

Suikers zijn voor insecten van levensbelang. Veel soorten moeten regelmatig suikers tanken om in hun energievoorziening te voorzien. Veel planten, maar ook dieren en zelfs schimmels, maken handig van deze afhankelijkheid gebruik door suikers aan te bieden in ruil voor verschillende diensten van de suikerminnende insecten. Een aantal intrigerende voorbeelden van mutualistische interacties waarin suikers een rol spelen wordt hier kort besproken. Daarnaast wordt ingegaan op de toepassing van verkregen inzichten in de biologische bestrijding van plaaginsecten, want ook de sluipwespen en predatoren die hierbij ingezet worden hebben suikers nodig en hun efficiëntie kan aanzienlijk verbeterd worden wanneer we op een slimme manier suikerbronnen aanbieden.

Entomologische Berichten 62(1): 2-7.

Trefwoorden: nectar, extraflorale nectar, honingdauw, mieren, verdediging, biologische bestrijding

Inleiding

Suikers zijn voor insecten van levensbelang. Veel soorten zijn voor hun energievoorziening, en dus voor hun overleving en voortplanting, grotendeels of zelfs geheel afhankelijk van suikerbronnen. Voorbeelden van suikerminnende insecten zijn naast bijen onder andere mieren, sluipwespen, vlinders, vliegen, muggen en kevers, maar ook vele spinachtigen versmaden een zoete maaltijd niet. Vele van deze geleedpotigen spelen een sleutelrol in biologische systemen. Het is dan ook niet verwonderlijk dat planten, maar ook dieren en zelfs schimmels suikers op verschillende manieren als beloning inzetten om zich van de diensten van deze organismen te verzekeren. Een aantal voorbeelden van dergelijke interacties komt hieronder aan bod.

Versnapering in ruil voor verspreiding

Bloemstelsels en bijen

Om zich geslachtelijk te kunnen voortplanten moet een plant zorgen dat stuifmeel overgedragen wordt. Bij zelfbestuivende soorten levert dit weinig problemen op omdat de overdracht binnen de bloem kan plaatsvinden. Kruisbestuivende soorten hebben het echter moeilijker, omdat het stuifmeel hier de weg naar de bloem van een andere plant moet zien te vinden. Als oplossing voor dit probleem produ-

Felix Wäckers

Nederlands Instituut voor Oecologisch
Onderzoek
Centrum voor Terrestrische Oecologie
Postbus 40
6666 ZG Heteren
e-mail: wackers@cto.noo.knaw.nl

ceren sommige planten een overdadige hoeveelheid stuifmeel, die vervolgens op goed geluk via de wind verspreid wordt en waarvan uiteindelijk misschien een enkele korrel op de juiste plek terecht komt. Deze 'toevalstrefferstrategie' is de oorspronkelijke vorm van kruisbestuiving die we nog steeds tegenkomen bij talrijke planten zoals berk, eik, hazelaar, en allerlei grassen.

In de loop van de evolutie is het sommige planten gelukt minder afhankelijk te worden van het toeval, door dieren voor het stuifmeeltransport in te spannen. Deze hebben als duidelijk voordeel dat ze actief bloemen kunnen opzoeken en zodoende het stuifmeel gericht kunnen verspreiden. De beloning voor deze transportdienst bestond in eerste instantie uit het voedzame stuifmeel zelf. Hiermee kan een plant echter maar een beperkt aantal insecten bekoren, aangezien veel soorten de stuifmeelkorrels niet als voedsel kunnen gebruiken (Roulston & Cane 2000). Tijdens de co-evolutie tussen plant en bestuiver is vervolgens florale (bloem-)nectar als een aanvullende vorm van beloning opgekomen. Deze beloning was met name effectief, omdat 'oudere' suikerbronnen zoals honingdauw (zie verder) reeds door een breed spectrum aan insecten bezocht werden. Door het produceren van bloemnectar konden planten derhalve een groot reservoir aan potentiële bestuivers aanspreken.

