

Chemische communicatie bij insecten: seks, spionage en samenwerking

A. K. Minks¹ & M. Dicke²

¹DLO-Instituut voor Planteziektenkundig Onderzoek (IPO-DLO), Wageningen

²Vakgroep Entomologie, Landbouwwuniversiteit Wageningen

Communicatie bij insecten vindt bij uitstek plaats langs chemische weg. Insecten produceren zelf vluchtige en niet-vluchtige verbindingen die informatie geven aan soortgenoten, bijvoorbeeld over paringsbereidheid, over gevaar, of over eigen aanwezigheid als concurrent of samenwerkingspartner. Stoffen die een individu in de omgeving brengt en die een reactie teweeg brengen bij een soortgenoot, worden *feromonen* genoemd. De reactie bij de ontvanger van het feromoon kan zowel een verandering van gedrag als van het ontwikkelingsproces zijn. Zodra een insect een feromoon verspreidt, is deze informatie niet alleen beschikbaar voor soortgenoten, maar ook voor alle andere organismen in de omgeving. Elk van deze organismen kan de informatie in principe ten eigen bate gebruiken. Zo kunnen vijanden van het insect er hun slachtoffer mee opsporen. De informatie wordt dan dus uitgebuit door een insect van een andere soort, ten nadele van de producent. We spreken dan van een *kairomoon*: een stof die tussen niet-soortgenoten informatie overdraagt, waarbij de ontvanger voordeel heeft en de producent niet. Ook kan er samenwerking tussen twee insecten van verschillende soorten plaatsvinden via chemische communicatie. Zo kan een bladluis die belaagd wordt door een predator, een alarmferomoon uitzenden, waarop soortgenoten reageren door te vluchten. Maar niet alleen de soortgenoten reageren op het feromoon. Ook de mieren die de honingdauw van de bladluizen als suikerbron verzamelen, reageren op het alarmferomoon door te hulp te komen en de pre-

dator te verdrijven. In dit geval functioneert het alarmferomoon tevens als een *synomoon*: een stof die informatie overdraagt tussen niet-soortgenoten waarbij de producent en ontvanger beide voordeel hebben.

Het onderzoek aan chemische communicatie tussen soortgenoten (feromonen) is ouder dan dat aan communicatie tussen niet-soortgenoten (kairomonen en synomonen). In dit hoofdstuk zullen wij allereerst de ontwikkelingen in het feromoononderzoek in Nederland beschrijven, met name dat aan seksferomonen. Daarna komen de ontwikkelingen in het Nederlandse onderzoek aan kairomonen en synomonen aan bod.

Seksferomonen

Het begin van het feromoon-onderzoek in Nederland dateert van 1967. In dat jaar gaf de toenmalige Werkgemeenschap Geïntegreerde Bestrijding van Plagen TNO opdracht om na te gaan of seksferomonen een nuttige rol kunnen spelen in de geïntegreerde bestrijding van schadelijke insecten in de landbouw. Dit initiatief werd gestimuleerd door twee ontwikkelingen. In de eerste plaats was de zojuist overleden Duitse chemicus H. Butenandt er enkele jaren eerder in geslaagd voor het eerst een insectenferomoon chemisch te identificeren, nl. dat van de zijdevlinder *Bombyx mori*. En in de tweede plaats verschenen er in die tijd een aantal publikaties van de Canadese onderzoeker R. H. Wright, waarin hij op zeer boeiende wijze ideeën ontplooidde over toepassing van feromonen bij de bestrijding van insectenplagen.

Als proefdier voor het onderzoek werd de

Tabel 1. Overzicht van Nederlandse identificaties van seksferomonen en seksattractantia van vlinders.

A. Identificaties van seksferomonen via chemisch-analytisch onderzoek, bevestigd door middel van veld-screening

Adoxophyes orana (1972)
Clepsis spectrana (1973)
Archips podana (1974)
Phthonimaea operculella (1976)
Cryptophlebia leucotreta (1977)
Spodoptera exigua (1981)
Syndemis musculana (1984)
Symmetischema tangolias (1993)

B. Aantal seksattractantia, gevonden via veld-screening van verbindingen uit de IPO-feromooncollectie per vlinderfamilie

Acrolepiidae (1)	Noctuidae (10)
Argyresthiidae (6)	Pyralidae (8)
Drepanidae (1)	Sesiidae (4)
Gelechiidae (2)	Tineidae (3)
Glyphipterigidae (1)	Tortricidae (49)
Gracillariidae (8)	Yponomeutidae (3)

vruchtbladroller *Adoxophyes orana* gekozen, een zeer schadelijk insect in de appel- en pereteelt in Nederland. Eerst moest worden vastgesteld of ook bij de vruchtbladroller sprake was van een sterk attractief seksferomoon, want dat was toen nog niet zo'n vanzelfsprekendheid. Bevestiging hiervan kwam snel, omdat het goed mogelijk bleek om mannetjesvlinders te vangen in plakvallen voorzien van enkele gekooide, geslachtsrijpe wijfjes. Vervolgens werden allerlei aspecten van het gedrag tussen de seksen in het veld bestudeerd, zoals het vlieggedrag van de mannetjes bij nadering van de wijfjes c.q. de vallen, het paringsgedrag, de paringsfrequentie en de perioden van activiteit.

