

Untersuchungen zur Fichtenlachniden-Waldameisen-Trophobie

Sonja Weber, Axel Gruppe & Reinhard Schopf

Lehrstuhl für Tierökologie, WZW, TU-München

Abstract: Studies on the mutualism of spruce bark-sucking lachnids and red wood ants

During April to October 2004 the preferred sucking-sites and seasonal abundances (number of aphid colonies, number of individuals per aphid colony) of two spruce bark-sucking aphid species (*Cinara spec.*) were investigated. The intensity of ant attendance by the red wood ant *Formica polyctena* FÖRSTER also was registered in at least one day of a month-decade (expressed as the quotient of the number of ants visiting an aphid colony and the number of aphids per colony). The presence of ant workers had a strong effect on the fitness of the obligately myrmecophilous species *Cinara piceicola* (CHOLODKOVSKY) – measured by the sum of aphid colonies in a month-decade and by the mean of the survival time in days within the weeks of ant exclusion. With exception of the second decade of May and June, where the mean number of aphids per colony differs significantly between the two myrmecophilous *Cinara* species, no difference could be found in ant attendance.

Key words: Red (wood) ants, *Cinara spec.*, ant-lachnid-mutualism, obligately myrmecophilous, ant exclusion, survival time

Mag. rer.nat. S. Weber, Dr. Axel Gruppe & Prof. Dr. R. Schopf, Lehrstuhl für Tierökologie, Department für Ökologie, Wissenschaftszentrum Weihenstephan, TU München, Am Hochanger 13, D-85354 Freising, e-mail: lachnida_son@gmx.at

Für die Ernährung der Waldbiozönose spielt der Honigtau, das Exkret phloemsaugender Homopteren, eine wesentliche ernährungsphysiologische Rolle (ZÖBELEIN 1954a, b, WELLENSTEIN 1952). Insbesondere stehen Ameisen mit zahlreichen Spezies von Aphiden und Cocciden in mehr oder weniger enger trophobiotischer Beziehung, denn sie decken ihren Kohlenhydratbedarf fast ausschließlich durch den Honigtau ab (WELLENSTEIN 1952, BUCKLEY 1987; HÖLLDOBLER & WILSON 1990). Die Sesshaftigkeit und der Aufbau großer volkstarker Kolonien bei den forstlich bedeutsamen Waldameisen (*Formica s.str.*) in den gemäßigten Breiten ist wesentlich auf die trophobiotische Nutzung quantitativ besonders starker Honigtauerzeuger, wie etwa die Lachniden und Lecanien, zurückzuführen (GÖBWALD 1990).

An der Fichte (*Picea abies*) leben 5 Lachnidenarten (*Cinara spec.*) und 2 Lecanienarten (*Physokermes spec.*), deren Beziehung zu Ameisen unterschiedlich stark ist (KLOFT et al. 1985).

Die vorliegende Freilandstudie befasst sich mit der saisonalen Entwicklung von 2 koexistierenden Fichtenlachnidenarten – der obligatorisch myrmekophilen *Cinara piceicola* (CHOLODKOVSKY) und der fakultativ myrmekophilen *Cinara pruinosa* (HARTIG) – in Abhängigkeit des Besuches der Kleinen Roten Waldameise *Formica polyctena* FÖRSTER. Inwieweit eine interspezifische Konkurrenz der beiden *Cinara*-Arten um den Mutualisten *F. polyctena* vorherrscht, ist ebenso Gegenstand der Untersuchung.

Material und Methoden

Im März 2003 wurden kreisförmig im Abstand von 5 m um ein Waldameisennest insgesamt 16 mannshohe Fichten gesetzt. Die künstliche Mischbesiedlung mit *C. piceicola* und *C. pruinosa* begann in der 3. Märzdekade, indem mit Wintereiern besetzte Triebstücke auf die peripheren Triebe der Fichten gebunden wurden. Um ein 1:1-Mischverhältnis der beiden *Cinara*-Arten auf jeder Fichte zu erzielen, war eine Nachbesiedlung mit auf abgeschnittenen Triebstücken saugenden Rindenläusen aus der 1. Fundatrigenien-Generation innerhalb der 1. Maidekade erforderlich. Zwischen der 3. April-Dekade und der 2. Oktober-Dekade 2004 wurde die Kolonieentwicklung (Koloniezahl, Individuenzahl/Kolonie, Saugort) der beiden

myrmekophilen *Cinara*-Arten *C. piceicola* und *C. pruinosa* erfasst. Der Ameisenbesuch der Lauskolonien wurde protokolliert als Individuenzahl im Umkreis von 5 cm einer Kolonie und die relative Ameisenbesuchsstärke als „Quotient von Ameisenzahl/Lauszahl“. Diese Parameter wurden für jeden Baum mindestens an einem Tag einer Monatsdekade zwischen 11:00 und 17:00 aufgenommen. Vom 1. Juni bis zum 1. September wurde an 8 Fichten mittels Leimringen der Ameisenbesuch verhindert. Signifikanzen wurden mit dem Mann-Whitney U-Test geprüft.

