

## Derleme (Review)

# Ballı madde salgısı

## Honeydew

Gordana ĐUROVIĆ<sup>1</sup>

Selma ÜLGENTÜRK<sup>1\*</sup>

### Summary

Honeydew is excreted (waste) product of Hemipterans Insect related with Sternorrhyncha and Auchenorrhyncha species. Honeydew is liquid syrup substance. Insect diet changes within insect gut facilities, and produce honeydew which contains a variety of saccharides and oligosaccharides also in some proteins in some species. Honeydew has an important positive and/or negative role in particular ecosystems (insect itself which produce honeydew, plant, soil and other organisms). Honeydew has negative impact on plant health due to the formation of fumagine, otherwise positive effects on the nutrient chain. Many microorganisms, insects (such as ants, honey bees, wasps, parasitoids, predators), snails, birds and even man benefits from honeydew as a food. Therefore, honeydew affects these organisms population density and their relationship with each other and the environment. From ancient time, honeydew has been used as a source of food, in the form of manna or honeydew honey by humans. Honeybees is able to utilize honeydew for producing "honeydew honey, forest honey or pine honey". This honey is an economically important product and widely consumed by humans.

**Keywords:** Honeydew, Sternorrhyncha, ants, natural enemies, honeydew honey

### Özet

Ballı madde, Hemiptera takımından genellikle Sternorrhyncha olmak üzere, Auchenorrhyncha alttakımına bağlı bazı böcek türlerinin boşaltım (atık) ürünüdür. Şurup kıvamında tatlı bir maddedir. Böcek tarafından emilen bitki özsu, sindirim sistemi içinde değiştiğinden, ballı madde, çeşitli sakkaridler ve oligosakkaridler içermektedir. Bazı türlerin ballı maddesinde proteinlerin de olduğu tespit edilmiştir. Ballı madde, ekosistem (salgılayan böcek, bitki, toprak ve diğer canlılar) üzerinde olumlu ve olumsuz çok önemli etkilere sahiptir. Fumajin oluşumu nedeniyle, bitki üzerinde olumsuz etkileri bulunurken, besin döngüsü üzerinde olumlu etkileri bulunmaktadır. Pek çok mikroorganizma, böcekler (karıncalar, balarıları, yaban arıları, parasitoid ve predatörler), kuşlar ve hatta insanlar ballı maddeden besin olarak faydalanmaktadır. Bu nedenle ballı madde, bu canlıların birbiri ve çevresiyle ilişkilerini ve popülasyon yoğunluklarını etkilemektedir. İlk çağlardan beri, insanlar ballı maddeyi bir besin kaynağı olarak, manna ya da salgı balı şeklinde kullanmışlardır. Bal arıları ballı maddeyi toplayarak "Salgı balı, orman balı veya çam balı" üretirler. İnsanlar tarafından severek tüketilen bu bal, ekonomik öneme sahip bir üründür.

**Anahtar sözcükler:** Ballı madde, Sternorrhyncha, karınca, doğal düşman, manna, salgı balı

<sup>1</sup>Ankara Üniversitesi, Ziraat Fakültesi, Bitki Koruma Bölümü, 06110, Dışkapı, Ankara

\* Sorumlu yazar (Corresponding author) email: [ulgentur@agri.ankara.edu.tr](mailto:ulgentur@agri.ankara.edu.tr)

Alınış (Received): 24.07.2014

Kabul edilmiş (Accepted): 21.10.2014

## Giriş

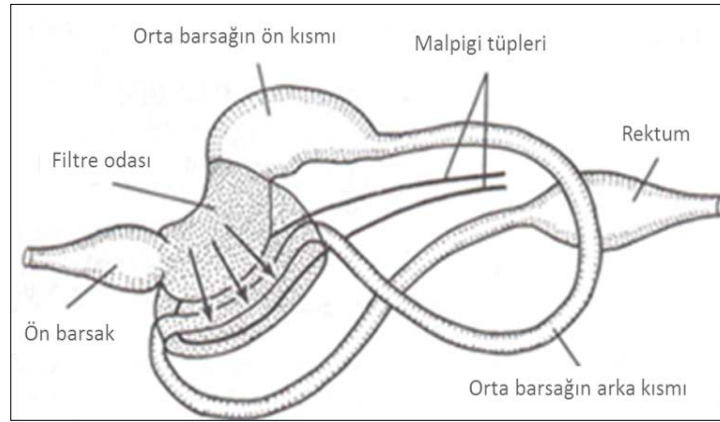
Ballı madde esas olarak karbonhidrat bakımından zengin, aminoasit ve ikincil bitki bileşenleri bakımından fakir, şurup kıvamında bir maddedir. Bu madde afitler, koşniller, unlubitler, beyazsinekler ve psyllidler gibi Sternorrhynca ve Fulgoridae, Membracidae, Flatidae gibi Auchenorrhyncha (Hemiptera) alt takımlarına bağlı böcek türlerine özgü bir boşaltım (atık) ürünüdür. Floemden beslenen böcekler, vücut hacimlerinin birkaç katı kadar ballı maddeyi kısa sürede vücutlarından atarlar. Emilerek alınan bitki özsuyu, midenin filtre odacığı denilen özel kısmında fazla su ve karbonhidratlar süzülür. Aslında ballı madde, sindirim sisteminde osmotik basıncı düzenleyen mekanizma sonucunda üretilmektedir. Dışarı atılan ballı madde bitkiler, toprak ve insanların dahil olduğu geniş bir canlı topluluğunu etkilemektedir.

Ballı madde, salgılayan böcek açısından boğulma dahil, çeşitli hijyen ve güvenlik sorunları oluşturabilmektedir (Gullan, 1997). Bitki yüzeyine yayıldığında yumurtadan yeni çıkan nimfler için adeta yapışkan bir tuzaktır. Öte yandan birçok doğal düşman için çekici olmakta, ballı maddeyle beslenmek için gelen doğal düşmanlar, konukçularını da kolaylıkla bulmakta ve avlarıyla beslenmektedir. Ballı madde salgılayan böcekler ile karıncalar arasındaki ilişki en çok çalışılan konudur. Buna ilaveten arılar, kelebekler, hamam böcekleri, salyangozlar, kuşlar ve memelilerin dahil olduğu pek çok canlı ballı maddenin besin olarak faydalanmaktadır (Camargo & Pedro, 2002; Naskrecki & Nishida, 2007). Baları tarafından toplanan ballı madde salgı balı üretiminde kullanılmakta ve bu bal, insanlar tarafından sevilerek tüketilmektedir (Gounari, 2006). Öte yandan ballı madde çok eski çağlardan beri besin olarak (manna, kudret helvası) doğrudan kullanılması, konunun başka bir boyutunu oluşturmaktadır.

Bu çalışmada, ballı madde salgılanma mekanizması, salgıyı etkileyen faktörler, ballı madde bileşenleri, doğal düşmanlar üzerindeki etkileri, ballı maddeden besin olarak faydalanan canlılar ve ekosistemle olan ilişkileri üzerinde durulmuştur.

### Ballı Madde salgılayan böceklerde beslenme ve salgılama mekanizması

Hemiptera takımına bağlı türlerde ağız parçaları bitkiyi delerek bitki özsuğunu emebilecek şekilde gelişmiştir. *Mandibula* ve *Maxilla*'nın iğne şeklinde uzaması ile oluşan iğneler (her birinden ikişer adet), hortum şeklini almış olan *labium* tarafından korunmaktadır. Bu kılıf (*proboscis* veya *rostrum*), coccoidlerde oldukça küçülmüş, hatta körelmiştir. En içte bulunan *maxillar stylet*'in, karşılıklı duruşları ile iki kanal oluşmuştur. Bunlardan biri bitki özsuğunun emilmesinde, diğeri de tükrük salgılanma görevini almıştır (Gullan & Cranston, 2012). Stiletler genellikle vücut boyundan uzun olup, ksilem ve/veya floemden bitki özsuğunu emerler (Ben-Dov & Hodgson, 1997). Hemiptera takımında bulunan böceklerin çoğunda sindirim sisteminin değişmesiyle filtre odası denilen özel bir kısım meydana gelmiştir (Şekil 1). Bu sistemde farklı yapıda iki boru birbirine yaklaşarak bir doku ile bağlanmıştır. Filtre odasında *mesenteron*'un iki uzantısı ile *protodaeum*'un ön kısmı bulunur. Filtre odası, vücut içine alınan fazla miktardaki bitki özsuğunun ve basit şekerlerin hızlı şekilde arka bağırsağa geçirilmesini ve dışarıya atmasını sağlar. Böceklerde ballı madde üretimi, osmotik basıncı ayarlayarak, böceğin iç çevresini ve elektrolitik dengesini düzenlemesine yardımcı olur (Kuran, 1996).



Şekil. 1. Filtre odası (Klowden, 2007).

Böceğin floemden aldığı bitki özsuğunun osmotik basıncı, böcek vücudunun osmotik basıncından üç kez daha yüksektir. Bu da böceğin sindirim sistemindeki osmotik basıncı yükseltmekte ve mide duvarından su kaybına yol açmaktadır (Kennedy & Stroyan, 1959; Fisher et al., 1984; Douglas, 2003). Bitki özsuğundaki şekerler, osmotik basınç için çok önemlidir. Alınan disakkarid şekerlerin oligosakkaritlere enzimatik transformasyonu (Fisher et al., 1984; Walters & Mullin, 1988; Rhodes et al., 1997; Wilkinson et al., 1997; Douglas, 2006) ve şekerin asimilasyonu yoluyla böcekler osmotik basınç farkını düzenlemektedir (Mittler & Meikle, 1991). Afitlerdeki monosakkaritlerin glukoz ve fruktoza dönüştürülmesinde glikosidaz enzimi rol oynamakta (Walters & Mullin, 1988) ve ancak bu şekilde mide duvarından geçebilmektedirler (Ashford et al., 2000). Afitler, yüksek sukroz içerikli özsuğu olan bitkilerden beslendiği zaman melezitöz gibi oligosakkaritlerin üretimine geçebilmektedir (Rhodes et al., 1997). Karınca tarafından daha fazla ve sıklıkla ziyaret edilen türlerde tipik olarak daha fazla melezitöz üretilmesi, karıncaların emici böceği daha fazla oranda beslenmeye zorlamasıyla açıklanabilir (Yao & Akimoto, 2001; Woodring et al., 2004). Karley et al. (2005) bezelye afidine (*Acyrtosiphon pisum*, Harris; Hemiptera: Aphididae) sukroz inhibitörü akarboz enjekte edildikten sonra, 0.75 M'lik sukroz diyetinin osmotik basıncını düzenlemede başarısız olduğunu göstermiş ve böylece mide ozmolaritesinin düzenlenmesindeki ilke için doğrudan kanıt sağlamışlardır. Son zamanlarda, sukroz (ya da teknik olarak  $\alpha$ -glukosidaz) APS1 de bir bezelye afidinden klonlanmış ve enzim, arka-mide membranında gösterilmiştir (Price et al., 2007). Bu da o bölgede gözlenen sukroz aktivitesiyle tutarlılık göstermektedir (Ashford et al., 2000; Cristofolletti et al., 2003). Taşınma muhtemelen şeker taşıyıcısı Ap\_ST3'ün (şeker transfer geni) hareketiyle olmaktadır. Ayrıca muhtemelen APS1'in hareketiyle glukoz, transglukozidasyon yolu ile bir sukroz birimine daha sonra bağlanabilir (Ashford et al., 2000;). Böylece melezitöz ya da –aynı prensiple– diğer oligosakkaritleri meydana getirebilirler. Bu oligosakkaritler de daha sonra ballı maddeye ilave edilir (Rhodes et al., 1997; Ashford et al., 2000; Vantaux et al., 2011).