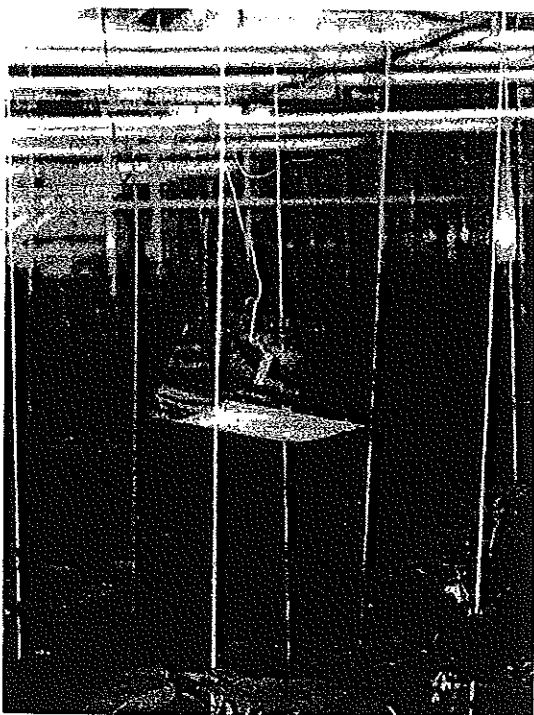
Al spoedig kwam echter het besef dat voor een goede uitvoering van veldproeven grotere hoeveelheden feromoon nodig waren. Met andere woorden: identificatie van het seksferomoon van de vruchtbladroller was geboden, zodat synthese van het feromoon mogelijk zou worden. Geïnspireerd door een publikatie van de Amerikaanse onderzoeker W. L. Roelofs over de identificatie van het seksferomoon van de zeer verwante 'red-banded leafroller', kwam een vruchtbare samenwerking tot stand tussen Wageningse

en Delftse onderzoekers. Deze resulteerde in een hele reeks identificaties van seksferomonen van soorten motten, vooral thuishorende in de families van de bladrollers (Tortricidae), de uilen (Noctuidae), de wespvlinders (Gelechiidae) en de glasvlinders (Sesiidae) (zie tabel 1). Het seksferomoon van de vruchtbladroller werd als eerste geïdentificeerd. Het bleek al meteen een bijzonder geval, daar voor het eerst duidelijk werd dat voor optimale communicatie tussen beide seksen in het veld een mengsel van twee feromoonverbindingen in een heel preciese verhouding nodig is. Bij een 9:1 verhouding vindt optimale attractie plaats voor de vruchtbladroller, en bij de omgekeerde verhouding van 1:9 voor de koolbladroller, *Clepsis spectrana*. Zo wordt vermeden dat verwante, tegelijkertijd voorkomende soorten met elkaar paren: een fraai voorbeeld van reproductieve isolatie door seksferomonen!

De feromonenbank

Terwijl men zich in Delft hoofdzakelijk bezighield met de identificatie van verschillende feromonen (F. J. Ritter, C. J. Persoons), werkten de Wageningers vooral aan de synthese en zuivering van de verschillende gevonden verbindingen (S. Voerman) en aan toepassingsmogelijkheden (A. K. Minks). Veel seksferomonen van soorten uit bovengenoemde families bleken te bestaan uit een mengsel van sterk op elkaar gelijkende verbindingen: meest onvertakte ketens van 12, 14, 16 of 18 C-atomen met één of twee dubbele bindingen en op het eind een acetaat-, alcohol- of aldehydegroep. Zo ontstond het idee voor de opzet van de zgn. feromonenbank: een collectie van dergelijke verbindingen om snel feromonen te kunnen samenstellen voor elke mogelijke vlindersoort uit de betreffende families. Feromoon-verbindingen zouden dan zó uit de kast kunnen worden gepakt voor screening op hun attractiviteit in het veld. Op deze manier zijn in de loop van de tijd inderdaad vele goed werkende attractantia gevonden (tabel 1). De

feromonenbank is in een periode van twintig jaar geleidelijk verder uitgebouwd en herbergt een, ook in internationaal opzicht, volstrekt unieke collectie die ook kwalitatief (zuiverheid!) van hoog niveau is. De feromonenbank wordt niet alleen voor onderzoek gebruikt, maar kan zich de laatste jaren verheugen in een groeiende klantenkring. Feromonen geformuleerd in verdampers voor toepassing in vallen worden over de hele wereld verkocht.



Figuur 2. Feromoonval van het veel gebruikte delta-type.