Nectar wordt geproduceerd door speciale structuren, de zogenaamde nectariën. Qua samenstelling is nectar primair een suikeroplossing waarin de suikers saccharose, fructose en glucose domineren, aangevuld met aminozuren, eiwitten en vetten (Baker & Baker 1983). Het produceren van nectar is voor de plant een dure aangelegenheid die ten koste kan gaan van de reproductie (Pyke 1991). Het is dan ook niet verwonderlijk dat planten aanpassingen ontwikkeld hebben

om op deze kosten te beknibbelen. Ten eerste is de nectar-productie over het algemeen beperkt tot de bloei en wordt de productie na succesvolle bestuiving vaak direct stopgezet. Daarnaast produceren bloemen de nectar veelal alleen rond die uren van de dag (of nacht) waarin de belangrijkste bestuiver actief is; soms kan eventueel niet-verzamelde nectar geresorbeerd worden (Faegri & Van der Pijl 1979). Tenslotte liggen de nectariën vaak in ingewikkelde bloemstructuren weggestopt, waardoor het nectarbezoek beperkt wordt tot een bepaalde groep insecten met specifieke mondwerktuigen. Sommige insecten met bijtende mondwerktuigen laten zich door deze beperkingen echter niet weerhouden. Zij knagen een gaatje aan de basis van de bloem en verschaffen zich zo toegang tot het begeerde zoet. Vals spel komt echter ook aan de kant van de bloemen voor. Sommige bloemen produceren glimmende structuren die nectariën imiteren. Insecten die hierdoor visueel worden aangelokt bestuiven de bloem, maar komen bedrogen uit (Little 1983; Vogel 1993).

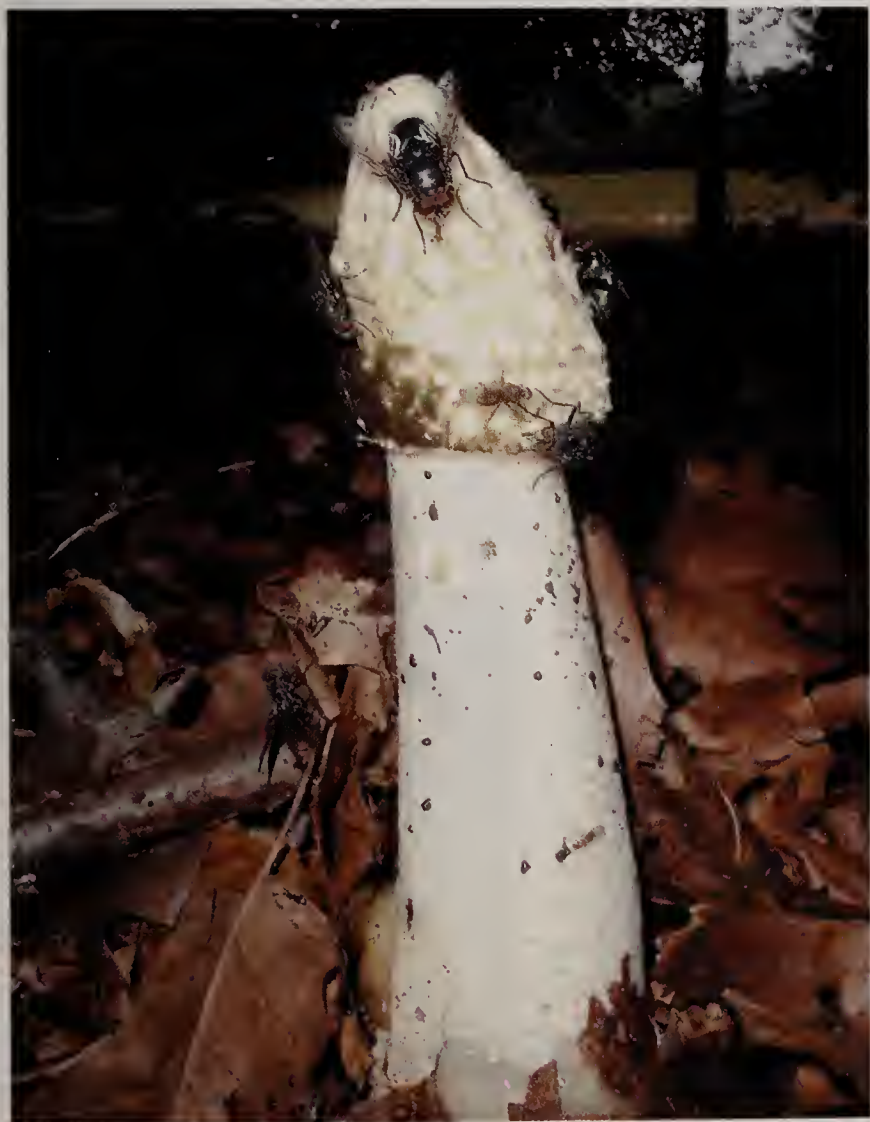
Sporenverspreiding

De verspreiding van schimmelsporen is in veel opzichten vergelijkbaar met stuifmeelverspreiding. De spore dient voor het koloniseren van nieuw substraat, of als mobiele geslachtscel van de schimmel. In beide gevallen moet de spore dus een vaak vergelegen doel zien te bereiken. De meeste schimmels vertrouwen hiervoor, net als windbestoven planten, op het toevalsprincipe. Maar een aantal schimmelsoorten heeft een minder verspillend alternatief