Bazı araştırmacılar şeker transformasyonunda mikroorganizmaların etkili olduğunu kaydetmektedir. *Bemisia argentifolii* (= *B. tabaci*) Gennadius (Hemiptera: Aleyrodidae)'nin ballı maddesinde bulunan trehaluloz'un, böceğin misetositlerinde bulunan obligat mikroorganizmalar tarafından üretilmiş önemli bir bileşen olduğu düşünülmektedir (Bogo & Mantle, 2000). *Bemisia tabaci* (Q biyotip) midesinde bulunan *Bacillus* cinsi bakteriler, oligosakkaritler ve disakkaritlerin sentezinde rol oynamaktadır (Wilkinson et al., 1997). *Buchnera aphidicola* (Enterobacteriaceae), afitlerde bulunan primer obligat bir bakteridir. *Buchnera* cinsi bakteriler birkaç aminoasitin sentezinde rol oynarlar (Buchner, 1965; Sasaki et al., 1993; Douglas, 1993; Munson et al., 1991). Yeni bir transkriptomik analiz, afit ve simbiyont gen ürünlerinin esansiyel aminoasit üretimindeki işbirliğini desteklemektedir. Amonyak atığının, glutamin ve glutamate üretimi için geri dönüşümünde bakteriyositlerin (obligat simbiyont *Buchnera* içeren özelleşmiş hücreler) rol oynadığı

tahmin edilmektedir (Sabri et al., 2013). Simbiyont mikroorganizması bulunmayan afitlerin kanında, glutamin ve asparagin birikmekte ve ballı maddeyle birlikte vücuttan uzaklaştırılmaktadır (Fischer, 2001).

Ballı madde içeriğinde simbiyontların etkili olmadığı yolunda görüşler de bulunmaktadır. Wilkinson et al. (1997) *A. pisum*'da ballı madde şekerleri ve osmoregülasyonda simbiyotik bakterilerin rollerini araştırmıştır. Bu deneyde *Vicia faba* (Fabaceae) üzerinde yetiştirilen afitler iki gruba ayırmış, birinci grup bireylere antibiyotik uygunlamış, ikinci gruba ise antibiyotik uygunlanmamıştır. Sonuçta antibiyotik uygulanmayan afitlerin ballı madde şekerlerinin monosakkaritlerden (glukoz ve fruktoz) oluştuğu, diğer grupta ise oligosakkaritlerin daha yüksek olduğu saptanmıştır. Antibiyotik uygulanmayan afitlerin ballı maddesi izo-osmatiktir ve osmatik basınçları, antibiyotik uygulanan afitlerin osmotik basıncından önemi şekilde düşük bulunmuştur. Bu sonuçlar, sindirim sisteminde osmotik basıncın yüksek olduğunda oligosakkarid sentezinin mikrobiyotayla ilişkili olmadığını göstermektedir.

### Ballı madde içerikleri

Ballı maddenin kimyasal kompozisyonu, beslenen bitki türüne, sekonder bitki metabolitlerinin varlığına, böcek türü ve gelişme dönemine (yaşına), popülasyon yoğunluğuna ve gelişme süresine, karıncalar (mutualizm) ve simbiyontların varlığına, parazitizm durumuna göre değişmektedir (Sabri et al., 2013).

Genel olarak ballı madde, su, şekerler, aminoasitler, alkoller, auxin ve tuzları içermektedir (Woodring et al., 2004). Şekerler, monosakkaridler (glukoz, fruktoz), disakkaridler (sukroz, trehaloz, maltoz) ve trisakkaridlerden (melezitoz, rafinoz, fruktomaltoz) oluşmaktadır (Walters & Mullin, 1988; Nemeç & Sary, 1990; Hendrix et al., 1992; Völkl et al., 1999). İlginç olan, ballı maddede bulunan şekerler konukçu bitkinin floem özsuyunda bulunanlarla aynı değildir. Alınan besinler böceğin midesinde değişmekte, çok sayıda mono- ve disakkarid enzimatik aktivite sonucunda oligosakkaridlere dönüşmektedir (Kuran, 1996). Ballı madde içinde melezitoz en fazla bulunan şekerdir (Çizelge 1). Bunun dışında maltosukroz ve maltotriosukroz, iaminari-bioz, turanoz ve erioz, krito ve lasioz ilk kez izole edilen oligosakkaritlerdir. Ballı madde kompozisyonu türler arasında dikkate değer bir değişiklik gösterir. *B. tabaci*'nin ballı maddesinin ana şekeri trehaluloz (disakkarid) iken (Hendrix et al., 1992), afit ballı maddesinde daha çok melezitoz (trisakkarid) ve/veya monosakkaridler baskındır (Nemeç & Sary, 1990, Hendrix et al., 1992, Völkl et al., 1999). *Stigmacoccus* sp. (Hemiptera: Stigmacoccidae) ballı maddesinde üç oligosakkarid bileşiği tanımlanmış olup bunlara stigmatroze, stigmatetraoze ve stigmapentoze adı verilmiştir (Bogo & Mantle, 2000; Bogo, 2003). Karınca tarafından ziyaret edilen türler tipik olarak daha fazla melezitoz üretmektedir (Yao & Akimoto, 2001; Woodring et al., 2004).

Son yıllarda yapılan bir çalışma, bezelye yaprakbiti *A. pisum*'un ballı maddesi içinde çeşitli proteinlerin de bulunduğunu göstermiştir. Ballı maddenin protein çeşitliliği, endosimbiyontlar (*Serratia symbiotica*, *B. aphidicola*) ile ilişkilidir. Ballı madde içinde chaperonin, GroEL ve Dnak chaperonları, uzatma faktörü Tu (EF-Tu) gibi proteinler tanımlanmıştır. Toplam protein konsantrasyonu 5 mg/ml olarak saptanmış, bu da afit ballı maddesinin sadece karbonhidrat değil, bir protein kaynağı olarak da besin değeri olabileceğini göstermiştir (Sabri et al., 2013).

### Ballı madde salgısını etkileyen faktörler

Böceğin beslendiği konukçu (Fischer & Shingleton, 2001; Fischer et al., 2005), konukçunun pozisyonu, mevsimsel veya çevre koşullarına göre konukçunun bitki özsuyu bileşenleri değişmektedir (Beggs et al., 2005; Wool et al., 2006; Vantaux et al., 2011). Bu değişiklikler yıl içinde olabildiği gibi, yıllar arasında da gerçekleşmektedir (Beggs et al., 2005). Bitki besin maddelerinde görülen değişimler, salgılanan ballı maddenin miktarını ve kimyasal içeriğini önemli derece etkiler (Del Claro & Oliveira, 1999). *Ultracoelostoma asimile* (Maskell) (Hemiptera: Coelostomidiidae)'nin ballı maddesinde şeker içeriği kayın türlerine bağlı olarak ve yıllar arasında değişiklik göstermektedir (Beggs et al., 2005).

Çizelge 1. Farklı böcek türlerinde şeker ve aminoasit kompozisyonu

Ballı madde salgılayan türler	Şekerler, Aminoasitler
<i>Stigmacoccus</i> sp. (Stigmacoccidae)	Stigmatotriose, Stigmatetraose, Stigmapentose (Bogo, 2003)
<i>Coccus hesperidum</i> (Linnaeus) (Coccoidae)	Monosakkarit: Glukoz, Fruktoz Disakkarit: Sukroz, Maltoz, Trehaluloz, Trehaloze, Hexose-hexitol Trisakkarit: Erose Tetrasakkarit: Glukoz, erloz Penatasakkarit: Maltosyl erloz (Bogo & Mantele, 2000).
<i>Marchalina hellenica</i> (Gennadius) (Marchalinidae)	Glukoz, Fruktoz % 24.8, Sukroz % 44.2, Melezitoz % 17.5 (Bacandritsos, 2002).
<i>Ultracoelostoma</i> spp. (Coelostomidiidae)	Monosakkarit: >5%Glukoz, Fruktoz Disakkarit: Sukroz Oligosakkarit: tanımlanmamış (kısa zincirli şekerler) (Croizer, 1981).
<i>Diaphorina citri</i> (Kuwayama)(Psyllidae)	Monosakkarit: D-fruktoz, Galaktoz Disakkarit: Sukroz, Trehalose Oligosakkarit: Mannose, Myo-inositol Aminoasit: Ribitol, kinik asit, malik asit.
<i>Metopeurum fuscoviride</i> (Stroyan) (Aphididae)	Monosakarit: Glukoz, Fruktoz Disakkarit: Trehalose, Sukroz, Maltoz, Erloz Trisakkarit: Melezitoz % 59 Amino asit: Asparagin, Glutamin, o-phosphoethanolamin, Treonine, Serine, Aspartic asid, Proline, Glutamic asid, -aminoapicidic asid, Glisin , Alanine, Lösin, Phenylalanine (Fischer, 2001).
<i>Aphis fabae</i> (Scopoli) (Aphididae)	Monosakkarit: Glukoz, Fruktoz, Ksiloz Disakkarit: Sukroz, Maltoz, Melibioz Trisakkarit: Melezitoz, Erloz, Rafinoz, Maltotrioz, Turanoz ( Völkl et al., 1999; Fischer et al., 2005; Detrain et al., 2010).
<i>Tuberculatus quercicola</i> (Matsumura); <i>T. salignus</i> (Gmelin)(Aphididae)	Monosakkarit: Glukoz, Fruktoz, Glaktoz Disakkarit: Sukroz, Trehaloz, Maltoz Trisakkarit: Melezitoz, Raffinoz, Fruktomaltos Oligosakkarit: Mannitol, Mannoz (Mittler. 1987; Auclair, 1963; Walters & Mullin. 1988; Nemeč & Story. 1990; Hendrix et al., 1992; Völkl et al., 1999; Yao & Akimoto, 2001).
<i>Acrythosiphon pisum</i> (Harris)(Aphididae)	Monosakkarit: Glukoz, Fruktoz Disakkarit: Sukroz Oligosakkarit: 16 hektoz (Wilkinson et al., 1997).
<i>Myzus persicae</i> (Sulzer)(Aphididae)	Disakkarit: Trehaloz, Trehaluloz (Fisher et al., 1984; Hendrix et al., 1992).
<i>Bemisia tabaci</i> (Gennadius) (Aleyrodidae)	Monosakkarit: %60 Glukoz Disakkarit: Trehaluloz, Trehaluloz Trisakkarit: Melezitoz (Fisher et al., 1984; Byrne & Miller, 1990; Isacs et al., 1998).