Bestrijding door seksuele misleiding

Seksferomonen kunnen op vier manieren worden toegepast: a) in feromoonvallen waarmee de aanwezigheid van een bepaalde insectensoort kan worden vastgesteld en het populatieverloop kan worden gevolgd, b) in feromoonvallen met een kleine hoeveelheid insecticide waardoor bezoekende insecten spoedig de dood vinden, c) voor massaal wegvangen van insecten en d) voor de verstoring van de communicatie tussen de seksen. Het Wageningen onderzoek heeft zich vooral geconcentreerd op de mo-

gelijkheden a) en d).

► *Feromoonvallen* ► Vergeleken met andere vangmethoden hebben feromoonvallen grote voordelen door hun gemakkelijke hanteerbaarheid en soortspecifieke werking, die tijdrovend sorteerwerk bespaart (figuur 2). Spoedig na de identificatie van de seksferomonen van de vruchtbladroller en verwante soorten nam het gebruik van feromoonvallen spectaculair toe, vooral in de fruitteelt. Al gauw bleken de vallen met synthetisch feromoon met name uitstekend te voldoen bij het opsporen van de eerste exemplaren van het nieuwe seizoen en het volgen van het verloop van de vluchten, zodat de telers op tijd waren gewaarschuwd. Uit vervolgonderzoek werd echter duidelijk dat het heel wat moeilijker was om op basis van valvangsten te beslissen over het nemen van bestrijdingsmaatregelen. Er zijn zoveel factoren die invloed hebben op de grootte van de valvangsten, dat het leggen van relaties tussen valvangsten, aantallen rupsen en vruchtschade uiterst moeilijk is. In het geval van de vruchtbladroller werd dit probleem in de jaren '70 omzeild door toepassing van de temperatuursom methode, waarbij op basis van valvangsten en het meten van de temperatuur een voorspelling kon worden gedaan over het tijdstip van uitkomen van de eirupsjes. Dit was belangrijk om te weten, want die eirupsjes zijn het gemakkelijkst te bestrijden. Deze methode werd in de Nederlandse fruitteelt jarenlang met succes gebruikt, evenals in aangepaste vorm in een aantal naburige landen. Enkele jaren geleden veranderde de situatie drastisch door invoering van de geïntegreerde bestrijding. Toen bleek het gewenst om alsnog te kijken of het mogelijk was om drempelwaarden voor bladrollers vast te stellen. Dit onderzoek loopt nog. Eén en ander samenvattend zijn feromoonvallen na meer dan twintig jaar nog steeds wereldwijd populair en worden ze op grote schaal gebruikt tegen een grote reeks insectenplagen in uiteenlopende typen gewassen. Ze vormen een commercieel in-

teressant produkt (A. K. Minks, S. Voerman).

► *Verstoringsmethode* ► Terwijl feromoonvallen een hulpmiddel zijn bij de bestrijding, kan verstoring door middel van feromonen ook worden ingezet als een bestrijdingsmethode op zich. Het idee is om zoveel seksferomoon in de lucht te brengen, dat mannetjesmotten het beetje feromoon van 'hun' wijfjes niet meer kunnen ruiken en hen dan ook niet meer kunnen vinden. Bovendien raken de reukorganen van de mannetjesmotten door de continue prikkeling afgestompt. Dit idee van verstoring bleek in veldomstandigheden goed te realiseren. Het onderzoek in Wageningen heeft een behoorlijk steentje bijgedragen aan de ontwikkeling van deze methode (C. v. d. Kraan, L. H. M. Blommers, P. van Deventer, A. K. Minks). De aandacht werd wederom gericht op de voornaamste insektenplagen in de fruitteelt, nl. fruitmot en bladrollers. Daarbij bleek de wijze van formuleren van het feromoon essentieel te zijn voor het welslagen van de bestrijding. Feromonen zijn immers vluchtige stoffen, waarvan de verdamping moet worden gereguleerd als men enkele weken of maanden een hoge dosering feromoon damp in een gebied wil handhaven. Nadat eerst enkele 'home-made' verdamperen op hun werking waren getest, veelal met bemoedigende resultaten, kwamen in de jaren '80 de eerste produkten op de markt (figuur 3). In Nederland werd de werking van verschillende commercieel verkrijgbare feromoon-verdamperen getoetst, die allemaal goed bleken te werken, ook gedurende enkele maanden. Helaas wordt de methode vooral vanwege economische redenen nog nauwelijks in de praktijk toegepast. Mede daardoor is het in Nederland ook nog niet tot toelating van de verstoringmethode gekomen, omdat de firma's aarzelen vanwege de kosten/baten verhouding. Een frustrerende situatie voor het onderzoek, te meer omdat in andere landen toelating gemakkelijker gaat en inmiddels voor verschillende feromoonprodukten is gerealiseerd. Op dit moment zijn er wereldwijd een tiental

gevallen van geslaagde toepassing van de verstoringmethode, o.a. tegen de katoenrups *Pectinophora gossypiella*, de perzikmot *Grapholita molesta* en de tomatenmot *Keiferia lycopersicella*.



