

Die bei *C. pruinosa* im Sommer sehr häufig zu beobachtende Wurzelmigration sollte sich für die hauptsächlich im oberirdischen Fichtenbereich verbleibende *C. piceicola* vorteilhaft auswirken. Tatsächlich schien sich *C. piceicola* stärker auszubreiten und bildete vor allem im zuvor von *C. pruinosa* bevorzugt besiedelten unteren Stammdrittel des Wirtsbaumes zahlreiche kleine Kolonien (Abb. 52 a, 53 b). Letzteres bestärkt die Annahme, dass die während der

Sommerdepressionsphase vorherrschende, räumliche Trennung der Saugorte die Koexistenz dieser beiden myrmecophilen Cinarinen fördert. Des weiteren fällt diese räumliche Nischendifferenzierung von *C. pruinosa* und *C. piceicola* auch in jene Entwicklungsphase, in der die Sexuparen und Sexuales hervorgebracht werden. Je mehr Sexuales sich entwickeln, desto höher ist auch die Eiablagerate. Die Nutzung des Wurzelraumes und die damit verbundene räumliche Trennung der Saugorte könnten sich demnach auch für eine Koexistenz dieser Cinarinen in der Vegetationsperiode des Folgejahres förderlich auswirken.

Bei der Betrachtung von Konkurrenzmechanismen und Strategien der Koexistenz ist es wichtig, die zeitlich-räumliche Heterogenität der einzelnen Einflussfaktoren zu berücksichtigen. Jede Aphidengeneration ist zunächst einmal einem unterschiedlichen Selektionsdruck ausgesetzt. Dieser wird hauptsächlich bestimmt durch die saisonal veränderliche Wirtspflanzenqualität, durch die von der Aphidenabundanz abhängige intra- und interspezifische Konkurrenz, durch den ebenso saisonal variierenden Prädationsdruck und durch die Anwesenheit mutualistischer Ameisen (CUSHMANN & ADDICOTT, 1991; STADLER & DIXON, 1999; YOO & HOLWAY, 2011).

Bei trophobiontischen Aphiden geht es vor allem darum, die Saugrate, das Exkretionsverhalten und auch den Kohlenhydratstoffwechsel mit dem Honigtaubedarf und der Besuchsintensität der Ameisen zu koordinieren (IZUMI & SHIN-ICHI, 2001). Es liegt nahe, dass sich die einzelnen Lachnidengenerationen an den jahreszeitlich schwankenden Kohlenhydratbedarf und Besuch der Ameisen in einem gewissen Ausmaß anpassen. Die Entwicklung einer gewissen Plastizität im Saug- und Exkretionsverhalten und im Kohlenhydratstoffwechsel dürfte demnach generationsspezifisch sein.

Im allgemeinen sollten obligatorische Trophobionten ihre Abhängigkeit durch eine gesteigerte Attraktivität auszugleichen versuchen. Fakultative Trophobionten wie etwa auch *C. pruinosa* haben sich an ein gelegentliches oder gar längeres Fehlen von Ameisen und auch an einen manchmal sehr geringen Ameisenbesuch angepasst.

Nach IZUMI & SHIN-ICHI (2001) zeigen fakultative Aphiden eine größere verhaltensbiologische und physiologische Plastizität in der Anpassung an die Trophobiose mit Ameisen. Die Entwicklung einer solchen Plastizität in den Reaktionen auf den Ameisenbesuch ist jedoch auch eine unmittelbare Konsequenz der interspezifischen Konkurrenz von gemeinsam im selben Habitat bzw. auf den selben Wirtspflanzen vorkommenden Aphidenarten.

Da *C. pruinosa* gleichzeitig hochattraktiv für Ameisen ist und in ihrer Entwicklung dennoch auch ohne Ameisen auskommt, ist diese *Cinara*-Art aus der Perspektive der Arterhaltung auch die konkurrenzstärkere.

Was bisher allerdings noch wenig berücksichtigt wurde, ist die Tatsache, dass auch *C. piceicola* gewisse Anpassungen an einen saisonal bedingten, sehr schwachen bzw. sehr sporadischen Ameisenbesuch zeigt. Mit dem Erreichen der höchsten Populationsdichten und auch nach dem Populationszusammenbruch geht der Ameisenbesuch sehr stark zurück (Abb. 42). Etliche, größere wie kleine *piceicola*-Kolonien werden dann nur mehr sporadisch oder für längere Zeit gar nicht mehr von Waldameisen besucht. Dennoch verharren die *piceicola*-Kolonien an ihren Saugorten und entfernen den Honigtau genauso wie von Ameisen unabhängige *Cinara*-Arten durch kräftiges Schütteln des Abdomens und durch Hinterbeinbewegungen. Dieses für das Überleben der Lauskolonie notwendige, gefahrlose Entfernen des Honigtaus ist möglicherweise auch ein Hinweis für die Fähigkeit von *C. piceicola*, ebensolche plastische Verhaltensweisen zu entwickeln.

Die Vielfalt an ökologischen Strategien, welche die Koexistenz zahlreicher, verschiedener Aphidenarten innerhalb des Fouragierbereiches von trophobiontischen Ameisen gewährleisten, wirken sich indirekt auch sehr positiv auf die Ernährung der Waldameisen aus (WELLENSTEIN, 1952; MÜLLER, 1960; GÖßWALD, 1990). Trophobiontische Aphiden sind nämlich nicht nur die für Ameisen wichtigsten Kohlenhydratlieferanten, sondern auch wertvolle Eiweißquellen. Die weichhäutigen Aphiden, die in Massenvermehrungsphasen auch in unmittelbarer Nestnähe sehr

hohe Populationsdichten entwickeln können, stellen eine leicht zugängliche, einfach zu bewältigende und sehr protein- und fettreiche Beute dar. Zahlreiche Autoren beobachteten bei unterschiedlichen, vor allem dominanten Ameisenarten ein ambivalentes Verhalten gegenüber den von ihnen trophobiontisch genutzten Aphidenarten (WAY, 1953; PONTIN, 1978; ECKLOFF, 1976; EDINGER, 1985; ROSENGREN & SUNDSTRÖM, 1991; SAKATA, 1995; OFFENBERG, 2001). WELLENSTEIN (1952) stellte fest, dass die Roten Waldameisen auch sterbende und bereits tote Lachniden als Beute eintragen. Dadurch leisten die Ameisen neben der Honigtauentfernung noch einen weiteren hygienischen Dienst. Bei den hohen Lachnidenabundanzen fallen sehr viele sterbende Adulte und zu einem kleinen Teil auch noch lebende Larven als potentielle Beutetiere an. Im vorliegenden Fall konnte mehrmals beobachtet werden, wie einzelne Waldameisenarbeiterinnen frisch geborene Erstlarven packten und sofort verzehrten. Wenn man weiters noch bedenkt, dass der abtropfende Honigtau grosser Lachnidenkolonien eine starke Lockwirkung auf eine Vielfalt an Insekten ausübt, wird klar, dass die Ameisen auch noch von einem gesteigerten Beutespektrum profitieren (WELLENSTEIN, 1952; ZÖBELEIN, 1956; GÖßWALD, 1990; BRETZ, 2000).

6. ZUSAMMENFASSUNG

Das Hauptziel der vorliegenden Arbeit bestand darin, die Trophobiose zwischen den Fichtenlachniden *C. piceicola*, *C. pruinosa* sowie *C. pilicornis* und der Waldameise *Formica polyctena* erstmals unter einem prozessorientierten Gesichtspunkt zu untersuchen. Dazu war es erforderlich, die drei genannten Fichten-*Cinarinen* in der Situation der Koexistenz hinsichtlich ihrer Abundanzen, der Intensität des Ameisenbesuches, der Besiedlungsdynamik innerhalb eines Wirtsbaumes sowie hinsichtlich der Honigtauqualität miteinander zu vergleichen.

Neben dem interspezifischen Vergleich waren auch zeitliche Aspekte sehr wichtig. Deshalb wurden die Qualität des Honigtaus, die Abundanzen der Lachniden und der Ameisenbesuch auch in Bezug zur Morphe bzw. zur Jahreszeit und zum jeweiligen Beobachtungsjahr untersucht.

Für die Analyse des Zusammenhanges zwischen der Honigtauqualität und der Intensität des Ameisenbesuches erschien es ausserdem auch wichtig, den Einfluss des Ameisenbesuches, der Tageszeit und des Saugortes auf die Qualität des Honigtaus zu untersuchen.

Die Ergebnisse aus den Honigtauanalysen, die bisherigen Kenntnisse zur Ernährungsphysiologie der Aphiden und die erstmals per HPLC durchgeführte Aminosäurenanalyse des Fichtenphloemsaftes ermöglichten es auch, Fragen zum Zucker- und Aminosäurenstoffwechsel der Fichtenrindenläuse zu bearbeiten.

1. Die Lachnidenkoloniegröße und der Ameisenbesuch ändern sich sowohl im saisonalen Verlauf als auch im Kontext zur Lachnidenspecies sehr deutlich. In allen 3 Untersuchungsjahren haben die obligat myrmecophile *C. piceicola* und die fakultativ myrmecophile *C. pruinosa* ihre größten Kolonien innerhalb der 3. Mai- und 1. Junidekade. Die Kolonien von *C. pruinosa* wachsen am schnellsten und werden im Vergleich zu *C. piceicola* und *C. pilicornis* auch größer. Die als nicht myrmecophil eingestufte *C. pilicornis* entwickelt im Vergleich zu den myrmecophilen Cinarinen deutlich kleinere Kolonien. Generell sind aber auch bei *C. piceicola* und *C. pruinosa* die kleineren Kolonien (Grössenklasse I und II) im gesamten Jahresverlauf am häufigsten.
In der 2. Junidekade brechen die Kolonien von *C. pruinosa* und *C. pilicornis* infolge von Emigrationen in einem stärkeren Ausmaß zusammen als bei *C. piceicola*. *C. pruinosa* besiedelt im Hochsommer ausschließlich die Wurzelregion der Fichte (Wurzelmigration). *C. piceicola* ist auf den oberirdischen Fichtenteilen während des gesamten Aufnahmezeitraumes als einzige *Cinara*-Art durchgehend präsent.

2. Das saisonale Muster des Ameisenbesuches ist bei *C. piceicola* und *C. pruinosa* sehr ähnlich. Die mit Abstand höchste Ameisenbesuchsintensität wurde in der 2. Aprildekade registriert. Im weiteren saisonalen Verlauf geht der Ameisenbesuch in allen drei Jahren zunehmend zurück und steigt bereits im Hochsommer oder erst im Spätsommer und Herbst wieder etwas an. Auch bei *C. pilicornis* wird in den ersten beiden Aprildekaden ein mit Abstand stärkerer Ameisenbesuch registriert als in den nachfolgenden Monatsdekaden. *C. pilicornis* wird in den meisten Monatsdekaden signifikant weniger besucht. Der Ameisenbesuch an *C. piceicola* und *C. pruinosa* ist zumeist gleich stark. Tendentiell wird *C. piceicola* aber während der Vermehrungsphase (2. Maidekade) und in der Phase der sexuellen Generation (2. Oktoberdekade) stärker besucht als *C. pruinosa*.

3. Der Ameisenbesuch an *C. piceicola* und *C. pruinosa* korreliert hochsignifikant negativ mit der Koloniegröße. Im Jahresverlauf geht der Ameisenbesuch mit wachsender Koloniegröße zurück bzw. erreicht bei kleinen Kolonien am Anfang und am Ende der gesamten Aufnahmeperiode ein deutlich höheres Niveau. Bei *C. pilicornis* korreliert der Ameisenbesuch nicht mit der Koloniegröße. Unabhängig der Individuenzahl pro Kolonie ist der Ameisenbesuch an *C. pilicornis* während des saisonalen Verlaufes entweder sehr niedrig oder bleibt ganz aus.

4. *C. piceicola* und *C. pruinosa* zeigen innerhalb eines Wirtsbaumes eine ausgeprägte räumlich-zeitliche Besiedlungsdynamik. In der Koloniegründungs- und Vermehrungsphase (1. Mai – 1. Junidekade) wird zunächst verstärkt die obere Baumregion besiedelt. *C. piceicola* bildet vor allem in der Terminalregion oftmals grosse Kolonien. In diesem Zeitraum werden auch jüngere Triebe bevorzugt – *C. piceicola* verstärkt an diesjährigen und 1 – 2-jährigen, *C. pruinosa* verstärkt an 3 – 4-jährigen Trieben. Während des Massenwechsels (ab Mitte Juni und Juli) verlagert sich der Schwerpunkt der Besiedlung zunehmend auf die untere Baumregion und es werden ältere Triebe aufgesucht – *C. piceicola* verstärkt die 4 – 5-jährigen und *C. pruinosa* verstärkt die 4 – 7-jährigen Triebe. Die fast ausschließlich auf diesjährigen Trieben saugende *C. pilicornis* zeigt ebenso diese Tendenz, in der Vermehrungsphase die obere Baumregion und nach dem Koloniezusammenbruch verstärkt die mittlere und untere Baumregion aufzusuchen.

5. Die Ameisen-Abschirmungsexperimente zeigen, dass der Ameisenbesuch alle 3 Cinarinen hinsichtlich der Koloniegröße, Koloniezahl und der Dauer der Präsenz beeinflußt. Die Kolonien von *C. piceicola* und *C. pruinosa* sind ohne Ameisenbesuch nicht nur kleiner sondern gehen auch in der Zahl deutlich zurück. Bei *C. piceicola* ist ausserdem auch die Dauer der Präsenz auf Bäumen ohne Ameisenbesuch deutlich kürzer. *C.pilicornis* entwickelt sich hingegen ohne Ameisenbesuch besser. Es werden nicht nur mehr Kolonien aufgebaut, diese sind zudem grösser und halten sich auf abgeschirmten Bäumen auch länger.

6. Die Qualität des Honigtaus ist durch die Konzentrationen und prozentualen Anteile der Zucker und Aminosäuren definiert. Der interspezifische Vergleich des Honigtaus wurde für drei Cinarinen der V1-Morphe (*C. piceicola*, *C. pruinosa*, *C. pilicornis*) und für vier Cinarinen der V2-Morphe (neben den erwähnten zusätzlich noch *C. costata*) durchgeführt. Bezüglich der V1-Morphe sind die Gesamtzucker- und Gesamtaminosäurenkonzentrationen bei den myrmecophilen *Cinara*-Arten um ein Mehrfaches höher als bei *C. pilicornis*. Im Honigtau aller drei *Cinara*-Arten sind Melezitose gefolgt von Trehalose die dominanten Zucker und Glutamin gefolgt von Glutamat die dominanten Aminosäuren. *C. piceicola* und *C. pruinosa* scheiden deutlich mehr Melezitose, Trehalose und Glutamin aus. Der Honigtau der drei Cinarinen enthält jeweils die selben 18 Aminosäuren. Die Gesamtzuckerkonzentrationen korrelieren bei allen drei Cinarinen signifikant positiv mit den Gesamtaminosäurenkonzentrationen.

7. Der 4-Arten-Vergleich des Honigtaus der V2-Morphe zeigt eine etwas andere Situation auf. Die Gesamtzuckerkonzentrationen unterscheiden sich nicht signifikant. Die nicht myrmecophilen Cinarinen (*C. pilicornis*, *C. costata*) geben jedoch ebenso die geringsten Melezitosemengen ab. *C. costata* nimmt mit dem sehr hohen Saccharoseanteil (75 %) eine Sonderposition ein. Die Gesamtaminosäurenkonzentrationen des Honigtaus dieser vier Cinarinen sind zwar sehr ähnlich, doch unterscheiden sich die Aminosäurenmuster bei den

einzelnen Arten deutlich voneinander. Im Honigtau von *C. costata* ist Glutamin die am höchsten konzentrierte Aminosäure, bei *C. piceicola* und *C. pruinosa* ist es Glutamat und bei *C. pilicornis* ist es Asparagin.

8. Der für *C. piceicola* und *C. pruinosa* durchgeführte morphenspezifische Vergleich der Honigtauqualität zeigt hinsichtlich der qualitativen Zusammensetzung und der Konzentrationen der Zucker und Aminosäuren sehr große Unterschiede. Der Honigtau der Fundatrices und der V1-Morphe hat infolge der viel höheren Trehalose- und Melezitoseanteile einen mehrfach höheren Zuckergehalt und infolge der viel höheren Glutamin- und Serinanteile auch eine höhere Gesamtaminosäurenkonzentration als der Honigtau der nachfolgenden Generationen (V2-Morphe, Sexupare, Ovipare). Die Gesamtzuckerkonzentration nimmt bei der V2-Morphe, den Sexuparen und Oviparen im Verhältnis zur Gesamtaminosäurenkonzentration deutlich ab. Ausserdem verschiebt sich bei diesen Morphen auch das Verhältnis der Glutamin- zur Glutamatkonzentration deutlich zugunsten der letzteren Aminosäure. Anders als bei diesen genannten Morphen korrelieren die Konzentrationen der essentiellen Aminosäuren bei der V1-Morphe hochsignifikant positiv mit der Konzentrationssumme von Glutamin und Glutamat.

9. Die Honigtauqualität variiert innerhalb einer *Cinara*-Art bei den einzelnen, an verschiedenen Positionen saugenden Kolonien zumeist in einem stärkeren Ausmaß als im tageszeitlichen Verlauf. Die Gesamtzuckerkonzentration des Honigtaus von *C. pilicornis* ändert sich im Tagesverlauf nicht signifikant. Der Honigtau von *C. pruinosa* hat mittags die geringsten Gesamtzucker- und Gesamtaminosäurenkonzentrationen. *C. piceicola* gibt morgens und mittags mehr Trehalose, Saccharose und Erlose ab als nachmittags und abends. Während sich die Melezitosekonzentration im Honigtau von *C. piceicola* im Tagesverlauf nicht verändert, wird dieses Trisaccharid gemeinsam mit Erlose von *C. pruinosa* nachmittags am stärksten ausgeschieden und von *C. pilicornis* in den Morgenstunden. Die Gesamtaminosäurenkonzentration des Honigtaus von *C. piceicola* und *C. pilicornis* schwankt während des Tagesverlaufes nicht signifikant.

10. Der Ameisenbesuch hat auch einen Einfluss auf den Stoffwechsel der Lachniden. Ameisenbelaufene Kolonien von *C. piceicola* und *C. pruinosa* scheiden eine signifikant höhere Glucosemenge aus. Bei *C. pilicornis* ändert sich die Glucosekonzentration in Abhängigkeit des Ameisenbesuches nicht signifikant. Alle drei *Cinara*-Arten scheiden bei Ameisenbesuch hingegen höhere Konzentrationen an essentiellen Aminosäuren aus. Bei *C. piceicola* handelt es sich um Arginin, Threonin, Valin/Tryptophan, Phenylalanin, Leucin und Histidin, bei *C. pruinosa* um Arginin, Valin/Tryptophan und Leucin und bei *C. pilicornis* um Valin/Tryptophan, Isoleucin, Leucin, Lysin sowie Histidin.

11. Der Phloemsaft der Fichte unterscheidet sich gegenüber dem Honigtau von *C. piceicola* nicht nur durch die viel höhere Gesamtaminosäurenkonzentration, sondern auch im Aminosäurenspektrum. Glutamin ist im Phloemsaft die mit Abstand am stärksten vertretene Aminosäure, gefolgt von Glutamat und Threonin. Im Honigtau dominiert hingegen Glutamat vor Glutamin und Threonin. Die nicht essentiellen Aminosäuren Glutamin, Serin, Glutamat, Glycin, Alanin, Prolin und Tyrosin sowie die essentiellen Aminosäuren Threonin, Valin/Tryptophan, Phenylalanin, Isoleucin, Leucin, Lysin und Histidin sind im Phloemsaft signifikant höher konzentriert als im Honigtau. Im Phloemsaft konnte hingegen kein Arginin und Aspartat nachgewiesen werden.

7. SUMMARY

The main target of the present study was investigating on the trophobiosis between spruce lachnids *C. piceicola*, *C. pruinosa* and *C. pilicornis* and the forest ant *Formica polyctena* for the first time under a process oriented aspect. Main requirement was to compare the three before mentioned Cinarines in the situation of coexistence in respect to their abundances, the intensity of ant attendance, the dynamics of colonisation within a host-tree as well as the honeydew quality.