*Coccus hesperidum* (Linnaeus) (Hemiptera: Coccidae)'un nimf dönemleri arasında, salgılanan ballı madde miktarının farklı olduğu ortaya konulmuştur. *C. hesperidum*'un salgısının en yüksek ortalama günlük aktivitesi (ortalama 4 damla/saatten fazla) birinci nimf döneminde gözlenmiştir. İkinci dönem nimfler ve dişileri sırasıyla 0.94 ve 0.71 damla/saat ile saatte bir damladan az ballı madde salgılamışlardır. Ancak damlaların çapında büyüme görülmüştür. En fazla ballı madde salgısı öğleden sonra ve gece gözlenirken, sabah ve öğleye doğru azalma görülmüştür (Golan, 2009).

Benzer şekilde yaprakbitlerinin, gelişme dönemleri arasında ballı madde salgısının miktarı ve içeriğinin değiştiği saptanmıştır. *Tanacetum vulgare* (Asteraceae) üzerinde beslenen *Metopeurum fuscoviride* (Stroyan) (Hemiptera: Aphididae)'nin birinci ve ikinci dönem nimfleri, daha yaşlı nimfler veya erginin yarısı kadar ballı madde salgılamıştır. Ancak toplam ballı maddenin şekeri, şeker kompozisyonu yaşlar arasında değişmemiştir. Tüm dönemlerde % 59 oranında melezitoz tespit edilmiştir (Ashford et al., 2000). Amino asit konsantrasyonu, özellikle de asparajin ve glutamin afitin yaşına bağlı olarak artış göstermiştir (Fisher, 2001; 2002). *M. fuscoviride*'nin birinci ve ikinci dönem nimflerine göre, yaşlı bireyler *Lasius niger* (Hymenoptera: Formicidae) tarafından daha sık ziyaret edilmiştir. Karınca ziyareti sıklığı ballı madde miktarından etkilenmiş, aminoasit konsantrasyonunda etkilenmemiştir (Fisher et al., 2002).

Karıncalar tarafından ziyaret edilen *Tuberculatus quericola* Matsumura (Hemiptera: Aphididae) daha küçük, ancak daha sık ballı madde salgılamaktadır. Karınca varlığı şeker bileşenlerinin kompozisyonu değiştirmektedir. Karınca tarafından ziyaret edilen afitlerin ürettiği ballı maddenin, ziyaret edilmeyen afitlerin ürettiği ballı maddeye göre önemli oranda düşük glukoz ve yüksek oranlarda sukroz, trehaloze içerdiği tespit edilmiştir (Yao & Akimoto, 2001).

### Ballı madde salgılama yöntemleri

Ballı maddenin vücuttan atılması türler arasında farklılık göstermektedir. Birçok türde vücutlarının arkasında damla şeklinde salgılama görülürken, bazı türler vücut arkasında oluşturulan mumsu bir sifon yardımıyla ballı maddeyi vücuttan uzaklaştırmaktadır. Nadir hallerde püskürterek, kuru palet şeklinde veya kuru iplikçik şeklinde salgılama (dışkılama) yaptıkları da bilinmektedir (Şekil 2).

Ballı maddenin salgılanmasında sindirim sistemi sonunda yer alan anüs çok önemli bir role sahiptir. Anüsün morfolojik yapısı türlere göre farklı şekilde evrimleşmiştir. Aphididae türleri ballı madde damlalarını anüsten arka ayaklarını kullanarak tekmeler ya da kaudalarıyla damlayı uzağa atarlar. Aleyrodidae bireyleri lingudalarını kullanarak ballı maddeye vururken, Coccidae türleri karmaşık bir anal uzantı kullanır. Bazı türlerde ballı madde tipik olarak her damlacığın toz halindeki mumla kaplanıp, daha sonra vücuttan dışarı çıkarılmasıyla atılır. Bu durum daha çok yaprakların alt yüzeyinde yaşayan türlerde görülür. Böylece ballı madde açığa düşerek yakındaki bireyleri kirletmez. Williams & Williams (1980), *Pulvinaria iceryi* Signoret (Hemiptera: Coccidae)'nin "ballı madde" damlacığını nasıl salgıladığını araştırmıştır. Önce, anal plaka yukarı ve dışarı doğru açılmakta ve anal tüp tersine döndürülerek dışarı itilmektedir. Anüsü çevreleyen kitinleşmiş halka üzerinde unsu mum salgısıyla kaplı kıllar bulunur. Anüs hızla geri çekildiğinde, anal kıllar dar bir tüp oluşturacak şekilde geri çekilir ve bu ani içe doğru hareket, ballı madde damlacığını dışarıya doğru iter. Bu sırada damlacık unsu mumla kaplanır. Rektal kas sistemi, vücuttan damlacığın atılmasıyla doğrudan ilişkili değildir (Malumphy, 1997). *Antonina* sp. (Hemiptera: Pseudococcidae) (Lit et. al., 1999) ve *U. asimile* gibi türlerde ise anüs ile bağlantılı şekilde oluşmuş 2-3 cm uzunluğunda bir sifon ile ballı madde vücuttan uzağa atılmaktadır (Crozier, 1981) (Şekil 2. f,g).

*Diaphorina citri* (Kuwayama) (Hemiptera: Psyllidae)'nin erkek, dişi ve nimfleri arasında salgılanma şeklinin farklı olması çok şaşırtıcı bir durumdur. Ergin erkek, ballı madde damlasını (saydam ve yapışkan) vücudunun arkasına bir damla halinde yaprak yüzeyine bırakırken, dişiler küçük bir topçuk şeklinde katılmış ballı maddeyi vücuttan uzağa hızla fırlatır. Nimflerde ise uzun şerit biçiminde katılmış ballı madde iplikçiklerini eski derilere bağlanmış şekilde görmek mümkündür (Şekil 2) Bunun sonucunda yumurtalar ve yeni çıkan nimfler ballı maddeyle bulaşmamış olur (Ammar et al., 2013).

*Enchophora sanguinea* Dintant (Hemiptera: Fulgoridae) bireyleri, abdomenin 11. segmentinde görülen değişim sayesinde ballı maddeyi vücutlarından metrelerce ileri püskürtürler (Şekil 2 a) (Naskrecki & Nishida, 2007).

### Ballı Maddenin bitkiye etkileri

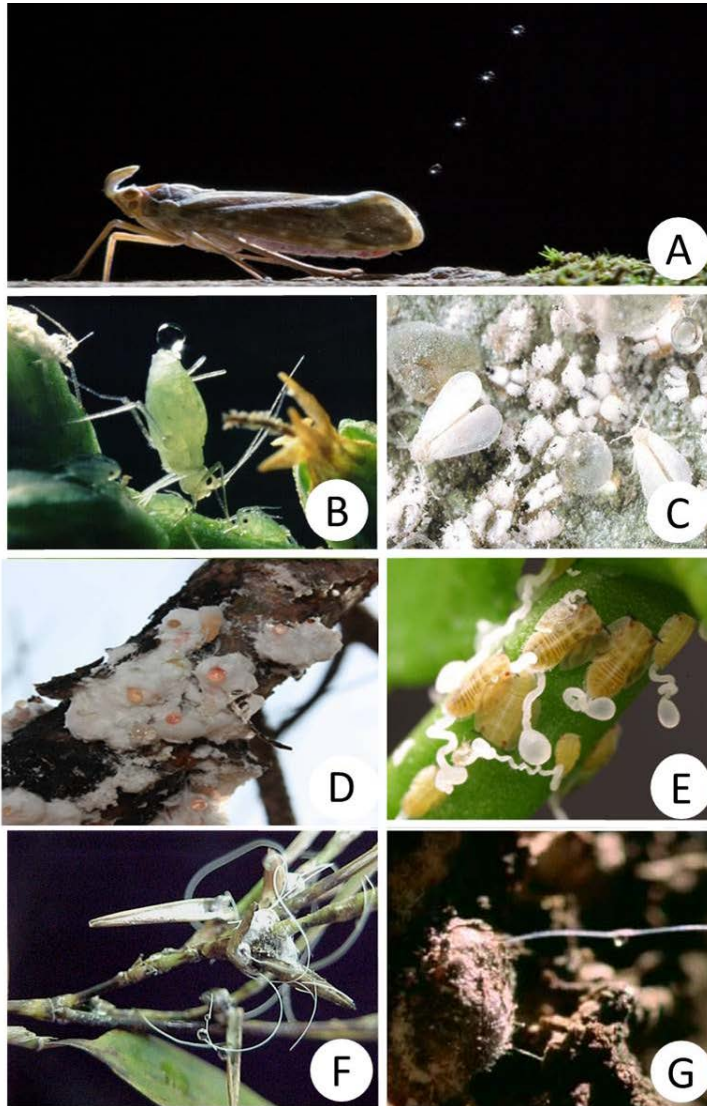
Bitki yüzeyine bir film tabakası halinde yayılan ballı madde, bitkinin parlak ve şıraya batırılmış gibi görünmesine neden olmaktadır. Daha sonra bu salgıya toz ve küçük parçalar yapışarak bitkiyi kirletir (Malumphy, 1997). Bu nedenle bitkinin estetik ve ekonomik değeri azalabilir (Kosztarab & Kozar, 1988).