ontwikkeld waarbij insecten als sporenkoerier worden ingezet. Een bekend voorbeeld is de grote stinkzwam (*Phallus impudicus*). Deze paddestoel produceert een penetrante stank teneinde aasminnende insecten, zoals de vlieg *Polietes lardaria*, te lokken. Tegen de tijd dat de insecten merken dat ze erin gestonken zijn zitten hun poten onder de plakkerige sporen die meeliften naar de volgende bestemming. Wanneer dit weer een stinkzwam is zal overdracht van de geslachtscellen plaatsvinden.

Ook een aantal roestschimmels maakt gebruik van insecten. Analoom aan de bloemnectar produceren zij een suikerdruppel die tijdens de rijping van de geslachtelijke sporen door de schimmel uitgescheiden wordt (Anikster et al. 1999). Daardoor krijgen hongerige insecten onherroepelijk een sporenloading mee. Aangezien insecten over het algemeen meerdere suikerbronnen op rij bezoeken en bovendien de neiging hebben zich op een bepaald type suikerbron te concentreren, is de kans groot dat de sporen naar een volgende roestkolonie getransporteerd worden waar succesvolle bevruchting kan plaatsvinden.

De roestschimmel *Uromyces pisi* gaat nog een stapje verder. Deze schimmel onderdrukt bij de cypreswolfsmelk (*Euphorbia cyparissias*) de bloemvorming en induceert in plaats daarvan de productie van een pseudobloeiwijze. Deze schijnbloemen worden gevormd uit rozetten van gele bladeren, waarop een zoetgeurende 'nectar' wordt uitgescheiden. In deze nectar bevinden zich de geslachtelijke sporen die door nectarbezoekers verspreid worden (Pfunder & Roy 2000).



Figuur 1. De grote stinkzwam wordt door een veelvoud aan vliegen bezocht. Foto: Felix Wäckers

The common stinkhorn is visited by a wide range of fly species.

Wie niet sterk is moet snel zijn: goediel in ruil van verdediging

Suikers spelen niet alleen een belangrijke rol bij de verspreiding van stuifmeel en schimmelsporen, planten en sommige insecten produceren ook zoetigheid om zich tegen hun vijanden te verdedigen. Hierbij maken ze handig gebruik van het feit dat mieren notoire zoetekauwen zijn. Zodra deze een mierzoet druppeltje tegenkomen recruteren zij hun nestgenoten en verdedigen zij de bron met mier en macht.

Extrinfleur nectar en extrafloraal nectariën

Sommige planten hebben deze rol van mieren als lijfwacht uitgediept. Zij produceren nectar uit zogenaamde extrafloraal nectariën: nectarklieren buiten de bloem – bijvoorbeeld op bladeren, stengels, of vruchten – die niets met de feitelijke bestuiving van doen hebben. Extrafloraal nectariën zijn bij meer dan 1000 plantensoorten gevonden (Koptur 1992), zelfs op 35 miljoen jaar oude fossielen van een inmiddels uitgestorven populier (Pemberton 1992). De structuur van extrafloraal nectariën varieert van opvallende beker- of knotsvormen tot vrijwel onzichtbare structuren (Zimmerman 1932). We vinden opvallend gekleurde extrafloraal nectariën bijvoorbeeld op de bladstengel van kers en pruim, en op de steunblaadjes van heggewikke en akkerboon. Andere voorbeelden van planten met extrafloraal nectar zijn vlier, wilg, pompoen, stokroos, pioenroos en zonnebloem. Een goede manier om extrafloraal nectariën op een plant te vinden is de mieren te volgen, die trouw de extrafloraal nectar verzamelen zolang deze geproduceerd wordt.