Figuur 3. Een voorbeeld van een commercieel verkrijgbare feromoonverdamper, geschikt voor de verspreiding van twee feromonen.

De antenne als feromoondetector

► *Elektroantennografie (EAG)* ► Elektrofysiologische technieken vormen een belangrijk hulpmiddel bij de analyse van feromonen. Motten ruiken met hun antennes, waarop vooral bij de mannetjes vele reukharen (sensillen) aanwezig zijn. Een bepaald type van deze reukharen is gevoelig voor het door de wijfjes van dezelfde soort afgescheiden seksferomoon. Met de EAG-techniek is het mogelijk om de elektrische signalen te registreren, die bij prikkeling met feromoon in de sensillen ontstaan. Daartoe wordt de antenne van een mannelijke mot afgeknipt en via elektrodes met een versterker en een computer verbonden. Als nu een klein beetje feromoon over de antenne wordt geblazen,

ontstaat een spanning die gemeten wordt door de computer. Hoe sterker de prikkeling, des te groter het signaal. De reukharen reageren het sterkst op het soort-eigen seksferomoon. Daardoor is de EAG-techniek zeer goed te gebruiken bij de analyse van onbekende feromonen. In Delft kreeg men al spoedig de beschikking over een EAG-apparaat. De combinatie met de grote collectie stoffen uit de feromonenbank bleek buitengewoon effectief om snel informatie te krijgen over welke verbindingen als feromoon werken. Daardoor kon bij verdere identificatie veel meer gericht worden gewerkt. Deze analyse-methode werd in latere jaren verder verfijnd door de EAG-apparatuur te koppelen aan een gaschromatograaf (GC), zodat de EAG-activiteit van de verschillende verbindingen die deel zouden kunnen uitmaken van het feromoon, direct kon worden vastgesteld. Een aantal onderzoekers (J. W. Klijnsstra, C. J. den Otter, J. N. C. van der Pers, C. J. Persoons, J. H. Visser) hebben veel aan deze ontwikkelingen bijgedragen.

► *Single Sensillum Recording (SSR)* ► Deze techniek gaat nog een stapje verder dan de EAG-techniek. Een EAG-sigitaal is de combinatie van de signalen van alle sensillen van een hele antenne; niet alleen van de reukharen, maar bijv. ook van de tastzintuigjes die op de antenne zitten. Bij de SSR-techniek maakt men het signaal van één enkele feromoon-reukhaar zichtbaar. In tegenstelling tot EAG-metingen, die een korte herstelperiode van de antenne vragen, is het mogelijk om met de SSR-techniek continu metingen te doen, zodat men een goed beeld kan krijgen van de bewegingen van feromoonpluimen in de lucht. Ook de SSR-techniek kan worden gebruikt in combinatie met een gaschromatograaf (C. J. den Otter, J. N. C. van der Pers).

Recentelijk is men er in Nederland in geslaagd om voor de SSR-techniek compacte, draagbare apparatuur te ontwikkelen, geschikt voor gebruik in het veld. Daarmee kan men meer inzicht krijgen in de hoeveel-

heden feromoon die minimaal nodig zijn voor een goed bestrijdingseffect. Ook wil men graag informatie aangaande de bewegingen van feromoon bij verschillende windsnelheden in verschillende typen gewas. De SSR-techniek is hiervoor onontbeerlijk, omdat de reukhaar van een mot vele malen gevoeliger is dan elke tot nu toe bekende chemische detector! De eerste metingen met behulp van het prototype zijn zeer bemoedigend: zowel in het open veld als in een boomgaard konden feromoonbewegingen uitstekend worden gevolgd (J. N. C. van der Pers, A. K. Minks).

Feromonen en taxonomie

Seksferomonen zorgen er voor dat de vlinders hun soortgenoten in het veld kunnen herkennen, zodat geen paringen optreden tussen nauw verwante soorten. Maar ook taxonomen kunnen feromonen gebruiken om soorten of groepen soorten aan te herkennen. Een fraai voorbeeld van het samen vallen van taxonomische groepen met verschillen in feromonen vindt men (opnieuw) bij de bladrollers. In de subfamilie Tortricinae produceren de wijfjes seksferomonen bestaande uit een keten van 14 C-atomen, in de Olethreutinae zijn het uitsluitend feromonen met 12 C-atomen.