Ballı madde, saprofit ve patojen mantarların gelişmesi için çok uygun bir ortamdır. Buna fumajin, basra, veya karaballık denir. Fumajinin bitki üzerinde birçok olumsuz etkisi bulunmaktadır. Örneğin pikan cevizlerinde beslenen *Coccus viridis* (Green) (Hemiptera: Coccidae)'in ballı maddesi üzerinde kalın bir tabaka halinde *Capnodium* sp. gelişmesi, güneş ışığını % 90 oranında engellemekte, yaprak yüzeyindeki ısıyı ise % 4 oranında artırarak fotosentezin % 70 azalmasına sebep olmaktadır. Fumajin örtüsü nedeniyle yaprak içindeki klorofil içeriği azalmakta, bu da toplam şeker miktarının ve fenolik bileşiklerin

azalmasına yol açmaktadır. Fotosentezdeki azalma, yaprak ve meyvelerde erken dökülmeye, meyvede küçülmeye, ürün kalite ve kantitesinde düşmeye sebep olmaktadır. Ancak karıncaların ballı maddeyi toplanması, bitkide fumajin oluşumunu önlemektedir (Kosztarab & Kozar, 1988; Srivastava & Thakre, 2000).

Kayın ağacında beslenen *Ultracoelostoma* sp.'nin ballı maddesi üzerinde *Trichopelthea* sp., *Capnocybe* sp. ve *Capnodium* sp. gibi yedi fungus türü fumajin oluşumunda rol oynamaktadır (Crozier, 1981).

Emici böcekler bitki özsuynunun büyük bir miktarını emerler. Kayın ağacının ürettiği karbonun % 20-40'ını emici böcekler tarafından, ballı madde yoluyla kaybettiğini tahmin edilsede, ballı madde yoluyla karbon kaybı % 1.8 gibi oldukça düşük bir miktardır (Beggs et al., 2005).



Şekil 2. Farklı ballı madde salgılama mekanizmaları; *Enchophora sanguinea* (Distant)' da püskürtme (www.naskrecki.com) (a), *Aphis* sp.'de (www.inra.fr) (b), *Aleurothrixus floccosus* (californiaagriculture.ucanr.edu)(c) ve *Marchalina hellenica* (Gennadius)'da damla (www.islahhaber.net)(d); *Diaphorina citri* (Kuwayama)'da şerit (Ammæ et al., 2013)(e); *Antonina pretiosa* (Ferris)'da(f) ve *Ultracoelostoma asimile* (Maskell)'de sifon(www.china-bees.cn)(g).

Ballı madde üreten türler, başka tarımsal zararlıların popülasyonunu arttırabilir. Örneğin, Türkiye'nin Doğu Akdeniz Bölgesi'nde yapılan gözlemlere göre *Planococcus citri* Risso (Hemiptera: Pseudococcidae)'nin olmadığı bahçelerde Portakal güvesi (*Cryptoblabes gnidiella* Mill.; Lepidoptera: Pyralidae) zararının düşük olduğu tespit edilmiştir (Uygun et al., 2010). Ballı madde ile beslenen Kiraz sineği (*Rhagoletis indifferens* Curran (Diptera: Tephritidae) ergin dişilerinin daha doğurgan ve daha uzun ömürlü olduğu tespit edilmiştir (Yee, 2003).

### **Ballı Madde salgılayan böcekler ballı maddenin etkisi**

Ballı madde üzerinde saprofit ve entomopatojen mantarların gelişmesi ballı madde salgılayan böceğin kendisini olumsuz etkiler. Ballı madde salgılayan böcekler yoğun popülasyonları ve iklim koşulları nedeniyle kendi ballı maddeleri içinde boğulabilirler. Çok döl veren türlerde yumurtadan yeni çıkan hareketli nimfler ballı maddeye yapışır ve bu dönemde ölüm oranını artar (Ben-Dov, 1997; Ülgentürk et al., 2013). İyi beslenemeyen veya zayıf düşmüş türlerin vücutları üzerinde ballı madde birikimi, olası zararlı fungal enfeksiyonlara yol açabilir. Bu yüzden karınca bulunmadığı durumlarda, ballı maddenin böcek tarafından fiskelenerek vücuttan uzaklaştırılması entomopatojenlerden kaçınma ile ilişkilendirilebilir. Ayrıca doğal düşmanlar için çekici etkisi olduğundan, salgılayan böcek popülasyonunun azalmasına sebep olur (Del Claro & Oliveira, 1995).

### **Ballı Maddenin toprağa etkisi**

Yere düşen ballı maddenin, toprak organizmaları tarafından alınması, besinlerin mineralizasyonu, ayrışmayı etkilemesi ve toprak tarafından bitkilerin alabileceği formda besin maddesi olarak depolanabilmesi gibi nedenlerle toprak ekosisteminde önemli bir rolü olabilir (Beggs & Wardle, 2005). Ballı maddede bulunan melezitozun toprakta ayrışması, non-simbiotik azot fiksasyonunu olumlu yönde etkileyebilir (Owen, 1978). Ballı maddenin bir diğer bileşeni olan fruktozun, azot fiksasyonu melezitoz'a göre dokuz kat daha fazla arttırdığı öne sürülmektedir (Del Claro & Oliveira, 1995). Diğer yandan yaprak yüzeyinde fumajin oluşturan saprofitlerin, atmosferik nitrojeni bağlayabileceği, bunun sonucu da toprağa nitrojen girişinin azalabileceği düşünülmektedir.

Kayın ağaçlarında beslenen *Ultracoelostoma* türlerinin ürettiği ballı madde içinde düşük miktarda nitrojen bulunur, ancak kolayca tüketilen düşük molekül ağırlıklı şekerlerden yüksek miktarda içermektedir. Bu ballı maddenin Yeni Zelanda'nın orman taban çözelti kimyasına olan etkisi tam olarak bilinmese de, sisteme giren çözünebilir karbonun oldukça yüksek olduğu ileri sürülmektedir. Dolayısıyla, ayrıştırıcı alt sistem ve besin döngüsü işlerliğinde *Ultracoelostoma* türlerinin ballı madde üretimi sonuçları dikkate değerdir (Beggs et al., 2005).

Buna karşılık, bazı araştırma sonuçları ballı maddenin toprağa tümünden olumlu etkileri olduğu varsayımı desteklenmemektedir. Owen & Wiegert (1976) yaprak atıklarının ayrışmasının, yere akan ballı madde üzerinde gelişen fumajin nedeniyle yavaş olduğunu belirtmişlerdir. Bu bulgular hemipter ballı maddesinin mikroorganizma gelişimini teşvik ettiği ve ayrışma oranları ile nitrojen tutumunu, konukçu bitkinin yararına artırdığı hipoteziyle ters düşmektedir. Bu durum bitki özsuğu emen böceklerin, konukçularına sadece çok miktarlarda floem özsuğu emmekten daha zararlı etkileri olduğunu göstermektedir. Ballı madde salgısı miktarı, böcek popülasyonuna bağlı olarak artmakta, bu şekilde bulaşık bitkilerin altındaki toprağın atık ayrışmasını azaltmakta ve besin çevrimini azaltıp konukçu bitkinin nitrojen kullanılabilirliğini olumsuz şekilde etkilediği düşünülmektedir (Del Claro & Oliveira, 1995; Wardhaugh & Didham, 2006).



### Ballı maddeden faydalanan organizmalar

Ballı madde birçok artropod, salyangoz, kuş ve diğer canlılar için önemli bir besin kaynağıdır (Crozier, 1981; Moller & Tilley, 1989; Harris, 1992; Naskrecki & Nishida, 2007). Böceklerden birçok tozlayıcı, avcı, parazitoid ve karınca türleri ballı maddeyle beslenmektedir. Ballı madde, böcek besini olarak özellikle ilkbahar (çiçeklenme öncesi dönemde) ve sonbaharda çiçek nektarının olmadığı dönemde önem taşımaktadır (Ülgentürk et al., 2013). Didham (1993), ormandaki artropod tür kompozisyonu ağaçlarda ballı madde olup olmamasına göre değiştiğini saptamıştır. Ballı madde salgılanan ağaçlarda daha fazla Mycetophilidae (Diptera) ve Lepidoptera türü mevcutken, ballı madde bulunmayan ağaçlarda Blattodea, Thysanoptera ve Dolichopodidae (Diptera) türleri daha fazladır. Coleoptera ve Hymenoptera türleri bakımından ise fark bulunmamıştır (Ewers, 2002).

### Karıncalar

Genel olarak ballı madde salgılayan türler ile karıncalar arasında gelişmiş ve karmaşık ilişkiler bulunmaktadır. Yaprakbiti, karıncalarla trofik bir mütualizm ilişkisine sahiptir. Ballı madde karınca tarafından besin olarak kullanılır. Karıncaların en çok ilgi duyduğu madde şeker melezitoz'dur ve bu bileşik mutualist ilişkinin artmasına neden olur (Del-Claro & Oliveira, 1995; Wäcker, 2008; Fischer, 2001; Vantaux et al., 2011).

Karıncalar arasında Formicinae, Myremicinae, Dolichoderinae alt familyaları diğerinden daha fazla ballı madde toplarlar (Şekil 3a) (Del Claro & Oliveira, 1999; Ülgentürk et al., 2013). Karıncalar ballı madde toplayarak fumajin oluşumunu azaltırlar. Bu da salgılayan böceğe ve konukçu bitkisine hijyen sağlar (Del Claro & Oliveira, 1995; Paris & Espadaler, 2009; Vantaux et al., 2011). Karıncalar, salgılama yapan böcekleri yeni ortamlara taşıyarak yaşama ve üreme şansına artırır (Paris & Espadaler, 2009). Karınca varlığında ballı madde salgılayan birçok böceğin gelişme süresinde kısalma, üreme gücünde ve ergin ağırlığında artış saptanmıştır (Wagner & Del Rio, 1997). Ancak karınca varlığı, yaprakbiti *Tuberculatus quericicola*'nın üreme gücünde ve fertil birey sayısında azalmaya sebep olmuştur (Yao et al., 2000; Yao & Akimoto, 2001; Vantaux et al., 2011).

Farklı karınca türleri ballı madde için birbiriyle rekabet etmektedir (Tena et al., 2013). Yaprakbitlerinin karınca varlığında daha fazla ve daha kaliteli ballı madde ürettiği tespit edilmiştir (Paris & Espadaler, 2009; Vantaux et al., 2011). Laboratuvar koşullarında yapılan denemelerde karıncaların ziyaret ettiği yaprak biti kolonilerinde kanatlı formların daha az sayıda olduğu, ancak kolonilerin daha yoğun olduğu görülmüştür (Vantaux et al., 2011).