In addition to interspecific comparisons also time aspects were crucial consequently the quality of honeydew, the abundances of the lachnids and the ant attendance were analysed related to the morph as well as to season and year of investigation.

For the analysis of the correlation between honeydew quality and the intensity of ant visitation it turned out important to analyse the influence of the factors ant attendance, time of the day and the feeding site compared to the honeydew quality.

The results of the honeydew-analyses, the current knowledge concerning physiology of nutrition of the aphids and the first time via HPLC arranged analyses of the amino acids of the spruce phloem-sap enabled to work on questions concerning sugar- und amino acid metabolism of the spruce aphids.

1. The colony size of lachnids and the ant attendance changed severely as well in the laps of seasons as in the context of *Cinara* species. In all three years of investigation the obligate myrmecophile *C. piceicola* and the facultative myrmecophile *C. pruinosa* have their maximum colony sizes between 3rd May- and 1st June decade. The *C. pruinosa* colonies show the highest growth rate and reach in comparison to *C. piceicola* and *C. pilicornis* also larger sizes. The non-myrmecophile classified *C. pilicornis* develops, compared to myrmecophile Cinarines, considerably smaller colonies. But in general also for *C. piceicola* and *C. pruinosa* rather small colonies (categories I and II) are dominating in the course of the year.
In the second decade of June, as consequence of emigration, the colonies of *C. pruinosa* and *C. pilicornis* are collapsing to an higher extent than colonies of *C. piceicola.* During summer *C. pruinosa* is populating purely the root areas (root-migration). *C. piceicola* is the only *Cinara*-species present on the aerial part of the spruce trees during the whole year.

2. The seasonal patterns of ant attendance are similar between *C. piceicola* and *C. pruinosa*. The by far highest intensity of ant attendance was registered in the 2nd decade of April. In the further seasonal course ant attendance steadily declines until it slightly increases again in midsummer or early autumn. Also for *C. pilicornis* a very significant higher ant attendance is registered in the first two decades of April. *C. pilicornis* is in the majority of the monthly decades significantly less attended. The ant attendance on *C. piceicola* and *C. pruinosa* is most of the time similarly strong. But by trend *C. piceicola* is stronger attended during the reproduction period (second decade of May) and in the phases of sexual generation (second decade of October) than *C. pruinosa*.

3. The ant attendance on *C. piceicola* and *C. pruinosa* correlates significantly negative to the colony sizes. In the course of the year ant attendance declines with increase of the colony, respectively reaches with small colonies in the beginning and the end of the whole investigation period a significantly higher level. Ant attendance does not correlate with the colony size of *C. pilicornis*. Regardlessly of the number of individuals per colony, ant attendance on *C. pilicornis* remains in the course of the season either very poor or does not occur at all.

4. *C. piceicola* and *C. pruinosa* show within one host tree a distinct territorial and chronological dynamics of population. In the first colony founding- and generation phases (1st May-1st June decade) focal areas are the upper tree regions. *C. piceicola* are developing particularly in the terminal region often big colonies. In this timespan young sprouts are appreciated – of *C. piceicola* mainly this years and 1-2 years old, of *C. pruinosa* strongly on 3 – 4 years old ones. During period of population collapse (starting Mid June-July) the focus for population dislocates increasingly to the lower tree regions and older shoots are frequented – of *C. piceicola* intensified the 4 – 5-years old and of *C. pruinosa* increased the 4 – 7-year old ones. The almost exclusively on this year's shoots sucking *C. pilicornis* shows similarly the tendency to populate in the phases of propagation the upper tree regions and after the collapse of the colony to increasingly visit the medium and lower parts of the trees.

5. The ant-screen experiments illustrate the influence of ant visitation to all 3 cinarines in terms of cohort size and number of colonies as well as the duration of their presence. The *C. piceicola* and *C. pruinosa* colonies are without ant visitation not only smaller they are also decreasing by number. In addition for *C. piceicola* colonies the time of presence on the trees is significantly shorter without ants visit. In contrary to this, *C. pilicornis* develops without ant visit better. These species builds up not only more colonies, but these colonies are also bigger and last longer on the screened trees.

6. The quality of the honeydew is defined by concentration and percental share of sugar and amino acids. The interspecific comparison of honeydew was done for three Cinarines of V1-morphs (*C. piceicola*, *C. pruinosa*, *C. pilicornis*) plus for four Cinarines of the V2-morphs (before mentioned 3 species plus *C. costata*). Regarding the V1-morphs the totals of sugar and amino-acid concentration in the honeydew of myrmecophile *Cinara* species is multiple times higher compared to *C. pilicornis.* In the honeydew of all three C*inara* species melezitose followed by trehalose are the dominant sugars and glutamine followed by glutamate the dominant amino-acids. *C. piceicola* and *C. pruinosa* excrete significantly more melezitose, trehalose and glutamine. The honeydew of the three Cinarines contains always the same 18 amino-acids and the total sugar-concentration correlates significantly positive with the total amino-acid-concentration.

7. The 4-species honeydew comparison of the V2-morphe shows a slightly different situation. The total sugar-concentrations do not differ significantly. The non-myrmecophile *C. pilicornis* and *C. costata* secret the smallest amount of melezitose. *C. costata* takes a special position with its highest sucrose production (75% share) The honeydew's total amino-acid concentrations of these 4 Cinarines are very similar, but the amino-acid patterns differ among the species. In the honeydew of *C. costata* is glutamine the acid with the highest concentration, in the honeydew of *C. piceicola* and *C. pruinosa* it is glutamate and of *C. pilicornis'* it is asparagine.

8. The for *C. piceicola* and *C. pruinosa* effected morph-specific comparison of the honeydew qualities shows big differences in terms of constitution and concentration of sugar and amino-acids. The honeydew of the fundatrices and of the V1-morph contains, as result of higher trehalose- and melezitose-shares, a multiple times higher sugar content and, as result of the higher glutamine- and serine-contents, also higher total amino-acid concentration than the following generations (V2-morph, sexupare, ovipare). The total sugar concentration declines on V2-morph, on sexupares and on ovipares in relation to the total amino-acid-concentration clearly. Additionally, on these morphs the glutamine-glutamate-ration shifts significantly in favour of the latter amino-acid. Opposite to the before mentioned morphs the concentration of the essential amino-acids correlates significantly positive to the total concentration of glutamine and glutamate on the V1-morph.

9. The quality of honeydew varies within one *Cinara*-species between colonies on different feeding sites. This variation occurs most of the time to a bigger extent compared to the intraday-variation. The total sugar-concentration of the honeydew of *C. pilicornis* does not vary significantly in the course of a day. The honeydew of *C. pruinosa* shows at noon time the lowest total sugar- and total amino acid- concentration. *C. piceicola* produces in the morning hours and at noon time more trehalose, saccharose und erlose than in the afternoon- and evening hours. Whereas melezitose concentration in *C. piceicola's* honeydew does not vary during the day, trisaccharid plus erlose, same as *C. pruinosa,* are produced more in the afternoon and *C. pilicornis* secrets the most in the morning hours. The total sugar-concentration of *C. piceicola's* and *C. pilicornis'* honeydew does not show a significant intraday variation.

10. Ant attendance get an influence on the metabolism of a lachnid. Ant tended colonies of *C. piceicola*- and *C. pruinosa* secret significantly higher quantities of glucose than ant-excluded colonies of these aphid species. On *C. pilicornis* the glucose concentration does not change significantly in relation to ant attendance. But all three *Cinara*-species secret higher concentration of essential amino acids as result of ant attendance. On *C. piceicola* these are arginine, threonine, valine/tryptophan, phenylalanine, leucine und histidine, on *C. pruinosa* these are arginine, valine/tryptophan und leucine and on *C. pilicornis* these are valine/tryptophan, isoleucine, leucine, lysine as well as histidine.

11. In comparison to the honeydew of *C. piceicola* spruce phloem sap defers not only in terms of much higher total amino acid concentration but also in the amino acid spectrum. Glutamine is in the phloem sap the by far dominant amino acid followed by glutamate and threonine. Whereas in the honeydew glutamate dominates followed by glutamine and threonine. The non-essential amino acids glutamine, serine glutamate, glycine alanine, proline and tyrosine as well as the essential amino acids threonine, valine/tryptophan, phenylanine isoleucine, leucine, lysine and histidine are in the phloem sap significantly higher concentrated than in the honeydew. On the other hand in the phloem sap no arginine and no aspartate could be detected.

8. LITERATUR

ABISGOLD, J.D., SIMPSON, S.J. & DOUGLAS, A.E. (1994): Nutrient regulation in the pea aphid *Acyrthosiphon pisum*: application of a novel geometric framework to sugar and amino acid consumption. – Physiol. Entomol., **19**, 95 – 102.

ADDICOTT, J. H. (1978): Competition for mutualists: aphids and ants. – Can. J. Zool. **56**, 2093 – 2096.

ADDICOTT, J. H. (1978): A multispecies aphid-ant association: density dependence and species-specific effects. – Can. J. Zool. **57**, 558-569.

ASHFORD D.A., SMITH W.A. & DOUGLAS A.E. (2000): Living on a high sugar diet: the fate of sucrose ingested by a phloem-feeding insect, the pea aphid *Acyrthosiphon pisum*. – Journal of Insect Physiology, **46**, 335 – 342.

AUCLAIR, J.L. (1963): Aphid feeding and nutrition. – Ann. Rev. Ent., **8**, 439 – 490.

BANKS, C. J. & NIXON, H. L. (1958): The feeding and excretion rates of *Aphis fabae* Scop. on *Vicia faba* L. – Entomol. Exp. Appl. **2**, 77 – 81.

BANKS, C. J. & MAC AULAY, E. D. M. (1967): Effects of *Aphis fabae* Scop. and of its attended ants and insect predators on yields of field beans (*Vicia faba* L). – Annals of Applied Biology **60**, 445 – 453.

BARLOW, C. A. & MC CULLY, M.E. (1972): The ruby laser as an instrument for cutting the stylets of feeding aphids. – Can. J. Zool., **50**, 1497 – 1498.

BARTLETT, B.R. (1961): The influence of ants upon parasites, predators and scale insects. – Annals of the Entomological Society of America, **54**, 543 – 551.

BANKS, C.J. (1962): Effects of the ant *Lasius niger* (L.) on insects preying on small populations of *Aphis fabae* Scop. on bean plants. – Annals of Applied Biology, **50**, 669 – 679.

BAUER-DUBAU & SCHEURER (1995): Zur Kenntnis honigtauliefernder Koniferenläuse (Aphidina, Lachnidae): Aufenthaltsorte und Abundanz während des Jahres 1992 im Botanischen Garten Berlin (Dahlem). – Mitt. Dsch. Ges. Allg. Angew. Ent., **9**, 715 – 719.

BAUER-DUBAU, K. (1998): The relationship between *Cinara* ssp. (Lachnidae) and ants. - In: Aphids in natural and managed ecosystems (Nieto Nafria, J.M. & Dixon, A.F.G. eds), 127-132pp. - Universidad de León (Secretariado Publicationes).

BAUER-DUBAU, K. (1997): Untersuchungen zur Wirtspflanzenspezifität und Populationsdynamik honigtau-liefernder Lachniden (Homoptera, Aphidoidea, Lachnidae) unter besonderer Berücksichtigung ihrer tropho-biotischen Beziehung zu Formiciden. – Inaugural-Dissertation der Universität Berlin, 387 S.

BERNAYS, E.A. & WOODHEAD, S. (1984): The need for high levels of phenylalanine in the diet of *Schistocera gregaria* nymphs. – J. Insect Physiol., **30**, 489 – 493.

BERNAYS, E.A. & KLEIN, B.A. (2002): Quantifying the symbiont contribution to essential amino acids in aphids: the importance of tryptophan for *Uroleucon ambrosiae*. – Physiol. Entomol., **27**, 275 – 284.

BILLICK, I. & TONKEL, K. (2003): The relative importance of spatial vs. temporal variability in generating a conditional mutualism. – Ecology, **84**, 289 – 295.

BISHOP, D.B. & BRISTOW, C.M. (2003): Effects of the presence of the Allegheny mound ant (Hymenoptera: Formicidae) in providing enemy-free space to myrmecophilous aphid and soft scale populations. – Annals of the Entomological Society of America, **96**, 202 – 210.

BLACKMAN, R. L. & EASTOP, V. F. (1994): Aphids on the world´s trees, an identification and information guide. – CAB International in association with the Natural History Museum of London.

BLÜTHGEN, N., MEZGER, D. & LINSENMAIR, K.E. (2006): Ant-hemipteran trophobiosises in a Bornean rainforest – diversity, specificity and monopolisation. – Insectes Sociaux, **53**, 194 – 203.

BONSER, R., WRIGHT, P.J., BAMENT, S. & CHUKWU, U.O. (1998): Optimal patch use by foraging workers of *Lasius fuliginosus*, *L. Niger* and *Myrmica ruginodis*. – Ecol. Entom. **23**, 15 – 21.

BÖRNER, C. & FRANZ, H. (1956): Die Blattläuse des Nordostalpengebietes und seines Vorlandes. – Oesterr. Zool. Z., **6** (3 – 5), 297 – 411.

BRADLEY, G.A. & HINKS, J.D. (1968): Ants, aphids, and jack pine in Manitoba. Can. Entomol., **100**, 40 – 50.

BRADLEY, G.A. (1973 a): Effect of *Formica obscuripes* (Hymenoptera: Formicidae) on the predator-prey relationship between *Hyperaspis congressis* (Coleoptera: Coccinellidae) and *Toumeyella numismaticum* (Homoptera: Coccidae). – Can. Entomol., **105**, 1113 – 1118.

BRETON, L. M. & ADDICOTT, J. F. (1992 a): Does host-plant quality mediate aphid-ant mutualism? – Oikos **63**, 253 – 259.

BRETON, L. M. & ADDICOTT, J. F. (1992 b): Density-dependent mutualism in an aphid-ant interaction. – Ecology **73**, 2175 – 2180.

BRETZ, D. (2000): Wirkungen der Waldameisen im Ökosystem. – Ameisenschutz aktuell, **14**, Sonderheft 2000, 21 – 28.

BRISTOW, C. (1984): Differantial benefits from ant-attendance on two species of Homoptera on New York ironweed. – J. Anim. Ecol. **53**, 715 – 726.

BRISTOW, C. (1991): Why are so few aphids ant-tended? – In: Huxley, C. R. 6 Cutler, D. F. (eds) Ant-plant interactions. – Oxford University Press, Oxford, 104 – 199.

BRODBECK, B. & STRONG, (1987): amino acid nutrition of herbivorous insects and stress to host plants. In: Insect Outbreaks (ed. by BARBOSA, P. & SCHULTZ, J.C.), Academic Press, New York, 347 – 364.

BRONSTEIN, J.L. (1994 a): Conditional outcomes in mutualistic interactions. – Trends Ecol. Evol. **9**, 214 – 217.

BRONSTEIN, J.L. (1994 b): Our current understanding of mutualism. – Q. Rev. Biol. **69**, 31 – 51.

BRONSTEIN, J.L. (2001 a): The costs of mutualism. – Integr. Compar. Biol. **41**, 825 – 839.

BRONSTEIN, J.L. (2001 b): The exploitation of mutualisms. – Ecol. Lett. **4**, 277 – 287.

BUCHNER, P. (1965): Endosymbiosis of animals with plant microorganisms. – Chichester, UK: Wiley.

BUCKLEY, R. (1987): Interactions involving plants, Homoptera and ants. – Annu. Rev. Ecol. Syst. **18**, 111 – 135.

BÜCKLE, W. (1963 a): Morphendifferenzierung der Chaetophoridae des Ahorns in Abhängigkeit von Klimafaktoren und Physiologie der Wirtspflanze. – Zool. Jb. Anat., **80**, 385 – 458.

BÜCKLE, W. (1963 b): Enwicklung und Migration der Chaetophoridae des Ahorns in Abhängigkeit von Klimafaktoren und Physiologie der Wirtspflanze. – Zool. Jb. Physiol., **70**, 177 – 244.

BÜSGEN, M. (1891): Der Honigtau. Biologische Studien an Pflanzen und Pflanzenläusen. Sonderdruck aus: Jenaische Zeitschrift Nat. wiss. **25**, 339 – 428.

BUSCHINGER, A. (2000): Ansprüche der Waldameisen an ihren Lebensraum. – Ameisenschutz aktuell, Vol. **14** (S/2000), 13 – 20.

BYRNE, D. N. & MILLER, W. B. (1990): Carbohydrate and amino acid composition of phloem sap and honeydew produced by *Bemisia tabaci*. – J. Insect Physiol. **36**, 433 – 439.

CANDY, D.J. (1989): Utilisation of fuels by the flight muscle. In: GOLDSWORTHY, G.J. & WHEELER, C.H. (eds.) Insect flight CRC Press Inc. Boca raton, 305 – 319.

CARTER, C. I. & MALSEN, N. R. (1982). Conifers Lachnids in Britain. – Forestry Commission Bulletin 58.

CORBESIÉR, L., HAVELANGE, A., LEJEUNE, P., BERNIER, G. & PERILLEUX, C. (2001): N content of phloem and xylem exudates during the transition to flowering in *Sinapis alba* and *Arabidopsis thaliana*. – Plant, Cell and Environment, **24**, 367 – 375.

CORUZZI, G.M. & ZHOU, L. (2001): Carbon and nitrogen sensing and signaling in plants: emerging `matrix effects´. – Curr. Opin. Plant Biol., **4**, 247 – 253.

CUSHMAN, J. H. & ADDICOTT, J. F. (1989): Inter- and intraspecific competition for mutualists: ants as a limited and limiting resource for aphids. – Oecologia **79**, 315 – 321.

CUSHMAN, J. H. & ADDICOTT, J. F. (1991): Conditional interactions in ant-herbivore mutualisms. – In: HUXLEY, C. R. AND CUTLER, D. F. (eds) Ant-plant interactions. – Oxford University Press, pp. 92 – 103.

CUSHMAN, J. H. & WHITHAM, T. G. (1991): Competition mediating the outcome of a mutualism: protective services of ants as a limiting resource for membracids. – Am. Nat. **138**, 851 – 865.

DADD, R.H. & KRIEGER, D.L. (1968): Dietary amino acid requirements of the aphid *Myzus persicae*. – J. Insect Physiol., **14**, 741 – 764.

DADD, R.H. (1985): Nutrition: organisms. In: Kerkut, G.A. & Gilbert, L.I. (eds). – Comprehensive insect physiology, biochemistry and pharmacology, **4**, Oxford, UK: Pergamon Press, pp. 313 – 391.

DANIELS, M., BALE, J.S., NEWBURY, H.J., LIND, R.J. & PRITCHARD, J. (2009): A sublethal dose of thiamethoxam causes a reduction in xylem feeding by the bird cheery-oat aphid (*Rhopalosiphum padi*), which is associated with dehydration and reduced performance. – J. Insect Physiol., **55**, 758 – 765.

DEHN, M. VON (1961): Untersuchungen zur Ernährungsphysiologie der Aphiden. Die Aminosäuren und Zucker im Siebröhrensaft einiger Krautgewächsarten und im Honigtau ihrer Schmarotzer. – Z. f. vergl. Physiol. **45**, 88 – 108.

DEL-CLARO, K. & OLIVEIRA, P. S. (1993): Ant-Homoptera interactions: do alternative sugar sources distract tending ants? – Oikos **68**, 202 – 206.

DELABIE, J.H.C. (2001): Trophobiosis between Formicidae and Hemiptera (Sternorrhyncha and Auchenorrhyncha): an overview. – Neotrop. Ent. **30** (4), 501 – 516.

DEVRIES, P. J. (1991): Mutualism between *Thisbe irenea* butterflies and ants, and the role of ant ecology in the evolution of larval-ant associations. – Biol. J. Linn. Soc. **43**, 179 – 195.

DIXON, A.F.G. (1966): The effect of population density and nutritive status of the host on the summer reproductive activity of the sycamore aphid, *Drepanosiphum platanoides* SCHR. – J. Anim. Ecology, **35**, 105 – 112.

DIXON, A.F.G. (1970): Quality and availability of food for a sycamore aphid population. – In: WATON, A. (ed.), Animal populations in relation to their food resources.- Blackwell, Oxford, pp. 271 – 287.