Door in suiker te investeren huren planten mieren als lijfwachten in (Bentley 1977). Op hun beurt verjagen of verorberen deze mieren plantenetende insecten. In ons

onderzoek hebben we laten zien dat planten deze vorm van indirecte verdediging nog verder kunnen verfijnen door actief op hun omgeving te reageren. Wordt bijvoorbeeld een katoenplant (*Gossypium herbaceum*) door een rups van de katoenuil (*Spodoptera littoralis*) aangevreten, dan zet de plant lokaal de suikerkraan voluit open, waardoor mieren precies op *die* tijd naar *die* plek geloodst worden waar ze nodig zijn (Wäckers et al. 2001). Andere planten, waaronder verschillende *Eucalyptus*soorten, passen een nog eenvoudiger methode toe om hetzelfde effect te bereiken. Zij scheiden simpelweg grote hoeveelheden plantensap af op de plek waar zij aangevreten worden. Doordat deze planten voldoende zoetsappig zijn wordt ook dit door mieren verzameld, daarbij onvermijdelijk de plantenbelager tegen het lijf lopend (Basden 1965). Eerder was al aangetoond dat aangevreten planten ook



Figuur 2. Steekmier (*Myrmica spec.*) eet extraflorale nectar van een wonderboom (*Ricinus communis*). Foto: Felix Wäckers
A red ant (*Myrmica spec.*) feeds on extrafloral nectar of a castor bean plant *Ricinus communis*.

geurstoffen afgeven waardoor predatoren of sluipwespen worden aangelokt (Dicke & Sabelis 1988). Deze categorie van indirecte verdediging is zeer specifiek. Vele planten reageren op insectenvraat aanzienlijk sterker dan op mechanische beschadiging (Turlings et al. 1990); vaak verschilt het afgegeven geurprofiel zelfs tussen verschillende soorten belagers (Dicke & Vet 1999; De Moraes et al. 1998). Anders dan de geurinductie blijkt de verhoging van de nectarproductie na vraat een algemene reactie op beschadiging te zijn (Wäckers & Wunderlin 1999). Dit verschil in specificiteit is te begrijpen als we bedenken dat de geurstoffen dienst doen als een signaal in de communicatie tussen plant en predatoren of parasitoïden. Het afgeven van valse signa-



Figuur 3. Wonderboom (*Ricinus communis*) met druppels extraflorale nectar. Foto: Felix Wäckers
Castor bean plant *Ricinus communis* with drops of extrafloral nectar.

len schaadt iedere vorm van communicatie en een hoge graad van specificiteit is daarom essentieel voor het functioneren van deze indirecte verdediging. Extraflorale nectar daarentegen is niet zozeer een signaal dat predatoren of parasitoïden naar een beloning leidt, als wel de beloning zelf. Een foutieve reactie in de vorm van nectarproductie na mechanische beschadiging kost de plant weliswaar wat aan suiker, maar heeft geen consequenties voor de loyaliteit van de beoogde bezoekers.

Momenteel onderzoeken we verder hoe planten extraflorale nectar met andere vormen van verdediging combineren.

Luizenmelkers en manna

Niet alleen planten roepen door middel van suikers de bescherming van mieren in. Ook rupsen van verschillende blauwtjes produceren een suikerrijke vloeistof in een speciale dorsale klier, waardoor zij steeds druk door mieren omringd zijn. Deze lijfwachten houden vijanden van hun suikerleveranciers, bijvoorbeeld sluipwespen, op een afstand. Bij sommige blauwtjes gaat dit mutualisme zelfs zo ver dat de rupsen door mieren 'geadopteerd' worden: ze krijgen kost en inwoning in het mierennest en betalen huur in de vorm van suikers. Energetisch gezien is dit een slechte



Figuur 4. Sluipwesp (*Cotesia glomerata*) eet extraflorale nectar van tuinboon (*Vicia faba*). Foto: Felix Wäckers
Ichneumonid (*Cotesia glomerata*) feeds on extrafloral nectar of broad bean (*Vicia faba*).



Figuur 5. Werkster van de wegmier (*Lasius niger*) ontvangt een druppel honigdauw van een bladluis. Foto: Felix Wäckers
Black ant worker (*Lasius niger*) receives a droplet of honeydew from an aphid.

ruil voor de mierenkolonie, want de investering in het rupsenvoer is een veelvoud van de energie die ze uit de klier oogsten. In sommige gevallen, bijvoorbeeld bij het vals heideblauwtje *Plebeius idas*, maken de rupsen danig misbruik van de gastvrijheid en doen zij zich tegoed aan de eieren en larven van de mieren (Hölldobler & Wilson 1990). Dat deze interactie desalniettemin optreedt suggereert dat de zoete secretie voor de mieren op zijn zachtst gezegd een genotmiddel is.