### Parazitoit ve predatörler

Parazitoit ve predatörler, konukçuları dışında çiçek ve bitki nektarları, meyvelerden sızan özsuvarı, bitki özsuvarı ve ballı maddeyle beslenirler (Wäckers, 2005). Bu durum av-avcı, parazitoid konukçu dinamiklerini etkiler ve biyolojik mücadelede kritik bir rol oynayabilir (Wäckers et al., 2008). Ballı maddenin predator ve parazitoidlerin şeker kaynağı olarak rolü hakkında çok az şey bilinmektedir (Kloft et al., 1985). Çoğu parazitoid türünde bulunan kısa *labrum*, küçük damlacıklar veya ince bir film halinde bulunan ballı madde gibi yüksek konsantrasyonlu şeker çözeltilerini içmek için çok uygundur. Bazı parazitoidler ise kristalize olmuş ballı maddeyi bile tükrük salgısı ile çözerek beslenebilmektedir (Wäckers, 2000). Bazı faydalı böceklerin yaşaması, konukçusunun yerini tespit etmesi ve yumurtlayabilmesi için ballı madde varlığı teşvik edicidir (Hagvar & Hofsvang, 1991; Mandour et al., 2005; Wäckers et al., 2008).

Ballı madde agro-ekosistemlerdeki biyolojik kontrol ajanları için önemli bir besin kaynağı olmasına rağmen, parazitoidlerin ve predatörlerin ballı maddeyi kullanmaları hakkında sınırlı nicel veri bulunmaktadır. Wäckers & Steppuhn (2003) lahanada toplanan *Cotesia glomerata* (L.)'nin %

80'inin ve *Microplitis mediator* (Haliday) (Hymenoptera: Braconidae)'nin % 55'inin yakın zamanda ballı madde tükettiğini göstermiştir. Hogervorst et al. (2007) *Aphidius* spp.'nin en az % 63'ünün ballı maddeyle beslendiğini saptamıştır. Bu da ballı maddenin nektar kaynağı bulunmadığında önemli bir besin kaynağı olduğunu göstermektedir (Wäcker et al., 2008). Diğer taraftan çiçek nektarı ile ballı madde karşılaştırıldığında, ballı maddenin besin değerinin daha düşük olduğundan dolayı parazitoidler için çok önemli bir besin kaynağı olamadığı yönünde görüşler de bulunmaktadır (Wäckers, 2005; Wäckers et al., 2008). Ancak bu çalışmaların laboratuvar koşullarında, gerçek çiçek nektarı yerine bal çözeltisi kullanılarak yapıldığını da gözönünde bulundurmak gerekir. Crysomelid yumurta parazitoidi *Edovum puttleri* Grissell'in (Hymenoptera: Eulophidae) laboratuvar koşullarında yapılan deneme sonuçlarına göre bal ile hayatta kalma oranları, ballı maddeye göre daha yüksek bulunmuştur (Idoine & Ferro, 1988). Ancak, *Bathyplectes curculionis* (Thomson) (Hymenoptera: Ichnemonidea) ve *Trichogramma ostrinae* (Peng & Chen) (Hymenoptera: Trichogrammatidae) bireylerinin yaşam süreleri ballı madde ile beslendiğinde hemen hemen sukroz ve balla beslendiğindeki yaşam süreleri ile aynı bulunmuştur. Ballı maddenin parazitoidlere olan etkisi, ballı maddenin kaynağına göre de değişmektedir. *Myzocallis alhambra* Davidson (Hemiptera: Aphididae)'nin ürettiği ballı madde, *Scambus boulianae* Htg (Hymenoptera: Ichnemonidea)'nin ömrünü, *Aphis nasturtii* Kalt (Hymenoptera: Aphididae)'nin ballı maddesine göre 7 gün daha fazla artırmıştır. Bu durum, besin olarak ballı madde uygunluğunun türlerle bağlı olarak değişebildiğini ve bu konuda bir genellemeye gidilmesinin doğru olmayacağını göstermektedir (Wäckers et al., 2008).

Purandare & Tenhumberg (2012), afit avcısı *Hippodamia convergens* Guérin-Ménéville (Coleoptera: Coccinellidae) larvalarının *A. pisum* ile *Aphis fabae* Scopol'nin salgıladığı ballı maddeyi ayırt edemediğini, ancak ballı madde ile bulaşık alanda daha fazla bulduklarını tespit etmiştir. Lakshmi et al., (2000), piriç yeşil yaprakpiresi *Nephotettix virescens* Distant (Hemiptera: Cicadellidae), *Nilaparvata lugens* Stal ve *Sogatella furcifera* Horvarth (Hemiptera: Delphacidae) gibi ballı madde salgılayan türlerin avcısı *Cyrtorhinus livipennis* (Reuter) (Hemiptera: Miridae) ile ilişkilerini araştırmış, ballı maddenin avcının tüm dönemleri tarafından çekici bulunduğunu tespit etmiştir. Avcı, ballı madde olmayan alandan uzaklaşmış ve hızlı bir şekilde ballı madde ile bulaşık alana geçmiştir. Üç türün ballı maddeleri ayrı ayrı avcıya sunulduğunda, *N. virescence*'in ballı maddesini tercih etmiştir. Avcı nimflerinin, ballı madde ile bulaşık alanı, erginlerden daha hızlı bulduğu saptanmıştır. Yoder et al. (2010), avcı Kırmızı kadife akarı (*Balaustium* sp., Acarina: Erythraeidae)'nin ballı madde ile bulaşık alanlarda çok sayıda olduğunu ve avını ararken ballı maddenin avını bulmakta kolaylık sağladığını kaydetmişlerdir. Aynı ortamdaki karınca ile avcı arasında negatif bir etkileşme olmadığını tespit etmiştir.

Öte yandan ballı madde coccinellidlerin avlarını aramasını önleyebilecek bir dizi kimyasal içermektedir. Öncelikle, trisakkaridlerin ballı maddeyi doğal düşmanları açısından daha lezzetsiz kılması gibi bir çift fonksiyona sahip olabilir. Bu durum kısmen bazı şekerlerin doğal düşmanlar tarafından sindirilemez veya tespit edilemez olmasından kaynaklanabilir. Ayrıca trisakkaridler, ballı maddenin daha hızlı buharlaşmasına, böylece tüketiciler tarafından alınmasının zorlaşmasına neden olur. Ballı maddenin diğer koruyucu özellikleri konukçu bitkinin kendisinden gelebilir. Bitkilerde bulunun bazı koruyucu sekonder kimyasallar, sternorrhynchidlerin ballı maddesinde de bulunmuştur. Bu durum bazı doğal düşmanlara ballı maddeyle bulaşık alanların niçin itici geldiğini açıklamaktadır (Lundgren, 2009).

## Balarıları ve yabanarıları

Yabanarıları ve bal arıları ballı madde salgılayan böceklerle ilginç ilişkiler içindedir. Bu ilişki sadece salgılanan ballı maddeyi toplamakla sınırlı değildir. Camargo & Pedro, (2002), Güney Amerika'da *Schwarzula* sp. (Hymenoptera: Apidae: Meliponinae)'nin bitkilerin kovuk veya başka böceklerce açılmış tünellerde yuva kurduğunu, yuvaların içinde ballı madde salgılayan *Cryptostigma* sp. (Hemiptera: Coccidae) kolonisi bulunduğunu bildirmiştir. Bu yabanarısının, ballı maddeyi besin olarak tüketmesinin yanında, coccidin mumunu yuvasının yapımında kullandığı saptanmıştır.

Yeni Zellan'da için istilacı türler olan *Vespula germanica* ve *Vespula vulgaris* (Şekil 3b), kayın ormanında *Ultracoelostoma* sp.'nin ballı maddesini toplar (Beggs et al., 2005; Wardhaugh & Didham 2006). *Vespula* sp., daha fazla ballı madde toplayarak, hem orman balı üretimini, hem de toprağa dökülen ballı madde miktarını azaltır. Ayrıca besin ararken, çevresel değişkenler (özellikle düşük sıcaklıklar ve yağmur) yaban arılarını balarılarına göre daha az kısıtlamaktadır (Beggs et al., 2005).

Balarıları çiçeklerden nektar, böceklerden de ballı madde toplayarak bal yaparlar. Nektar ballarına "çiçek balı", böcek salgılarından elde edilen bala da "salgı balı, çambalı, orman balı" gibi isimler verilir. Balarıları, ballı maddeyi esas olarak ballı madde akışı yüksek olduğunda toplayarak salgıbalı üretirler. Dünyanın değişik bölgelerinde *Apis mellifera* Linnaeus, *A. dorsata* Fabricius, *A. cerana* Fabricius, *A. florea* Fabricius, *A. laborisa* Smith gibi balarıları *Xylococcus macrocarpa* (Coleman) (Hemiptera: Xylococcidae), *U. asimile*, *Physokermes hemicyrphus* (Dalman) (Hemiptera: Coccidae) ve *Marchalina hellenica* Gennadius (Hemiptera: Marchalinidae) gibi türlerin ballı maddesini toplayarak salgıbalı üretirler (Bodenheimer, 1953; Gounari, 2006).

*M. hellenica* Ağustos sonundan başlayarak (Eylül, Ekim, Kasım) sonbahar ve ilkbaharın başında bol miktarda ballı madde salgılar. Buna bağlı olarak çambalı üretimi yükselir (Gounari, 2006). Salgı balı, 1968 yılından itibaren insan gıdası olarak kabul görmeye başlamıştır (Crozier, 1981). Salgı balı dünyanın belirli kısımlarında uzmanlar ve bal sevenler tarafından güçlü tadı ve insan sağlığı üzerindeki olumlu etkileri nedeniyle oldukça beğenilmektedir. Özellikle Almanya, İsviçre, Avusturya, Slovenya, İtalya, Yunanistan ve Türkiye gibi Avrupa ülkelerinin yanı sıra Yeni Zelanda'da da iyi bilinmektedir. Salgı balı, Yeni Zelanda, ABD, Batı Avrupa (Almaya, İtalya, Slovenya, Polonya), Türkiye ve Yunanistan'da ekonomik olarak da önemlidir. Türkiye, en büyük çam balı üreticilerinden biridir. Her yıl yaklaşık 15000 ton çam balı üretilmektedir (Kumova & Korkmaz, 2001).