Seksferomonen zijn ook een belangrijk hulpmiddel geweest in het recentelijk afgesloten onderzoek over soortvorming bij stipelmotten (genus *Yponomeuta*) (W. M. Herrebout, S. B. J. Menken). Van de negen in Europa voorkomende *Yponomeuta*-soorten zijn er vier, de z.g. *padellus*-groep, uitwendig nauwelijks van elkaar te onderscheiden. Hoewel de soorten in deze groep in het laboratorium onderling kruisbaar zijn, blijven ze in het veld reproductief van elkaar gescheiden, hoewel ze tegelijk op dezelfde plaats kunnen voorkomen.* Alle vier leden van de *padellus*-groep hebben echter hun eigen seksferomoon, dat voor de soortenscheiding zorgt. Enkele jaren geleden startte S. A. Ulenberg een onderzoek naar de soort-

vorming in het genus *Dichrorampha* (Tortricidae). Zij hoopt eveneens gebruik te kunnen maken van de soortspecifieke eigenschappen van de seksferomonen.

Feromonen van andere insecten

Behalve met vlinders, heeft het Nederlandse onderzoek zich verder nog met feromonen voor andere insecten beziggehouden. Zo heeft men gewerkt aan de ontwikkeling van vallen voor de Duitse kakkerlak *Blattella germanica*, de faraomier *Monomorium pharaonis*, de termiet *Reticulitermes lucifugus* en de huisvlieg *Musca domestica*. Reeds in de inleiding werd verteld dat het alarmferomoon van bladluizen, het farneseen, een vluchtreactie bij zuigende bladluizen veroorzaakt. Dit alarmferomoon is in combinatie met het bestrijdingsmiddel pyrethrum verwerkt tot een commercieel produkt in spuitbussen voor huisgebruik onder de toepasselijke naam 'Panic'. Het feromoon zorgt er voor dat de luizen zich in paniek gaan verplaatsen, zodat het pyrethrum zijn werk beter kan doen. Na lang volhouden is men er vorig jaar in geslaagd 'Panic' toegelaten te krijgen als bestrijdingsmiddel: het eerste feromoonprodukt in Nederland. Hopelijk zullen er nu meer volgen!

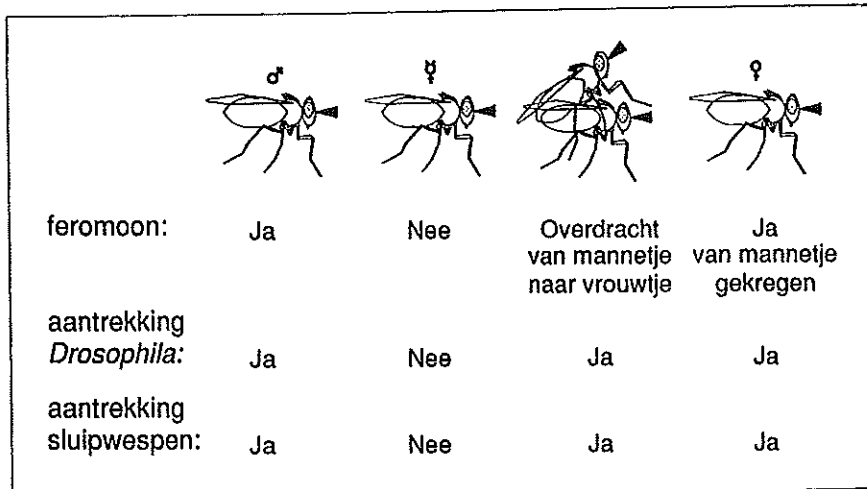
Spionerende sluipwespen

De fascinatie over de rol van feromonen in de communicatie tussen insecten van dezelfde soort, leidde al gauw tot onderzoek naar chemische informatie-overdracht tussen insecten van verschillende soorten. In de 70-er jaren begon onderzoek naar de rol van chemische stoffen in het zoekgedrag van sluipwespen en predatoren. Zo beschreef H. Klomp hoe de ichneumonide sluipwesp *Poecilostictus cothurnatus* als een soort 'jacht-hond' de sporen volgt van zijn gastheren, larven van de dennespanner *Bupalus piniarius*. Kunstmatige sporen konden gemaakt worden door rupsen over een ondergrond te trekken, waardoor stoffen van de cuticula achterbleven. Dit spoor werd nauwkeurig ge-

volgd door de sluipwespen. Als aan het eind van het spoor geen rups gevonden werd, bleef de sluipwesp daar een tijd lang rondzoeken voordat ze het opgaf. De cuticula-componenten die dit gedrag in de sluipwesp oproepen zijn niet-vluchtige verbindingen die functioneren als kairomoon. In dit geval bleef de identiteit van het kairomoon onbekend.

Veel onderzoek is verricht naar de rol van chemische informatie in het zoekgedrag van sluipwespen van *Drosophila*-larven (L. E. M. Vet, M. Dicke, J. C. van Lenteren, J. J. M. van Alphen). Ook deze sluipwespen kunnen de aanwezigheid van hun gastheer waarnemen door contactstoffen, maar het betreft hier geen spoorzoekgedrag. In een gistend substraat krioelen de gastheerlarven door elkaar heen. De aanwezigheid van gastheerprodukten leidt tot een zoektijdverlenging van diverse eucoilide en alysiine soorten sluipwespen. De betrokken stoffen zijn geëxtraheerd uit substraat waarin *Drosophila*-larven hebben gegeten. De actieve stoffen in het extract zijn verder gezuiverd, maar nog niet geïdentificeerd.