Op het eerste gezicht gebeurt hetzelfde in het mutualisme tussen mieren en bladluizen of andere honingdauwproducerende insecten. Ook hier scheidt het insect suikerdruppels uit die door mieren verzameld worden. Dit wordt ook wel 'melken' genoemd. Het verschil met de rupsen ligt echter in het feit dat honingdauw voor de luizen een afvalproduct is dat ze hoe dan ook kwijt moeten zien te raken. Lang niet alle honingdauw valt dan ook bij mieren in de smaak. De soorten die echter met hun honingdauw wel mieren weten aan te trekken ondervinden meervoudig profijt. Niet alleen beschermen de mieren de honingdauwproducenten tegen vijanden, door het melken wordt tevens vermeden dat de plant voor de luizen al te kleverig wordt. Daarnaast verslepen mieren hun 'vee' naar

groenere weiden wanneer de kolonie te groot wordt of de plant verzwakt raakt (Hölldobler & Wilson 1990).

Niet alleen mieren weten honingdauw te waarderen. Le-
gio andere insecten, waaronder bijen, bezoeken deze suikerbron. Wat verhullend als 'dennenhoning' wordt verkocht is feitelijk een verrukkelijke honingdauwhoning, door bijen gemaakt uit de excretie van takluizen (*Cinara* spp.; Kloft et al. 1965). De menselijke consumptie van honingdauw kent een lange geschiedenis. Het is algemeen geaccepteerd dat het bijbelse manna uitgekristalliseerde honingdauw betrof, afkomstig van de dopluis *Coccus manniparus* voedend op tamarisk (*Tamarix mannifera*; Bodenheimer 1947). In de Sinaï wordt deze honingdauw nog steeds verzameld als alternatief voor honing onder de lokale naam 'menn' of 'mennu'. Het gebruik van verschillende soorten 'manna' naast honing was vroeger wijdverbreid en werd pas door de handel in rietsuiker verdrongen. Zo werd er lange tijd in Sicilië manna verzameld afkomstig van een cicade (*Cicada orni*) die op essen (*Fraxinus* spp.) voorkomt. Later werden deze essen in boomgaarden gecultiveerd en werd het sap mechanisch afgetapt. De handel in deze 'manna' duurde voort tot in de negentiende eeuw (Cleghorn 1870).

Smaken verschillen

De samenstelling van natuurlijke suikerbronnen kan sterk verschillen. Hoewel saccharose, glucose en fructose de bulk van de suikers uitmaken, vind je ook regelmatig exotische suikers in nectar en honingdauw. Vooral honingdauw kan soms volledig gedomineerd zijn door twee- of meervoudige suikers die in de darm van de bladluizen geproduceerd worden. Het voorkomen van deze suikers werpt de vraag op naar hun functie. Een van de verklaringen stelt dat de suikerproducent gedurende de evolutie de samenstelling heeft aangepast aan de specifieke smaakvoorkeur van zijn beoogde mutualist. Deze verklaring vereist wel dat insecten in hun smaakwaarneming verschillen. Dit blijkt inderdaad het geval te zijn. Bestuivers kunnen worden ingedeeld in saccharose-liefhebbers en soorten met voorliefde voor glucose en fructose. De voorkeur bepaalt welke bloemen door deze bestuivers bezocht worden (Baker & Baker 1983). Aangezien bloemen ook in vorm, kleur en geur aan hun bestuivers zijn aangepast, is het niet ver gezocht om te stellen dat hetzelfde ook voor de suikersamenstelling geldt.

Mieren hebben, als belangrijke honingdauwconsumenten, een speciale voorliefde voor honingdauwspecifieke suikers. Of de mieren zijn aangepast aan de honingdauwsuikers dan wel de honingdauwproducenten aan de smaak van de mieren is nog onduidelijk. Het is opmerkelijk dat sluipwespen met deze suikers aanzienlijk minder goed uit de voeten kunnen. Dit betekent dat ze de honingdauw minder goed als voedsel of signaal voor het vinden van de luizen kunnen gebruiken (Wäckers 2000). Hierdoor snijdt het mes voor de luis zelfs aan twee kanten: enerzijds maken ze het met exotische suikers hun mutualisten naar de zin, anderzijds vergallen ze de smaak van hun vijanden.