## Diğer böcekler

Corke (1999) İngiltere'de hava kirliliğinin kelebek türleri üzerine etkilerini incelemiş, *Inachis io* (L.), *Vanessa atalanta* (L.) (Lepidoptera: Nymphalidae) ve *Celastrina argiolus* (L.) (Lepidoptera: Lycaenidae) gibi ergin dönemde ballı madde ile beslenen türlerin hava kirliliğinden etkilenmediğini, diğer 11 kelebek türünün ise etkilendiğini kaydetmiştir. Sansum (2013), Erebidae ve Noctuidae familyasına bağlı ergin kelebeklerin yaprakbiti türlerinin ballı maddesiyle beslenme davranışlarını izlemiş, çok sayıda türün kurumuş veya yeni salgılanmış ballı maddeyle beslenebildiğini ve değişik arama davranışları sergilediğini kaydetmiştir. Komatsu & Itino (2014) Japonya'da *Lasius (Dendrolasius)* yuvaları içinde *Nudina artaxidia* (Butler) (Lepidoptera: Lithosiinae) larvaları ve *Drosicha corpulenta* Kuwana (Hemiptera: Monophlebidae)'nin birlikte yaşadığını saptamıştır. Karıncanın kelebek larvasına zarar vermediği, hem karıncanın hemde *N. artaxidia* larvasının coccidin ballı maddesiyle beslendiği kaydetmiştir. Naskrecki & Nishida (2007), Kosta Rica ormanlarındaki çeşitli ağaçlarda yaşayan fulgorid *E. sanguinea*'nın salgıladığı ballı maddenin *Eurycotis* sp., *Macrophyllostromia* sp. (Blattodea), *Platynota* sp., *Elaeognatha argyritis* (Şekil 3c), *Camponotus* sp. gibi farklı böcekler tarafından toplandığı ve tüketildiğini bildirmiştir.

### Kuşlar ve diğer canlılar

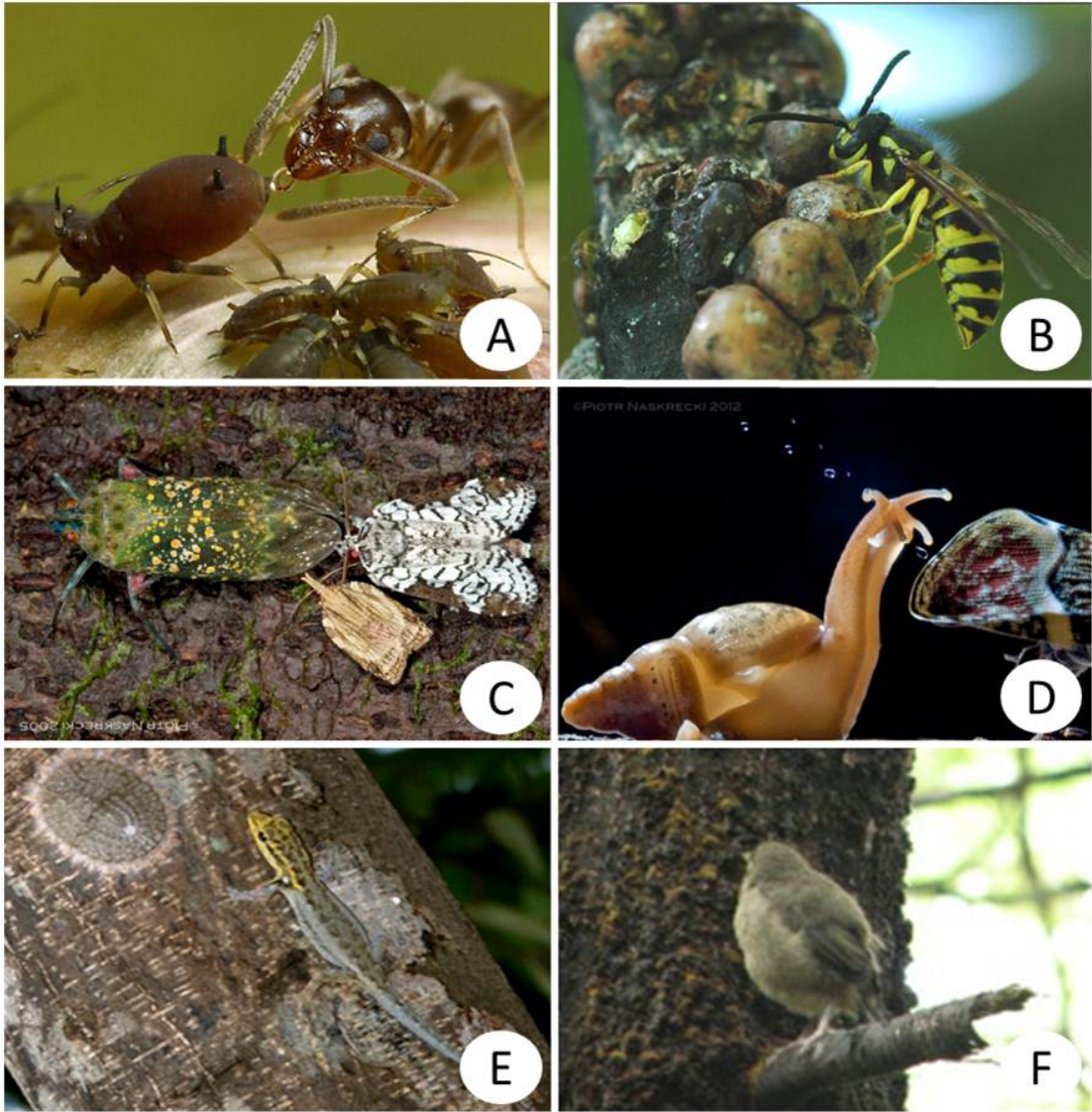
Ballı madde, Avusturalya, Yeni Zelanda, Kosta Rika, Kolombiya, Brezilya ve Dominik Cumhuriyeti ormanlarında birçok kuş türü için de önemli besin kaynağıdır. Ballı maddeyle beslenen kuşlar, özel bir avifauna oluşturmaktadır (Paton, 1980; Beggs & Wardle 2006; Lara et al., 2011). Yeni Zelanda'da, *Anthornis melanura*'nın avifaunanın baskın element olduğu *Northofagus* ormanında bol ballı madde bulunduğunu gözlemiştir (Şekil 3f) (Kikkawa, 1966).

Ballı madde, nektar ve meyveyle beslenen kuşlar için özellikle çiçek ve meyvelerin kıt olduğu zamanlarda önemli bir besin olabilir. Gamper & Koptur (2010), Meksika'nın tropikal ormanlarında, meşe ağaçlarında yaşayan *Stigmacoccus garmilleri* Hempel (Hemiptera: Coccidae) nimflerinin salgıladığı ballı maddenin kuşlar için yeterli bir besin olduğunu belirtmişlerdir. Bu ormanda bulunan 15 yerli kuşun % 72'si, 18 göçmen kuşun da % 83'ünün coccidin ballı madde salgıladığı ağaçları aradığı saptanmıştır. Audubon bülbülü (*Dendroica coronata auduboni*; Perulidae) ballı maddenin en aktif tüketicisi ve koruyucusudur. Teixeira & Azevedo (2013) coccoid ballı maddesinden beslenen, sekizi yeni kayıt olmak üzere, 13 kuş türü gözlemlemiştir. Kuşların ballı maddeyi dallardan ya da dalların altındaki damlaları toplamak için yaptıkları havai ve yüzeysel manevralarını izlemiştir. Bu türlerin bireysel olarak, çiftler halinde ve geniş gruplar halinde ballı madde aradığı gözlenmiştir. Sonuçlar, *Pseudopiptadenia leptostachya* ağaçlarında yaşayan coccoidlerin ballı madde salgılanmasının, yerli kuş türleri için önemli bir enerji kaynağı olabileceğini göstermektedir. Greenberg et al., (1993), Meksika'da kışlayan ve normalde böceklerle beslenen göçmen kuşların, kış aylarında coccoidler (Margarodidae; Xylococcini) tarafından salgılanan ballı maddeyle beslendiğini keşfetmiştir. Kuşların, ballı madde salgısı için rekabet halinde olduklarını bildirmiştir.

Dünya'da genellikle tropik bölgelerden ballı madde salgılayan türlerle trofibiyotik ilişkileri olan şaşırtıcı canlılara hergün bir yenisi eklenmektedir. Fölling et al. (2001), Magaskar adasında yaşayan kertenkele türlerinden *Phelsuma* sp., *Lygodactylus* sp. ve *Homopholis sakalava* (Grandidier) (Gekkonidae) ile ballı madde salgılayan Flatidae familyasından bir türün sıradışı ilişkileri gün yüzüne çıkarmışlardır. Kertenkelenin ballı madde salgılayan bireyleri aradığı, salgılamaya teşvik ettiği, ballı maddeyi yaladığı ve bu davranışı ballı madde salgılayan diğer bireylerde de tekrarladığı saptanmıştır (Şekil 3e) (Fölling et al., 2001). Naskrecki & Nishida (2007), *E. sanguinea*'nın ballı maddesinin, *Euglandina aurantiaca* Angas (Spiraxidae) gibi gastropodlar tarafından yendiğini kaydetmiştir. Normal olarak diğer salyangozların avcısı olan *E. aurantiaca*'nın fulgoridin düzenli bir ziyaretçisi olduğu, ballı madde toplamak için böceğin arkasında veya yanında durarak vücudunun ön kısmı üzerinde yükseldiği ve böylece püskürtülen ballı maddeyi ağızıyla topladığı ve bu sırada fulgoride hiç dokunmadığı tespit edilmiştir. *E.sanguinea* bireyinin yerini değiştirmesi durumunda salyangozun da derhal uygun pozisyonu aldığını gözlemiştir (Şekil 3d).

### İnsan besini olarak ballı madde

Ballı madde insanlar tarafından da doğrudan besin olarak kullanılır. Bununla ilgili ilk kayıt Eski Ahit'de geçmektedir. Buna göre Mısır'dan ayrılan İsrail oğulları, Sina Çöl'ünden geçerken açlıklarını Tanrının onlara hediyesi olan "manna" ile giderirler. Manna, beyaz, kışniş tohumu iriliğinde, sakızimsı yapıda, tatlı bir yiyecek olarak tarif edilir. Bodenheimer (1953), manna'nın *Tamarix* sp.'de beslenen *Trabutina mannipara* (Hemprich & Ehrenberg) (Hemiptera: Coccoidea: Pseudococcidae) ve coccoid türünün salgıladığı ballı madde olduğunu, sıcak çöl ikliminde, içeriğindeki suyun hızla buharlaşmasıyla dalların üzerinde veya yerde kristalleştiğini bildirmektedir. "Cennetin ekmeği" gibi isimler de verilen bu besin, kutsal sayılmaktadır (Ben-Dov, 1997). Orta Asya, Avrupa Alpleri ve Kuzey Amerika'da bazı yerli kabile tarafından da yenilen manna, 1968'den beri insan besini olarak kabul edilmiştir (Crozier, 1981).