DIXON, A.F.G. & AGARWALA, B.K. (1999): Ladybird-induced life-history changes in aphids. – Proc. R. Soc. London Ser. B **266**, 1549 – 1553.

DIXON, A.F.G. & WRATTEN, S.D. (1971): Laboratory studies on aggregation, size and fecundity in the black bean aphid, *Aphis fabae*. – Scop. Bull. ent. Res., **61**, 97 – 111.

DOUGLAS, A. E. (1989): Mycetocyte symbiosis in insects. – Biological Reviews, **69**, 409 – 434.

DOUGLAS, A. E. & PROSSER, W. A. (1992): Synthesis of the essential amino acid tryptophan in the pea aphid (*Acyrthosiphon pisum*) symbiosis. – J. Insect Physiol., **38**, 565 – 568.

DOUGLAS, A. E. (1993): The nutritional quality of phloem sap utilized by natural aphid populations. – Ecol. Entomol. **18**, 31 – 38.

DOUGLAS, A. E., MINTO, L. B. & WILKINSON, T. L. (2001): Quantifying nutrient production by the microbial symbiosis in an aphid. – J. Exp. Biol., **204**, 349 – 358.

DOUGLAS A. E. (2003): Nutritional physiology of aphids. – Advances in Insect Physiology, **31**, 73 – 140.

DOUGLAS A. E. (2006): Phloem-sap feeding by animals: problems and solutions. – J. Exp. Biol. **57**, No. 4, 747 – 754.

DOUGLAS, A.E., D.R.G. PRICE, L.B. MINTO, E. JONES, K.V. PESCOD, C.L.M.J. FRANCOIS, J. PRITCHARD & N. BOONHAM (2006): Sweet problems: insect traits defining the limits to dietary sugar utilization by the pea aphid, *Acyrthosiphon pisum*. – J. Exp. Biol. **209**, 1395 – 1403.

DOWNING, N. (1978): Measurements of the osmotic concentrations of stylet sap, haemolymph and honeydew from an aphid under osmotic stress. – J. Exp. Biol. **77**, 247 – 250.

DUCKETT, D. P. (1974): Further studies of ant-aphid interactions. – Ph. D. thesis, Imperial College, Univ. of London.

DUSPIVA, F. (1953): Der Kohlenhydratumsatz im Verdauungstrakt der Rhynchoten, ein Beitrag zum Problem der stofflichen Wechselbeziehungen zwischen saugenden Insekten und ihren Wirtspflanzen. – Mitt. biol. Zent. Anst. Berl. **75**, 82 –90.

DUSPIVA, F. (1954): Weitere Untersuchungen über stoffwechselphysiologische Beziehungen zwischen Rhynchoten und ihren Wirtspflanzen. – Mitt. biol. ZentAnst. Berl. **80**, 155 – 162.

DUSPIVA, F. (1955): Enzymatische Prozesse bei der Honigtaubildung der Aphiden. – Verh. Dt. Zool. Ges. Tübingen, 440 – 447.

EASTOP, V. F. (1972): A taxonomic review of the species of *Cinara* CURTIS occuring in Britain (Hemiptera: Aphididae). Bulletin of the British Museum (Natural History) **27**, 2, London.

EASTOP, V. F. (1976): A review of *Cinara* subgenus *Cinarella* (Hemiptera: Aphididae). Bulletin of the British Museum (Natural History) **35**, 1, London.

ECKERT, R. , RANDALL, D. & AUGUSTINE, G. (1993): Tierphysiologie. – Georg-Thieme Verlag, Stuttgart-New York, 2. Aufl., 724 S.

ECKLOFF, W. (1972): Beitrag zur Ökologie und forstlichen Bedeutung bienenwirtschaftlich wichtiger Rindenläuse. – Z. ang. Ent. **70**, 134 – 157.

ECKLOFF, W. (1976): Untersuchungen und Diskussionen zur Evolutionsbiologie und zum Kommunikationssystem der Trophobiose zwischen formicophilen Homoptern (besonders Aphiden) und Ameisen unter Berücksichtigung der Beziehungen zwischen Aphiden und Dipteren. - Inaugural-Dissertation der Fakultät für Biologie der Alberts-Ludwig-Universität Freiburg im Breisgau, 231 S.

ECKLOFF, W. (1978): Wechselbeziehungen zwischen Pflanzenläusen und Ameisen. – Biologie in unserer Zeit, **8**, 48 – 53.

EDINGER, B.B. (1985): Conditional mutualism in tree aphid-tending ants. – Bull. Ecol. Soc. Am., **66**, 168.

EHRHARDT, P. (1962): Untersuchungen zur Stoffwechselphysiologie von *Megoura viciae* Buckt. Einer phloemsaugenden Aphide. – Z. vergl. Phys. **46**, 169 – 211.

EHRHARDT, P. (1963): Untersuchungen über Bau und Funktion des Verdauungstraktes von *Megoura viciae* Buckt. (Aphidae, Homoptera) unter besonderer Berücksichtigung der Nahrungsaufnahme und der Honigtauabgabe. – Z. Morph. Ökol. Tiere, **52**, 597 – 677.

EHRHARDT, P. (1968 a): Einfluss von Ernährungsfaktoren auf die Entwicklung von Säfte saugenden Insekten unter besonderer Berücksichtigung von Symbionten. – Z. Parasitenk. **31**, 38 – 66.

EHRHARDT, P. (1968 b): Der Nahrungsbedarf einer siebröhren-saugenden Aphide und die Bedeutung ihrer intrazellulären Symbionten für die Ernährung. – Unpubl. Habilitationsschrift, Math-Naturw. Fakultät, Univ. Bonn.

EHRHARDT, P. (1969): Untersuchungen zum Nahrungsbedarf einer Siebröhren-saugenden Aphide und die Bedeutung der Endosymbionten für die Ernährung. – XXII. Apimondia Kongress, München, 401 – 404.

ELLIOTT, N.C., SIMMONS, G.A. & SAPIO, F.J. (1987): Honeydew and wildflowers as food for the parasites *Glypta fumiferanae* (Hymenoptera: Ichneumonidae) and *Apanteles fumiferanae* (Hymenoptera: Braconidae). – J. Kans. Entomol. Soc., **60**, 25 -29.

EL-ZIADY, S. (1960): Further effects of *Lasius niger* on *Aphis fabae* Scopui. – Proc. R. Entomol. Soc. London (A) **35**, 30 – 38.

FEBVAY, G., DELOBEL, B. & RAHBÉ, Y. (1988): Influence of the amino acid balance on the improvement of an artificial diet for a biotype of *Acyrthosiphon pisum* (Homoptera: Aphididae). – Can. J. Zool., **66**, 2449 – 2453.

FEBVAY, G.,RAHBE, Y., RYNKIEWICZ, M.,GUILLAUD, J. & BONNOT, G. (1999): Fate of dietary sucrose and neosynthesis of amino acids in the pea aphid, *Acyrthosiphon pisum*, reared on different diets. – J. Exp. Biol., **202** (19): 2639-2652.

FISCHER, M. K. (2001): Die Zuckerzusammensetzung des Honigtaus bei verschiedenen Blattlausarten und die Konsequenzen für den Mutualismus Blattlaus-Ameise. – Dissertation der Universität Bayreuth, 177 S.

FISCHER, M. K., HOFFMANN, K. H. & VOELKL, W. (2001): Competition for mutualists in an ant-homopteran interaction mediated by hierarchies of ant attendance. – Oikos, **92** (3): 531-541.

FISCHER, M. K. & SHINGLETON, A. W. (2001): Host plant and ants influence the honeydew sugar composition of aphids. – Functional Ecology, **15** (4): 544-550.

FISHER, D. B., WRIGHT, J. P. & MITTLER, T. E. (1984): Osmoregulation by the aphid *Myzus persicae*: A physiological role for honeydew oligosaccharides. – J. Insect Physiol. **30**, 387 – 393.

FISHER, D. B. & FRAME, J. (1984): A guide to the use of the exuding-stylet technique in phloem physiology. – Planta, **161**, 385 – 393.

FISHER, D. B. (2000): Long-distance transport. In: BUCHANAN B., GRUISSEM, W. & JONES, R. (eds). – Biochemistry and molecular biology of plants. Rockville, USA: American Society of Plant Physiologists, 730 – 784.

FLATT, T. & WEISSER, W.W. (2000): The effects of mutualistic ants on aphid life history traits. – Ecology, **81**, 3522 – 3529.

FLOHR, H. (1983): Über das Zuckerspektrum des Honigtaus von *Cinara pilicornis* (HARTIG) unter besonderer Berücksichtigung der Melezitose. – Diplomarbeit Stuttgart-Hohenheim.

FOSSEL, A. (1972): Die Populationsdichte einiger Honigtauerzeuger und ihre Abhängigkeit von der Betreuung durch Ameisen. – Waldhygiene **9**, 185-191.

FURUTA, K. (1988): Annual alternating population size of the thuja aphid, *Cinara tujafilina* (Del Guerico), and the impacts of syrphids and disease. - J.Appl.Ent. **105**: 344-354.

FUTURA, K. & TAKAI, M. (1983): Population dynamics of *Cinara bogdanowi ezoana* INOUYE (Hom., Lachnidae) in plantations of *Picea glehnii* MASTERS and *P. jezoensis* CARRIERE. – Z. ang. Ent., **95**, 238 – 249.

GEIGER, D.R. & SERVAITES, J.C. (1994): Diurnal regulation of photosynthetic carbon metabolism in C-3 plants. – annual Reviews of Plant Physiology, **45**, 235 – 256.

GILBERT, F. & JERVIS, M. (1998): Functional, evolutionary and ecological aspects of feeding-related mouthpart specializations in parasitoid flies. – Biol. J. Linn. Soc., **63**, 495 – 535.

GIROUSSE, C., BONNEMAIN, J.L., DELROT, S. & BOURNOVILLE, R. (1991): Sugar and amino acid composition of phloem sap of *Medicago sativa*: a comparative study of two collecting methods. – Plant Physiol. Biochem., **29**, 41 – 48.

GÖLZ, H. (1982): Der Melezitosegehalt im Honigtau verschiedener Lachnidenarten. – Apidologie **13**, 89 – 91.

GÖßWALD, K. (1989/90): Die Waldameise, Band 1 (1989), 660 pp., Band 2 (1990), 510 pp., Aula Verlag, Wiesbaden.

GOVE, A.D. & RICO-GRAY, V. (2006): What determines conditionality in ant-hemiptera interactions? Hemiptera habitat preference and the role of local ant activity. – Ecological Entomology, **31**, 568 – 574.

HANDSTANGER, R., SCHANTL, J., SCHWARZ, R. & KRONDORFER, M. (1993): Zeitgemäße Waldwirtschaft. Leopold Stocker Verlag. 158 pp.

HARMON, J.P. & ANDOW, D.A. (2007): Behavioral mechanisms underlying ants´density-dependent deterrence of aphid-eating predators. – Oikos, **116**, 1030 – 1036.

HARTIG, T. (1837): Vergleichende Untersuchungen über die Organisation des Stammes der einheimischen Waldbäume. – Jahresber. Fortschr. Forstwiss. und Forstl. Naturk. **1**, 125 – 168.

HENDRIX, D. L., WEI, Y. & LEGGETT, J. E. (1992): Homoptera honeydey sugar composition is determined by both the insect and plant species. – Comp. Biochem. Physiol. **101** B, 23 – 27.

HENDRIX, D. L. & WEI, Y. (1994): Bemiose: an unusual trisaccharide in *Bemisia* honeydew. – Carbohydrate Research, **253**, 329 – 334.

HERBERT, J.J. & HORN, (2008): Effect of ant attendance by *Monomorium minimum* (Buckley) (Hymenoptera: Formicidae) on predation and parasitism of the soybean aphid *Aphis glycines* Matsumura (Hemiptera: Aphididae). – Environmental Entomology, **37**, 1258 – 1263.

HERTEL, R. & KUNKEL, H. (1976): Wechselnde Verwertung chemisch definierter Nahrung durch *Myzus persicae*-Larven (Hemipter: Aphididae). – Zool. Jb. Physiol., **80**, 259 – 266.

HERTEL, R. & KUNKEL, H. (1977): Einige Faktoren, welche die Honigtauzusammensetzung natürlich wie auch holidisch ernährter Aphidenlarven beeinflussen. – Apidologie **8**, 427 – 436.

HÖLLDOBLER, B. & WILSON, E. O. (1990): The ants. – Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.

HOLLAND, J. N. & DEANGELIS, D.L. (2001): Population dynamics and the ecological stability of obligate pollination mutualisms. – Oecologia, **126**, 575 – 586.

HORSTMANN, K. (1985): Energiebilanz der Waldameisen (Hymenoptera, Formicidae, *Formica polyctena* FÖRSTER). - Mitt. dtsch.Ges.allg.ang.Ent.**4**: 294. (Erweiterte Fassung IN: Insectes Sociaux **29**, 402-421.)

HOUK, E.J. (1987): Symbionts. – In: MINKS, A.K. & HARREWIJN, P. (ed.), Aphids, vol. 2 A, Elsevier Biomedical Press, Amsterdam, pp. 123 – 129.

ITIOKA, T. & INOUE, T. (1996): Density-dependent ant attendance and its effect on the parasitism of a honeydew-producing scale insect, *Ceroplastes rubens*. Oecologia **106**, 448 – 454.

IZUMI, Y., HARUNOBU, S. & SHIN-ICHI, A. (2000): Costs and benefits of ant attendance to the depranosiphid aphid *Tuberculatus quercicola*. – Oikos **89**, 3 – 10.

IZUMI, Y. & SHIN-ICHI, A. (2001): Ant attendance changes sugar composition of the honeydew of the depranosiphid aphid *Tuberculatus quercicola*. – Oecologia **128**, 36 –43.

JIGGINS, C., MAJERUS, M. & GOUGH, U. (1993): Ant defence of colonies of *Aphis fabae* Scopoli (Hemiptera, Aphididae), against predation by ladybirds. – Br. J. Entomol. Nat. Hist. **6**, 129 – 138.

JOHNSON, M.T.J. (2008): Bottom-up effects of plant genotype on aphids, ants, and predators. – Ecology, **89**, 145 – 154.

KAPLAN, I. & EUBANKS, M.D. (2002): Disruption of cotton aphid (Homoptera: Aphididae) – natural enemy dynamics by red imported fire ants (Hymenoptera: Formicidae). – Environ. Entom. **31** (6), 1175 – 1183.

KARLEY, A.J., DOUGLAS, A.E. & PARKER, W.E. (2002): Amino acid composition and nutritional quality of potato leaf phloem sap for aphids. – Journal of Experimental Biology, **205**, 3009 – 3018.

KATAYAMA, N. & SUZUKI, N. (2002): Cost and benefit of ant attendance for *Aphis craccivora* (Hemiptera: Aphididae) with reference to aphid colony size. – Canadian Entomologist, **134**, 241 – 249.

KEHR, J., HUSTIAK, F., WALZ, C., WILLMITZER, L. & FISAHN, J. (1998): Transgenic plants changed in carbon allocation pattern display a shift in diurnal growth pattern. – The Plant Journal, **16**, 497 – 503.

KENNEDY, J.S. & STROYAN, H.L.G. (1959): Biology of aphids. – A. Rev. Ent., **4**, 139 – 160.

KENNEDY, J. S. & MITTLER, T. E. (1953): A method for obtaining phloem sap via the mouth-parts of aphids. – Nature **171**, 528.

KENNEDY, J. S. & FOSBROOKE, J.H.M. (1973): The plant in the life of an aphid. – Symp. R. ent. Soc. Lond., **6**, 129 – 140.

KIDD, N.A.C. & TOZER, D. J. (1984): Host plant and crowding effects in induction of alatae in the large pine aphid, *Cinara pinea*. – Entom. Exp. Appl. **35**, 37 – 42.

KIDD, N.A.C. (1985): The role of host plant in the population dynamics of the large pine aphid, *Cinara pinea*. – Oikos **44**, 114 –122.

KIDD, N.A.C. et al. (1990): Computer models of *Cinara pinea* populations. – Researches Popul. Ecol. Kyoto Univ., **32**, 189 – 208.

KINDLMANN, P., HULLÉ, M. & STADLER, B. (2007): Timing of dispersal: effect of ants on aphids. – Oecologia **152**, 625 – 631.

KING, R. W. & ZEEVAART, J.A.D. (1974): Enhancement of phloem exudation from cut petioles by cheating agents. – Plant Physiol., **53**, 96 – 103.

KISS, A. (1981): Melezitose, aphids and ants. – Oikos **37**, 382.

KLINGAUF, F. (1967): Abwehr- und Meidereaktionen von Blattläusen (Aphididae) bei Bedrohung durch Räuber und Parasiten. – Z. angew. Ent., **60**, 269 – 317.

KLOFT, W. J. (1957): Untersuchungen über pflanzensaugende Insekten und Reaktionen des Wirtspflanzengewebes. – Berl. Physiol. Med. Ges. Würzburg, N.F., **68**, 64 – 72.

KLOFT, W. J. (1959): Versuch einer Analyse der trophobiotischen Beziehungen von Ameisen und Aphiden. – Biol. Zbl. **78**, 863 – 870.

KLOFT, W. J. (1960): Wechselwirkungen zwischen pflanzensaugenden Insekten und den von ihnen besogenen Pflanzengeweben. - Z.ang.Ent.**45** (4): 337-381.

KLOFT, W. J. (1965): Die Honigtauerzeuger des Waldes. – In: W. KLOFT, W., MAURIZIO, A. & KAESER, W., Das Waldhonigbuch, 220 pp.

KLOFT, W.J. & KUNKEL, H. (1969): Die Bedeutung des Ortes der Nahrungsaufnahme pflanzensaugender Insekten für die Anwendbarkeit von Insektiziden mit systemischer Wirkung. – Zeitschr. Pflanzenkrankh. (Pflanzenpathol.) und Pflanzenschutz, **76**, 1 – 8.

KLOFT, W.J. , MAURIZIO, A. & KAESER, W. (1985): Waldtracht und Waldhonig in der Imkerei - Herkunft, Gewinnung und Eigenschaften des Waldhonigs. - 2.erg. u. erw. Auflage, Ehrenwirth Verlag München.

KONO, Y., TAKAHSHI, M., MATSUSHITA, K., NISHINA, M. & KAMEDA, Y. (1998): *In vitro* trehalose synthesis in American cockroach fat bod measured by NMR spectroscopy using ^{13}C-sugars and trehalose inhibitor, validoxylamine – A. med. Entomol. Zool., **49**, 321 – 330.

KÖRNER, H. K. (1981): Trophobiose – Honigtau als Nahrungsquelle für Ameisen. – Naturwissenschaftliche Rundschau **11**, 450 – 456.

KUNERT, G. & WEISSER, W.W. (2003): The interplay between density- and trait-mediated effects in predator-prey interactions: a case study in aphid wing polymorphism. – Oecologia **135**, 304 – 312.

KUNKEL, H. (1966): Ernährungsphysiologische Beziehungen der Sternorrhynchen zur Wirtspflanze unter besonderer Berücksichtigung der Coccina und Aphidina. – Dissertation Universität Bonn.

KUNKEL, H. (1973): Die Kotabgabe der Aphiden (Aphidina, Hemiptera) unter Einfluss von Ameisen. – Bonn. Zool. Beitr. **24**, 105 – 121.

KUNKEL, H. & HERTEL, R. (1975): Erstellung einer Stoffwechselbilanz für beide Virginoparen Morphen von *Myzus persicae* (sulz.)-Larven im dritten Stadium. – Oecologia, **18**, 23 – 35.

KUNKEL & KLOFT (1977): Fortschritte auf dem Gebiet der Honigtau-Forschung. – Apidologie **8**, 369 – 391.

KUO-SELL, H.L. (1989): Aminosäuren und Zucker im Phloemsaft verschiedener Pflanzenteile von Hafer (*Avena sativa*) in Beziehung zur Saugortpräferenz von Getreideblattläusen. – J. Appl. Entomol., **108**, 54 – 63.

LAI, C.Y., BAUMANN, L. & BAUMANN, P. (1994): Amplification of trpEG; adaptation of *Buchnera aphidicola* to an endosymbiotic association with aphids. – Proceedings of the National Academy of Science United States of America, **91**, 3819 – 3823.