Selectieve suikers tot verbetering van de biologische bestrijding?

We hebben gezien dat suikers in de natuur veelvuldig ingezet worden om de efficiëntie van beschermingbiedende mieren, maar ook van andere predatoren of sluipwespen, te

verhogen. Dit simpele principe kunnen we direct vertalen naar de biologische bestrijding, waarbij we immers ook op predatoren en sluipwespen vertrouwen om onze gewassen te beschermen tegen plaaginsecten. In hedendaagse teeltsystemen heerst doorgaans een gebrek aan suikerbronnen (bloeiende kruiden bijvoorbeeld), waardoor de biologische bestrijders vaak de hongerdood wacht. Het nijpende voedseltekort kan de efficiëntie van de biologische bestrijding sterk ondermijnen (Van Baalen et al. 2001). Dit probleem kan in feite simpel opgelost worden door agrarische teeltsystemen aan te passen aan de voedselbehoeftes van natuurlijke vijanden, bijvoorbeeld door het inbrengen van bloeiende kruiden (akkerranden, mengteelt, ondergroei). Hoewel deze aanpak een toenemende populariteit geniet en men in Nederland en andere Europese landen honderden miljoenen aan subsidies uitgeeft voor dit soort programma's, is de geschiktheid van de verschillende voedselbronnen voor het bevorderen van de biologische bestrijding nog amper bekend. Zo is lang niet elke bloem een bruikbare nectarbron voor sluipwespen (Wäckers et al. 1996) en kan honingdauw zelfs toxisch zijn (Wäckers 2000).

We moeten ook bedenken dat niet alleen biologische bestrijders van nectar en honingdauw gebruik kunnen maken, maar ook vele plaaginsecten. Door voedselbronnen blindelings te introduceren lopen we het risico dat de -plaagsituatie verergert in plaats van verbetert. Door de suikerbehoefte van natuurlijke vijanden én plaaginsecten te onderzoeken wordt het mogelijk eventuele selectieve voedselbronnen te identificeren – voedselbronnen die door de natuurlijke vijand wel, maar door de plaag niet gebruikt kunnen worden. In het geval van kool konden we aantonen dat een dergelijke selectiviteit inderdaad haalbaar is. Verscheidene natuurlijk voorkomende suikers bleken ongeschikt als voedselbron voor het groot koolwitje (*Pieris brassicae*; Romeis & Wäckers 2000), terwijl ze uitstekend geschikt zijn voor de sluipwesp *Cotesia glomerata*, die de rupsen van dit plaaginsect aanvalt (Wäckers 1999, 2001).

LITERATUUR

- Anikster Y, Eilam T, Mittelman L, Szabo LJ & Bushnell WR 1999. Pycnial nectar of rust fungi induces cap formation on pycniospores of opposite mating type. *Mycologia* 91: 858-870.
- Baalen M van, Krivan V, van Rijn PCJ & Sabelis MW 2001. Alternative food, switching predators, and the persistence of predator-prey systems. *American Naturalist* 157: 512-524.
- Baker HG & Baker I 1983. A brief historical review of the chemistry of floral nectar. In: BL Bentley & Elias T (eds). *The biology of nectaries*: 126-152. Columbia University Press.
- Basden R 1965. The occurrence and composition of manna in *Eucalyptus* and *Angophora*. *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales* 90: 152-156.
- Bentley BL 1977. Extrafloral nectaries and protection by pugnacious bodyguards. *Annual Review of Ecology and Systematics* 8: 407-427.
- Bodenheimer FS 1947. The manna of Sinai. *Biblical Archeologist* 10: 2-6.
- Cleghorn H 1870. Notes on the botany and agriculture of Malta and Sicily. *Transactions of the Botanical Society (Edinburgh)* 10: 106-139.
- De Moraes CM, Lewis WJ, Paré PW, Alborn HT & Tumlinson JH 1998. Herbivore-infested plants selectively attract parasitoids. *Nature* 393: 570-573.
- Dicke M & Sabelis MW 1988. How plant obtain predatory mites as bodyguards. *Netherlands Journal of Zoology* 38: 148-165.
- Dicke M & Vet LEM 1999. Plant-carnivore interactions: evolutionary and ecological consequences for plant, herbivore and carnivore. In: H Olff, Brown VK & Drent RH (eds). *Herbivores: between plants and predators*: 483-520. Blackwell Science.
- Faegri K & van der Pijl L 1979. *The principles of pollination ecology*. Pergamon Press.
- Hölldobler B & Wilson EO 1990. *The ants*. Springer Verlag.
- Kloft W, Maurizio A & Kaeser W 1965. *Das Waldhonigbuch. Imkerfreund Bücher Bd 3*, Ehrenwirthverlag.
- Koptur S 1992. Extrafloral nectary-mediated interactions between insects and plants. In: Bernays EA (ed). *Insect-plant interactions*: 81-129. CRC Press.
- Little RJ 1983. A review of floral food deception mimics with comments on floral mutualism. In: Jones CE & Little RJ (eds). *Handbook of floral pollination ecology*: 294-309. Van Nostrand-Reinhold.

