

Hoe roofmijten hun prooi vinden met behulp van plantengeuren

In reactie op vraat door herbivoren kunnen planten geuren afgeven. Veel natuurlijke vijanden van herbivore insecten en mijten kunnen deze plantengeuren gebruiken om hun prooi te vinden. De rol van herbivoor-geïnduceerde plantengeuren in het tritrofe systeem van limaboonplanten (*Phaseolus lunatus*), spintmijten (*Tetranychus urticae*) en roofmijten (*Phytoseiulus persimilis*) wordt al meer dan 25 jaar bestudeerd. Recent onderzoek heeft uitgewezen dat roofmijten met behulp van herbivoor-geïnduceerde plantengeuren hun prooi ook kunnen vinden in een omgeving met diverse soorten planten en herbivoren, en dat 'leren' hierbij een rol kan spelen. Daarnaast is van enkele chemische geurcomponenten het belang in het prooizoekgedrag van roofmijten onderzocht.

Entomologische Berichten 65(4): 112-117

Key words: tritroof systeem, *Phytoseiulus persimilis*, *Tetranychus urticae*, limaboonplanten

Inleiding

Een tritroof systeem is een simpele voedselketen met organismen van drie niveaus, bijvoorbeeld planten, herbivoren (plantenetters) en natuurlijke vijanden (rovers) (zie kader 1). Om hun herbivore prooi te vinden kunnen natuurlijke vijanden gebruik maken van informatie van hun prooi zelf of van de planten waar hun prooi van eet. Planten blijken geuren af te geven in reactie op vraat door herbivoren (Dicke *et al.* 1990, Turlings *et al.* 1990). Deze herbivoorgeïnduceerde plantengeuren kunnen bestaan uit mengsels van wel meer dan 100 verschillende chemische verbindingen (zie bijvoorbeeld Krips *et al.* 1999). De samenstelling van zo'n mengsel wordt beïnvloed door allerlei factoren, waaronder de plantensoort en de soort herbivoor, maar ook het type planteweefsel, leeftijd van de plant, tijd van de dag en abiotische factoren zoals lichtintensiteit, temperatuur en beschikbaarheid van water en voedingsstoffen (Takabayashi & Dicke 1996). Herbivoorgeïnduceerde plantengeuren kunnen zowel voor de plant als voor de natuurlijke vijand een groot voordeel opleveren: natuurlijke vijanden kunnen makkelijker hun prooi vinden en voor planten neemt de kans toe dat ze van hun aanvallers worden verlost.

Bij het jarenlange onderzoek aan de rol van herbivoorgeïnduceerde plantengeuren is een aantal onderwerpen

Jetske G. de Boer & Marcel Dicke

Laboratorium voor Entomologie
Wageningen Universiteit
Postbus 8031
6700 EH Wageningen
deboe039@umn.edu

onderbelicht gebleven. Dit artikel behandelt drie vragen die recent onderzocht zijn:

1. Kan de roofmijt *Phytoseiulus persimilis* Athias-Henriot met behulp van herbivoorgeïnduceerde plantengeuren zijn prooi vinden in een omgeving met diverse soorten planten en herbivoren,
2. welke chemische geurcomponenten zijn van belang in het prooizoekgedrag van deze roofmijt,
3. speelt 'leren' van herbivoorgeïnduceerde plantengeuren een rol in het zoekgedrag van *P. persimilis*.

1. Kan de roofmijt *P. persimilis* met behulp van herbivoorgeïnduceerde plantengeuren zijn prooi vinden in een omgeving met diverse soorten planten en herbivoren?