LECKSTEIN & LLEWELLYN, M. (1973): Effect of dietary amino acids on size and alary polymorphism of *Aphis fabae*. – Journal of Insect Physiology, **19**, 973 – 980.

LEONHARDT, H. (1940): Klima, Witterung und Honigtau. – Anzeiger f. Schädlingskunde **16**, 85 – 90.

LIADOUZE, I., FEBVAY, G., GUILLOT, J. & BONNOT, G. (1995): Effect of diet on the free amino acid pools of symbiotic and aposymbiotic pea aphids, *Acyrthosiphon pisum*. – J. Insect Physiol., **41**, 33 – 40.

LIADOUZE, I., FEBVAY, G., GUILLOT, J. & BONNOT, G. (1996): Metabolic fate of energetic amino acids in the aposymbiotic pea aphid, *Acyrthosiphon pisum*. – Symbiosis, **21**, 115 – 127.

LIEBIG, G. (1979):Gaschromatographische und enzymatische Untersuchungen des Zuckerspektrums des Honigtaus von *Buchnera pectinatae* (Nördl.). – Apidologie **10**, 213 – 225.

LIEBIG, G. (1999): Die Waldtracht. – TC Druck Tübinger Chronik. 223 Seiten.

LOHAUS, G., WINTER, H., RIENS, B. & HELDT, H. W. (1995): Further studies oft the phloem loading process in leaves of barley and spinach. The comparison of metabolite concentrations in the apoplastic compartment with those in the cytosolic compartment and in the sieve tubes. – Bot. Acta., **108**, 270 – 275.

LOHAUS, G. & MÖLLER, C. (2000): Phloem transport of amino acids in two *Brassica napus* genotypes and one *B. carinata* genotype in relation to their seed protein content. – Planta, **211**, 833 – 840.

MAILLEUX, A.C., DETRAIN, C. & DENEUBOURG, J.L. (2000): How do the ants assess food volume? – Anim. Behav. **59**, 1061 – 1069.

MALONE, M., WATSON, R. & PRITCHARD, J. (1999): The spittlebug *Philaenus spumarius* feeds from mature xylem at the full hydraulic tension of the transpiration stream. – New Phytol. **143**, 261 – 271.

MAURIZIO, A. (1985): Honigtau - Honigtauhonig. - In: W.KLOFT et al.: Waldtracht und Waldhonig in der Imkerei - Herkunft, Gewinnung und Eigenschaften des Waldhonigs. - 2.erg. u. erw. Auflage, Ehrenwirth Verlag München., 268-294.

MCLEAN, D.L. & HOUK, E.J. (1973): isolation of the primary intracellular symbiota of the pea aphid, *Acyrthosiphon pisum*. – Journal of Invertebrate Pathology, **23** (2), 237 – 241.

MINARRO, M., FERNANDEZ-MATA, G. & MEDINA, P. (2010): Role of ants in structuring the aphid community on apple. – Eco. Entom. **35**, 206 – 215.

MITTLER, T. E. (1954): The feeding and nutrition of aphids. – Thesis Cambridge.

MITTLER, T. E. (1953): Amino acids in phloem sap and their excretion by aphids. – Nature (London) **172**, 207.

MITTLER, T. E. (1957): Studies on the feeding and nutrition of *Tuberolachnus salignus* (Gmelin) (Homoptera,

Aphididae). The uptake of phloem sap. – J. Exp. Biol. **34**, 334 – 341.

MITTLER, T. E. (1958 a): The nitrogen and sugar composition of ingested phloem sap and excreted honeydew. – J. Exp. Biol. **35**, 74 – 84.

MITTLER, T. E. (1962): What effects the amount of honeydew excreted by aphids? – Verh. XI. Intern. Kongr. Entomol. Wien 1960, **2**, 540 – 541.

MITTLER, T. E. & MEIKLE, T. (1991): Effects of dietary sucrose concentrations on aphid honeydew carbohydrate levels and rates of excretion. – Entomologia Experimentalis et Applicata **59**, 1 – 7.

MOLYNEUX, R. J., CAMPBELL, B. C. & DREYER, D. L. (1990): Honeydew analysis for detecting phloem transport of natural plant products. Implications for host-plant resistance to sup-sucking insects. – J. Chem. Ecol. **16**, 1899 – 1909.

MONDOR, E.B. et al. (2008): Mutualist-induced transgenerational polyphensim in cotton aphid populations. – Funct. Ecol. **22**, 157 – 162.

MOONEY, K. (2006): The disruption of an ant-aphid mutualism increases the effect of birds on pine herbivores. – Ecology, **87**, 1805 – 1815.

MOORBY, J. (1981): Transport systems in plants. – Longman, London – New York, p. 169.

MORALES, M.H. (2000 a): Mechanisms and density dependence of benefit in an ant-membracid mutualism. – Ecology **81**, 482 – 489.

MORALES, M.H. (2000 b): Survivorship of an ant-tended membracid as a function of ant recruitment. – Oikos, **90**, 469 – 476.

MORALES, M.H. & BEAL, A.L. (2006): Effects of host plant quality and ant tending for treehoper *Publilia concava*. – Annals of the Entomological Society of America, **99**, 545 – 552.

MORIWAKI, N., MATASUSHITA, K., NISHINA, M. & KONO, Y. (2003).: High concentrations of trehalose in aphid hemolymph. – Appl. Entomol. Zool., **38** (2), 241 – 248.

MORRIS, W.F. (1991): Nutrition. In: Environmental and Metabolic Animal Physiology (ed. C.L. Prosser), New York, USA, 231 – 276.

MORVAN, Y., BORGEMEISTER, C. & POEHLING, H.M. (1988): Ansiedlung, Nahrungsaufnahme und Entwicklung von *Aphis fabae* an anfälligen und teilresistenten Sorten von *Vicia faba*. – Enomologia Generalis, **13**, 207 – 220.

MÜLLER, H. (1956): Der Massenwechsel einiger Honigtau liefernder Baumläuse im Jahre 1954. – Ins. Soc. **3**, 75 -91.

MÜLLER, H. (1960): Der Honigtau als Nahrung der hügelbauenden Waldameisen. - Entomophaga V (1): 55-75.

MÜLLER, H. (1991): Tautrachtkalender. – Ameisenschutz aktuell 2/91, 17-22.

MÜLLER, C.B. & GODFRAY, H.C.J. (1997): Apparent competition between two aphid species: - J. Anim. Ecol., **66**, 57 – 64.

MÜLLER, C.B. & GODFRAY, H.C.J. (1999): Predators and mutualists influence the exclusion of aphid species from natural communities. – Oecologia, **119**, 120 – 125.

MUNSON, M.A. & BAUMANN, P. (1993): Molecular cloning and nucleotide sequence of a putative trpDC (F) BA operon in *Buchnera aphidicola* (endosymbiont of the aphid *Schizaphis graminum*). – J. Bateriol., **175**, 6426 – 6432.

NAGY, C., MARKÓ, V. & CROSS, J. (2007): Effects of exclusion or supplementary honey feeding on the common black ant, *Lasius niger* (L.), on aphid populations and natural enemies on apple. – IOBC/WPRS Bulletin, **30**, 43 – 50.

NEMEC, V. & STARY, P. (1990): Sugars in honeydew. – Biologia (Bratislava) **45**, 259 – 264.

NIELSEN, C. AGRAWAL, A. A. & HAJEK, A. E. (2009): Ants defend aphids against lethal disease. – Biol. Lett. **6**, 205 – 208.

NIXON, G.E.J. (1951): The association of ants with aphids and coccids. - Commonwealth Inst. Entomol. London, 36 pp.

NÖRDLINGER, H. (1854): Über den Waldhonigtau. Allgemeine Forst- und Jagdzeitung. NF 20, 364 – 368.

OFFENBERG, J. (2001): Balancing between *Lasius* ants and aphids. – Behavioral Ecology and Sociobiology, **49**, 304 – 310.

OLIVER, T.H., MASHANOVA, A., LEATHER, S.R., COOK, J.M. & JANSEN, V.A.A. (2007): Ant semiochemicals limit apterous aphid dispersal. – Proceedings of the Royal Society B – Biological Siences, **274**, 3127 – 3131.

PARKER, W.E., HOWARD, J.J., KARLEY, A.J. & DOUGLAS, A.E. (2000): Crop growth stage and the phenology of aphid populations on potato. In: Proceedings of *The Brighton Crop and Pests Conference 2000*, 955 – 960, Farnham, Surrey, UK: The British Crop Protection Council.

PETELLE, M. (1980): Aphids and melezitose: a test of Owen´s 1978 hypothesis. – Oikos, **35**, 127 – 128.

PIERCE, N.E., KITCHING, R.L., BUCKLEY, R. C., TAYLOR, M. F. J. & BENBOW, K. F. (1987): The costs and benefits of cooperation between the Australian lycaenid butterfly, *Jalmenus evagoras*, and its attendant ants. – Behav. Ecol. Sociobiol. **21**, 237 – 248.

PINTERA, A. (1966): Revision of the genus *Cinara* CURT. (Aphidoidea, Lachnidae) in Middle Europe. – Acta entomologica bohemoslowaca, **63**, 281 – 321.

POMPON, J., QUIRING, D., GIORDANENGO, P. & PELLETIER, Y. (2010): Role of xylem consumption on osmoregulation in *Macrosiphum euphorbiae*. – Journal of Insect Physiology **56**, 610 – 615.

POMPON, J., QUIRING, D., GOYER, C., GIORDANENGO, P. & PELLETIER, Y. (2011): A phloem-sap feeder mixes phloem and xylem sap to regulate osmotic potential. - Journal of Insect Physiology **57**, 1317 – 1322.

PONSEN, M.B. (1979): The digestive system of *Subaltusaphis ornata* (Homoptera: Aphididae). – Mededelingen Landbouwhogeschool Wageningen Nederland, **79 – 17**, 1 – 30.

PONSEN, M.B. (1987): Anatomy and physiology. – In: MINKS, A.K. & HARREWIJIN, P. (eds) Aphids: Their biology, natural enemies and control, Vol.2A. – Elsevier Biomedical Press, Amsterdam., pp. 79 – 97.

PONTIN, A.J. (1978): The number and distribution of subterranean aphids and their exploitation by the ant *Lasius flavus* (Fabr.). – Ecol. Entomol. **3**, 203 – 207.

POWELL, G. & HARDIE, J. (2002): Xylem ingestion by winged aphids. – Entomol. Exp. App. **104**; 103 – 108.

PROFF, I., SEILER, M. & ARENHÖREL, W. (2007): Die Fichte im Spiegel des Klimawandels (Teil I). – Aus: Tagungsband „Zukunftsorientierte Fichtenwirtschaft „ im Rahmen der Schriftenreihe der Thüringer Landes-anstalt für Wald, Jagd und Fischerei, Gotha (Mitt. 28 / 2007).

PROSSER, W.A. & DOUGLAS, A.E. (1991): The aposymbiotic aphid: an analysis of chlortetracycline-treated pea aphid, *Acyrthosiphon pisum*. – J. Insect Physiol., **37**, 713 – 719.

PROSSER, W.A., SIMPSON, S.J. & DOUGLAS, A.E. (1992): How an aphid (*Acyrthosiphon pisum*) symbiosis responds to variation in dietary nitrogen. – J. Insect Physiol., **38**, 301 – 307.

QUEIROZ, J.M. & OLIVEIRA, P.S. (2001): Tending ants protect honeydew-producing whiteflies (Homoptera: Aleyrodidae). – Environ. Entomol. **30**, 295 – 297.

RHABÉ, Y., DELOBEL, B., CALATAYUD, P.A. & FEBVAY, G. (1990): Phloem sap composition of lupine analyzed by aphid stylectomy: methodology, variations in major constituents and detection of minor solutes. – In: Aphid-Plant Interactions: from Populations to Molecules (ed. D.C. PETERS, D.C., WEBSTER, J.A. &

CHLOUBER, C.S.), Stillwater: Oklahoma State University, 307 pp.

RHODES, J. D., CROGHAN, P.C. & DIXON, A. F. G. (1996): Uptake, excretion and respiration of sucrose and amino acids by the pea aphid *Acyrthosiphon pisum.* – J. Exp. Biol., **199**, 1269 – 1276.

RHODES, J. D., CROGHAN, P. C. & DIXON, A. F. G. (1997): Dietary sucrose and oligosaccharide synthesis in relation to osmoregulation in the pea aphid, *Acyrthosiphon pisum*. – Physiol. Entomol. **22**, 373 – 379.

ROBBINS, R.K. (1991): Cost and evolution of a facultative mutualism between ants and lycaenid larvae (Lepidoptera). – Oikos **62**, 363 – 369.

ROMEIS, J. & ZEBITZ, C.P.W. (1997): Searching behaviour of *Encarsia formosa* as mediated by colour and honeydew. – Entomol. Exp. Appl., **82**, 299 – 309.

ROSENGREN, R. & SUNDSTRÖM, L.(1991): The interaction between red wood ants, *Cinara* aphids and pines. A ghost of mutualism past? – In: HUXLEY, C.R. & CUTLER, D.F. (eds) Ant plant-interactions, Oxford University Press, Oxford, 80 – 91.

SAKATA, H. (1995): Density-dependent predation of the ant *Lasius niger* (Hymenoptera: Formicidae) on two attended aphids *Lachnus tropicalis* and *Myzocallis kuricola* (Homoptera: Aphidae). Res. Popul. Ecol. **37**: 159 – 164.

SALVUCCI, M.E., WOLFE, G.R. & HENDRIX, D.L. (1997): Effect of sucrose concentration on carbohydrate metabolism in *Bemisia argentifolii*: Biochemical mechanism and physiological role for trehalulose synthesis in the silverleaf whitefly. – J. Insect Physiol., Vol. **43**, No. 5, 457 – 464.

SANDSTRÖM, J. & PETTERSON, J. (1994): Amino acid composition of phloem sap and the relation to intraspecific variation in pea aphid (*Acyrthosiphon pisum*) performance. – Journal of Insect Physiology, **40**, 947 – 955.

SANDSTRÖM, J. & MORAN, N. A. (1999): How nutritionally imbalanced is phloem sap for aphids? – Ent. Exp. & Appl. , **91**, 203 – 210.

SANDSTRÖM, J. & MORAN, N. A. (2001): Amino acid budgets in three aphid species using the same host plant. – Physiol. Entomol. **26**, 202 – 211.

SASAKI, T., HAYASHI, H. & ISHIKAWA, H. (1991): Growth and reproduction of the symbiotic and aposymbiotic pea aphids, *Acyrthosiphon pisum* maintained on artificial diets. – J. Insect Physiol., **37**, 749 – 756.

SASAKI, T. & ISHIKAWA, H. (1993): Nitrogen recycling in the endosymbiotic system of pea aphid, *Acyrthosiphon pisum*. – Zool. Sci., **10**, 779 – 785.

SASAKI, T. & Ishikawa, H. (1995): Production of essential amino acids from glutamate by mycetocyte symbionts oft he pea aphid, *Acyrthosiphon pisum*. – J. Insect Physiol., **41**, 41 – 46.

SCHEURER, S. (1964): Zur Biologie einiger Fichten bewohnender Lachnidenarten (Homoptera, Aphidina). – Z. ang. Ent. **53**: 153-178.

SCHEURER, S. (1964): Untersuchungen zum Massenwechsel einiger Fichten bewohnender Lachnidenarten im Harz. - Biol.Zbl.**83**: 427-467.

SCHEURER, S. (1965): Populationsdynamische Beobachtungen an auf *Pinus* lebenden Lachniden während des Jahres 1965. – Waldhygiene, **7**, 1, 7 – 22.

SCHEURER, S. (1966): Ein Beitrag zur Verbreitung der auf Fichte (*Picea excelsa* [L.] Karsten) lebenden honigtauliefernden Kienläuse (Homoptera, Cinarinae). - Sonderdruck aus "Hercynia" **3**, H.4: 359-373.

SCHEURER, S. (1967): Populationsdynamische Beobachtungen an auf *Pinus* und *Picea* lebenden Lachniden und deren Bedeutung. - Wiss.Z.Techn.Univers.Dresden **16**, H.2: 583-584.

SCHEURER, S. (1971): Morphologische Studien an *Cinara brauni* BÖRNER, 1940 (Homoptera, Lachnidae). – Ann. Zool., Tom XXVIII, Warszawa 25 VI, Nr.7: 345-352.

SCHEURER, S. (1993): Die Bedeutung der Formiciden für die Lachniden. – Ameisenschutz aktuell **7**, 69-75.

SCHMEIL, O. & FITSCHEN, J. (1996): Flora von Deutschland und angrenzender Länder. – Quelle & Meyer Verlag, 90. Aufl., Heidelberg, Wiesbaden.

SCHMIDT, G. H. (1973): Sozialpolymorphismus bei Insekten. – Wissensch. Verlagsgesellschaft, Stuttgart, 984 pp.

SCHMIDT-VOGT, H. (1986): Die Fichte. Band 1: Taxonomie, Verbreitung, Morphologie, Ökologie, Waldgesellschaften. 2. Aufl., Parey, Hamburg. 647 pp.

SEIFERT, B. (1994): Die freilebenden Ameisenarten Deutschlands (Hymenoptera: Formicidae) und Angaben zu deren Taxonomie und Verbreitung. – Abh. Ber. Naturkundemus. Görlitz, **67** (3), 1 -44.

SEIFERT, B. (1996): Ameisen beobachten, bestimmen. – Naturbuch Verlag, Augsburg.

SHIBAO, H., MORIMOTO, M., OKUMURA, Y. & SHIMADA, M. (2009): Fitness costs and benefits of ant attendance and soldier production for the social aphid *Pseudoregma bambucicola* (Homoptera: Aphididae: Hormaphidinae). – Sociobiology, **54**, 673 – 698.

SMITH, R.A., MOONEY, K.A. & AGRAWAL, A.A. (2008): Coexistence of three specialist aphids on common milkweed, *Asclepias syriaca*. – Ecology, **89**, 2187 – 2196.

SPILLER, N.J., KOENDERS, L. & TJALLINGII, W.F. (1990): Xylem ingestion by aphids – a strategy for maintaining water balance. – Entomol. Exp. Appl. **55**, 101 – 104.

SRIVASTAVA, P.N., AUCLAIR, J.L. & SRIVASTAVA, U. (1983): Effect of non-essential amino acids on phagostimulation and maintenance of the pea aphid, *Acyrthosiphon pisum*. – Can. J. Zool., **63**, 2224 – 2229.

SRIVASTAVA, P.N. (1987): Nutritional physiology. In: MINKS, A.K. & HARREWIJIN, P. (eds) Aphids: Their biology, natural enemies and control, Vol.2A. – Elsevier Biomedical Press, Amsterdam., pp. 99 – 121.

STADLER, B. (1997): The relative importance of the host plants, natural enemies and ants in the evolution of life-history characters in aphids. – In: DETTNER, K., BAUER, G. & VÖLKL, W. (eds) Vertical Food Web Interactions. – Ecological Studies, Springer Verlag, Berlin **130**, 241 – 256.

STADLER, B. & DIXON, A. F. G. (1998): Costs of ant-attendance for aphids. – J. Anim. Ecol. **67**, 454 – 459.

STADLER, B. & DIXON, A. F. G. (1999): Ant attendance in aphids: Why different degrees of myrmecophily? – Ecol. Entom. **24**, 363 – 369.

STADLER, B., DIXON, A.F.G. & KINDLMANN, P. (2002): Relative fitness of aphids: effects of plant quality and ants. – Ecol. Lett. **5**, 216 – 222.

STADLER, B. & DIXON, A. F. G. (2005): Ecology and evolution of aphid-ant interactions. – Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. **36**, 345 – 372.

STECHMANN, D. H., VÖLKL, W. & STARY, P. (1996): Ant attendance as a critical factor in the biological control of the banana aphid *Pentalonia nigronervosa* Coq. (Hom. Aphididae) in Oceania. – J. Appl. Entomol. **120**, 119 – 123.

STERN, J. (1841): Über Honigtau und den sogenannten Waldhonig. – Monatsblatt für die gesamte Bienenzucht (Landshut) **4**, 49 – 60.

