

# Planten zijn doe-het-zelvers

## Biologische bestrijding van plagen: Planten zijn doe-het-zelvers (deel 1)

Marcel Dicke

Laboratorium voor Entomologie, Landbouwniversiteit Wageningen, Postbus 8031,  
6700 EH Wageningen

Bij het beschermen van planten tegen belagers vormen waardplantresistentie en van biologische bestrijding belangrijke methoden. Biologische bestrijding wordt vooral gezien als noodzakelijk hulpmiddel voor de plant bij de verdediging tegen natuurlijke vijanden. Onderzoek heeft de laatste jaren echter aangetoond dat planten beter in staat zijn zich te verdedigen dan vroeger werd aangenomen. Ze zijn zelfs in staat om specifiek biologische bestrijders te rekruteren om ze te helpen zich tegen plaaginsecten te verweren. Planten grijpen daarmee duidelijk in de relaties die er bestaan tussen plantenetende en insectetende insecten en spelen daarmee een rol in de interacties die in ecosystemen bestaan.

Dit eerste deel van dit artikel (het volgende deel verschijnt in het volgende nummer van deze jaargang), gaat vooral in op de verschillende spelers die aan het onderlinge spel tussen planten en insecten deelnemen. In het tweede deel van dit artikel wordt aandacht besteed aan het begrip van de spelregels en de mogelijkheden die hieruit voortkomen voor de gewasbescherming.

### Inleiding

Gewasbeschermers zijn getraind om strategieën te ontwikkelen waarmee ze planten beschermen tegen hun belagers. De twee meest gebruikte methoden zijn waardplantresistentie en biologische bestrijding. Biologische bestrijding wordt vooral gezien als een methode waarbij van buitenaf natuurlijke vijanden moeten worden ingezet omdat planten zelf niet in staat zijn zich afdoende te verdedigen. Onderzoekresultaten van de afgelopen tien jaar hebben echter laten zien dat planten een grote invloed kunnen hebben op natuurlijke vijanden. Natuurlijke vijanden zijn wel een onderdeel van het arsenaal van plantenverdediging genoemd (Price *et al.* 1980) en het blijkt dat planten natuurlijke vijanden als een soort lijfwacht kunnen rekruteren (Dicke & Sabelis 1988, Dicke 1998). Planten zijn eigenlijk doe-het-zelvers op het gebied van biologische bestrijding. In dit artikel zal een overzicht worden gegeven van de manier waarop planten de effectiviteit van biologische bestrijders van insecten en mijten kunnen vergroten. Speciale nadruk wordt gelegd op de rekrutering van biologische bestrijders door planten nadat zij door plaaginsecten zijn beschadigd. Planten beïnvloeden door hun effecten op plantenetende en insectetende insecten interacties in een voedselweb. Daarmee kunnen planten in belangrijke mate eigenschappen van een voedselweb bepalen. Ik zal in dit artikel in eerste instantie de fundamentele aspecten belichten. Deze zijn van groot belang om interacties in ecosystemen te begrijpen. Dit begrip biedt vervolgens ideeën voor toepassing in de gewasbescherming. Enkele van deze ideeën die zijn voortgekomen uit het fundamentele onderzoek worden vervolgens behandeld.

### Planten

Veruit het grootste deel van de biomassa op aarde bestaat uit hogere planten (Schoonhoven *et al.* 1998).

Hogere planten vormen de basis van de meeste voedselnetwerken. Het klassieke beeld van planten is dat het passieve elementen in een voedselnetwerk zijn, dat ze een soort decor vormen waartegen actieve relaties zich afspelen. Het passieve beeld wordt voornamelijk bepaald door het feit dat planten in de aarde geworteld staan en niet weg kunnen lopen voor gevaar. Planten bewegen echter op een eigen tijdschaal en in reactie op diverse omgevingskenmerken. Planten reageren soms gebeurt zelfs op een tijdschaal die dieren verrast. Een Venus vliegenvaller is vliegen te snel af, iets waar wij nog wat van kunnen leren.