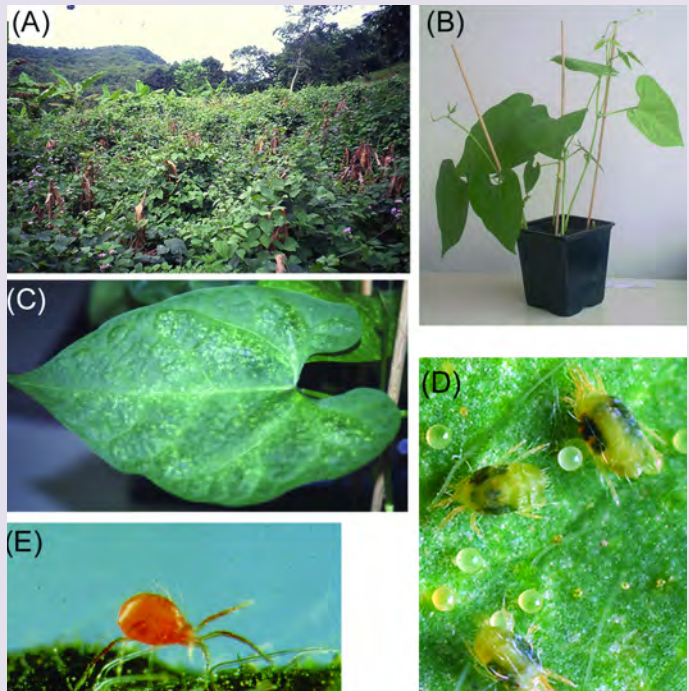
Tot nu toe is het onderzoek aan de reacties van natuurlijke vijanden op plantengeuren voornamelijk in het laboratorium uitgevoerd. Hierbij werd geprobeerd in een zo 'schoon' mogelijke omgeving te werken, zonder 'achtergrondgeuren'. In de natuurlijke situatie maakt een plant met een geschikte prooi echter meestal onderdeel uit van een plantengemeenschap. De andere planten in die gemeenschap kunnen ook aangevreten zijn en dus ook herbivoorgeïnduceerde geuren afgeven. De wind kan de geuren van verschillende planten vermengen en hierdoor zou het voor natuurlijke vijanden lastiger kunnen zijn om de geur te herkennen die de aanwezigheid van hun prooi aanduidt. In werkelijkheid bevindt een natuurlijke vijand zich dus in een wereld vol geuren en het is belangrijk te onderzoeken of natuurlijke vijanden ook in zo'n situatie plantengeuren kunnen gebruiken om hun prooi te vinden. Wij hebben onderzocht hoe *P. persimilis* roofmijten reageren op de geur van planten aangevreten door spintmijten (*Tetranychus urticae* Koch) in de aanwezigheid van de geur van andere plantensoorten aangevreten door een prooi die niet geschikt is voor *P. persimilis*, te weten rupsen.

Kader 1. Tritroof systeem

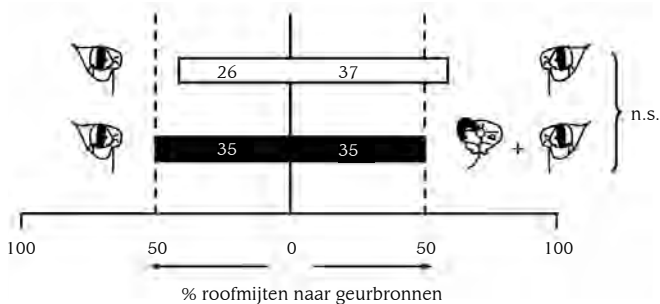
Het tritrofe systeem dat gebruikt is in het onderzoek: **A** een veld met limaboonplanten, **B** limaboonplanten in het laboratorium, **C** een limaboonblad geïnfecteerd met kasspintmijten, **D** volwassen vrouwtjes en eieren van kasspintmijten. De herbivore kasspintmijten leven op veel plantensoorten en ze vormen een belangrijke plaag in allerlei land- en tuinbouwgewassen. **E** Volwassen vrouwtje van de roofmijt *P. persimilis*. Deze roofmijt is een van de belangrijkste natuurlijke vijanden van spintmijten en wordt veelvuldig ingezet als biologische bestrijder van spintmijt-plagen. Volwassen vrouwtjes van de roofmijt zijn ongeveer 0.8 mm groot. Ze zijn blind en afhankelijk van geuren om hun prooi te vinden.

Box 1. Tritrofic system

The tritrophic system used in our research: **A** field with lima bean plants, **B** lima bean plants in the laboratory, **C** leaf of lima bean infested with two-spotted spider mites, **D** adult females and eggs of two-spotted spider mites. **E** Adult female of the predatory mite *P. persimilis*.



Roofmijten bleken uitstekend te reageren op spintmijt-geïnduceerde geuren van limaboonplanten (*Phaseolus lunatus*) wanneer deze geur werd vermengd met de geur van spruitkoolplanten met rupsen van het grote koolwitje (*Pieris brassicae* Linnaeus) (figuur 1) (Dicke *et al.* 2003). Dit is zowel aangetoond met Y-buis-olfactometerexperimenten als met kasexperimenten (zie kader 2). Een vergelijkbaar resultaat werd gevonden wanneer de geur van limaboonplanten met spintmijten werd vermengd met de geur van komkom-



Figuur 1. Het effect van het toevoegen van de geur van spruitkoolplanten met rupsen van het groot koolwitje aan de geur van limaboonplanten met spintmijten op het gedrag van de roofmijt. Bij de witte balk kiezen de roofmijten tussen twee gelijkwaardige geurbronnen van limaboonbladeren met spintmijten, bij de zwarte balk is aan een geurbron spruitkoolblad met rupsen toegevoegd. De getallen geven de aantallen kiezende roofmijten aan (Dicke *et al.* 2003). n.s. = niet significant