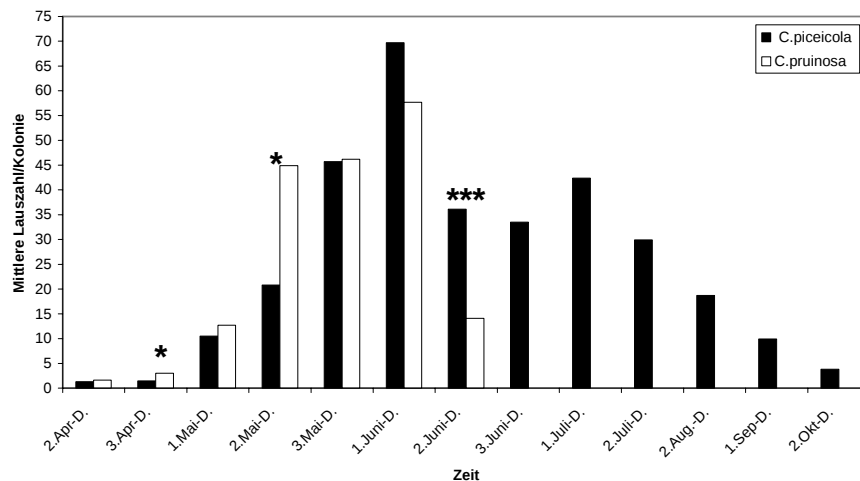


Abb. 1: Saisonale Entwicklung der mittleren Lauszahl / Kolonie bei 2 koexistierenden *Cinara*-Arten. Zeitraum: 2. April-Dekade bis 2. Oktober-Dekade. (*: $p \leq 0,05$; ***: $p \leq 0,001$; Mann-Whitney U-Test)

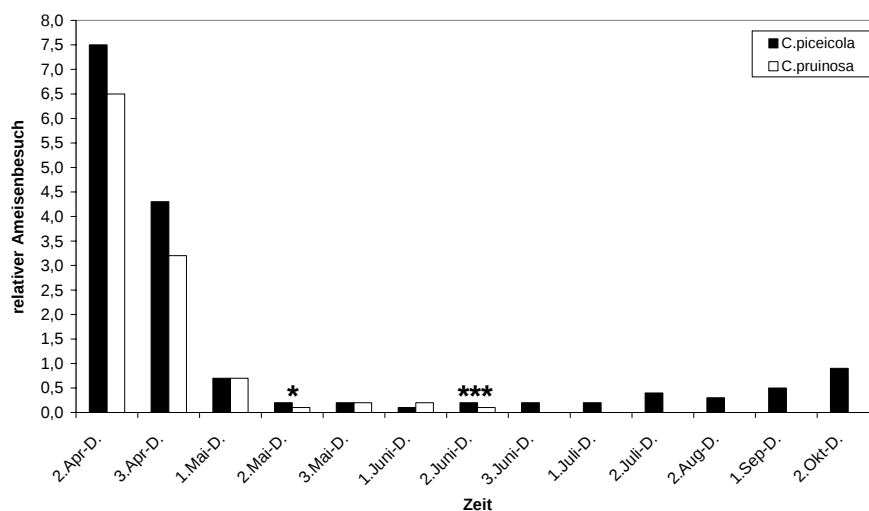


Abb. 2: Relativer Ameisenbesuch (Ameisenzahl/Lauszahl) durch *F. polyctena*. Zeitraum: 2. April-Dekade bis 2. Oktober-Dekade. (*: $p \leq 0,05$; ***: $p \leq 0,001$; Mann-Whitney U-Test)