Niettemin lijkt het geworteld bestaan van planten een handicap, zowel in seksuele interacties (geen mogelijkheid om een partner te gaan zoeken) als in verdediging tegen vijanden (geen mogelijkheid om weg te lopen). Hun overvloedige aanwezigheid op aarde laat echter zien dat planten geenszins een kwijnend bestaan leiden. Dieren spelen daarbij op diverse manieren een rol. Het is een biologische klassieker dat planten voor hun voortplanting afhankelijk zijn van dieren. Maar ook om te kunnen leven en óverleven kan een plant afhankelijk zijn van dieren.

### Insecten

Dieren zijn voor hun voedsel direct of indirect afhankelijk van planten. Onder de dieren zijn insecten veruit in de meerderheid. Van alle nu bekende diersoorten is driekwart insect. In totaal zijn er nu bijna 1 miljoen soorten insecten bekend, maar het totaal aantal ligt waarschijnlijk

ARTIKEL

# ARTIKEL

tussen de tien en honderd miljoen! Iedere insectensoort heeft zijn eigen voedselbehoeften. Ongeveer de helft leeft van hogere planten en de meeste soorten zijn daarin kieskeurig; ze accepteren slechts één of een paar plantensoorten als voedsel. De andere helft van de insectensoorten leeft van andere insecten, van andere dieren of van afval. Onder de insecteneters zijn er twee groepen: de predatoren (roofvijanden) die zelf hun slachtoffer opeten en de parasitoiden (sluipwespen en sluipvliegen) die een of meerdere eieren in of op hun slachtoffer (de gastheer) leggen waarna hun nakomelingen de gastheer opeten en doden.

## Interacties

Ecosystemen bestaan uit complexe netwerken van interacties tussen organismen: tussen soortgenoten en tussen individuen van verschillende soorten, tussen seksuele partners, tussen concurrenten, tussen rovers en hun prooi. De studie van interacties tussen organismen is één van de hoofdthema's binnen de biologie. Voor een goed begrip van de opbouw en het functioneren van ecosystemen is het van belang om de onderdelen van de interactienetwerken te analyseren. De meest gangbare manier om een voedselnetwerk te ontrafelen is door middel van een analyse van alle voedselrelaties uit het netwerk. Dit zijn zogenaamde directe interacties: bijvoorbeeld de interactie tussen een plant en een planteneter of tussen een planteneter en diens vijand. De uitkomst van deze interacties is afhankelijk van de eigenschappen van de beide spelers in het spel. Het gaat om eigenschappen in een aanval-verdedigingsspel. De plant kan zich onsmakelijk maken door giftige stoffen te maken. De planteneter op zijn beurt kan enzymen produceren die de plantengiften afbreken voordat ze hem schade berokkenen.

Het opdelen van een voedselnetwerk in een verzameling van directe interacties levert echter geen juist beeld op van een ecosysteem. Er bestaan namelijk ook indirecte interacties, dat wil zeggen interacties tussen organismen die géén voed-

selrelatie hebben. Bijvoorbeeld tussen planten en de vijanden van planteneters. Deze indirecte interacties kunnen van groot belang zijn voor de uitkomst van directe interacties. De effecten van vleeseters op planteneters hebben een uitwerking op de interactie tussen plant en planteneter. Als de vleeseter een sterk negatief effect heeft op de dichtheid aan planteneters dan kan dit leiden tot een verminderde consumptie van voedselplanten door planteneters. De vleeseters hebben daarmee een effect op de directe interactie tussen planteneter en plant.

Ecosystemen bestaan voor een belangrijk deel uit interacties tussen insecten en planten. Planten zijn daarbij dominant qua biomassa en insecten qua aantallen soorten en individuen. Ik wil nader kijken naar insect-plant interacties.