Effect of adding the odour of brussels sprout plants infested with caterpillars of the large cabbage white Pieris brassicae to the odour of lima bean plants infested with spider mites on the responses of P. persimilis. White bar: choice of predatory mites between two equal odour sources consisting of lima bean leaves infested with *T. urticae*. Black bar: choice of predatory mites when brussels sprout leaves with caterpillars were added to one of the two original odour sources. Numbers indicate how many predatory mites chose for each odour source. n.s. = not significant

merplanten of limaboonplanten die aangevreten waren door rupsen van de floridamot (*Spodoptera exigua* Hübner) (de Boer 2004). De 'achtergrondgeuren' die we in deze experimenten gebruikten (spruitkoolplanten met *P. brassicae*, komkommerplanten of limaboonplanten met *S. exigua*) bleken niet aantrekkelijk te zijn voor *P. persimilis* (Dicke *et al.* 2003, de Boer 2004). Dit verklaart waarschijnlijk waarom deze achtergrondgeuren de zoek efficiëntie van de roofmijten niet verlaagden.

In het veld kunnen diverse soorten herbivoren ook tegelijkertijd één plant aanvallen. Zo'n dubbele aanval op een plant zou ervoor kunnen zorgen dat een plant een ander mengsel van geurstoffen afgeeft dan wanneer slechts één soort herbivoor aan de plant vreet. Ook hierdoor zou een natuurlijke vijand 'in verwarring' gebracht kunnen worden. Daarom hebben wij de reactie van roofmijten op de geur van limaboon- of komkommerplanten bestudeerd wanneer deze tegelijkertijd aangetast werden door spintmijten én rupsen van de floridamot. Roofmijten bleken in de Y-buis-olfactometer een voorkeur te hebben voor de geur van deze dubbel-aangetaste planten boven de geur van planten die alleen door spintmijten of alleen door rupsen aangetast waren. Dit zou kunnen komen door de grotere hoeveelheid geur die vrijkomt bij deze dubbele aantasting. De chemische analyse van de plantengeuren toonde aan dat het geïnduceerde geurmengsel na dubbele aantasting ongeveer gelijk is aan de som van de spintmijtgeïnduceerde plantengeur en de rupsgeïnduceerde plantengeur (tabel 1). Deze resultaten kunnen niet alleen helpen om het gedrag van de roofmijten te verklaren, maar zeggen ook iets over de manier waarop een plant zich verdedigt tegen een aanval door meerdere soorten belagers tegelijkertijd.

Het prooizoekgedrag van de roofmijt *P. persimilis* wordt dus nauwelijks verstoord door de aanwezigheid van plantengeuren geïnduceerd door rupsen. Het is natuurlijk mogelijk dat andere plantensoorten of andere niet-prooiherbivoren, bijvoorbeeld bladluizen of witte vliegen, andere resultaten te zien geven.

Tabel 1. Samenvatting van de componenten gevonden in de geur van limaboon- en komkommerplanten aangetast door spintmijten en/of rupsen van de floridamot¹. Componenten worden niet geproduceerd (-), of in sporadische (+/-), kleine (+), matige (++) , of grote (+++) hoeveelheid (de Boer 2004, de Boer *et al.* 2004).

Summary of the compounds found in the odour blends of lima bean and cucumber plants after herbivory by spider mites and/or caterpillars of *Spodoptera exigua*¹. Components are not produced (-), or in tiny (+/-), small (+), mediocre (++) , or large (+++) quantities (de Boer 2004, de Boer *et al.* 2004).

component ²	limaboon			komkommer		
	spint ³	rups	spint + rups	spint	rups	spint + rups
MeSA	++	+/-	++	-	-	-
-(E,E)-farneseen	-	-	-	++	++	++
(E)-ocimeen	+	+++	+++	++	++	+++
(E)-DMNT	++	++	+++	+++	+	+++
(E,E)-TMTT	++	+	+++	++	+	++
2-butanon	++	++	++	-	-	-
(Z)-3-hexen-1-ol acetaat	-	+++	+++	++	+	+
(Z)-3-hexen-1-ol	+	+++	+++	++	+	+
oxime	-	+	+	++	+	+++

¹plantengeuren werden geabsorbeerd door 'tenax' en geïdentificeerd door middel van gekoppelde gaschromatografie en massaspectrometrie op het laboratorium voor Organische Chemie in Wageningen en het Nederlands Instituut voor Oecologisch Onderzoek in Nieuwersluis.

²(E)-DMNT = (3E)-4,8-dimethyl-1,3,7-nonatrien; (E,E)-TMTT = (3E,7E)-4,8,12-trimethyl-1,3,7,11-tridecatetraen; oxime = 3-methylbutanal-O-methyl oxime

³spint = planten aangetast door spintmijten (40 per blad op limaboon, 100 per blad op komkommer), rups = planten aangetast door rupsen van de floridamot (twee per blad), spint + rups = planten aangetast door zowel spintmijten als rupsen op hetzelfde blad (20 spintmijten en twee rupsen op limaboon, 100 spintmijten en twee rupsen op komkommer).