Ergebnisse

In Waldameisengebieten herrscht auf einer überschaubaren Jungfichte meist immer nur eine der beiden angesprochenen *Cinara*-Arten vor, jedoch kommt es auch oft zu natürlichen Mischbesiedlungen (MÜLLER 1960, SCHEURER 1993). In der vorliegenden Untersuchungssituation einer künstlichen Mischbesiedlung konnte oft eine klare Tendenz bevorzugter Saugorte erkannt werden. *C. piceicola* besaugte das obere Stammdrittel und die Terminalregion, während *C. pruinosa* im unteren Stammdrittel und den ältesten Astabschnitten gefunden wurde. Im Falle grosser Lauskolonien auf dem selben Astabschnitt kam es ferner zu einer

räumlichen Trennung von *C. pruinosa* auf der stärker vom Licht abgewandten Astunterseite und *C. piceicola* auf den Astseiten und astoberseits.

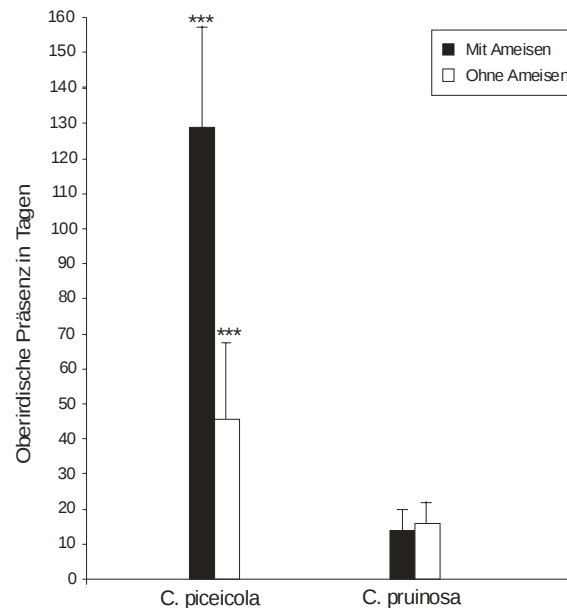


Abb. 3: Durchschnittliche oberirdische Präsenz der Kolonien von 2 koexistierenden *Cinara*-Arten in Tagen. Zeitraum: 1.Juni bis zum vollständigen Verschwinden. (***: $p \leq 0,001$; Mann-Whitney U-Test)

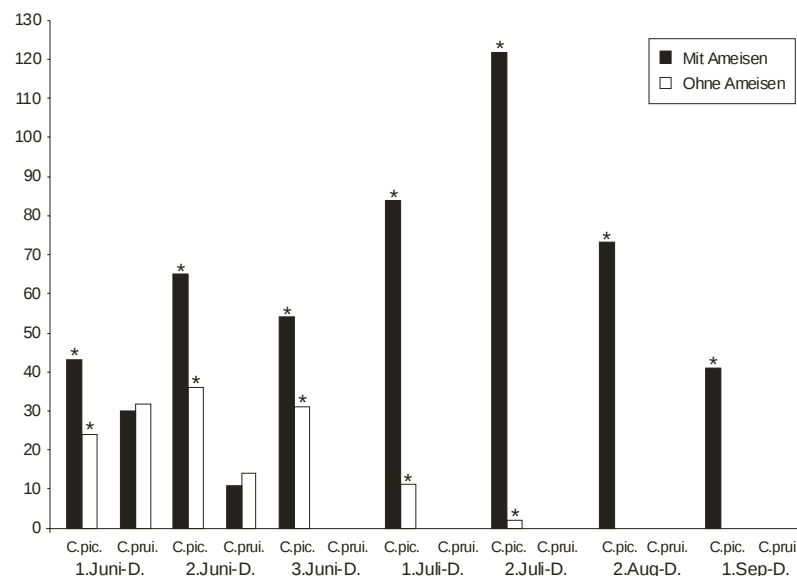


Abb. 4: Lauskoloniesumme/Monatsdekade von 2 koexistierenden *Cinara*-Arten in Abhängigkeit des Ameisenbesuches. Abschirmungszeitraum: 1.Juni bis 1.September. (*: $p \leq 0,05$; Mann-Whitney U-Test)