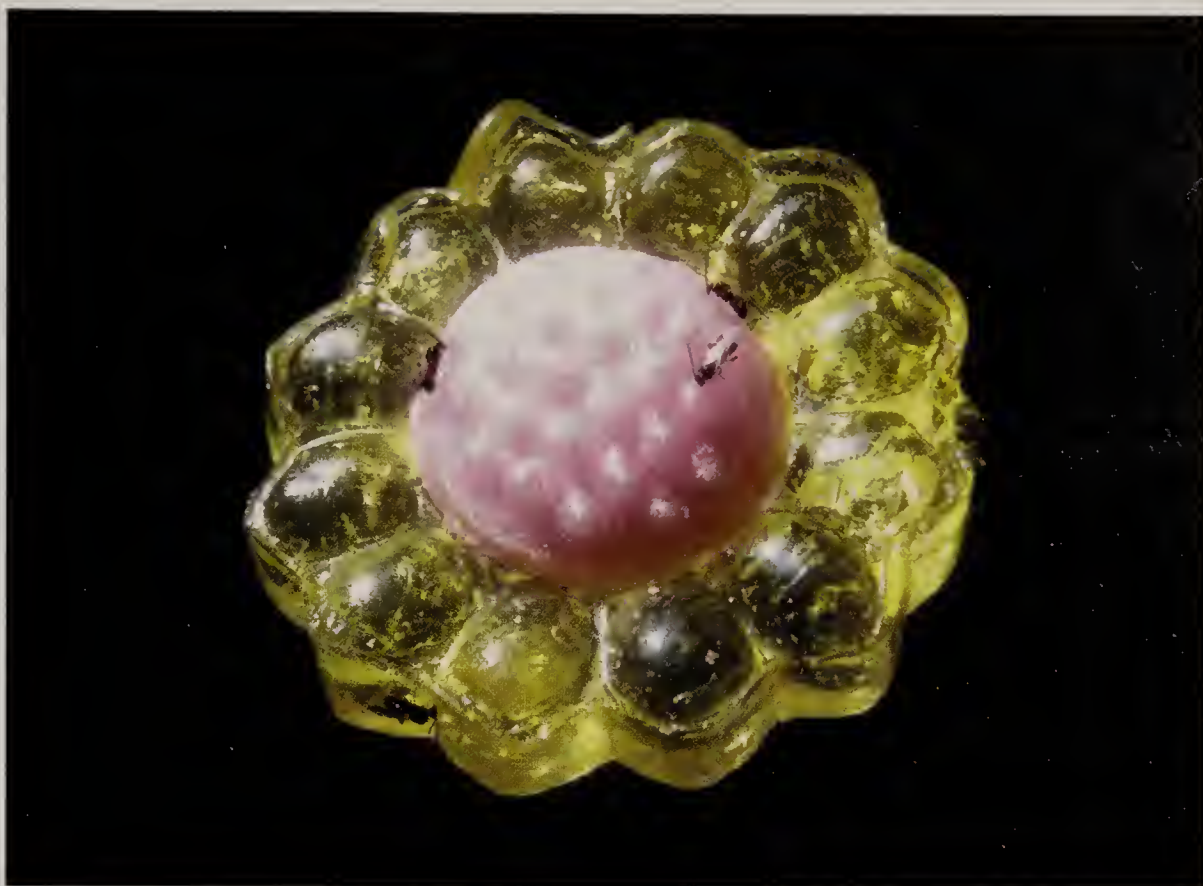


Figuur 6. Bloeiende kruiden in een Zwitserse wijngaard.