¹plant volatiles were absorbed by 'tenax' and identified by gas chromatography and mass spectrometry of the laboratories in the Wageningen University and Institute of Ecological Research in Nieuwersluis.

²(E)-DMNT = (3E)-4,8-dimethyl-1,3,7-nonatriene; (E,E)-TMTT = (3E,7E)-4,8,12-trimethyl-1,3,7,11-tridecatetraene; oxime = 3-methylbutanal-O-methyl oxime

³spint = plants infested with spider mites (40 per leaf on lima bean, 100 per leaf on cucumber), rups = plants infested by caterpillars of *Spodoptera exigua* (two per leaf), spint + rups = plants infested by both spider mites and caterpillars on the same leaf (20 mites and two caterpillars in lima bean, 100 mites and two caterpillars on cucumber)

2. Welke chemische componenten van herbi-voorgeïnduceerde plantengeuren zijn van belang in het prooizoeckgedrag van *P. persimilis*?

Vanwege de enorme variatie in plantengeuren lijkt het onwaarschijnlijk dat natuurlijke vijanden het complete herbi-voorgeïnduceerde geurmengsel gebruiken om hun herbivore prooi te vinden. Eén bepaalde prooi-soort kan namelijk plantengeuren van verschillende samenstelling induceren, bij-

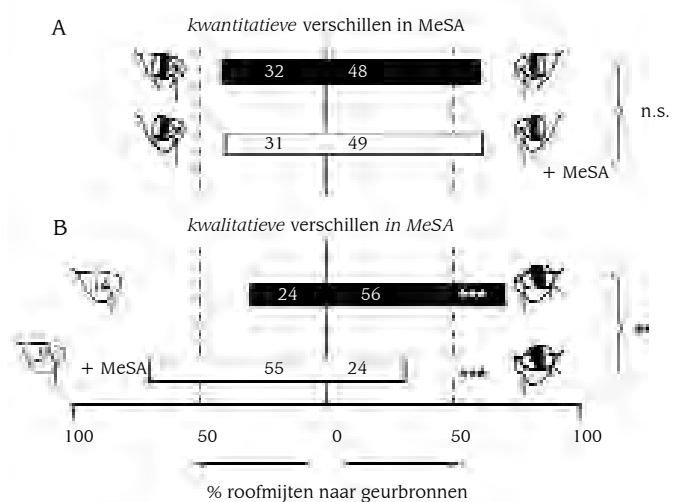
voorbeeld als de prooi zelf van diverse plantensoorten kan eten (van den Boom *et al.* 2004). Het is nog steeds niet bekend welke componenten van plantengeuren de aanwezigheid van een geschikte prooi aanduiden. Wij onderzochten de rol van enkele geurcomponenten door met natuurlijke plantengeuren van bekende chemische samenstelling te werken. Deze mengsels werden vervolgens gemanipuleerd door een of meerdere synthetische componenten toe te voegen.

Figuur 2. Het effect van methylsalicylaat (MeSA) op de keuze van roofmijten. **A** Kwantitatief effect: bij de zwarte balk kiezen roofmijten tussen twee gelijkwaardige geurbronnen van limaboonbladeren met spintmijten, bij de witte balk is aan een geurbron 0.2 µg MeSA toegevoegd.

B Kwalitatief effect: bij de zwarte balk kiezen roofmijten tussen limaboonbladeren met spintmijten en limaboonbladeren behandeld met jasmonzuur, bij de witte balk is 0.2 µg MeSA toegevoegd aan de geur van limaboonbladeren behandeld met jasmonzuur. De getallen geven de aantallen kiezende roofmijten aan (de Boer & Dicke 2004a).

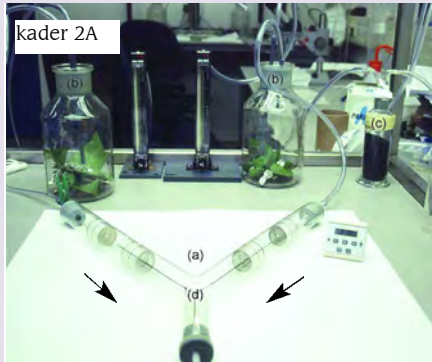
The effect of methyl salicylate (MeSA) on the choice of predatory mites.