STEWARD-JONES, A., POPE, T.W., FITZGERALD, J.D. & POPPY, G.M. (2008): The effect of ant attendance on the success of rosy apple aphid populations, natural enemy abundance and apple damage in orchards. – Agricultural and Forest Entomology, **10**, 37 – 43.

STÖHR, N. (1842): Ein weiterer Beitrag über die Entstehung des sogenannten Waldhonigs. – Monatsblatt für die gesamte Bienenzucht **5**, 109 – 113.

STOFFOLANO, J.G. (1995): Regulation of a carbohydrate meal in the adult Diptera, Lepidoptera and Hymeno-

ptera. – In: CHAPMAN, R.F. & DE BOER, G. (eds), Regulatory mechanisms in insect feeding. Chapman & Hall, pp. 210 – 247.

STYRSKY, J.D. & EUBANKS, M.D. (2007): Ecological consequences of interaction between ants and honeydew-producing insects. – Proceedings of the Royal Society B, **274**, 151 – 164.

SUDD, J.H. (1983): The distribution of foraging wood-ants (*Formica lugubris* ZETT.) in relation to the distribution of aphids. - Insectes Sociaux, **30**: 298-307.

SUDD, J.H. & SUDD, M. E. (1985): Seasonal changes in the response of wood-ants (*Formica lugubris*) to sucrose baits. – Ecol. Entomol. **10**, 89 – 97.

SUDD, J.H. (1987): Ant Aphid Mutualsim. - In: Aphids. Their biology, natural enemies and control, Vol.A. – World Crop Pests, 2A: 355-364.

TAKEDA, S., KINOMURA, K. & SAKURAI, H. (1982): Effect of ant attendance on the honeydew excretion and larviposition of the cowpea aphids, *Aphis craccivora*. – Applied Entomology and Zoology **17**, 133 – 135.

TEGELAAR, K., HAGMAN, M., GLINWOOD, R., PETTERSON, J. & LEIMAR, O. (2012): Ant-aphid mutualism: the influence of ants on the aphid summer cycle. – Oikos **121**, 61 – 66.

TILLES, D. A. & WOOD, D. L. (1982): The influence of carpenter ants (*Camponotus modoc*) (Hymenoptera: Formicidae) attendance on the development and survival of aphids (*Cinara* spp.) (Homoptera: Aphididae) – Can. Entomol. **114**, 1133 – 1142.

TRAVAN, J. (1996): Ein Waldameisen-Lehrgang für Forstleute, Ameisenheger und Naturschützer. – Ameisenschutz aktuell, Vol. **10** (S/96), 1 – 48.

TRAVAN, J. (1996): Die Bestandsaufnahme von Waldameisenvölkern im bayerischen Flach- und Hügelland als Grundlage für deren Schutz durch Forstleute und freiwillige Helfer. – Ameisenschutz aktuell **10**, 25 – 32.

VAN HELDEN, M., TJALLINGII, W. F. & VAN BEEK, T. A. (1994): Phloem sap collection from lettuce (*Lactuca sativa* L.): Chemical comparison among collection methods. – J. Chem. Ecol. **20**, 3191 – 3206.

VÖLKL, W., J. (1992): Aphids or their parasitoids: who actually benefits from ant-attendance? – J. Anim. Ecol. **61**, 273 – 281.

VÖLKL, W., J., WOODRING, J. ,FISCHER, M., LORENZ, M. W. & HOFFMANN, K. H. (1999): Ant-aphid mutualisms: The impact of honeydew production and honeydew sugar composition on ant preferences. – Oecologia, Berlin, **118** (4): 483-491.

WÄCKERS, F. L.(2000): Do oligosaccharides reduce the suitability of honeydew for predators and parasitoids? A further facet to the function of insect-synthesized honeydew sugars. – Oikos, **90** (1): 197-201.

WALTERS, F. S. & MULLIN, C. A. (1988): Sucrose-dependent increase in the oligosaccharide production and associated glucosidase activities in the potato aphid *Macrosiphum euphorbiae* (Thomas). – Arch. Insect Biochem. Physiol. **9**, 35 – 46.

WAGNER, D. & MARTINEZ DEL RIO, C. (1997): Experimental tests of the mechanism for ant-enhanced growth in an ant-tended lycaenid butterfly. Oecologia **112**: 424-429.

WASMANN, E. (1901/1902): Neues über die zusammengesetzten Nester und gemischten Kolonien der Ameisen. – Illustr. Z. Entomol. **6** und **7**.

WAY, M.J. (1963): Mutualism between ants and honeydew-producing Homoptera. - Ann.Rev.Ent. **8**: 307-344.

WEILBULL, J.H.W. (1988): Free amino acids in the phloem sap from oats and barley resistant to *Rhopalosiphum padi*. – Phytochem., **24**, 2006 – 2072.

WELLENSTEIN, G. (1952): Zur Ernährungsbiologie der Roten Waldameise (*Formica rufa* L.). – Z. Pflanzen-krankh. **59**, 430 – 451.

WELLENSTEIN, G. (1990): Waldbewohnende Ameisen, ihre Bedeutung, ihre Biologie, ihre Hege und ihr Schutz. – 2. Aufl., Kempten 1990, 48 S.

WIEDEMANN, R. (2005): Physiologische Grundlagen der Honigtauproduktion bei Blattläusen am Rainfarn *Tanacetum vulgare*. – Dissertation der Universität Bayreuth, 137 S.

WILKINSON, T. L., ASHFORD, D. A., PRITCHARD, J. & DOUGLAS, A. E. (1997): Honeydew sugars and osmoregulation in the pea aphid *Acyrthosiphon pisum*. – J. Exp. Biol. **200**, 2137 – 2143.

WILKINSON, T. L. & DOUGLAS, A. E.(2002): Phloem amino acids and the host plant range of the polyphagous aphid, *Aphis fabae*. – Ent. Exp. & Appl., **106**, 103 – 113.

WILSON, E. O. (1971): The insect societies. – Harvard University Press, Cambridge, Mass.

WINTER, H., LOHAUS, G. & HELDT, H. W. (1992): Phloem transport of amino acids in relation to their cytosolic levels in barley leaves. – Plant Physiol., **99**, 996 – 1004.

WHEELER, C. H. (1989): Mobilization and transport of fuels to the flight muscle. – In: GOLDSWORTHY, G.J. & WHEELER, C.H. (eds). – Insect flight CRC Press inc. Boca Raton, 273 – 303.

WOODRING, J., WIEDEMANN, R., FISCHER, M. K., HOFFMANN, K. H. & VÖLKL, W. (2004): Honeydew amino acids in relation to sugars and their role in the establishment of ant-attendance hierarchy in eight species of aphids feeding on tansy (*Tanacetum vulgare*). – Physiol. Entomol. **29**, 311 – 319.

WYATT, G.R. (1967): Biochemistry of sugars and polysaccharides in insects. In: BEAMENT, J.W.L., TREHERNE, J.E. & WIGGLESWORTH, V.B. (eds), Advances in Insect Physiology. – Academic Press, London, **4**, 287 – 360.

YAO, I., SHIBAO, H. & AKIMOTO, S. I. (2000): Costs and benefits of ant attendance to the drepanosiphid aphid *Tuberculatus quercicola*. – Oikos, **89** (1): 3-10.

YAO, I. & AKIMOTO, S. I. (2001): Ant attendance changes the sugar composition of the honeydew of the drepanosiphid aphid *Tuberculatus quercicola*. – Oecologia, Berlin, **128** (1): 36-43.

YAO, I. & AKIMOTO, S. I. (2002): Flexibility in the composition and concentration of amino acids in honeydew of the drepanosiphid aphid *Tuberculatus quercicola*. – Ecological Entomology, **27**, 745 – 752.

YOO, H. J. S. & HOLWAY, D.A. (2011): Context-dependence in an ant-aphid mutualism: direct effects of tending intensity on aphid performance. – Ecol. Entom., doi. 10.1111/j.1365-2311.2011.01288.x, 1 – 9.

ZIEGLER, H. (1956): Untersuchungen über die Leitung und Sekretion der Assimilate. – Planta **47**, 447 – 500.

ZIEGLER, H. & MITTLER, T. (1959): Über den Zuckergehalt der Siebröhren- bzw. Siebzellensäfte von *Heracleaum mantegazzianum* und *Picea abies*. – Z. Naturforsch. 14 b, 278 – 281.

ZIEGLER, H. (1962): Die chemische Zusammensetzung des Siebröhrensaftes. – XI. Internat. Kongr. Ent. Wien, 1960, **2**, 538 – 540.

ZIEGLER, H. (1975): Nature of transported substances. – In: ZIMMERMANN, M.H. & MILBURN, J.A. (eds) Transport in plants. I. Phloem transport. – Springer, Berlin-Heidelberg-New York, pp. 59 – 94.

ZIEGLER, H. & PENTH, S. (1977): Zur Kenntnis der Zusammensetzung des Honigtaus. – Apidologie **8**, 419 – 426.

ZIMMERMANN, G. (1957): Translocation of organic substances in trees. I. The nature of sugars in the sieve tube exudates of trees. – Plant Physiology, **32**, 288 – 291.

ZIMMERMANN, M. H. (1958 a): The removal of sugars from the sieve tubes in the white ash (*Fraxinus americana* L.). - Plant Physiology, **33**, 213 – 217.

ZIMMERMANN, M.H. (1958 b): Translocation of organic substances in the phloem of trees. The Physiology of Forest Trees. – Ronald Press, New York: 381 –400.

ZIMMERMANN, G. (1961): Der Nachweis von Aminosäuren im Siebröhren- und Blutungssaft einiger Bäume. –

Staatsex. Arb. TH Darmstadt.

ZIMMERMANN, M.H. (1964): Sap movements in trees. – Biorheology **2**, 15 – 27.

ZIMMERMANN, M.H. (1968): Translocation of nutrients. – In Wilkins M.B. Physiology of plant growth and development. – MacGraw-Hill London, 383 – 417.

ZIMMERMANN, M.H. (1969): Movement of organic substances in trees. – Science **133**, 73 – 79.

ZIMMERMANN, M.H. & MILBURN, J. A. (1975): Transport in plants I. Phloem transport. Encyclopedia of plant physiology. – Springer Verlag Berlin-Heidelberg-New York, New. Series vol. **1**, 535 pp.

ZOEBELEIN, G. (1956a): Der Honigtau als Nahrung der Insekten. Teil I. – Z.ang.Ent. **38**: 369-416.

ZOEBELEIN, G. (1956b): Der Honigtau als Nahrung der Insekten. Teil II. – Z.ang.Ent. **39**: 129-169.

ANHANG

A-Tab.1: Korrelationen zwischen den Gesamtzuckerkonzentrationen und einzelnen Zuckerkonzentrationen des Honigtaus der V1-Morphe von *C. piceicola*, *C. pruinosa* und *C. pilicornis*

Art	Korrelation	N	r_S	p
C. piceicola	Ges x Me	109	0,906	0,000
	Ges x Tr	109	0,868	0,000
	Ges x Sa	109	0,638	0,000
	Ges x Gl	109	0,492	0,000
	Ges x Fr	109	0,377	0,000
C. pruinosa	Ges x Me	82	0,935	0,000
	Ges x Tr	82	0,612	0,000
	Ges x Sa	82	0,542	0,000
	Ges x Er	82	0,410	0,000
	Ges x Gl	82	-0,254	0,021
C. pilicornis	Ges x Tr	121	0,808	0,000
	Ges x Me	121	0,666	0,000
	Ges x Gl	121	0,567	0,000
	Ges x Er	121	0,497	0,000
	Ges x Sa	121	0,417	0,000
	Ges x Fr	121	0,292	0,001

A-Tab.2: Signifikante Korrelationen der Zuckerkonzentrationen untereinander für *C. piceicola*, *C. pruinosa* und *C. pilicornis*

Art	Korrelation	N	r_S	p
C. piceicola	Tr x Me	109	0,647	0,000
	Sa x Tr	109	0,636	0,000
	Sa x Me	109	0,500	0,000
	Gl x Tr	109	0,467	0,000
	Gl x Me	109	0,389	0,000
	Fr x Tr	109	0,351	0,000
	Fr x Me	109	0,345	0,000
	Sa x Er	109	0,285	0,003
	Fr x Tu	109	0,246	0,010
	Tr x Er	109	0,214	0,026
	Fr x Sa	109	0,207	0,031
	Fr x Er	109	0,190	0,049
C. pruinosa	Sa x Me	82	0,580	0,000
	Gl x Sa	82	-0,512	0,000
	Er x Me	82	0,472	0,000
	Gl x Me	82	-0,446	0,000
	Tr x Me	82	0,417	0,000
	Sa x Tr	82	0,355	0,001
	Fr x Er	82	0,331	0,002
	Sa x Er	82	0,233	0,035
C. pilicornis	Tr x Me	121	0,697	0,000
	Gl x Tr	121	0,689	0,000
	Gl x Me	121	0,651	0,000
	Fr x Sa	121	0,508	0,000
	Sa x Er	121	0,407	0,000
	Fr x Er	121	0,336	0,000
	Tu x Me	121	0,295	0,001
	Fr x Gl	121	-0,267	0,003
	Sa x Tu	121	-0,267	0,003
	Gl x Tu	121	0,243	0,007
	Sa x Tr	121	0,218	0,016
	Tr x Er	121	0,185	0,043

A-Tab.3: Korrelationen zwischen den Gesamtzuckerkonzentrationen und einzelnen Zuckerkonzentrationen des Honigtaus der V2-Morphe von *C. piceicola*, *C. pruinosa*, *C. pilicornis* und *C. costata*

Art	Korrelation	N	r_S	p
C. piceicola	Ges x Sa	87	0,810	0,000
	Ges x Me	87	0,802	0,000
	Ges x Fr	87	0,727	0,000
	Ges x Tr	87	0,497	0,000
	Ges x Er	87	0,295	0,006
	Ges x Gl	87	0,262	0,014
C. pruinosa	Ges x Me	38	0,874	0,000
	Ges x Fr	38	0,819	0,000
	Ges x Sa	38	0,763	0,000
	Ges x Er	38	-0,331	0,042
C. pilicornis	Ges x Tr	11	0,917	0,000
	Ges x Er	11	0,870	0,001
	Ges x Sa	11	0,858	0,001
	Ges x Fr	11	0,709	0,015
C. costata	Ges x Sa	13	0,960	0,000
	Ges x Fr	13	0,899	0,000
	Ges x Er	13	0,846	0,000
	Ges x Me	13	0,539	0,057

A-Tab.4: Signifikante Korrelationen der Zuckerkonzentrationen untereinander für *C. piceicola*, *C. pruinosa*, *C. pilicornis* und *C. costata*

Art	Korrelation	N	r_S	p
C. piceicola	Fr x Sa	87	0,677	0,000
	Sa x Me	87	0,670	0,000
	Fr x Me	87	0,594	0,000
	Gl x Tr	87	0,415	0,000
	Sa x Tr	87	0,300	0,005
	Xy x Er	87	-0,298	0,005
	Fr x Tr	87	0,270	0,011
	Fr x Er	87	0,265	0,013
	Tr x Ra	87	0,255	0,017
C. pruinosa	Fr x Me	38	0,811	0,000
	Xy x Gl	38	0,717	0,000
	Fr x Sa	38	0,719	0,000
	Sa x Me	38	0,705	0,000
	Er x Me	38	-0,387	0,016
C. pilicornis	Sa x Tr	11	0,872	0,000
	Fr x Er	11	0,826	0,002
	Tr x Er	11	0,810	0,003
	Sa x Er	11	0,747	0,008
	Xy x Er	11	0,715	0,013
	Xy x Fr	11	0,655	0,029
C. costata	Fr x Sa	13	0,946	0,000
	Sa x Er	13	0,788	0,001
	Fr x Er	13	0,770	0,002
	Er x Me	13	0,570	0,042

A-Tab.5: Signifikante Korrelationen zwischen den Konzentrationen von Glutamin und Glutamat mit den Konzentrationen der anderen Aminosäuren des Honigtaus der V1-Morphe von *C. piceicola* und *C. pruinosa*

Art	Korrelation	N	r_S	p
C. piceicola	Gln x Ser	88	0,913	0,000
	Gln x Ala	88	0,845	0,000
	Gln x Gly	88	0,829	0,000
	Gln x Thr	88	0,696	0,000
	Gln x Leu	88	0,674	0,000
	Gln x His	88	0,645	0,000
	Gln x Asn	88	0,631	0,000
	Gln x Phe	88	0,607	0,000
	Gln x Tyr	88	0,533	0,000
	Gln x Pro	88	0,467	0,000
	Gln x Val/Try	88	0,460	0,000
	Gln x Lys	88	0,406	0,000
	Gln x Ilu	88	0,277	0,009
	Glu x His	88	0,386	0,000
	Glu x Leu	88	0,360	0,001
	Glu x Val/Tyr	88	0,338	0,001
	Glu x Asn	88	0,306	0,004
	Glu x Thr	88	0,289	0,006
	Glu x Ser	88	0,262	0,014
	Glu x Asp	88	-0,228	0,032
C. pruinosa	Gln x Ser	72	0,864	0,000
	Gln x Gly	72	0,841	0,000
	Gln x His	72	0,794	0,000
	Gln x Thr	72	0,657	0,000
	Gln x Leu	72	0,597	0,000
	Gln x Ala	72	0,574	0,000
	Gln x Asn	72	0,479	0,000
	Gln x Phe	72	0,476	0,000
	Gln x Ilu	72	0,458	0,000
	Gln x Glu	72	0,444	0,000
	Gln x Val/Try	72	0,409	0,000
	Gln x Pro	72	0,392	0,001
	Gln x Lys	72	0,312	0,008
	Gln x Cys	72	0,300	0,011
	Gln x Arg	72	-0,265	0,025
	Glu x Val/Tyr	72	0,419	0,000
	Glu x Lys	72	0,406	0,000
	Glu x Ala	72	0,391	0,001
	Glu x His	72	0,391	0,001
	Glu x Ser	72	0,387	0,001
	Glu x Gly	72	0,377	0,001
	Glu x Ilu	72	0,375	0,001
	Glu x Asp	72	-0,316	0,007
	Glu x Leu	72	0,312	0,008
	Glu x Thr	72	0,309	0,008
	Glu x Pro	72	0,306	0,009
	Glu x Cys	72	0,235	0,047

A-Tab.6: Signifikante Korrelationen zwischen den Konzentrationen von Glutamin und Glutamat mit den Konzentrationen der anderen Aminosäuren des Honigtaus der V1-Morphe von *C. pilicornis*

Art	Korrelation	N	r_S	p
C. pilicornis	Gln x Ala	104	0,654	0,000
	Gln x Tyr	104	0,624	0,000
	Gln x Ser	104	0,512	0,000
	Gln x Thr	104	0,484	0,000
	Gln x Val/Try	104	0,471	0,000
	Gln x Leu	104	0,467	0,000
	Gln x Phe	104	0,449	0,000
	Gln x His	104	0,437	0,000
	Gln x Glu	104	0,389	0,000
	Gln x Gly	104	0,389	0,000
	Gln x Arg	104	0,234	0,016
	Gln x Ilu	104	0,223	0,022
	Glu x Val/Try	104	0,480	0,000
	Glu x Thr	104	0,410	0,000
	Glu x Ser	104	0,322	0,001
	Glu x Leu	104	0,286	0,003
	Glu x Arg	104	0,268	0,006
	Glu x Pro	104	0,256	0,008
	Glu x Ilu	104	0,246	0,011
	Glu x His	104	0,243	0,012
	Glu x Ala	104	0,205	0,035

A-Tab.7: Signifikante Korrelationen zwischen den Konzentrationen von Glutamat und Glutamin mit den Konzentrationen der anderen Aminosäuren des Honigtaus der V2-Morphe von *C. piceicola*, *C. pruinosa*, *C. pilicornis* und *C. costata*

Art	Korrelation	N	r_S	p
C. piceicola	Gln x Ala	76	0,636	0,000
	Gln x Ser	76	0,598	0,000
	Gln x His	76	0,465	0,000
	Gln x Phe	76	0,435	0,000
	Gln x Val/Try	76	0,383	0,001
	Gln x Leu	76	0,348	0,002
	Gln x Cys	76	0,331	0,004
	Gln x Thr	76	0,234	0,042
	Glu x Leu	76	0,489	0,000
	Glu x Ser	76	0,279	0,015
	Glu x Val/Tyr	76	0,271	0,018
C. pruinosa	Gln x Val/Try	36	0,682	0,000
	Gln x Glu	36	0,421	0,011
C. pilicornis	Gln x Glu	10	0,855	0,002
	Gln x Leu	10	0,811	0,004
	Gln x Thr	10	0,803	0,005
	Gln x Gly	10	0,753	0,012
	Gln x Val/Try	10	0,744	0,014
	Glu x Leu	10	0,896	0,000
	Glu x Thr	10	0,840	0,002
	Glu x Ser	10	0,795	0,006
	Glu x Val/Try	10	0,693	0,026
	Glu x Arg	10	0,648	0,043
C. costata	Gln x Gly	9	0,879	0,002
	Gln x Pro	9	0,873	0,002
	Gln x Val/Try	9	-0,852	0,004
	Gln x Ilu	9	0,805	0,009
	Gln x Ala	9	0,799	0,010
	Gln x Ser	9	0,790	0,011
	Gln x Tyr	9	-0,701	0,035
	Gln x Leu	9	0,671	0,048

A-Tab. 8 (a – b): Unterschiede in den Konzentrationen von Fructose (Fr), Glucose (Gl), Saccharose (Sa), Trehalose (Tr), Erlose (Er) sowie Melezitose (Me) des Honigtaus von *C. piceicola* in Abhängigkeit der Tageszeit **(a)** und der Kolonie **(b)**. Werte mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant bei p<0,05 (ANOVA, Bonferroni) (Mittelwert ± Stab).