Für den Fall des ungehinderten Ameisenbesuches zeigt der Vergleich der saisonalen Kolonieentwicklung, dass sich *C. pruinosa* im Frühjahr rascher entwickelt und höhere mittlere Koloniegrößen aufweist als *C. piceicola* (Abb. 1). Ab der 2. Juni-Dekade ist *C. pruinosa* oberirdisch nahezu vollständig verschwunden (Abb. 1). Es ist bekannt, dass die Viviparen der 2. und 3. Generation während der Sommermonate an den Wurzeln der Fichte saugen. Bemerkenswert ist der hohe relative Ameisenbesuch in der 2. und 3. April-

dekade, in der die Kolonien fast ausschließlich aus der Fundatrix bestehen und nur in Einzelfällen einige wenige erste Fundatrigenien hinzukommen. Ab der 1. Maidekade ist ein deutlich rückläufiger Trend im relativen Ameisenbesuch zu verzeichnen. In der 2. Mai-Dekade wird *C. pruinosa* trotz signifikant größerer Kolonien im Mittel dennoch weniger stark von Ameisen besucht. Auch die rückläufige Koloniegröße ab der 2. Junidekade trägt nicht dazu bei, die relative Besuchsstärke (Ameisenzahl/Lauszahl) bei *C. pruinosa* ansteigen zu lassen (Abb. 1 und 2). Die unterschiedlich intensive Bindung an Ameisen der beiden myrmekophilen *Cinara*-Arten manifestiert sich in dem Experiment im Ameisenausschluss zwischen dem 1. Juni und 1. September:

1. Die mittlere oberirdische Präsenz der Lauskolonien der obligat Ameisen abhängigen Art *C. piceicola* ist bei Ameisenbesuch hochsignifikant verlängert ($p = 0,001$). Die Gesamtdauer der oberirdischen Präsenz von *C. pruinosa* ist unabhängig vom Ameisenbesuch ($p = 0,535$) (Abb. 3).

2. Die jeweils höheren Koloniezahlen der einzelnen Monatsdekaden korrespondieren bei *C. piceicola* signifikant mit dem Ameisenbesuch ($p = 0,03$) innerhalb des Abschirmungszeitraumes von 1. Juni – 1. September, während bei *C. pruinosa* kein Einfluss des Ameisenbesuches festgestellt wurde ($p = 0,926$) (Abb. 4).

Diskussion

Die beiden myrmekophilen Cinarinen *C. piceicola* und *C. pruinosa* gehören zu jener Gruppe von Fichtenchluppen, welche an älteren Zweigen und am Stamm saugen, grosse Kolonien bilden und von dominanten Ameisenarten (*Formica* s.str., *Lasius* s.str.) sehr stark besucht werden. Sie scheiden zwar reichlich Honigtau ab, sind aber für die Waldtracht von sekundärer Bedeutung, da sie für Bienen schwer erreichbar sind und von Ameisen verteidigt werden (KLOFT et al. 1985, BAUER-DUBAU & SCHEURER 1995). Bereits die aus den an den jüngsten, peripheren Zweigen abgelegten Wintereiern schlüpfenden Fundatrices suchen ältere Zweige (ab 2-jährig; bei *C. piceicola* manchmal auch an Vorjahrestrieben) auf und saugen hier bevorzugt an den Quirl- und Astansatzbereichen (SCHEURER 1964, KLOFT et al. 1985).

Im Frühjahr (April, Anfang Mai) ist der Honigtau-(Kohlenhydrat-)bedarf der Ameisen und somit der Besuch der Fundatrices bzw. der ersten Fundatrigenien infolge der langen Winter-Fastenperiode und des noch mangelnden Beuteangebotes besonders stark (WELLENSTEIN 1952, SUDD & SUDD 1985, GÖSSWALD 1989), sodass bis zu 20 Ameisen pro Fundatrixlarve gezählt werden. Allerdings konnte ECKLOFF (1976) indirekt nachweisen, dass das Aggregationsverhalten und die Friedfertigkeit der Ameisen gegenüber formicophilen Aphiden primär durch einen artspezifischen, für trophobiotische Ameisen sehr attraktiven und aggressionshemmenden Körperduft zu erklären ist: „Aphidenkolonien sind für Ameisen nicht nur Orte der Nahrungsaufnahme sondern auch Orte mit Heimpotenz.“

Der im Laufe des Mai und in den Folgemonaten abnehmende Ameisenbesuch ist durch den verstärkten Bedarf an eiweissreicher Arthropodennahrung für die Ameisenbrut zu erklären (WELLENSTEIN 1952, GÖSSWALD 1989). Hinzu kommt eine jahreszeitlich nachlassende Akzeptanz der Waldameisen für schwachkonzentrierte Zuckerlösungen bzw. eine steigende Präferenz für Nahrung mit höherem Zuckergehalt (SUDD & SUDD 1985).