A Quantitative effect: the black bar indicates the choice of predatory mites between two equal odour sources consisting of lima bean leaves infested with spider mites, the white bar indicates the choice of predators after 0.2 µg MeSA was added to one of these odour sources. **B** Qualitative effect: the black bar indicates the choice of predatory mites between lima bean leaves infested with spider mites and leaves treated with jasmonic acid, the white bar indicates the choice of predators after 0.2 µg MeSA was added to the odour of lima bean leaves treated with jasmonic acid. Numbers indicate how many predatory mites chose for each odour source (de Boer & Dicke 2004a).



Kader 2. Experimentele opzet

A De reactie van roofmijten op plantengeuren kan worden gemeten in een zogenaamde Y-buisolfactometer: **a** glazen Y-buis, **b** glazen potten met geurbronnen, **c** koolstoffilter om de lucht te zuiveren, **d** metalen draadje waarop roofmijten lopen. Pijlen geven de richting van de luchtstroom aan. In het onderzoek is alleen gewerkt met volwassen vrouwtjes van de roofmijt. Het zijn namelijk vooral deze vrouwtjes die op zoek gaan naar nieuwe prooien.

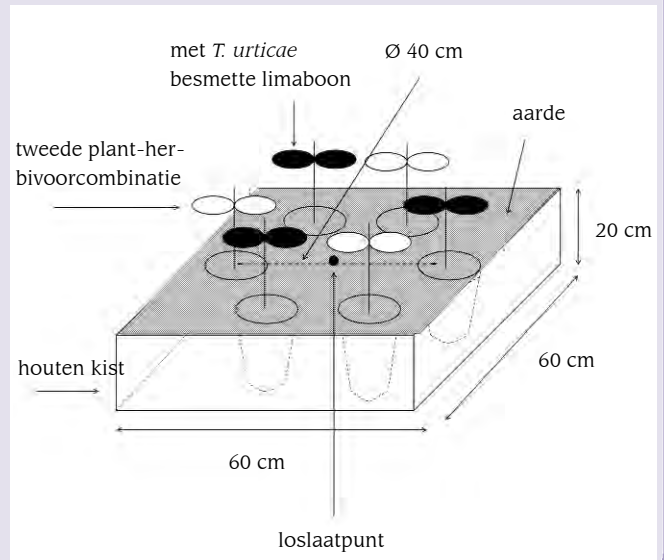


Experimental set-up

A Y-tube olfactometer used to study the response of predatory mites to plant volatiles.

B Set-up used in the greenhouse (see Dicke et al. 2003 for explanation).

B Schematische voorstelling van de opstelling voor de kasexperimenten. Honderd roofmijten zijn tegelijkertijd losgelaten in het midden van een kring met zes planten. Drie planten waren aangetreden door spintmijten, de behandeling van de andere drie planten verschilde per experiment. Na 24 uur zijn de roofmijten geteld op de drie planten met prooien. Op deze manier is het zoeksucces van roofmijten vergeleken voor verschillende combinaties van planten.



Ten eerste is de rol van methylsalicylaat (MeSA) onderzocht. MeSA is een van de componenten van de geur van limaboonplanten met spintmijten. In de Y-buis-olfactometer werd de roofmijt *P. persimilis* aangetrokken tot de enkelvoudige component MeSA. Deze aantrekking was afhankelijk van de dosis MeSA (de Boer & Dicke 2004a). Roofmijten bleken geen onderscheid te maken tussen twee natuurlijke geurmengsels die alleen verschilden in de hoeveelheid MeSA (figuur 2A, de Boer & Dicke 2004a). Roofmijten maakten wel onderscheid tussen een natuurlijke geur *met* MeSA (van limaboonplanten met spintmijten) en een vergelijkbare geur *zonder* MeSA (van limaboonplanten behandeld met het plantenhormoon jasmonzuur) (figuur 2B, de Boer & Dicke 2004a). Nadat MeSA werd toegevoegd aan de geur van met jasmonzuur behandelde planten verloren de roofmijten hun voorkeur voor de geur van planten met prooien (figuur 2B). Deze resultaten laten zien dat MeSA een belangrijke rol speelt in het zoekgedrag van de roofmijt *P. persimilis*.

In vervolggexperimenten verkozen roofmijten de geur van limaboonplanten met spintmijten boven de geur van limaboonplanten met rupsen van de floridamol, maar alleen wanneer 40 spintmijten per blad werden gebruikt en niet met slechts 10 of 20 spintmijten per blad (de Boer et al. 2005). Chemische analyse van de geurbronnen toonde aan dat veel meer MeSA werd afgegeven door limaboonplanten met 40 spintmijten per blad dan door planten met twee rupsen per blad of 10 of 20 spintmijten per blad. Hetzelfde resultaat werd gevonden voor (*E,E*)-4,8,12-trimethyl-1,3,7,11-tridecatetraeen (TMTT) (tabel 1, de Boer et al. 2004). MeSA en TMTT lijken dus belangrijk voor de keuze van de roofmijten en experimenten met de Y-buis-olfactometer bevestigden dit (de Boer et al. 2004).