A-Tab. 8a)

Zeit	N	*C. piceicola*: Zuckerkonzentrationen in µg/µl Honigtau (M ± STAB)					
		Fr	**Gl**	**Sa**	**Tr**	**Er**	**Me**
06:00 – 09:00	22	5,1 ± 1,7 **a**	1,4 ± 2,2 **a**	13,6 ± 7,4 **a**	78,4 ± 50,0 **a**	5,8 ± 5,1 **ab**	107,7 ± 98,6 **a**
12:00 -15:00	23	2,6 ± 2,3 **b**	6,2 ± 11,7 **a**	12,7 ± 11,2 **a**	74,5 ± 64,9 **a**	8,4 ± 8,5 **a**	69,7 ± 112,5 **a**
16:00 – 18:00	18	2,4 ± 2,0 **b**	3,1 ± 3,4 **a**	10,1 ± 8,3 **ab**	49,4 ± 33,3 **b**	4,5 ± 5,3 **b**	68,2 ± 57,2 **a**
> 18:00 – 21:00	46	3,6 ± 1,3 **b**	4,9 ± 7,9 **a**	7,2 ± 5,8 **b**	61,2 ± 50,7 **ab**	4,8 ± 4,9 **b**	80,3 ± 73,7 **a**

A-Tab. 8b)

Kolonie	N	*C. piceicola*: Zuckerkonzentrationen in µg/µl Honigtau (M ± STAB)					
		Fr	**Gl**	**Sa**	**Tr**	**Er**	**Me**
1	24	3,3 ± 2,4 **a**	0,4 ± 0,8 **a**	6,1 ± 6,0 **a**	25,7 ± 23,6 **a**	5,4 ± 4,3 **a**	26,2 ± 37,1 **a**
2	33	3,1 ± 2,3 **a**	5,0 ± 8,11 **b**	12,7 ± 10,2 **b**	82,2 ± 49,6 **b**	4,7 ± 5,0 **a**	85,2 ± 77,1 **b**
3	36	3,6 ± 1,5 **a**	0,8 ± 1,77 **a**	10,6 ± 7,0 **ab**	64,0 ± 45,9 **b**	4,1 ± 4,3 **a**	94,4 ± 84,0 **b**
4	16	4,2 ± 1,3 **a**	15,5 ± 9,6 **c**	9,7 ± 8,0 a**b**	94,2 ± 65,8 **b**	12,1 ± 9,2 **b**	128,4 ± 121,1 **b**

A-Tab. 9 (a – b): Unterschiede in den Konzentrationen von Fructose (Fr), Glucose (Gl), Saccharose (Sa), Trehalose (Tr), Erlose (Er) sowie Melezitose (Me) des Honigtaus von *C. pruinosa* in Abhängigkeit der Tageszeit **(a)** und der Kolonie **(b)**. Werte mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant bei p<0,05 (ANOVA, Bonferroni) (Mittelwert ± Stab).

A-Tab. 9a)

Zeit	N	*C. pruinosa*: Zuckerkonzentrationen in µg/µl Honigtau (M ± STAB)					
		Fr	**Gl**	**Sa**	**Tr**	**Er**	**Me**
06:00 – 09:00	18	4,3 ± 1,3 **a**	17,7 ± 23,4 **a**	7,0 ± 14,0 **a**	46,5 ± 28,4 **a**	4,0 ± 2,8 **a**	169,1 ± 145,9 **ac**
12:00 -15:00	24	2,6 ± 0,7 **b**	24,4 ± 29,4 **a**	2,7 ± 6,0 **a**	47,3 ± 31,6 **a**	1,2 ± 1,9 **b**	62,5 ± 76,8 **b**
16:00 – 18:00	18	3,1 ± 0,7 **b**	15,1 ± 16,1 **a**	9,1 ± 12,5 **a**	46,4 ± 29,1 **a**	7,7 ± 3,8 **c**	253,9 ± 172,6 **c**
> 18:00 – 21:00	22	2,7 ± 1,3 **b**	11,1 ± 16,7 **a**	6,8 ± 9,4 **a**	47,9 ± 30,4 **a**	1,4 ± 1,9 **b**	156,6 ± 120,5 **a**

A-Tab. 9a)

Kolonie	N	*C. pruinosa*: Zuckerkonzentrationen in µg/µl Honigtau (M ± STAB)					
		Fr	**Gl**	**Sa**	**Tr**	**Er**	**Me**
1	24	3,41 ± 1,5 **a**	43,2 ± 26,0 **a**	0,4 ± 1,9 **a**	46,0 ± 31,2 **ab**	2,0 ± 2,5 **a**	46,0 ± 43,2 **a**
2	23	3,1 ± 1,1 **a**	10,5 ± 8,8 **b**	14,9 ± 14,3	64,9 ± 31,0 **b**	3,7 ± 3,3 **b**	218,1 ± 148,5 **b**
3	35	2,9 ± 1,1 **a**	4,1 ± 5,1 **b**	4,3 ± 7,8 **a**	36,2 ± 21,4 **a**	4,0 ± 4,3 **b**	183,9 ± 150,2 **b**

A-Tab. 10 (a – b): Unterschiede in den Konzentrationen von Fructose (Fr), Glucose (Gl), Saccharose (Sa), Trehalose (Tr), Erlose (Er) sowie Melezitose (Me) des Honigtaus von *C. pilicornis* in Abhängigkeit der Tageszeit **(a)** und der Kolonie **(b)**. Werte mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant bei p<0,05 (ANOVA, Bonferroni) (Mittelwert ± Stab).

A-Tab. 10a)

Zeit	N	*C. pilicornis*: Zuckerkonzentrationen in µg/µl Honigtau (M ± STAB)					
		Fr	Gl	Sa	Tr	Er	Me
06:00 – 09:00	21	3,1 ± 1,6 **a**	2,0 ± 2,5 **a**	3,9 ± 2,6 **a**	12,8 ± 13,6 **a**	0,8 ± 1,1 **a**	25,8 ± 36,2 **a**
12:00 -15:00	34	4,9 ± 1,8 **b**	1,7 ± 3,4 **a**	6,3 ± 3,8 **a**	13,5 ± 16,1 **a**	19,6 ± 13,3 **b**	11,2 ± 22,0 **ab**
16:00 – 18:00	11	5,1 ± 1,7 **b**	0,4 ± 0,6 **a**	4,8 ± 2,0 **a**	7,2 ± 7,1 **a**	13,5 ± 8,3 **bc**	3,3 ± 6,1 **b**
> 18:00 – 21:00	55	4,0 ± 1,9 a**b**	0,7 ± 1,4 **a**	6,0 ± 4,7 **a**	12,0 ± 19,1 **a**	9,7 ± 7,3 **c**	8,8 ± 23,5 **b**

A-Tab. 10b)

Kolonie	N	*C. pilicornis*: Zuckerkonzentrationen in µg/µl Honigtau (M ± STAB)					
		Fr	Gl	Sa	Tr	Er	Me
1	23	3,5 ± 2,0 **ac**	1,5 ± 2,5 **ab**	2,7 ± 2,3 **a**	13,4 ± 13,8 **ab**	4,3 ± 4,0 **a**	14,9 ± 27,0 **ab**
2	24	5,6 ± 1,8 **b**	0,1 ± 0,4 **b**	6,0 ± 2,4 **b**	4,8 ± 7,3 **a**	19,3 ± 7,6 **c**	2,0 ± 5,2 **a**
3	16	4,4 ± 1,6 **abc**	1,1 ± 1,8 **ab**	6,8 ± 2,1 **b**	12,2 ± 12,6 **ab**	5,7 ± 4,4 **a**	17,0 ± 34,1 **ab**
4	9	5,9 ± 0,8 **b**	0,5 ± 1,4 **ab**	8,4 ± 3,3 **b**	3,7 ± 8,9 **a**	0 **ab**	3,6 ± 7,2 **a**
4	32	3,4 ± 1,7 **a**	1,5 ± 3,2 **ab**	5,5 ± 3,8 **ab**	11,7 ± 17,8 **a**	13,5 ± 13,6 **d**	6,7 ± 11,2 **a**
6	17	3,7 ± 1,1 **ac**	2,1 ± 2,4 **a**	6,5 ± 6,9 **b**	25,9 ± 24,2 **b**	16,5 ± 10,1 **cd**	31,5 ± 42,2 **b**

A-Tab. 11 (a – c): ANOVA-Auswertungsdaten: Untersuchung des Einflusses von Kolonie und Tageszeit auf die Fructosekonzentration des Honigtaus von *C. piceicola* **(a)**, *C. pruinosa* **(b)** und *C. pilicornis* **(c)**. Statistische Ergebnisse auf der Basis *z-transformierter* Daten.

A-Tab. 11 a)

Quelle der	Quadratsummen	DF	Mittleres Quadrat	F	p
Korrig.Modell	34,54	13	2,66	3,44	0,000
Konst.Term	0,84	1	0,84	1,08	0,301
Kolonie	11,46	3	3,82	4,94	0,303
Tageszeit	21,46	3	7,15	9,25	0,000
Kolonie x Tageszeit	13,21	7	1,89	2,44	0,024
Fehler	73,46	95	0,77		
Gesamt	108,00	109			
Korr.Gesamtvariation	108,00	108			

A-Tab. 11b)

Quelle der	Quadratsummen	DF	Mittleres Quadrat	F	p
Korrig.Modell	39,64	11	3,60	6,10	0,000
Konst.Term	0,11	1	0,11	0,18	0,672
Kolonie	2,05	2	1,03	1,74	0,183
Tageszeit	32,86	3	10,95	18,54	0,000
Kolonie x Tageszeit	10,48	6	1,75	2,96	0,012
Fehler	41,36	70	0,59		
Gesamt	81,00	82			
Korr.Gesamtvariation	81,00	81			

A-Tab. 11c)

Quelle der	Quadratsummen	DF	Mittleres Quadrat	F	p
Korrig.Modell	55,58	16	3,47	5,61	0,000
Konst.Term	1,23	1	1,23	1,99	0,162
Kolonie	35,31	5	7,06	11,40	0,000
Tageszeit	13,57	3	4,52	7,30	0,000
Kolonie x Tageszeit	8,48	8	1,06	1,71	0,105
Fehler	64,42	104	0,62		
Gesamt	120,00	121			
Korr.Gesamtvariation	120,00	120			

A-Tab. 12 (a – c): ANOVA-Auswertungsdaten: Untersuchung des Einflusses von Kolonie und Tageszeit auf die Glucosekonzentration des Honigtaus von *C. piceicola* **(a)**, *C. pruinosa* **(b)** und *C. pilicornis* **(c)**. Statistische Ergebnisse auf der Basis *z-transformierter* Daten.

A-Tab. 12a)

Quelle der	Quadratsummen	DF	Mittleres Quadrat	F	p
Korrig.Modell	72,06	13	5,54	14,65	0,000
Konst.Term	2,71	1	2,71	7,16	0,009
Kolonie	54,00	3	18,00	47,57	0,000
Tageszeit	1,30	3	0,43	1,14	0,336
Kolonie x Tageszeit	23,77	7	3,40	8,98	0,000
Fehler	35,94	95	0,38		
Gesamt	108,00	109			
Korr.Gesamtvariation	108,00	108			

A-Tab. 12b)

Quelle der	Quadratsummen	DF	Mittleres Quadrat	F	p
Korrig.Modell	51,22	11	4,66	10,94	0,000
Konst.Term	0,46	1	0,46	1,09	0,301
Kolonie	41,34	2	20,67	48,58	0,000
Tageszeit	0,88	3	0,29	0,69	0,561
Kolonie x Tageszeit	2,45	6	0,41	0,96	0,458
Fehler	29,78	70	0,43		
Gesamt	81,00	82			
Korr.Gesamtvariation	81,00	81			

A-Tab. 12c)

Quelle der	Quadratsummen	DF	Mittleres Quadrat	F	p
Korrig.Modell	35,00	16	2,19	2,68	0,001
Konst.Term	0,03	1	0,03	0,03	0,859
Kolonie	10,84	5	2,17	2,65	0,027
Tageszeit	3,05	3	1,02	1,24	0,298
Kolonie x Tageszeit	18,39	8	2,30	2,81	0,007
Fehler	85,00	104	0,82		
Gesamt	120,00	121			
Korr.Gesamtvariation	120,00	120			

A-Tab. 13 (a – c): ANOVA-Auswertungsdaten: Untersuchung des Einflusses von Kolonie und Tageszeit auf die Saccharosekonzentration des Honigtaus von *C. piceicola* **(a)**, *C. pruinosa* **(b)** und *C. pilicornis* **(c)**. Statistische Ergebnisse auf der Basis *z-transformierter* Daten.

A-Tab. 13a)

Quelle der	Quadratsummen	DF	Mittleres Quadrat	F	p
Korrig.Modell	44,65	13	3,43	5,15	0,000
Konst.Term	0,40	1	0,40	0,61	0,438
Kolonie	12,54	3	4,18	6,27	0,001
Tageszeit	14,06	3	4,69	7,03	0,000
Kolonie x Tageszeit	22,97	7	3,28	4,92	0,000
Fehler	63,36	95	0,67		
Gesamt	108,00	109			
Korr.Gesamtvariation	108,00	108			

A-Tab. 13b)

Quelle der	Quadratsummen	DF	Mittleres Quadrat	F	p
Korrig.Modell	37,05	11	3,37	5,37	0,000
Konst.Term	0,30	1	0,30	0,48	0,489
Kolonie	26,71	2	13,35	21,27	0,000
Tageszeit	5,11	3	1,70	2,71	0,051
Kolonie x Tageszeit	8,45	6	1,41	2,24	0,049
Fehler	43,95	70	0,63		
Gesamt	81,00	82			
Korr.Gesamtvariation	81,00	81			

A-Tab. 13c)

Quelle der	Quadratsummen	DF	Mittleres Quadrat	F	p
Korrig.Modell	32,60	16	2,04	2,42	0,004
Konst.Term	0,22	1	0,22	0,27	0,607
Kolonie	21,80	5	4,36	5,19	0,000
Tageszeit	6,51	3	2,17	2,58	0,057
Kolonie x Tageszeit	5,86	8	0,73	0,87	0,543
Fehler	87,40	104	0,84		
Gesamt	120,00	121			
Korr.Gesamtvariation	120,00	120			

A-Tab. 14 (a – c): ANOVA-Auswertungsdaten: Untersuchung des Einflusses von Kolonie und Tageszeit auf die Trehalosekonzentration des Honigtaus von *C. piceicola* **(a)**, *C. pruinosa* **(b)** und *C. pilicornis* **(c)**. Statistische Ergebnisse auf der Basis *z-transformierter* Daten.

A-Tab. 14a)

Quelle der	Quadratsummen	DF	Mittleres Quadrat	F	p
Korrig.Modell	50,02	13	3,85	6,31	0,000
Konst.Term	0,52	1	0,52	0,86	0,357
Kolonie	30,19	3	10,07	16,49	0,000
Tageszeit	7,19	3	2,40	3,93	0,011
Kolonie x Tageszeit	21,65	7	3,09	5,07	0,000
Fehler	57,98	95	0,61		
Gesamt	108,00	109			
Korr.Gesamtvariation	108,00	108			

A-Tab. 14b)

Quelle der	Quadratsummen	DF	Mittleres Quadrat	F	p
Korrig.Modell	16,40	11	1,49	1,62	0,113
Konst.Term	0,36	1	0,36	0,39	0,532
Kolonie	13,81	2	6,91	7,48	0,001
Tageszeit	0,35	3	0,12	0,13	0,943
Kolonie x Tageszeit	2,75	6	0,46	0,50	0,809
Fehler	64,60	70	0,92		
Gesamt	81,00	82			
Korr.Gesamtvariation	81,00	81			

A-Tab. 14c)

Quelle der	Quadratsummen	DF	Mittleres Quadrat	F	p
Korrig.Modell	34,21	16	2,14	2,59	0,002
Konst.Term	0,04	1	0,04	0,05	0,821
Kolonie	19,54	5	3,91	4,74	0,001
Tageszeit	1,54	3	0,51	0,62	0,602
Kolonie x Tageszeit	14,33	8	1,79	2,17	0,036
Fehler	85,79	104	0,83		
Gesamt	120,00	121			
Korr.Gesamtvariation	120,00	120			

A-Tab. 15 (a – c): ANOVA-Auswertungsdaten: Untersuchung des Einflusses von Kolonie und Tageszeit auf die Erlosekonzentration des Honigtaus von *C. piceicola* **(a)**, *C. pruinosa* **(b)** und *C. pilicornis* **(c)**. Statistische Ergebnisse auf der Basis *z-transformierter* Daten.

A-Tab. 15a)

Quelle der	Quadratsummen	DF	Mittleres Quadrat	F	p
Korrig.Modell	55,87	13	4,30	7,90	0,000
Konst.Term	5,01	1	5,01	9,21	0,003
Kolonie	31,69	3	10,56	19,42	0,000
Tageszeit	9,58	3	3,19	5,87	0,001
Kolonie x Tageszeit	27,22	7	3,89	7,15	0,000
Fehler	51,13	94	0,54		
Gesamt	107,00	108			
Korr.Gesamtvariation	107,00	107			

A-Tab. 15b)

Quelle der	Quadratsummen	DF	Mittleres Quadrat	F	p
Korrig.Modell	59,19	11	5,38	17,27	0,000
Konst.Term	0,13	1	0,13	0,41	0,527
Kolonie	7,71	2	3,86	12,38	0,000
Tageszeit	37,00	3	12,33	39,58	0,000
Kolonie x Tageszeit	12,49	6	2,08	39,58	0,000
Fehler	21,81	70	0,31	6,68	
Gesamt	81,00	82			
Korr.Gesamtvariation	81,00	81			

A-Tab. 15c)

Quelle der	Quadratsummen	DF	Mittleres Quadrat	F	p
Korrig.Modell	81,79	16	5,11	13,92	0,000
Konst.Term	0,47	1	0,47	1,28	0,261
Kolonie	28,28	5	5,66	15,40	0,000
Tageszeit	17,60	3	5,87	15,97	0,000
Kolonie x Tageszeit	14,42	8	1,80	4,91	0,000
Fehler	38,21	104	0,37		
Gesamt	120,00	121			
Korr.Gesamtvariation	120,00	120			

A-Tab. 16 (a – c): ANOVA-Auswertungsdaten: Untersuchung des Einflusses von Kolonie und Tageszeit auf die Melezitosekonzentration des Honigtaus von *C. piceicola* **(a)**, *C. pruinosa* **(b)** und *C. pilicornis* **(c)**. Statistische Ergebnisse auf der Basis *z-transformierter* Daten.