Das Populationswachstum formicophiler Läuse wird im Frühjahr stark von Ameisen gefördert. Das schnellere Wachstum von *C. pruinosa* im Frühjahr und die im Mittel viel grösseren Kolonien in der 2. Maidekade (Abb. 1) erklären die signifikante Bedeutung des Ameisenbesuches zu dieser Jahreszeit. Das Abschirmungsexperiment zeigt deutlich, dass obligate Trophobionten wie *C. piceicola* während der gesamten Saison vom Ameisenbesuch profitieren. Nach SCHEURER (1965, 1993) benötigt *C. piceicola* die Pflege durch Ameisen bis zur Entwicklung der Sexuales-Generation. Eine generelle Förderung der Fitness von Aphiden durch starken Ameisenbesuch ist bei *Metopeurum fuscoviride* auch auf dem Niveau von Einzeltieren nachgewiesen worden (FLATT & WEISSER 2000). Allerdings erfolgt das selbständige Abspritzen des Honigtaues nicht nur bei nicht myrmekophilen Aphidenarten, sondern auch bei *C. piceicola* ohne den unmittelbaren Ameisenkontakt (WEBER unveröffentl.). Dieses vermutlich an die Jahreszeit angepasste Kotabgabe-Verhalten scheint unter dem Gesichtspunkt des relativ geringen Ameisenbesuches während der Frühsommer- und Sommermonate vorteilhaft. Das Verbleiben des Honigtaues am Saugort würde zum Verkleben der Tiere, zur verstärkten Bildung von Rußtaupilzen und schliesslich zum Absterben der Kolonien führen (BAUER-DUBAU 1997).

Jedoch ist die Intensität des Ameisenbesuches nicht der einzige Grund für die saisonale Dynamik der Aphidendichte. Zersiedelung und Abflug zahlreicher Alaten wird maßgeblich gesteuert durch den jahreszeitlich schwankenden physiologischen Status der Wirtspflanze. Dieser äußert sich insbesondere im geringen und somit limitierenden Gehalt an Amino-Stickstoffverbindungen während der Sommermonate (Hochsommerdepression) (MÜLLER 1956, SCHEURER 1964, 1965, PARRY 1974, KIDD 1985, KLOFT et al. 1985). Die im Jahresgang steigende Sonneneinstrahlung fördert die Abwanderung licht- und wärmeempfindlicher Arten zur Wurzelregion. Dieses Migrationsverhalten zeigt auch *C. pruinosa* (SCHEURER 1964, KLOFT et al. 1985).

Das Verschwinden des fakultativen Trophobionten *C. pruinosa* von der oberirdischen Fichtenregion ermöglicht *C. piceicola* eine Expansion, was in der Zunahme der Koloniezahl ab Juli ersichtlich wird. SCHEURER (1993) beobachtet jedoch auch, dass ein kleiner Teil der *C. piceicola* Kolonien zur Wurzelregion wandert und dort mit *C. pruinosa* bis zur herbstlichen, oberirdischen Eiablage koexistiert.

Es liegt nahe, dass die hier untersuchten Cinarinen nicht nur intra- und interspezifisch um Raum konkurrieren, sondern auch um den Mutualisten Waldameise. Bei beiden hier untersuchten Arten handelt es sich um sogenannte „präsoziale Kontaktsiedler“ (ECKLOFF 1976), bei denen jeweils grössere Kolonien die attraktiveren Patches für die Ameisen darstellen (ADDICOTT 1978, CUSHMAN & WHITHAM 1991). Generell hat der Mechanismus der dichteabhängigen Konkurrenz um den Mutualisten einen stabilisierenden Effekt auf die Populationsdynamik von formicophilen Homopterenkolonien (ADDICOTT 1978, 1979, CUSHMAN & WHITHAM 1991).

Aus der Sicht des obligaten Trophobionten *C. piceicola* ist *C. pruinosa* sicherlich ein Konkurrent (vergl. ADDICOTT 1978, 1979), denn erstere muss sich die Ameisen mit der zweiten Art nicht nur während der oberirdischen Koexistenz „teilen“, sondern auch am unterirdischen Saugort (WELLENSTEIN 1952). Zusätzlich wandert auch ein kleiner Teil der *C. piceicola* Kolonien zur Wurzelregion und koexistiert dort mit *C. pruinosa* bis zur herbstlichen, oberirdischen Eiablage (SCHEURER 1993).