Sluipwespen die *Drosophila*-larven parasiteren vinden voedselsubstraten van hun gastheren van een afstand door vluchtige gistprodukten zoals ethanol, ethylacetaat en acetaldehyde. Dit is aangetoond in reukmeters en windtunnels. Maar kunnen de sluipwespen gistende substraten met hun gastheren via geurstoffen onderscheiden van substraten zonder gastheren? Tot onze verbazing werden hiervoor lange tijd geen aanwijzingen gevonden bij eucoilide sluipwespen uit het genus *Leptopilina*. De braconide *Asobara tabida* ontwikkelde dit vermogen pas na een eileg-ervaring in een gastheer. Recent is echter ontdekt dat *Leptopilina heterotoma* wel degelijk onderscheid kan maken. Zij doet dat door middel van spionage. Om dat te ontdekken was informatie nodig over de biologie van de gastheer. *Drosophila*-vliegen verzamelen zich op een geschikte plaats om daar na paring eieren te leggen. De vliegen vinden elkaar doordat mannetjes



Figuur 4. Schematische weergave van produktie en overdracht van aggregatieferomoon in *Drosophila*-vliegen, leidend tot aantrekking van soortgenoten en *Lepidoptilina heterotoma* sluiwespen naar die stadia die het feromoon verspreiden. Gebaseerd op gegevens van Amerikaanse onderzoekers, A. Schaner, R. J. Bartelt en L. Jackson (*Drosophila*) en de Wageningse onderzoekers J. S. C. Wiskerke, L. E. M. Vet & M. Dicke (sluiwespen).

een feromoon produceren dat soortgenoten aantrekt. Het mannetje geeft tijdens de paring een grote hoeveelheid van hetzelfde feromoon aan het vrouwtje, dat het tijdens de eileg in het substraat deponeert (figuur 4). Dit trekt andere vliegen aan, zowel mannetjes als vrouwtjes, zodat de plek gekoloniseerd wordt door een groep vliegen. Het betrokken feromoon is door een Amerikaanse groep geïdentificeerd. De sluiwesp nu gebruikt dit feromoon om plekken te vinden waar haar gastheren eieren leggen. Ze vindt haar gastheren dus via een omweg: ze gebruikt geen stoffen van de gastheerlarven zelf, maar van hun ouders. Het feromoon blijft vele dagen waarneembaar en binnen ca. 2-3 dagen zijn er geschikte gastheerlarven beschikbaar voor de sluiwespen. De vraag waarom de vliegen het feromoon produceren en zich aldus bloot geven aan concurrentie en parasitering, is nog niet afdoende beantwoord.

Spionage is geen uitzondering in interacties tussen insecten en hun sluiwespen. De sluiwesp *Trichogramma evanescens* parasiteert de eieren van diverse vlinder- en motesoorten. L. P. J. J. Noldus ontdekte dat de sluiwesp haar gastheer op diverse fronten

bespioneert. Als de sluiwesp het seksferomoon van haar gastheer waarneemt, begint ze lokaal te zoeken naar gastheren. Zo maakt ze een eerste selectie van gebieden waar eieren van haar gastheer kunnen voorkomen, maar het is nog geen gerichte informatie die haar naar de eieren zelf leidt. Het feromoon van de motten wordt bovendien 's nachts verspreid en de sluiwespen

zijn overdag actief. Het feromoon hecht zich echter aan bladeren van planten, waardoor de sluiwespen de volgende dag de informatie nog steeds kunnen waarnemen, net zoals de rokerige atmosfeer of parfum de ochtend na een feestje nog aan je kleren te ruiken is. Ook in een volgende fase van het zoekgedrag gedraagt *Trichogramma* zich als een spion. Als een vlinder van het grote koolwitje eieren legt, mijden soortgenoten deze plek als eileglocatie: de plant reageert op de eileg met de produktie van signaalstoffen die voor de reactie van de vlinders verantwoordelijk zijn (A. Blaakmeer, D. Hagenbeek, T. A. van Beek, Æ. de Groot, J. J. A. van Loon en L. M. Schoonhoven). Als nu een *Trichogramma*-sluiwesp op een blad met gastheereieren komt, reageert zij op signaalstoffen door het zoeken te intensiveren (L. P. J. J. Noldus). Mogelijk gaat het om hetzelfde signaal dat de vlinders gebruiken om de plek te vermijden voor eileg. De reactie van de sluiwespen leidt tot een grotere kans om de eieren te vinden.*

Kennis over de chemische communicatie tussen gastheren was steeds een sterke stimulant bij het onderzoek naar zoekgedrag van sluiwespen. Wanneer een gastheerfe-

romoon geïdentificeerd was, kon de rol van dit feromoon in het zoekgedrag van de sluipwesp direct onderzocht worden.