Het lijkt onwaarschijnlijk dat alleen MeSA en TMTT de

aanwezigheid van spintmijten verraden aan de roofmijt. In andere situaties maakten roofmijten namelijk wel onderscheid tussen twee geurmengsels, maar werd geen verschil in de hoeveelheid MeSA en TMTT aangetoond (Takabayashi et al. 1994, Krips et al. 1999). Niettemin is de ontdekking van de rol van MeSA en TMTT belangrijk. Het is namelijk de eerste keer dat aangetoond is welke specifieke geurcomponenten door natuurlijke vijanden gebruikt kunnen worden om onderscheid te maken tussen plantengeuren geïnduceerd door prooi versus niet-prooiherbivoren.

3. Speelt 'leren' van herbivoorgeïnduceerde plantengeuren een rol in het zoekgedrag van *P. persimilis*?

De geur van planten die door spintmijten aangetreden worden kan verschillen tussen planten van verschillende soorten, maar bijvoorbeeld ook tussen planten van één soort die in een andere omgeving opgroeien of van een andere leeftijd zijn. Van veel dieren in een variabele omgeving is bekend dat zij hun gedrag kunnen aanpassen aan de heersende omstandigheden door te leren. Leren wordt hier gedefinieerd als een verandering in gedrag als gevolg van een ervaring met de omstandigheden in de omgeving. In het geval van roofmijten zou dit een ervaring met een plantengeur kunnen zijn die de aanwezigheid van geschikte prooien aanduidt. Uit eerder onderzoek was gebleken dat de reactie van *P. persimilis* beïnvloed wordt door de plantensoort waarop de roofmijten opgekweekt worden (Takabayashi et al. 1994, Krips et al. 1999). Verder is door Drukker et al. (2000) aangetoond dat gedurende een dag blootstellen van roofmijten aan herbivoorgeïnduceerde plantengeuren in het volwassen stadium een groot effect had op het keuzegedrag van de roofmijten.

Een ervaring in aan- of afwezigheid van de prooi leidde respectievelijk tot aantrekking en afstoting door de geur.

Wij onderzochten eerst het effect van ervaring met slechts één geurcomponent, methylsalicylaat, op het gedrag van *P. persimilis*. Daartoe werd het gedrag van drie verschillende groepen roofmijten vergeleken: 1. opgekweekt op spintmijten op limaboon (waarvan het natuurlijke geurmengsel MeSA bevat); 2. opgekweekt op spintmijten op komkommer (waarvan het geurmengsel geen MeSA bevat); 3. als bij de tweede groep, maar tijdens het opkweken werden de roofmijten blootgesteld aan synthetisch MeSA. In Y-buis-olfactometerexperimenten bleken roofmijten van de eerste en de derde groep aangetrokken te worden tot MeSA, maar roofmijten van de tweede groep niet (figuur 3A). Verder hadden roofmijten die ervaring hadden gehad met MeSA tijdens het opkweken een voorkeur voor een geurmengsel met MeSA (afkomstig van limaboonplanten met spintmijten) boven een geurmengsel zonder MeSA (van met jasmonzuur behandelde limaboonplanten). Roofmijten zonder ervaring met MeSA hadden deze voorkeur niet (figuur 3B, de Boer & Dicke 2004a). Deze experimenten tonen aan dat ervaring met MeSA bepalend is voor de rol van MeSA in het gedrag van *P. persimilis*.

Ten tweede is onderzocht of roofmijten kunnen leren onderscheid te maken tussen geuren van limaboonplanten met hun prooi of met rupsen van de floridamot. Ook hier speelde de plantensoort waarop de roofmijten opgekweekt waren van ei tot en met het volwassen stadium een belangrijke rol. Roofmijten die op spintmijten op limaboon opgekweekt waren kozen vaker voor de geur van limaboon met spintmijten dan roofmijten die op komkommer opgekweekt waren (de Boer *et al.* 2005). Dit komt waarschijnlijk doordat roofmijten die op komkommer opgekweekt zijn sterk aangetrokken worden tot de geur van limaboon met rupsen. Roofmijten die op limaboon opgekweekt zijn worden niet aangetrokken door deze geuren. Het verschil in aantrekking tot de geur van limaboon met *S. exigua* kan verklaard worden door de geuren waaraan de roofmijten blootgesteld zijn tijdens het opkweken. De geur van komkommer met spintmijten lijkt namelijk meer op de geur van limaboon met *S. exigua*-rupsen dan de geur van limaboon met spintmijten (tabel 1).