Şekil 3. Ballı maddeden faydalanan canlılar, karınca *Lasius niger* ([www.fr.academic.ru](http://www.fr.academic.ru))(a) yaban arısı ([www.terrain.net.nz/](http://www.terrain.net.nz/))(b); *Enchophora sanguinea*'ın ballı maddesiyle beslenen kelebekler (küçük *Platynota* sp. ve büyük *Elaeognatha argyritis* ([www.naskrecki.com](http://www.naskrecki.com)) (c), *Euglandina aurantiaca* Angas (d), *Lygodactylus luteopicturates* ([www.exo-terra.com](http://www.exo-terra.com)) (e); *Anthonis melanura* ([www.driftwoodecotours.co.nz/](http://www.driftwoodecotours.co.nz/))(f).

### Sonuç

Yapılan çalışmalar, hemipterlerin salgıladığı ballı maddenin ekosistem üzerindeki şaşırtıcı etkilerini ortaya koymaktadır. Ballı madde salgılayan birçok hemipterin önemli tarımsal zararlılar arasında olması, ballı maddenin ekosistem üzerindeki önemli etkilerinin gözde kaçmasına neden olmaktadır. Örneğin, kelebekler ve arılar gibi birçok tozlayıcı için ballı madde çekici olmakta ve bunun sonucu tarım alanlarındaki meyve tutumu artmaktadır. Tarım alanlarında özellikle biyolojik mücadele uygulamalarında ballı madde salgılayan böcek ve karıncalar dikkatle izlenmeli, öteyandan bu maddenin faydalı böcekler için çekici ve gerekli bir besin olduğu unutulmamalıdır.

## Yararlanılan Kaynaklar

- Ammar, E. D., R. Alessandro, R. G. Shatters & D. G. Hall, 2013. Behavioral, ultrastructural and chemical studies on the honeydew and waxy secretions by nymphs and adults of the Asian Citrus Psyllid *Diaphorina citri* (Hemiptera: Psyllidae). PLoS ONE 8(6): e64938.
- Ashford, D.A., W. A. Smith & A. E. Douglas, 2000. Living on a high sugar diet: the fate of sucrose ingested by a phloem-feeding Insect, the Pea Aphid *Acyrtosiphon pisum*. Journal of Insect Physiology, 46: 335–341.
- Bacandritsos, N., 2002. A scientific note on the first successful establishment of the monophlebine coccid *Marchalina hellenica* (Coccoidea, Margarodidae) on the fir tree (*Abies cephalonica*). Apidologie, 33: 353-354.
- Bartlett, B.R., 1962. The ingestion of dry sugars by adult entomophagous insects and the use of this feeding habit for measuring their moisture needs. Journal of Economic Entomology, 55 (5): 749-753.
- Ben-Dov, Y. & C. J. Hodgson, 1997. World Crop Pests. Soft Scale Insects their Biology, Natural Enemies and Control Volume 7, Part A, Pages 3-452.
- Beggs, J.R. & D.A. Wardle, 2006. Keystone species: Competition for honeydew among exotic and indigenous species. Ecological Studies, Biological Invasions in New Zealand, 186: 281-294
- Beggs, J. R., B. J. Karl, D.A. Wardle & K. I. Bonner, 2005. Soluble carbon production by honeydew scale insects in a New Zealand beech forest. New Zealand Journal of Ecology, 29 (1): 105-115.
- Bodenheimer, F.S., 1953. The Coccoidea of Turkey III. Revue de la Faculté des Sciences de l'Université d' Istanbul (Ser. B) 18. 91-164.
- Bogo, A. & P. Mantle, 2000. Oligosaccharides in the honeydew of Coccoidea Scale insects: *Coccus hesperidum* L. and a new *Stigmacoccus* sp. in Brazil. Biochemistry Department, Imperial College of Science, Technology and Medicine, London, UK. An. Soc. Entomol. Brazil, 29(3): 589-595.
- Bogo, A., 2003. New group of oligosaccharides excreted in honeydew from scale insects *Stigmacoccus* sp. and *Coccus hesperidum*. L. ciência Rural, Santa Maria, 33 (4):593-599.
- Buchner, P., 1965. Endosymbiosis of Animals with Plant Microorganisms. John Wiley & Sons, New York.
- Burford, J.R. & J. M. Bremner, 1975. Relationships between the denitrification capacities of soils and total, water soluble, and readily decomposable soil organic matter. Soil Biology and Biochemistry, 7: 389–394.
- Byrne, D. N. & W. B. Miller, 1990. Carbohydrate and amino acid composition of phloem sap and honeydew produced by *Bemisia tabaci*. Journal of Insect Physiology, 36:433-439.
- Camargo, J. M. F. & S. R. M. Pedro, 2002a. Mutualistic association between a tiny Amazonian stingless bee and a wax producing scale insect. Biotropica, 34(3): 446-451.
- Cristofolletti, P.T., A. F. Ribeiro, C. Deraison, Y. Rahbe & W. R. Terra, 2003. Midgut adaptation and digestive enzyme distribution in a phloem feeding insect, pea aphid *Acyrtosiphon pisum*. Journal of Insect Physiology, 49: 11-24.
- Crozier, L. R., 1981. Beech honeydew: Forest produce. New Zealand Journal of Forestry, 26: 200- 209.
- Del-Claro, K. & P. S. Oliveira, 1995. Honeydew flicking by treehoppers provides cues to potential tending ants. Departamento de Biociencias, Universidade Federal de Uberlândia, Brazil and Departamento de Zoologia, Universidade Estadual de Campinas, Brazil, 51: 1071-1075.
- Del-Claro, K. & P. S. Oliveira, 1999. Ant-Homoptera interaction in a Neotropical Savanna: The honeydew- producing treehopper, *Guayaquila xiphias* (Membracidae), and it's associated ant fauna on *Didymopanax vinosum* (Araliaceae). Biotropica, 31 (1): 135-144.
- Detrain, C., F. J. Verheggen, L. Diez, B. Wathelet & E. Haubruge, 2010. Aphid–ant mutualism: how honeydew sugars influence the behaviour of ant scouts?. Physiological Entomology. 35 (2):168–174.
- Didham, R. K., 1993. Influence of honeydew on arthropods associated with beech trees in New Zealand. New Zealand Natural Sciences, 20: 47-53.
- Douglas, A. E., 1993. The nutritional quality of phloem sap utilized by natural aphid populations. Ecological Entomology, 18: 31-38.
- Douglas, A. E., 2003. The nutritional physiology of aphids. Advances in Insect Physiology, 31: 73-140.

- Douglas, A. E., 2006. Phloem–sap feeding by animals: problems and solutions. *Journal of Experimental Botany*, 57: 747-754.
- Ewers, R., 2002. The influence of honeydew on arthropod community composition in a New Zealand beech forest. *New Zealand Journal of Ecology*, 26(1): 23-29.
- Fisher, D.B., J. P. Wright & T. E. Mittler, 1984. Osmoregulation by the aphid *Myzus persicae*: a physiological role for honeydew oligosaccharides. *Journal of Insect Physiology*, 30: 387–393.
- Fischer, M.K. & A. W. Shingleton, 2001. Host plant and ants influence the honeydew sugar composition of aphids. *Functional Ecology*, 15: 544–550.
- Fischer, M. K., K.H. Hoffmann & W. Völkl, 2001. Competition for mutualists in an ant–homopteran interaction mediated by hierarchies of ant-attendance. *Oikos*, 92: 531–541.
- Fischer, M.K., W. Völkl, R. Schopf & K. H. Hoffmann, 2002. Age-specific patterns in honeydew production and honeydew composition in the aphid *Metopeurum fuscoviride*: implications for ant-attendance. *Journal of Insect Physiology*, 48: 319–326.
- Fischer, M. K., W. Völkl & K. H. Hoffmann, 2005. Honeydew production and honeydew sugar composition of polyphagous black bean aphid, *Aphis fabae* (Hemiptera: Aphididae) on various host plants and implications for ant-attendance. *European Journal of Entomology*, 102: 155–160.
- Fölling, M., C. Knogge & W. Böhme, 2001. Geckos are milking honeydew-producing planthoppers in Madagascar. *Journal of Natural History*, 35: 279–284.
- Gamper, H.A. & S. Koptur, 2010. Honeydew foraging by birds in tropical montane forests and pastures of Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 26: 335-341.
- Golan, K., 2009. Characteristics of the honeydew excretion process of *Coccus hesperidum* (Linnaeus, 1758)/ hemiptera, Coccoidea/ in different development stages. *Aphids and other hemipterous insects*, 14: 111-121.
- Gounari, S. 2006. Studies on the phenology of *Marchalina hellenica* (gen.) (Hemiptera: Coccoidea, Margarodidae) in relation to honeydew flow. *Journal of Apicultural Research*, 45(1): 8-12.
- Greenberg, R., C. M. Caballero & P. Bichier, 1993. Defence of homopteran honeydew by birds in the Mexican highlands and other warm temperate forests. *OIKOS*, 68: 519-524.
- Gullan, P.J., 1997. "Relationships with Ants, 351-373". In: *Soft Scale Insects -Their Biology, Natural Enemies and Control* (Eds: Y. Ben-Dov & C.J. Hodgson). Elsevier Science B.V., Amsterdam 452 pp.
- Gullan, P.J. & P.S. Cranston, 2012. *The Insect an Outline of Entomology*. Wiley-Blackwell. A John Wiley & Sons, Ltd., Publication, 563 pp.
- Hågvar, E.B. & T. Hofsvang, 1991. Aphid parasitoids (Hymenoptera, Aphidiidae): biology, host selection and use in biological control. *Biocontrol News Inf.*, 12: 13-41.
- Harris R.J., 1992. Competition Between the Introduced Wasp *Vespula germanica* and *V. vulgaris* in Honeydew Beech Forest of the North-western South Island, New Zealand. (Unpublished Ph.D. thesis) University of Canterbury, Christchurch, New Zealand, 145 pp.
- Hendrix, D. L., Y. A. Wei & J. E. Leggett, 1992. Homopteran honeydew sugar composition is determined by both the insect and plant species. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 101: 23-27.
- Hogervorst, P. A. M., F. L. Wäckers & J. Romeis, 2007. Detecting nutritional state and food source use in field-collected insects that synthesize honeydew oligosaccharides. *Functional Ecology*, 21: 936-946.
- Idoine, K. & D. N. Ferro, 1988. Aphid honeydew as a carbohydrate source for *Edovum puttleri* (Hymenoptera: Eulophidae). *Environmental Entomology*, 17: 941-944.
- Isacs, R. D., N., Byerne, D. & L Hendrix, 1998. Feeding rates and carbohydrate metabolism by *Bemisia tabaci* (Homoptera: Aleyrodidae) on different quality phloem saps. *Physiological Entomology*, 23: 241-248.
- Karley A. J., D.A. Ashford, L.B. Minto, J. Pritchard & A.E. Douglas, 2005. The significance of gut sucrase activity for osmoregulation in the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*. *Journal of Insect Physiology*, 51 (12): 1313-1319.
- Kennedy, J.S. & H. L. G. Stroyan, 1959. Biology of aphids. *Annual Review of Entomology*, 4: 139-160.
- Kikkawa, J., 1966. Population distribution of land birds in temperate rainforest of southern New Zealand. *Transactions of the Royal Society of New Zealand*, 7 (17): 215-77.