Plantenetters in de tang: samenwerking tussen planten en predatoren

Chemische communicatie vindt niet alleen plaats tussen insecten onderling, maar ook tussen insecten en planten. Planten vormen een bron van informatie voor plantenetende insecten die op zoek zijn naar voedsel, maar ook voor insecten die een positief effect hebben op de plant, zoals bestuivers die door bloemengeuren aangetrokken worden. Dat betreft een samenwerking waarbij de plant het insect nectar levert in ruil voor verspreiding van pollen. Daarnaast is er chemische communicatie tussen planten en vijanden van plantenetters. Dit betreft zgn. tritrofische interacties: interacties tussen individuen van 3 trofische niveaus, nl. planten, plantenetters en hun natuurlijke vijanden (figuur 1). Dit onderzoeksgebied is in 1980 gestimuleerd door P. W. Price en collega's in de VS. In Nederland richtte het onderzoek zich op chemische communicatie tussen planten en predatoren of sluipwespen die plantenetters aanvallen. Dit heeft geleid tot opzienbarende ontdekkingen en veel internationale belangstelling.

Het begon met onderzoek naar de interactie tussen roofmijten en spintmijten (M. Dicke en M. W. Sabelis). Spintmijten zijn ca. 0,8 mm kleine plantenetters die een grote bedreiging vormen voor planten omdat zij via hun stiletten de inhoud van parenchymcellen leegzuigen. Als een plant besmet raakt met spint, is de kans groot dat een zeer snel groeiende spintpopulatie al het bladmateriaal vernietigt. De plant droogt uit en raakt volledig overdekt met spinseldraden. Voor éénjarige planten betekent dat een wisse dood. Maar als roofmijten (ook ca. 0,8 mm klein) een spintpopulatie weten binnen te dringen, dan wordt de spintpopulatie uitgeroeid. Roofmijten vermenigvuldigen zich namelijk iets sneller dan spintmijten en doen

dat ten koste van de spintpopulatie. Voor een met spint besmette plant is de komst van roofmijten vaak een zaak van leven of dood. Zouden planten de kans op de komst van roofmijten kunnen beïnvloeden?

Roofmijten zijn in staat om de aanwezigheid van spint op een plant van een afstand te ruiken. Onderzoek met een reukmeter laat zien dat roofmijten het verschil ruiken tussen wel en niet door spint aangetaste planten. Oorspronkelijk trok vooral het voordeel voor de roofmijten de aandacht: het maakt de lokalisatie van voedsel vanaf een afstand mogelijk. Maar bij nadere bestudering bleek de rol van de plant nog veel opmerkelijker. Roofmijten komen niet af op geurstoffen van de spintmijten zelf, maar op geurstoffen afkomstig van de plant! Chemische analyses (M. Dicke, M. A. Posthumus en T. A. van Beek) ondersteunden dit: een boneplant die is aangetast door spintmijten, gaat een aantal nieuwe verbindingen produceren, nl. terpenoïden en een fenolische verbinding. Een aantal daarvan trekken roofmijten aan. De aantrekkelijke geurstoffen worden niet geproduceerd door mechanisch beschadigde planten, maar als spint de schade heeft toegebracht. De planten produceren dus een SOS-signaal dat de vijanden van hun eigen vijanden aantrekt. Het frappante is, dat dit SOS-signaal van de plant een effect heeft op soortgenoten! Als buurplanten via wind blootgesteld worden aan de geuren van hun aangetaste soortgenoten, worden de buren ook aantrekkelijk voor roofmijten en minder geschikt als voedsel voor spintmijten. De gezonde planten zijn daardoor beter beschermd tegen een invasie van spintmijten die zich, net als de geurstoffen, via de wind verspreiden (J. Bruin, M. W. Sabelis & M. Dicke).

De signaalstoffen worden niet alleen geproduceerd op de plaats van aantasting, maar door de hele plant heen. De geurbron die roofmijten gebruiken om hun slachtoffer te vinden, is dus vele malen groter dan hun slachtoffer zelf. De stoffen zijn ook vrij speci-

fiek. Iedere plant verspreidt een eigen SOS-signaal, dat onderscheiden kan worden door roofmijten. Maar het signaal kan ook specifiek zijn voor de spintsoort die de plant aantast. Een roofmijt kan dus van een afstand waarnemen of er een geschikte spintsoort op de plant voorkomt!

Hoe herkent een plant zijn belager?