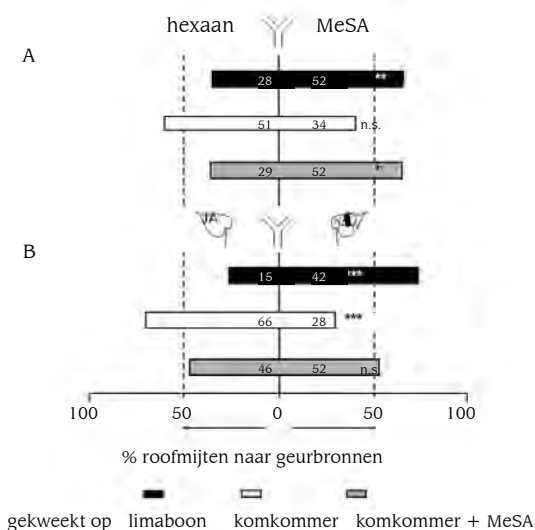
Ook tijdens het volwassen stadium werd het keuzegedrag van de roofmijten beïnvloed door ervaringen met

plantengeuren (Dicke *et al.* 1990, de Boer *et al.* 2005). Een 'negatieve' ervaring met de geur van limaboonplanten met *S. exigua*-rupsen (dat wil zeggen in afwezigheid van prooien) leidde tot een kleine toename in het percentage roofmijten dat voor de geur van limaboon met spintmijten koos in de Y-buis-olfactometer. Een 'belonende' ervaring, dat wil zeggen het blootstellen van roofmijten gedurende een dag aan de geuren van komkommer of limaboon met spintmijten in de aanwezigheid van hun prooi, had echter een veel groter effect. Een dag voeden op spintmijten op limaboon maakte deze geuren aantrekkelijk voor op komkommer opgekweekte roofmijten. Een dag voeden op spintmijten op komkommer verminderde de aantrekking van op limaboon opgekweekte roofmijten tot de geur van limaboon met spintmijten. Een 'negatieve' ervaring gevolgd door een 'belonende' ervaring had het grootste effect op de keuze van roofmijten tussen de geur van limaboon met spintmijten of rupsen.

Tezamen met de studie van Drukker *et al.* (2000) tonen onze experimenten aan dat *P. persimilis* uitstekend kan leren. Dit leervermogen kan de roofmijt helpen omgaan met de variatie in prooigerelateerde plantengeuren in een natuurlijke omgeving, waar meerdere soorten planten en herbivoren voorkomen.

Tot slot

De beschreven resultaten dragen bij aan een beter begrip van de rol van plantengeuren in de samenwerking tussen planten en natuurlijke vijanden van herbivore insecten en mijten. Dit onderzoek is niet alleen interessant vanuit fundamenteel oogpunt: herbivore insecten en mijten vormen namelijk een belangrijke bedreiging van voedselgewassen. Natuurlijke vijanden kunnen zulke plagen in veel gevallen voorkomen en bestrijden. Door te begrijpen hoe natuurlijke vijanden hun prooi vinden met behulp van plantengeuren kan de efficiëntie van biologische bestrijding van plagen verhoogd worden. Zo zouden plantenrassen geselecteerd kunnen worden die een grotere hoeveelheid van bepaalde geurcomponenten afgeven na vraat door plaaginsecten of -mijten. Ook zou het leervermogen van natuurlijke vijanden gebruikt kunnen worden om hun reactie op bepaalde geurcomponenten te maximaliseren.



Figuur 3. De invloed van 'ervaring' op de rol van MeSA in het zoekgedrag van roofmijten. Roofmijten werden opgekweekt op spintmijten op limaboonplanten (limaboon produceert MeSA, zwarte balken), op komkommerplanten (komkommer produceert geen MeSA, witte balken) of op komkommerplanten in de aanwezigheid van synthetisch MeSA (grijze balken). Roofmijten kiezen tussen **A** 0.2 µg MeSA en hexaan (controle) of **B** limaboonplanten met spintmijten (geurmengsel bevat MeSA) en limaboonplanten behandeld met jasmonzuur (geurmengsel zonder MeSA). De getallen geven de aantallen kiezende roofmijten aan (de Boer & Dicke 2004a).

*The influence of 'experience' on the role of MeSA in the searching behaviour of predatory mites. Predators were reared on spider mites on lima bean plants (which does emit MeSA, black bars), on cucumber plants (which does not emit MeSA, white bars), or on cucumber plants in the presence of synthetic MeSA (grey bars). The choice of predatory mites **A** between 0.2 µg MeSA and hexane (control) and **B** between lima bean plants infested with spider mites (with MeSA) and lima bean plants treated with jasmonic acid (without MeSA). Numbers indicate how many predatory mites chose for each odour source (de Boer & Dicke 2004a).*