Foto: Felix Wäckers
Flowering herbs in a Swiss vineyard.

Figuur 7. Ook kunstmatige suikerbronnen (suikersprays) worden ingezet om de effectiviteit van sluipwespen en predatoren in de biologische bestrijding te verhogen. Foto: Felix Wäckers

Also artificial sugar sources (sugar sprays) are used to enhance the effectiveness of predators and parasitoids in biological control programs.



- Pemberton RW 1992. Fossil extrafloral nectaries, evidence for the ant-guard antiherbivore defense in an Oligocene *Populus*. *American Journal of Botany* 79: 1242-1246.
- Pfunder M & Roy BA 2000. Pollinator-mediated interactions between a pathogenic fungus, *Uromyces pisi* (Pucciniaceae), and its host plant *Euphorbia cyparissias* (Euphorbiaceae). *American Journal of Botany* 87: 48-55.
- Pyke GH 1991. What does it cost a plant to produce floral nectar? *Nature* 350: 58-59.
- Romeis J & Wäckers FL 2000. Feeding responses by female *Pieris brassicae* butterflies to carbohydrates and amino acids. *Physiological Entomology* 25: 247-253.
- Roulston TH & Cane JH 2000. Pollen nutritional content and digestibility for animals. In: Dafni A, Hesse M & Pacini E (eds). *Pollen and pollination*: 187-209. Springer Verlag.
- Turlings TCJ, Tumlinson JH & Lewis WJ 1990. Exploitation of herbivore-induced plant odors by host-seeking parasitic wasps. *Science* 250: 1251-1253.
- Vogel S 1993. Betrug bei Pflanzen: die Tauschblumen. *Abhandlungen der Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse, Akademie der Wissenschaften und Literatur* 1993: 1-48.
- Wäckers FL 1999. Gustatory response by the hymenopteran parasitoid *Cotesia glomerata* to a range of nectar- and honeydew-sugars. *Journal of Chemical Ecology* 25: 2863-2877.
- Wäckers FL 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: 197-202.
- Wäckers FL 2001. A comparison of nectar- and honeydew sugars with respect to their utilization by the hymenopteran parasitoid *Cotesia glomerata*. *Journal of Insect Physiology* 47: 1077-1084.
- Wäckers FL, Björnson A & Dorn S 1996. A comparison of flowering herbs with respect to their nectar accessibility for the parasitoid *Pimpla turionellae*. *Proceedings Experimental and Applied Entomology* 6: 106-112.
- Wäckers FL & Wunderlin R 1999. Induction of cotton extrafloral nectar production in response to herbivory does not require a herbivore-specific elicitor. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 91: 149-154.
- Wäckers FL, Zuber D, Wunderlin R & Keller F 2001. The effect of herbivory on the temporal and spatial dynamics of extrafloral nectar production. *Annals of Botany* 87: 365-370.
- Zimmerman J 1932. Über die extrafloralen Nektarien der Angiospermen. *Beihefte Botanisches Zentralblatt* 49: 99-196.

Summary

Refined sugars – sweet reward in mutualistic interactions.

Many arthropods depend on carbohydrate-rich food sources such as (extrafloral) nectar and honeydew to cover their energetic requirements. The list of sugar feeders includes many keystone species, e.g. ants, bees and parasitoids. Given the central importance of sugars for these insects, it is not surprising that many plant-insect, fungus-insect and insect-insect mutualisms feature sugars as a reward. In return, the sugar producer benefits by obtaining protection or by being dispersed. Here I present examples of both categories of benefits. Floral nectar and pycnial nectar of rust fungi are discussed as examples in which sugars are employed to attract insects for the dispersal of pollen and spores, respectively. Extrafloral nectar, glandular excretions of larvae of the family Lycaenidae, and honeydew produced by phloem-feeding insects are three examples in which sugars serve to recruit bodyguards for (indirect) defense.

Sugar producers may have evolved strategies to optimize the interaction with their mutualists, either by adapting the composition of the sugar reward to the specific preferences of the intended consumer, or through the temporal and spatial distribution of the sugar reward. Examples of such adaptations are presented. I argue that the study of sugars in plant-carnivore mutualisms can provide valuable lessons for the use of sugar sources to enhance the effectiveness of predators and parasitoids in biological control programs. For example, the considerable differences in sugar utilization patterns between herbivores and parasitoids open up opportunities to select sugar sources that selectively cater for biological control agents, without providing nutritional benefits to the pest insect.