A-Tab. 16a)

Quelle der	Quadratsummen	DF	Mittleres Quadrat	F	p
Korrig.Modell	41,00	13	3,15	4,47	0,000
Konst.Term	0,55	1	0,55	0,77	0,381
Kolonie	23,76	3	7,92	11,23	0,000
Tageszeit	5,97	3	1,99	2,82	0,063
Kolonie x Tageszeit	19,53	7	2,79	3,96	0,001
Fehler	67,00	95	0,71		
Gesamt	108,00	109			
Korr.Gesamtvariation	108,00	108			

A-Tab. 16b)

Quelle der	Quadratsummen	DF	Mittleres Quadrat	F	p
Korrig.Modell	49,66	11	4,52	10,09	0,000
Konst.Term	0,03	1	0,03	0,07	0,787
Kolonie	18,68	2	9,34	20,86	0,000
Tageszeit	16,94	3	5,65	12,61	0,000
Kolonie x Tageszeit	12,61	6	2,10	4,69	0,000
Fehler	31,34	70	0,45		
Gesamt	81,00	82			
Korr.Gesamtvariation	81,00	81			

A-Tab. 16c)

Quelle der	Quadratsummen	DF	Mittleres Quadrat	F	p
Korrig.Modell	43,73	16	2,73	3,73	0,000
Konst.Term	0,18	1	0,18	0,24	0,625
Kolonie	21,37	5	4,27	5,83	0,000
Tageszeit	13,01	3	4,34	5,91	0,001
Kolonie x Tageszeit	15,18	8	1,90	2,59	0,013
Fehler	76,27	104	0,73		
Gesamt	120,00	121			
Korr.Gesamtvariation	120,00	120			

A-Tab. 17 (a – b): Unterschiede in den Konzentrationen von Glutamin, Glutamat und der Summe der essentiellen Aminosäuren des Honigtaus von *C. piceicola* in Abhängigkeit der Tageszeit **(a)** und der Kolonie **(b)**. Werte mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant bei p<0,05 (ANOVA, Bonferroni) (Mittelwert ± Stab).

Abb. 17a)

Zeit	N	*C. piceicola*: Aminosäurenkonzentrationen in nmol/µl Honigtau (M ± STAB)		
		Glutamin	**Glutamat**	**Summe der essentiellen Aminosäuren**
06:00 – 09:00	16	33,3 ± 29,2 **a**	4,9 ± 2,2 **a**	6,7 ± 4,6 **a**
12:00 -15:00	24	24,7 ± 22,2 **a**	7,2 ± 2,5 **b**	13,3 ± 6,3 **a**
16:00 – 18:00	17	32,0 ± 19,4 **a**	6,6 ± 1,5 **ab**	12,6 ± 8,8 **a**
> 18:00 – 21:00	31	37,3 ± 34,8 **a**	6,4 ± 1,7 **ab**	9,4 ± 12,7 **a**

Abb. 17b)

Kolonie	N	*C. piceicola*: Aminosäurenkonzentrationen in nmol/µl Honigtau (M ± STAB)		
		Glutamin	**Glutamat**	**Summe der essentiellen Aminosäuren**
1	23	7,6 ± 10,0 **a**	6,0 ± 1,6 **a**	6,3 ± 3,9 **a**
2	25	42,0 ± 34,4 **b**	6,7 ± 2,0 a**b**	12,8 ± 13,8 **a**
3	29	36,8 ± 20,7 **b**	5,8 ± 2,2 **a**	10,4 ± 8,1 **a**
4	11	48,4 ± 24,9 **b**	8,2 ± 2,3 **b**	11,1 ± 8,9 **a**

A-Tab. 18 (a – b): Unterschiede in den Konzentrationen von Glutamin, Glutamat und der Summe der essentiellen Aminosäuren des Honigtaus von *C. pruinosa* in Abhängigkeit der Tageszeit **(a)** und der Kolonie **(b)**. Werte mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant bei p<0,05 (ANOVA, Bonferroni) (Mittelwert ± Stab).

Abb. 18a)

Zeit	N	*C. pruinosa*: Aminosäurenkonzentrationen in nmol/µl Honigtau (M ± STAB)		
		Glutamin	**Glutamat**	**Summe der essentiellen Aminosäuren**
06:00 – 09:00	15	48,8 ± 48,4 **ab**	5,9 ± 1,9 **a**	8,6 ± 7,3 **a**
12:00 -15:00	20	18,0 ± 13,1 **a**	6,9 ± 1,0 **ab**	7,5 ± 5,1 **a**
16:00 – 18:00	15	65,3 ± 54,9 **b**	7,2 ± 2,0 **ab**	13,2 ± 12,9 **a**
> 18:00 – 21:00	22	68,4± 51,1 **b**	7,3 ± 1,2 **b**	11,2 ± 7,3 **a**

Abb. 18b)

Kolonie	N	*C. pruinosa*: Aminosäurenkonzentrationen in nmol/µl Honigtau (M ± STAB)		
		Glutamin	**Glutamat**	**Summe der essentiellen Aminosäuren**
1	25	15,2 ± 15,8 **a**	6,4 ± 1,0 **a**	9,1 ± 5,5 **ab**
2	19	67,0 ± 62,8 **b**	7,4 ± 1,9 **a**	13,4 ± 12,8 **a**
3	28	68,8 ± 39,3 **b**	7,0 ± 1,6 **a**	8,4 ± 6,0 **b**

A-Tab. 19 (a – b): Unterschiede in den Konzentrationen von Glutamin, Glutamat und der Summe der essentiellen Aminosäuren des Honigtaus von *C. pilicornis* in Abhängigkeit der Tageszeit **(a)** und der Kolonie **(b)**. Werte mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant bei p<0,05 (ANOVA, Bonferroni) (Mittelwert ± Stab).

Abb. 19a)

Zeit	N	*C. pilicornis*: Aminosäurenkonzentrationen in nmol/µl Honigtau (M ± STAB)		
		Glutamin	**Glutamat**	**Summe der essentiellen Aminosäuren**
06:00 – 09:00	17	11,1 ± 14,3 **a**	4,8 ± 2,4 **a**	4,9 ± 6,1 **a**
12:00 -15:00	33	9,1 ± 18,5 **a**	7,6 ± 1,8 **b**	6,4 ± 5,1 **a**
16:00 – 18:00	10	5,4 ± 6,7 **a**	5,1 ± 1,3 **a**	6,2 ± 4,5 **a**
> 18:00 – 21:00	44	6,7 ± 9,4 **a**	6,9 ± 1,2 **b**	5,4 ± 4,6 **a**

Abb. 19b)

Kolonie	N	*C. pilicornis*: Aminosäurenkonzentrationen in nmol/µl Honigtau (M ± STAB)		
		Glutamin	**Glutamat**	**Summe der essentiellen Aminosäuren**
1	23	9,9 ± 13,3 **ab**	6,7 ± 1,2 **a**	7,7 ± 5,2 **a**
2	21	4,1 ± 4,7 **a**	6,2 ± 1,7 **a**	5,7 ± 3,7 **ab**
3	13	7,4 ± 10,7 **ab**	5,6 ± 1,5 **a**	4,8 ± 4,6 **ab**
4	9	12,1 ± 15,4 **ab**	6,0 ± 3,2 **a**	8,0 ± 6,01 **a**
5	27	4,2 ± 1,9 **a**	7,1 ± 2,4 **a**	3,7 ± 4,8 **b**
6	11	18,8 ± 29,6 **b**	7,3 ± 0,5 **a**	6,3 ± 5,2 **ab**

A-Tab. 20 (a – c): ANOVA-Auswertungsdaten: Untersuchung des Einflusses von Kolonie und Tageszeit auf die Glutaminkonzentration des Honigtaus von *C. piceicola* **(a)**, *C. pruinosa* **(b)** und *C. pilicornis* **(c)**. Statistische Ergebnisse auf der Basis *z-transformierter* Daten.

A-Tab. 20a)

Quelle der	**Quadratsummen**	**DF**	**Mittleres Quadrat**	**F**	**p**
Korrig.Modell	44,91	13	3,45	6,07	0,000
Konst.Term	0,29	1	0,29	0,52	0,474
Kolonie	25,03	3	8,34	14,67	0,000
Tageszeit	4,35	3	1,45	2,55	0,062
Kolonie x Tageszeit	15,68	7	2,24	3,94	0,001
Fehler	42,09	74	0,57		
Gesamt	87,00	88			
Korr.Gesamtvariation	87,00	87			

A-Tab. 20b)

Quelle der	**Quadratsummen**	**DF**	**Mittleres Quadrat**	**F**	**p**
Korrig.Modell	37,14	11	3,38	5,98	0,000
Konst.Term	0,03	1	0,03	0,06	0,810
Kolonie	18,68	2	9,34	16,55	0,000
Tageszeit	12,14	3	4,05	7,17	0,000
Kolonie x Tageszeit	7,67	6	1,28	2,67	0,049
Fehler	33,86	60	0,56		
Gesamt	71,00	72			
Korr.Gesamtvariation	71,00	71			

A-Tab. 20c)

Quelle der	Quadratsummen	DF	Mittleres Quadrat	F	p
Korrig.Modell	44,73	16	2,80	4,13	0,000
Konst.Term	0,37	1	0,37	0,55	0,461
Kolonie	13,59	5	2,72	4,02	0,002
Tageszeit	2,03	3	0,68	1,00	0,398
Kolonie x Tageszeit	30,24	8	3,78	5,58	0,000
Fehler	60,27	89	0,68		
Gesamt	105,00	406			
Korr.Gesamtvariation	105,00	105			

A-Tab. 21 (a – c): ANOVA-Auswertungsdaten: Untersuchung des Einflusses von Kolonie und Tageszeit auf die Glutamatkonzentration des Honigtaus von *C. piceicola* **(a)**, *C. pruinosa* **(b)** und *C. pilicornis* **(c)**. Statistische Ergebnisse auf der Basis *z-transformierter* Daten.

A-Tab. 21a)

Quelle der	Quadratsummen	DF	Mittleres Quadrat	F	p
Korrig.Modell	32,78	13	2,52	3,44	0,000
Konst.Term	0,22	1	0,22	0,30	0,587
Kolonie	11,18	3	3,73	5,09	0,003
Tageszeit	8,61	3	2,87	3,92	0,012
Kolonie x Tageszeit	12,21	7	1,75	2,38	0,030
Fehler	54,22	74	0,73		
Gesamt	87,00	88			
Korr.Gesamtvariation	87,00	87			

A-Tab. 21b)

Quelle der	Quadratsummen	DF	Mittleres Quadrat	F	p
Korrig.Modell	18,37	11	1,67	1,90	0,057
Konst.Term	0,07	1	0,07	0,08	0,783
Kolonie	5,34	2	2,67	3,05	0,055
Tageszeit	7,23	3	2,41	2,75	0,051
Kolonie x Tageszeit	5,20	6	0,87	0,99	0,442
Fehler	52,63	60	0,88		
Gesamt	71,00	72			
Korr.Gesamtvariation	71,00	71			

A-Tab. 21c)

Quelle der	Quadratsummen	DF	Mittleres Quadrat	F	p
Korrig.Modell	53,82	16	3,36	5,85	0,000
Konst.Term	4,73	1	4,73	8,22	0,005
Kolonie	4,90	5	0,98	1,71	0,142
Tageszeit	27,46	3	9,15	15,92	0,000
Kolonie x Tageszeit	16,42	8	2,05	3,57	0,001
Fehler	51,18	89	0,58		
Gesamt	105,00	106			
Korr.Gesamtvariation	105,00	105			

A-Tab. 22 (a – c): ANOVA-Auswertungsdaten: Untersuchung des Einflusses von Kolonie und Tageszeit auf die Konzentrationssumme der essentiellen Aminosäuren des Honigtaus von *C. piceicola* **(a)**, *C. pruinosa* **(b)** und *C. pilicornis* **(c)**. Statistische Ergebnisse auf der Basis *z-transformierter* Daten.

A-Tab. 22a)

Quelle der	Quadratsummen	DF	Mittleres Quadrat	F	p
Korrig.Modell	28,46	13	2,19	2,60	0,004
Konst.Term	0,14	1	0,14	0,17	0,685
Kolonie	5,91	3	1,97	2,34	0,078
Tageszeit	5,93	3	1,98	2,35	0,077
Kolonie x Tageszeit	16,07	7	2,30	2,73	0,012
Fehler	81,54	97	0,84		
Gesamt	110,00	111			
Korr.Gesamtvariation	110,00	110			

A-Tab. 22b)

Quelle der	Quadratsummen	DF	Mittleres Quadrat	F	p
Korrig.Modell	19,76	11	1,80	2,05	0,036
Konst.Term	0,41	1	0,41	0,47	0,495
Kolonie	8,11	2	4,06	4,63	0,013
Tageszeit	6,65	3	2,22	2,53	0,064
Kolonie x Tageszeit	7,98	6	1,33	1,52	0,185
Fehler	62,24	71	0,88		
Gesamt	82,00	83			
Korr.Gesamtvariation	82,00	82			

A-Tab. 22c)

Quelle der	Quadratsummen	DF	Mittleres Quadrat	F	p
Korrig.Modell	55,01	16	3,44	5,35	0,000
Konst.Term	0,21	1	0,21	0,32	0,572
Kolonie	14,34	5	2,87	4,47	0,001
Tageszeit	1,48	3	0,49	0,77	0,514
Kolonie x Tageszeit	39,52	8	4,94	7,69	0,000
Fehler	69,99	109	0,64		
Gesamt	125,00	126			
Korr.Gesamtvariation	125,00	125			

A-Tab.23: Aminosäurenkonzentrationen des Honigtaus der verschiedenen Morphen von *C. piceicola*. Die Buchstaben neben den Konzentrationswerten geben die Signifikanzen an. Werte mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant (Kruskal-Wallis-Test, DUNN) (Mittelwert ± STAB).

Morphe	**Nicht essentielle Aminosäuren (nmol / µl Honigtau)**						**Essentielle Aminosäuren (nmol / µl Honigtau)**			
	Aspartat	Glycin	Alanin	Prolin	Cystein	Tyrosin	Phenylalanin	Isoleucin	Lysin	Histidin
Fundatrix	0,0 a	1,1 ± 0,2 a	0,8 ± 0,2 ab	0,2 ± 0,2 ab	0,0 ± 0,0 a	0,9 ± 0,3 a	0,7 ± 0,1 ab	0,0 ± 0,0 ab	0,0 ± 0,1 a	0,4 ± 0,8 ab
Virginopare 1.Generation (V1)	0,0 ± 0,1 a	0,7 ± 1,0 ab	1,1 ± 2,8 a	0,1 ± 0,1 a	0,0 ± 0,0 a	0,7 ± 0,5 a	0,7 ± 0,7 a	0,2 ± 0,2 a	0,0 ± 0,1 a	2,4 ± 3,0 a
Virginopare 2.Generation (V2)	0,1 ± 0,2 a	0,1 ± 0,2 b	0,1 ± 0,1 b	0,1 ± 0,1 bc	0,0 ± 0,1 a	0,1 ± 0,1 b	0,0 ± 0,1 b	0,1 ± 0,1 b	0,1 ± 0,1 a	0,1 ± 0,1 b
Sexupare (Juli)	0,1 ± 0,2 a	0,1 ± 0,2 b	0,1 ± 0,1 b	0,0 ± 0,0 b	0,0 ± 0,0 a	0,2 ± 0,1 b	0,0 ± 0,0 b	0,0 ± 0,1 b	0,1 ± 0,1 a	0,0 ± 0,0 b
Sexupare (August)	0,0 ± 0,1 a	0,2 ± 0,2 b	0,0 ± 0,1 ab	0,1 ± 0,1 ac	0,0 ± 0,0 a	0,1 ± 0,1 b	0,0 ± 0,1 b	0,0 ± 0,1 b	0,0 ± 0,0 a	0,0 ± 0,1 b
Ovipar	0,1 ± 0,2 a	0,2 ± 0,1 b	0,2 ± 0,0 ab	0,0 ± 0,0 b	0,0 ± 0,0 a	0,1 ± 0,1 b	0,0 ± 0,0 ab	0,0 ± 0,0 ab	0,0 ± 0,1 a	0,0 ± 0,1 ab

A-Tab.24: Aminosäurenkonzentrationen des Honigtaus der verschiedenen Morphen von *C. pruinosa*. Die Buchstaben neben den Konzentrationswerten geben die Signifikanzen an. Werte mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant (Kruskal-Wallis-Test, DUNN) (Mittelwert ± STAB).

Morphe	**Nicht essentielle Aminosäuren (nmol / µl Honigtau)**						**Essentielle Aminosäuren (nmol / µl Honigtau)**			
	Aspartat	Glycin	Alanin	Prolin	Cystein	Tyrosin	Phenylalanin	Isoleucin	Lysin	Histidin
Virginopare 1.Generation (V1)	0,0 ± 0,2 a	1,2 ± 1,2 a	3,6 ± 4,5 a	0,1 ± 0,2 a	0,0 ± 0,1 a	0,8 ± 0,6 a	0,3 ± 0,5 a	0,3 ± 0,3 a	0,0 ± 0,0 a	1,4 ± 1,6 a
Virginopare 2.Generation (V2)	0,1 ± 0,3 ab	0,1 ± 0,2 b	0,1 ± 0,3 b	0,2 ± 0,1 b	0,0 ± 0,0 a	0,1 ± 0,1 b	0,0 ± 0,0 b	0,0 ± 0,1 b	0,0 ± 0,1 a	0,0 ± 0,0 b
Sexupare (August/September)	0,1 ± 0,2 ab	0,3 ± 0,4 ab	0,3 ± 0,2 b	0,0 ± 0,0 ab	0,0 ± 0,0 a	0,1 ± 0,1 b	0,0 ± 0,0 b	0,0 ± 0,1 b	0,0 ± 0,0 a	0,0 ± 0,1 b
Ovipar	0,3 ± 0,2 b	0,3 ± 0,2 b	0,4 ± 0,2 b	0,0 ± 0,0 ab	0,0 ± 0,0 a	0,1 ± 0,1 b	0,0 ± 0,1 ab	0,1 ± 0,1 b	0,0 ± 0,1 a	0,0 ± 0,1 b

A-Tab.25: Korrelationen zwischen den Gesamt- und Einzelzuckerkonzentrationen des Honigtaus verschiedener Morphen von *C. piceicola*: Fundatrices, V1-und V2-Morphe, Sexupare (L2, L3) vom Juli und Sexupare (L4, ad) vom August/September

Morphe	Korrelation	N	r_S	p
Fundatrix	Ges x Me	3	1,000	0,000
V1	Ges x Me	64	0,917	0,000
	Ges x Tr	64	0,832	0,000
	Ges x Sa	64	0,571	0,000
	Ges x Gl	64	0,372	0,002
V2	Ges x Me	55	0,845	0,000
	Ges x Sa	55	0,791	0,000
	Ges x Fr	55	0,772	0,000
	Ges x Tr	55	0,665	0,000
	Ges x Er	55	0,296	0,028
	Ges x Gl	55	0,293	0,030
Sp (L2+L3)	Ges x Me	46	0,963	0,000
	Ges x Fr	46	0,832	0,000
	Ges x Sa	46	0,739	0,000
Sp (L4+ad)	Ges x Me	16	0,963	0,000
	Ges x Fr	16	0,945	0,000
	Ges x Sa	16	0,872	0,000

A-Tab.26: Korrelationen zwischen den Gesamt- und Einzelzuckerkonzentrationen des Honigtaus verschiedener Morphen von *C. pruinosa*: V1-und V2-Morphe, Sexupare und Ovipare

Morphe	Korrelation	N	r_S	p
V1	Ges x Me	40	0,979	0,000
	Ges x Tr	40	0,606	0,000
	Ges x Sa	40	0,502	0,001
	Ges x Er	40	0,415	0,008
	Ges x Gl	40	-0,318	0,046
V2	Ges x Me	30	0,873	0,000
	Ges x Fr	30	0,800	0,000
	Ges x Sa	30	0,734	0,000
Sexupare	Ges x Me	4	1,000	0,000
Ovipare	Ges x Me	12	0,939	0,000
	Ges x Sa	12	0,688	0,013