Dankwoord

Frans van Aggelen, Joke de Boer, André Gidding, Marleen Höfte, Kees Hordijk, Leo Koopman, Maarten Posthumus, Miguel Ribeiro, Carmen Rochas-Granados, Els Roode, Maus Sabelis, Tjeerd Snoeren, Tim Termaat, Wouter Tigges en Magda Usmany worden hartelijk bedankt voor hun belangrijke bijdrage aan het uitvoeren en beschrijven van dit onderzoek. Dit onderzoek werd financieel ondersteund door de afdeling Aard- en Levenswetenschappen van de Nederlandse Stichting voor Wetenschappelijk Onderzoek (NWO-ALW). Boom CEM van den, van Beek TA, Posthumus MA, de Groot AE &

Literatuur

- Dicke M 2004. Qualitative and quantitative variation among volatile profiles induced by *Tetranychus urticae* feeding on plants from various families. *Journal of Chemical Ecology* 30: 69-89.
- Boer JG de 2004. Bugs in odour space. How predatory mites respond to variation in herbivore-induced plant volatiles. PhD thesis, Wageningen University.
- Boer JG de & Dicke M 2004a. The role of methyl salicylate in prey searching behavior of the predatory mite *Phytoseiulus persimilis*. *Journal of Chemical Ecology* 30: 255-271.
- Boer JG de & Dicke M 2004b. Experience with methyl salicylate affects behavioural responses of a predatory mite to blends of herbivore-induced plant volatiles. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 110: 181-189.
- Boer JG de, Posthumus MA & Dicke M 2004. Identification of volatiles that are used in discrimination between plants infested with prey or nonprey herbivores by a predatory mite. *Journal of Chemical Ecology* 30: 2215-2230.
- Boer JG de, Snoeren TAL & Dicke M 2005. Predatory mites learn to discriminate between plant volatiles induced by prey and non-prey herbivores. *Animal Behaviour* 69: 869-879.
- Dicke M, van der Maas JK, Takabayashi J & Vet LEM 1990. Learning affects response to volatile allelochemicals by predatory mites. *Proceedings of the Section Experimental and Applied Entomology, N.E.V. Amsterdam* 1: 31-36.
- Dicke M, van Beek TA, Posthumus MA, Ben Dom N, van Bokhoven H & de Groot AE 1990. Isolation and identification of volatile kairomone that affects acarine predator-prey interactions. Involvement of host plant in its production. *Journal of Chemical Ecology* 16: 381-396.
- Dicke M, de Boer JG, Höfte M & Rocha-Granados MC 2003. Mixed blends of herbivore-induced plant volatiles and foraging success of carnivorous arthropods. *Oikos* 101: 38-48.
- Drukker B, Bruin J, Jacobs G, Kroon A & Sabelis MW 2000. How predatory mites learn to cope with variability in volatile plant signals in the environment of their herbivorous prey. *Experimental and Applied Acarology* 24: 881-895.
- Krips OE, Willems PEL, Gols R, Posthumus MA & Dicke M 1999. The response of *Phytoseiulus persimilis* to spidermite-induced volatiles from *Gerbera*: influence of starvation and experience. *Journal of Chemical Ecology* 25: 2623-2641.
- Takabayashi J & Dicke M 1996. Plant-carnivore mutualism through herbivore-induced carnivore attractants. *Trends in Plant Science* 1: 109-113.
- Takabayashi J, Dicke M, Takahashi S, Posthumus MA & van Beek TA 1994. Leaf age affects composition of herbivore-induced synomones and attractions of predatory mites. *Journal of Chemical Ecology* 20: 373-386.
- Turlings TCJ, Tumlinson JH & Lewis WJ 1990. Exploitation of herbivore-induced plant odors by host-seeking parasitic wasps. *Science* 30: 1251-1253.

Ingekomen 12 januari 2004, geaccepteerd 17 maart 2005.

Summary

How predatory mites find their prey using plant volatiles

In response to herbivory, plants can emit a specific blend of volatiles, called herbivore-induced plant volatiles. These blends consist of mixtures of tens of chemical compounds. Many natural enemies of herbivorous arthropods use these volatiles to locate their prey. The role of herbivore-induced plant volatiles has been studied for more than 25 years in the tritrophic system of lima bean plants (*Phaseolus lunatus*), two-spotted spider mites (*Tetranychus urticae*) and predatory mites (*Phytoseiulus persimilis*). Recent research showed that predatory mites can find their prey using herbivore-induced plant volatiles in an environment with multiple plant and herbivore species, and also that 'learning' plays an important role in this process. Both chemical components MeSA and TMTT play an important role in the searching behaviour of the predatory mite. Although it is considered unlikely that these components are solely responsible for indicating the presence of two-spotted spider mites, the discovery appears important: in this research it has been proven for the first time that predators may distinguish between plant-induced volatiles by prey and volatiles induced by non-prey herbivores.