- Komatsu, T & T. İtino, 2014. Moth caterpillar solicits for homopteran honeydew. *Scientific Reports*, 4: 3922.
- Kosztarab, M & F. Kozár, 1988. Scale insects of Central Europe. Dr. W. Junk Publishers. Budapest, 455pp.
- Klowden, M. J., 2007. *Physiological Systems in Insects*. Second Edition Elsevier. Amsterdam,, 688pp.
- Kumova, U. & Korkmaz, A., 2000. "Arı ürünleri tüketim davranışları üzerine bir araştırma, 214-222" Türkiye'de Arıcılık Sorunları ve 1. Ulusal Arıcılık Sempozyumu, 28-30 Eylül 1999, Kemaliye, Erzincan, 242 s.
- Kuran, C., 1996. Böceklerin salgıladığı tatlımsı maddenin özellikleri ve ölçüm metodları. *Türkiye Entomoloji Dergisi*, 20 (1): 75-80.
- Lakshmi, V.J., K. Krishnaiah, T. Lingaiah & I. C. Pasalu, 2000. Rice leafhopper and planthopper honeydew as a source of host searching kairomone for the mirid bug predator, *Cyrtorhinus lividipennis* (Reuter) (Hemiptera: Miridae). *Journal of Biological Control*, 14: 7-13.
- Lara, C., V. Martínez-García, O. R. Pulido, B. J. Cadena, S. Loranca & A. Córdoba-Aguilar, 2011. Temporal-spatial segregation among hummingbirds foraging on honeydew in a temperate forest in Mexico. *Current Zoology*, 57 (1): 56-62.
- Lit, I. L., M. Caasi-Lit & C. V. Talidono, 1999. "The production of long anal filaments by the bambo node mealybug, *Antonina* sp. (Hemiptera: Coccoidea: Pseudococcidae), as a response to lack of attending ants, 311-316". In: *Entomologica, Bari, VIII International Symposium on Scale Insec Studies Vol. XXXIII*. 443 pp.
- Lundgren, L. G., 2009. *Relationships of Natural Enemies and Non-Prey Foods*. Springer International, Dordrecht, The Netherlands, 454 pp.
- Mandour, N.S., Shunxiang, R. Baoli & Q. F. L. Wäckers, 2005. "Arrestment response of *Eretmocerus* species (Hymenoptera: Aphelinidae) near *Furuhashii* to honeydew of *Bemisia tabaci* (Homoptera: Aleyrodidae) and its component carbohydrates, 311-319". In: *Proceedings of the Sixth Arabian Conference for Horticulture, Vol:6*, 400 pp.
- Malumphy, C. P., 1997. "Honeydew. Morphology and anatomy of honeydew eliminating organs, 269-274". In: *Soft Scale Insects. Their Biology, Natural Enemies and Control.(Vol./A)* (Eds: Y. Ben-Dov & C.J. Hodgson) Elsevier, Amsterdam, 452 pp.
- Mittler, T. E. & T. Meikle, 1991. Effects of dietary sucrose concentration on aphid honeydew carbohydrate levels and rates of excretion. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 59: 1-7.
- Munson, M. A., P. Baumann & M. G. Kinsey, 1991. *Buchnera* gen. nov. and *Buchnera aphidicola* sp. nov., a taxon consisting of the mycetocyte-associated, primary endosymbionts of aphids. *International Journal on Systematic Bacteriology*, 41: 566-568.
- Naskrecki, P. & K. Nishida, 2007. Novel trophobiotic interactions in lantern bugs (Insecta: Auchenorrhyncha: Fulgaridae). *Journal of Natural History*, 41 (37-40): 2397-2402.
- Nemec, V. & P. Stary, 1990. Sugars in honeydew. *Biologia (Bratislava)*, 45: 259-264.
- Owen, D. F., 1978. Why do aphids synthesize melezitose? *Oikos*, 31: 264-267.
- Paris, C. I. & X. Espadaler, 2009. Honeydew collection by the invasive garden ant *Lasius neglectus* versus the native ant *L. grandis*. *Arthropod-Plant Interactions*, 3: 75-85.
- Paton, D. C., 1980. The importance of manna, honeydew and lerp in the diets of honey eaters. *Emu*, 80: 213-26.
- Price, D. R. G, A.J. Karley, D.A. Ashford, H.V. Isaacs, M.E. Pownall, H.S. Wilkinson, J.A. Gatehouse & A.E. Douglas, 2007. Molecular characterization of a candidate gut sucrose in the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 37: 307-317.
- Purandare, S. R. & B. Tenhumberg, 2012. Influence of aphid honeydew on the foraging behavior of *Hippodamia convergens* larvae. *Ecological Entomology*, 37 (3): 184-192.
- Rhodes, J.D. P. C. Croghan & A. F. G. Dixon, 1997. Dietary sucrose and oligosaccharide synthesis in relation to osmoregulation in the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*. *Physiological Entomology*, 22: 373-379.
- Sabri, A., S. Vandermoten, P. D. Leroy, E. Haubruge, T. Hance, P. Thonart, E. D. Pauw & F. Francis, 2013. Proteomic investigation of aphid honeydew reveals an unexpected diversity of Proteins. *PLoS ONE*, 8(9): e74656.
- Sansum, P., 2013. Honeydew feeding in adult Noctuidae and Erebidae some observations and a note on differing modes of access. *The Journal of Research on the Lepidoptera*, 46: 75-80.



- Sasaki, T., N. Fukuchi & H. Ishikawa, 1993. Amino acid flow through aphid and its symbiont: studies with N-labeled glutamine. *Zoological Science*, 10: 787–791.
- Srivastava, R. I. & J. L. Auclair, 1963. Characteristic of invertase from the alimentary canal of the pea aphid *Acyrtosiphon pisum* (Harr.) (Homoptera, Aphididae). *Journal of Insect Physiology*, 8: 527-535.
- Tena, A., C. D. Hoddle & M. S. Hoddle, 2013. Competition between honeydew producers in an ant-hemipteran interaction may enhance biological control of an invasive pest. *Bulletin of Entomological*, 103: 714-723.
- Teixeira, F. D. & F. C. C. Azevedo, 2013. Honeydew foraging by birds in an Atlantic Forest fragment of Minas Gerais, Brazil. *Biota Neotrop.*, 13 (40): 391-394.
- Ülgentürk, S., I. Özdemir, F. Kozár, M. B. Kaydan, Ö. Dostbil, H. Sarıbaşak & H.S. Civelek, 2013. Honeydew producing insect species in forest and neighboring areas in Western Turkey. *Türkiye Entomoloji Bülteni*, 3 (4): 125-135.
- Uygun, N., M.R. Ulusoy, İ. Karaca & S. Satar, 2010. Meyve ve Bağ Zararlıları. Çukurova Üniversitesi Ziraat Fakültesi. Ders Kitapları, Özyurt Matbaacılık, Adana, 347 s.
- Vautaux, A., W. Ende, J. Billen & T. Wenseleers, 2011. Large interclone differences in melezitose secretion in the facultatively ant-tended black bean aphid *Aphis fabae*. *Journal of Insect Physiology*, 57 (12):1614-21.
- 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: 197-201.
- Wäckers, F. L. & A. Steppuhn. 2003. Characterizing nutritional quality and food source use of parasitoids collected in fields with high and low nectar availability. *IOBC WPRS Bulletin*, 26: 203-208.
- Wäckers, F. L., 2005. "Suitability of (extra-) Floral Nectar, Pollen, and Honeydew as Insect Food Sources, 17-75". In : *Plant-Provided Food for Carnivorous Insect: A Protective Mutualism and its Applications* (Eds: F. L. Wäckers, P. C. J. van Rijn & J. Bruin) Cambridge University Press, Cambridge, 348pp.
- Wäckers, F. L., V. P. J. Rijn & G. E. Heimpel, 2008. Honeydew as a food source for natural enemies: Making the best of a bad meal. *Biological Control*, 45:176-184.
- Wagner, D. & D. R. Martinez, 1997. Experimental tests of the mechanism for ant-enhanced growth in an ant-tended lycaenid butterfly. *Oecologia*, 112: 424-429.
- Walters, F. S. & C. A. Mullin, 1988. Sucrose-dependent increase in the oligosaccharide production and associated glycosidase activities in the potato aphid *Macrosiphum euphorbiae* (Thomas). *Archs Insect Biochem. Physiol.* 9: 35–46.
- Wardhaugh, C. W. & R. K. Didham, 2006. Preliminary evidence suggests that beech scale insect honeydew has a negative effect on terrestrial litter decomposition rates in *Nothofagus* forests of New Zealand. *New Zealand Journal of Ecology*, 30 (2): 279-284.
- Wilkinson, T. L., D. A. Ashford, J. Pritchard & A. S. Douglas, 1997. Honeydew sugars and osmoregulation in the Pea aphid *Acyrtosiphon pisum*. *The Journal of Experimental Biology*, 200: 2137-2143.
- Woodring, J., R. Wiedemann, M. K. Fischer, K. H. Hoffmann & W. Völkl, 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*). *Physiological Entomology*, 29: 311–319.
- Yao, I., H. Shibao & S. Akimoto, 2000. Costs and benefits of ant attendance to the drepanosiphid aphid *Tuberculatus quercicola*. *Oikos*, 89: 3-10.
- Yao, I. & S. Akimoto, 2001. Ant attendance changes the sugar composition of the honeydew of the drepanosiphid aphid *Tuberculatus quercicola*. *Oecologia*, 128: 36-43.
- Yee, W. L., 2003. Effects of cherries, honeydew, and bird feces on longevity and fecundity of ragoletis indifferens (Diptera: Tephritidae). *Environmental Entomology*, 32(4): 726-735.
- Yoder, J. A., M. R. Condon, C. E. Hart, M. H. Collier, K. R. Patrick & J. B. Benoit, 2010. Use of an alarm pheromone against ants for gaining access to aphid/scale prey by the red velvet mite *Balaustium* sp. (Erythraeidae) in a honeydew-rich environment. *The Journal of Experimental Biology*, 213: 386–392.