A-Tab.27: Signifikante Korrelationen der Einzelzuckerkonzentrationen untereinander für verschiedene Morphen von *C. piceicola*: Fundatrices, V1-und V2-Morphe, Sexuparen vom Juli (L2, L3) und Sexuparen (L4, ad) vom August/September

Morphe	Korrelation	N	r_S	p
Fundatrix	Keine sig. K.	3	–	–
V1	Tr x Me	64	0,635	0,000
	Sa x Tr	64	0,575	0,000
	Sa x Me	64	0,486	0,000
	Gl x Tr	64	0,353	0,004
	Fr x Ra	64	0,265	0,034
	Gl x Tu	64	0,264	0,035
	Fr x Tu	64	0,252	0,045
	Sa x Er	64	0,250	0,046
	Gl x Me	64	0,249	0,047
	Er x Ra	64	-0,247	0,049
V2	Fr x Sa	55	0,756	0,000
	Sa x Me	55	0,742	0,000
	Fr x Me	55	0,695	0,000
	Sa x Tr	55	0,497	0,000
	Fr x Tr	55	0,485	0,000
	Gl x Tr	55	0,447	0,001
	Gl x Ra	55	0,405	0,002
	Tr x Er	55	0,328	0,015
	Tr x Me	55	0,322	0,017
	Xy x Tr	55	-0,315	0,019
Sp (L2+L3)	Fr x Me	46	0,842	0,000
	Sa x Me	46	0,612	0,000
	Fr x Sa	46	0,456	0,001
Sp (L4+ad)	Fr x Me	16	0,923	0,000
	Fr x Sa	16	0,756	0,001
	Sa x Me	16	0,741	0,001

A-Tab.28: Signifikante Korrelationen der Einzelzuckerkonzentrationen untereinander für verschiedene Morphen von *C. pruinosa*: V1-und V2-Morphe, Sexupare und Ovipare

Morphe	Korrelation	N	r_S	p
V1	Sa x Me	40	0,493	0,001
	Tr x Me	40	0,490	0,001
	Gl x Sa	40	-0,462	0,003
	Er x Me	40	0,454	0,003
	Sa x Tr	40	0,357	0,024
	Fr x Er	40	0,324	0,041
V2	Fr x Me	30	0,799	0,000
	Fr x Sa	30	0,741	0,000
	Xy x Gl	30	0,719	0,000
	Sa x Me	30	0,664	0,000
	Sa x Tr	30	0,441	0,015
	Er x Me	30	-0,432	0,017
Sp	Keine sig. K.	4	–	–
Ovipar	Fr x Sa	12	0,692	0,013

A-Tab.29: Signifikante Korrelationen zwischen den Konzentrationen von Glutamin und Glutamat mit den Konzentrationen der anderen Aminosäuren des Honigtaus der Morphen von *C. piceicola*: Fundatrix, V1- und V2-Morphe, Sexupare (L2, L3) vom Juli und Sexupare (L4, ad) vom August bzw. September

Morphe	Korrelation	N	r_S	p
Fundatrix	Gln x Asn	3	1,000	0,000
	Gln x Ser	3	1,000	0,000
	Gln x Gly	3	1,000	0,000
	Gln x Phe	3	1,000	0,000
	Glu x Arg	3	-1,000	0,000
	Glu x Thr	3	1,000	0,000
	Glu x Pro	3	-1,000	0,000
	Glu x Leu	3	1,000	0,000
	Glu x Tyr	3	1,000	0,000
V1	Gln x Ser	50	0,967	0,000
	Gln x Ala	50	0,883	0,000
	Gln x Gly	50	0,863	0,000
	Gln x Thr	50	0,808	0,000
	Gln x His	50	0,766	0,000
	Gln x Leu	50	0,749	0,000
	Gln x Asn	50	0,678	0,000
	Gln x Phe	50	0,658	0,000
	Gln x Tyr	50	0,623	0,000
	Gln x Val/Try	50	0,558	0,000
	Gln x Pro	50	0,524	0,000
	Gln x Lys	50	0,423	0,002
	Gln x Glu	50	0,384	0,006
	Glu x His	50	0,540	0,000
	Glu x Leu	50	0,490	0,000
	Glu x Phe	50	0,467	0,001
	Glu x Ser	50	0,453	0,001
	Glu x Thr	50	0,415	0,003
	Glu x Tyr	50	0,379	0,007
	Glu x Asn	50	0,374	0,007
	Glu x Gly	50	0,321	0,023
	Glu x Val/Try	50	0,314	0,027
V2	Gln x Ala	49	0,639	0,000
	Gln x Ser	49	0,552	0,000
	Gln x Phe	49	0,459	0,001
	Gln x Leu	49	0,453	0,001
	Gln x His	49	0,374	0,008
	Gln x Val/Tyr	49	0,350	0,014
	Gln x Thr	49	0,290	0,043
	Glu x Leu	49	0,564	0,000
	Glu x Asn	49	0,394	0,005
Sp (L2+L3)	Glu x Asp	43	-0,373	0,014
	Glu x Tyr	43	-0,317	0,038
	Glu x Gly	43	-0,303	0,048
Sp (L4+ad)	Gln x Thr	12	0,678	0,015

A-Tab.30: Signifikante Korrelationen zwischen den Konzentrationen von Glutamin und Glutamat mit den Konzentrationen der anderen Aminosäuren des Honigtaus der Morphen von *C. pruinosa*: V1- und V2-Morphe, Sexupare und Ovipare

Morphe	Korrelation	N	r_S	p
V1	Gln x Gly	37	0,882	0,000
	Gln x His	37	0,800	0,000
	Gln x Ser	37	0,795	0,000
	Gln x Thr	37	0,741	0,000
	Gln x Leu	37	0,623	0,000
	Gln x Ala	37	0,614	0,000
	Gln x Val/Try	37	0,606	0,000
	Gln x Glu	37	0,596	0,000
	Gln x Asn	37	0,548	0,000
	Gln x Phe	37	0,544	0,001
	Gln x Arg	37	-0,511	0,001
	Gln x Ilu	37	0,436	0,007
	Gln x Pro	37	0,413	0,011
	Gln x Lys	37	0,330	0,046
	Glu x Ilu	37	0,527	0,001
	Glu x Gly	37	0,484	0,002
	Glu x Lys	37	0,443	0,006
	Glu x Ser	37	0,432	0,008
	Glu x His	37	0,432	0,008
	Glu x Ala	37	0,417	0,010
	Glu x Asp	37	-0,369	0,025
	Glu x Val/Try	37	0,351	0,033
V2	Gln x Val/Try	26	0,725	0,000
	Gln x Glu	26	0,429	0,029
	Gln x Gly	26	0,398	0,044
	Glu x Tyr	26	-0,561	0,003
	Glu x Pro	26	0,424	0,031
Sp	Keine sig. K.	5	–	–
Ovipar	Glu x Ser	10	0,683	0,029

Anhangstabellen 31 – 32 und Anhangsabbildungen 1 – 3: Witterungsverhältnisse von 2003 bis 2005.

Aus den agrarmeteorlogischen Monatsberichten für Bayern (Ausgabe Südbayern, Herausgeg. Vom Deutschen Wetterdienst, Niederlassung Weihenstephan, Bachstr.7, 85406 Zolling) werden folgende von der Klimastation Weihenstephan aufgezeichnete Klimadaten tabellarisch zusammengefasst: Wetterdaten von den Tagen der Honigtaugewinnung (A-Tab.31 a, b) und Monatliche Wetterdaten der Jahre 2003, 2004 und 2005 (A-Tab.32). Die angeführten Wetterdaten werden als Interpretationshilfe genutzt, um mögliche saisonale und jahresspezifische Unterschiede in den phänologischen Ergebnissen und in den Ergebnissen aus den Honigtauanalysen umfassender erklären zu können.

A-Tab.31 a: Wetterdaten von den Tagen der Honigtaugewinnung von 2005

	Datum	Tagestemperaturen + Niederschlagsmenge + Temperatursummen				
		T_M	T_{Min}	T_{Max}	Niederschlag	TSum>5
Mai 2005	04.05.	12,1	8,3	16,9	0,3	213
	12.05.	8,3	-0,5	15,0	0	232
	16.05	10,3	3,9	16,3	6,2	259
	17.05.	11,4	7,9	15,8	0,3	265
	18.05.	8,8	4,8	11,2	8,5	269
	19.05.	8,5	1,6	15,1	0	273
	20.05.	12,1	2,6	20,9	0	280
	21.05.	15,7	6,8	24,2	1,8	291
	22.05.	16,1	12,9	20,5	3,3	302
	23.05.	12,0	10,0	14,8	8,4	309
	24.05.	12,9	7,7	18,3	0	317
	25.05.	14,5	5,8	21,5	0	326
	26.05.	16,9	7,8	25,0	0	338
	30.05.	18,9	11,0	26,2	15,7	398
	31.05.	12,1	7,6	16,1	0	405
Juni 2005	01.06.	12,2	5,4	18,1	0	412
	11.06.	11,5	6,1	17,3	0,5	488
	12.06.	11,9	7,9	17,5	2,2	494
	13.06.	14,8	8,2	21,4	9,1	504
	14.06.	17,3	10,6	22,5	26,3	517
	16.06.	18,4	11,0	24,5	0	541
	17.06.	18,5	12,5	22,7	0	554
Juli 2005	11.07.	16,3	13,8	21,2	2,1	866
	12.07.	18,3	14,2	23,5	0,1	879
	13.07.	18,5	10,7	25,1	0	893
	29.07.	23,6	16,5	32,6	10,5	1115
2005	10.08.	13,9	7,0	21,1	0	1236
	23.09.	12,3	6,7	19,8	0	1693
	09.10.	11,0	6,1	17,8	0,2	1805

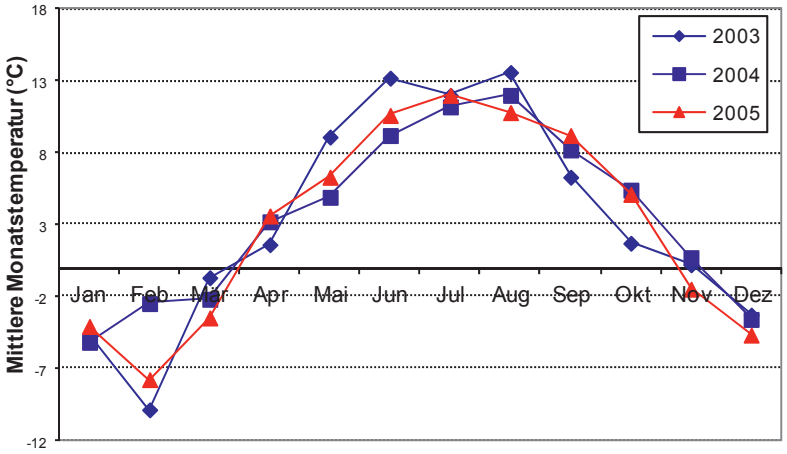
A-Tab.31 b: Wetterdaten von den Tagen der Honigtaugewinnung von 2004 und 2003

	Datum	Tagestemperaturen + Niederschlagsmenge + Temperatursummen				
		T_M	T_{Min}	T_{Max}	Niederschlag	TSum>5
Mai 2004	04.05.	13,8	9,2	19,6	0	226
	15.05.	12,4	5,1	17,3	0,4	272
	17.05.	11,8	2,7	19,7	0	285
	18.05.	15,0	5,5	22,7	0	295
	19.05.	16,5	8,9	22,2	0	306
	20.05.	16,8	8,1	24,4	0	318
	25.05.	10,0	0,8	17,7	0	339
Juni 2004	07.06.	15,0	5,9	23,6	0	433
	08.06.	18,4	7,7	27,4	0	446
	09.06.	20,9	11,6	29,3	0	462
	10.06.	21,7	14,6	28,1	0	479
	25.06.	14,2	8,9	18,8	2,7	625
Juli 2004	05.07.	18,0	11,0	24,1	1,3	738
	06.07.	16,2	12,1	20,6	8,7	750
	07.07.	17,8	13,6	23,4	0,4	762
	08.07.	19,6	14,8	27,5	13,7	777
	14.07.	14,5	10,8	19,2	0,6	824
Sept.2004	13.09.	13,5	7,5	21,2	0	1590
	14.09.	15,7	9,2	23,4	6,2	1601
Mai 2003	30.05.	19,8	13,6	26,0	0	476
	31.05.	17,9	11,2	26,8	1,3	489
Juni 2003	03.06.	19,3	11,0	26,5	0	531
	04.06.	21,3	11,7	29,8	0	547

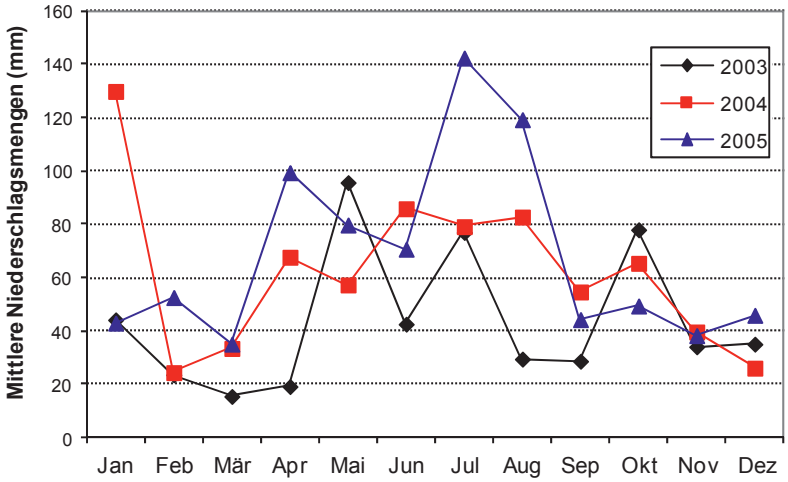
A-Tab.32: Monatliche Wetterdaten der Jahre 2003, 2004, 2005.

T_M = Monatsmittel Lufttemperatur, T_{Min} = Mittlere tägliche Tiefsttemperatur, T_{Max} = Mittlere tägliche Höchsttemperatur, TSum>5 = Temperatursumme Mittel > 5°C, TSum>0 = Temperatursumme Mittel > 0°C, TSum<0 = Temperatursumme Mittel < 0°C; Z>20 = Zahl der Tage über 20°C, Z>25°C = Zahl der Tage über 25°C (Sommertage), Z>30°C = Zahl der Tage über 30°C(heisse Tage).

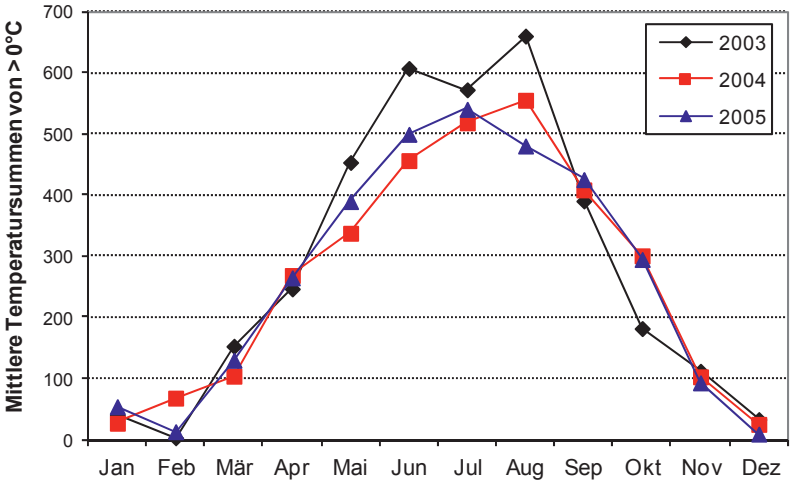
	Monat	Monatstemperaturen + Niederschlagsmenge + Temperatursummen									
		T_M	T_{Min}	T_{Max}	Niederschlag (mm)	TSum>5	TSum>0	TSum<0	Z>20	Z>25	Z>30
2003	Januar	-1,6	-4,6	1,6	44,3	8	40	-91	0	0	0
	Februar	-4,5	-9,9	0,7	23,7	0	3	-128	0	0	0
	März	4,9	-0,7	11,3	15,6	47	153	0	0	0	0
	April	8,1	1,6	14,5	19,3	64	247	-3	7	0	0
	Mai	14,6	9,1	20,6	95,8	299	454	0	1	0	15
	Juni	20,3	13,2	26,9	42,7	458	608	0	30	24	5
	Juli	18,5	12,0	25,5	77,1	418	573	0	28	16	5
	August	21,3	13,6	29,1	29,6	506	661	0	29	27	13
	September	13,0	6,3	20,4	28,8	241	391	0	15	5	0
	Oktober	5,8	1,7	10,3	78,1	65	182	-2	1	0	0
	November	3,	0,2	7,5	34,2	7	112	0	0	0	0
	Dezember	-0,3	-3,3	3,3	35,2	1	33	-42	0	0	0
2004	Januar	-1,5	-5,2	1,4	130	2	27	-74	0	0	0
	Februar	1,2	-2,5	4,7	24,5	18	68	-33	0	0	0
	März	2,6	-2,2	7,6	33,6	36	104	-24	2	0	0
	April	9,0	3,2	14,7	67,8	54	269	0	5	0	0
	Mai	10,9	4,9	16,3	57,4	183	338	0	5	0	0
	Juni	15,2	9,2	20,9	86	307	457	0	17	5	0
	Juli	16,7	11,2	22,8	79,3	364	519	0	24	11	0
	August	17,9	12,0	24,3	82,9	401	556	0	25	17	1
	September	13,6	8,2	19,4	54,8	259	409	0	16	3	0
	Oktober	9,7	5,4	14,9	65,5	150	301	0	6	1	0
	November	3,3	0,7	5,9	39,8	27	103	-5	0	0	0
	Dezember	-1,1	-3,6	1,3	26,2	1	25	-59	0	0	0
2005	Januar	0,0	-4,1	3,4	43,1	1	54	-53	0	0	0
	Februar	-3,4	-7,8	0,2	52,7	1	13	-107	0	0	0
	März	2,0	-3,5	7,2	35,2	48	130	-68	0	0	0
	April	8,8	3,6	13,9	99,5	50	265	0	2	0	0
	Mai	12,6	6,3	18,6	79,9	235	390	0	13	7	0
	Juni	16,7	10,6	22,3	70,8	350	500	0	19	11	0
	Juli	17,5	12,0	23,4	142,5	386	541	0	26	10	3
	August	15,5	10,8	20,8	119,4	326	481	0	21	4	0
	September	14,2	9,2	20,1	44,4	276	426	0	15	6	0
	Oktober	9,5	5,1	15,0	49,5	141	295	0	2	0	0
	November	1,9	-1,5	4,9	38,4	22	93	-35	0	0	0
	Dezember	-1,8	-4,7	0,6	46,0	0	9	-64	0	0	0



A-Abb.1: Monatliche Temperaturmittelwerte von 2003, 2004 und 2005



A-Abb.2: Monatliche Niederschlagsmengen von 2003, 2004 und 2005



A-Abb.3: Mittlere Temperatursummenwerte von 2003, 2004 und 2005

Lebenslauf

Diplombiologin
Sonja Weber
Moosham 6
A – 4122 Arnreit

Persönliche Angaben

Familienstand: ledig
Staatsangehörigkeit: Österreich
Geburtstag: 03.10.1972
Geburtsort: 4020 Linz

Schulbildung 1979 – 1992

1979 – 1983	Volkschule Diesterweg/Linz
1983 – 1987	Hauptschule Diesterweg/Linz
1987 – 1992	Bundesoberstufenrealgymnasium Honauer in Linz
Juni 1992	Reifeprüfung / Matura

Berufsbildung/Studium 1992 - 2001

WS 1992/93 – WS 2000/01
Biologiestudium an der Paris-Lodron-Universität Salzburg
Kommissionelle Diplomprüfung (M. Ausz. best.) am 11.01.01

Berufliche Tätigkeiten

2003	Beginn der praktischen Arbeit zur Dissertation
2006	Ende der praktischen Arbeit zur Dissertation
2009/2010	Beginn der Ausbildung zur Lebens-und Sozialberaterin
2011	Beginn der Ausbildung zur Gewerblich-Medizinischen Masseurin
2012	Fertigstellung der Dissertation