Als Fazit für das untersuchte trophobiotische System ist festzustellen, dass durch die relativ zur Aphidenzahl abnehmende Ameisenbesuchsfrequenz während des jahreszeitlichen Verlaufes die Ameisen das exponentielle Aphidenwachstum und den zwangsläufigen Koloniezusammenbruch nicht auszugleichen vermögen. Letzteres äußert sich in der starken Abnahme der dichteabhängigen Effekte des Ameisenbesuches auf die Prädationsrate, die Fruchtbarkeit, das Wachstum, die Körpergrösse und die Koloniepersistenz (ADDICOTT 1979).

Literatur

- ADDICOTT, J.H. (1978): Competition for mutualists: aphids and ants. – Can. J. Zool. 56: 2093-2096.
- ADDICOTT, J.H. (1979): A multispecies aphid-ant association: density dependence and species-specific effects. – Can. J. Zool. 57: 558-569.
- BAUER-DUBAU, K. & SCHEURER, S. (1995): Zur Kenntnis honigtauliefernder Koniferenläuse (Aphidina (Lachnidae)): Aufenthaltsorte und Abundanz während des Jahres 1992 im Botanischen Garten Berlin (Dahlem). – Mitt. Dtsch. Ges. allg. angew. Ent. 9: 715-719.
- BUCKLEY, R.C. (1987): Interactions involving plants, Homoptera and ants. – Ann. Rev. Ecol. Syst. 18: 111-135.
- CUSHMAN, J.H. & WHITHAM, T.G. (1991): Competition mediating the dynamics of a mutualism: protective services of ants as a limiting resource for membracids. – Am. Nat. 138: 851-865.
- ECKLOFF, W. (1976): Untersuchungen und Diskussionen zur Evolutionsbiologie und zum Kommunikationssystem der Trophobie zwischen formicophilen Homopteren (besonders Aphiden) und Ameisen unter Berücksichtigung der Beziehungen zwischen Aphiden und Dipteren. – Dissertation, Fakultät für Biologie, Albert-Ludwig-Universität, Freiburg im Breisgau: 231 S.
- FLATT, T. & WEISSER, W.W. (2000): The effects of mutualistic ants on aphid life history traits. – Ecology 81 (12): 3522-3529.
- GÖSSWALD, K. (1989): Die Waldameise. Biologische Grundlagen, Ökologie und Verhalten. Bd.1. – Aula Verlag, Wiesbaden: 660 S.
- GÖSSWALD, K. (1990): Die Waldameise im Ökosystem Wald, ihr Nutzen und ihre Hege. Bd.2. – Aula Verlag, Wiesbaden: 510 S.
- HÖLLDOBLER, B. & WILSON, E.O. (1990): The ants. – Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.

- KIDD, N.A.C. (1985): The role of the host plant in the population dynamics of the large pine aphid, *Cinara pinea*. – *Oikos* 44: 114-122.
- 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.
- MÜLLER, H. (1956): Der Massenwechsel einiger Honigtau liefernder Baumläuse im Jahre 1954. – *Insectes Sociaux* 3 (1): 75-91.
- MÜLLER, H. (1960): Der Honigtau als Nahrung der hügelbauenden Waldameisen. – *Entomophaga* 5 (1): 55-75.
- PARRY, W.H. (1974): The effects of nitrogen levels in Sitka spruce needles on *Elatobium abietinum* (WALKER) populations in North-Eastern Scotland. – *Oecologia (Berl.)* 15: 305-320.
- SCHEURER, S. (1964): Zur Biologie einiger Fichten bewohnender Lachnidenarten (Homoptera, Aphidina). – *Z. ang. Ent.* 53: 153-178.
- SCHEURER, S. (1965): Zur Frage der Abhängigkeit des Massenwechsels einiger Fichtenlachniden von Waldameisen. – *Collana Verde (Rom)* 16: 355-363.
- SCHEURER, S. (1993): Die Bedeutung der Formiciden für die Lachniden. – *Ameisenschutz aktuell* 7: 69-75.
- SUDD, J.H. & M.E.SUDD (1985): Seasonal changes in the response of wood-ants (*Formica lugubris*) to sucrose baits. – *Ecol. Entom.* 10: 89-97.
- WELLENSTEIN, G. (1952): Zur Ernährungsbiologie der Roten Waldameise (*Formica rufa* L.). – *Z. Pflanzenkrankh. Pflanzensch.* 59: 430-451.
- 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.