Nadat duidelijk geworden was hoe boneplanten actief op de aantasting door planteneters reageren, is er onderzoek gestart aan diverse andere plant-planteneter-natuurlijke vijand interacties. Met name onderzoek in Florida (T. C. J. Turlings) en Japan (J. Takabayashi) heeft veel bijgedragen aan dit onderzoeksgebied. Het vermogen van planten om op vraat te reageren blijkt een algemeen verschijnsel te zijn dat in vele plantenfamilies is aangetroffen en plaats vindt in reactie op een heel scala aan planteneterende insecten en mijten. Maar niet alle planten reageren op dezelfde manier. Sommigen reageren net als boneplanten door nieuwe stoffen te produceren. Daarbij komen vaak stoffen vrij die ook door boneplanten geproduceerd worden: homoterpenen. Deze waren voorheen nauwelijks bekend uit natuurlijke bronnen. Andere plantesoorten, zoals kool en tomaat, produceren weliswaar grote hoeveelheden geurstoffen als ze door insecten of mijten worden aangetast, maar dat zijn dezelfde stoffen die ze ook produceren als ze kunstmatig beschadigd worden. Na insectenvraat gaat dit lang door en in grote hoeveelheden, terwijl de geurproductie na kunstmatige beschadiging al snel stopt. Veel werk is verricht aan kool, rupsen van koolwitjes en hun sluipwespen (J. B. F. Geervliet, L. E. M. Vet, M. Dicke, A. Blaakmeer, J. J. A. van Loon, M. A. Posthumus, T. A. van Beek).

Hoe dan ook, planten reageren anders op mechanische beschadiging dan op vraatschade. Dat betekent dat de plant insectenvraat herkent. De plant kan een insect herkennen aan diens secreties. Zo reageert een koolplant precies eender op de vraat van

rupsen (van *Pieris brassicae*) als op mechanische schade waarop rupsenspuug is aangebracht. Recent is de stof in het rupsenspuug die de reactie in de plant oproept, geïdentificeerd door L. Mattiacci, M. Dicke en M. A. Posthumus: het is het enzym β -glucosidase. Toedienen van β -glucosidase leidt tot de productie van geurstoffen die de sluipwesp *Cotesia glomerata* aantrekken. Deze sluipwesp maakt geen onderscheid tussen met β -glucosidase en met rupsenspuug behandelde bladeren, terwijl de geur van die bladeren verkozen wordt boven de geur van kunstmatig beschadigde bladeren. De volgende vraag is: wat brengt β -glucosidase precies in een plant op gang? Ervaringen van plantenfysiologen en fytopathologen laten zien dat er een heel pad van signaaltransductie-stappen in de plant geactiveerd kan worden, wat uiteindelijk leidt tot de activering van genen. Kortom: er ligt een heel onderzoeksterrein open dat gaat van oecologie tot en met moleculaire biologie.

Samenwerking tussen planten en predatoren: is ontsnappen mogelijk?

Planteneters geven zelf meestal weinig geurstoffen af. Daarom zijn ze door hun natuurlijke vijanden moeilijk van een afstand waar te nemen. Wanneer ze via geurstoffen informatie aan soortgenoten geven (feromonen), lopen ze kans ontdekt te worden door spionerende sluipwespen of predatoren. Maar deze vijanden kunnen ook afgaan op visuele informatie, zoals vraatschade (F. L. Wäckers). Een aantal planteneterende insecten leidt echter een verborgen leven, bijvoorbeeld in een mijn, in een bladrol of in de stengel van de plant. Als echter planten de aanwezigheid van planteneters verraden via geïnduceerde geurstoffen, kunnen natuurlijke vijanden de planteneters nog steeds lokaliseren. Dit gebeurt inderdaad bij sluipwespen (*Cotesia flavipes*) die stengelboorders (*Chilo partellus*) in maïs parasiteren. De sluipwesp kan van een afstand een aangetaste van een niet-aangetaste maïsplant onder-

scheiden (R. P. J. Potting, L. E. M. Vet en M. Dicke). De geurstoffen komen zowel uit het aangetaste stengelweefsel als uit de bladeren van de plant vrij.

Als planten de aanwezigheid van een planteneter rondbazuinen, zou het wel eens moeilijk kunnen zijn om je als planteneter te verstoppen voor je vijanden. Misschien kun je zorgen dat de plant jouw vraatschade niet herkent, maar als de enzymen die de plant herkent, essentieel zijn voor het consumeren van de plant, dan zouden de mogelijkheden wel eens gering kunnen zijn. Ook zou een planteneter kunnen uitwijken naar planten die minder goed in staat zijn om SOS-signalen te produceren. Dit zijn slechts enkele van de aspecten die om nader onderzoek vragen.

Onderzoek aan chemische communicatie: detective-activiteit

Het Nederlandse onderzoek aan chemische communicatie bij insecten heeft in belangrijke mate bijgedragen aan de kennis van dit onderwerp. Dit type onderzoek is in hoge mate een detective-activiteit. Geringe hoeveelheden chemische informatie moeten opgespoord worden en diverse vooroordelen moeten opzij gezet worden om te komen tot de juiste analyse van wat er zich afspeelt in een wereld die de onderzoeker, visueel als die is ingesteld, zich eigenlijk maar moeilijk kan voorstellen. De ontdekkingen die gedaan worden, zijn er echter des te opzienbarend door en maken dit onderzoek tot een zeer enerverende bezigheid.