## Insect-plant relaties: tritrofe interacties

Planten vormen het voedsel van een groot aantal soorten insecten en verdedigen zich via bijvoorbeeld giftige stoffen, smaakvergallers, of stekels. Maar geen plant ontkomt aan insecten, er is altijd wel minstens één soort die door de verdediging heenbreekt en zich specialiseert in het vinden en consumeren van die ene plantensoort. Planteneter insecten hebben zelf ook hun vijanden waarmee ze in een aanval-verdedigingsspel gewikkeld zijn. Dat werd echter lange tijd gezien als een apart spel waar de plant niet aan deelnam.

Er kwamen evenwel steeds meer waarnemingen die aantonden dat de uitkomst van een bepaalde interactie tussen een planteneter en zijn vijand afhankelijk was van de plantensoort waarop de interactie plaatsvond. In de 80er jaren wezen Price en collega's er op dat planten twee vormen van verdediging hebben: (1) een directe verdediging die de planteneter zelf beïnvloedt en (2) een indirecte verdediging door de effectiviteit van de vijanden van de planteneters te vergroten, zeg maar volgens het principe 'de vijand van je vijand is je vriend' (Price

et al. 1980). Indirecte verdediging kan op verschillende manieren plaats vinden. Planten kunnen insecteneters bijvoorbeeld schuilplaatsen bieden, waardoor de insecteneters de plant als woonplaats kiezen. Planten kunnen ook de aanwezigheid van insecteneters bevorderen door voedsel zoals stuifmeel of suikerhoudende uitscheidingen aan te bieden. Een derde manier van indirecte verdediging is dat planten insecteneters helpen om de planteneters te vinden. Dit kan de plant doen door geurstoffen als een soort SOS-signalen uit te zenden nadat ze zijn aangevallen. We spreken in het geval van indirecte verdediging over interacties in tritrofe systemen, dat wil zeggen interacties tussen drie schakels van een voedselketen, de plant, de planteneter en de vijand van de planteneter. Directe en indirecte verdediging in natuurlijke systemen zijn de equivalenten van respectievelijk waardplantresistentie en biologische bestrijding in de land- en tuinbouw (Figuur 1).

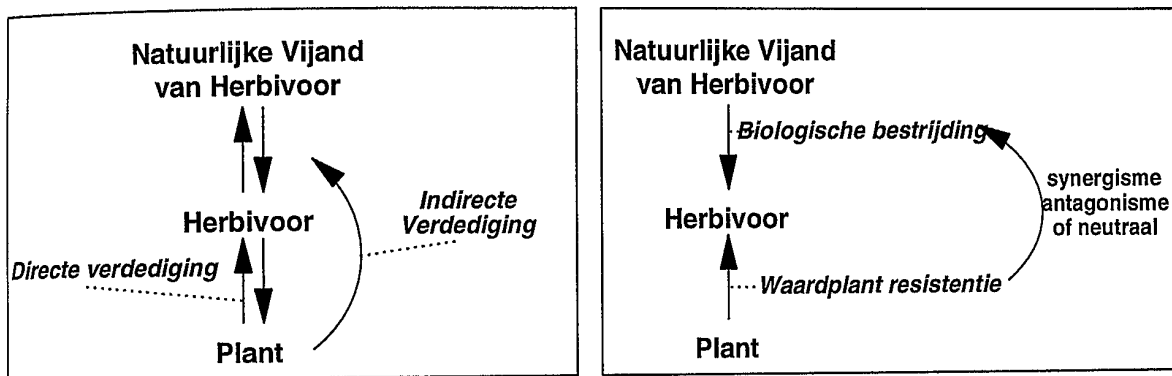
Mijn interesse gaat vooral uit naar de rol van chemische informatie in tritrofe interacties. Informatie is een bijzonder verschijnsel. Je kunt het niet eten, je gaat er niet dood van en toch is het van groot belang om te kunnen overleven. De rol van informatie in tritrofe interacties kent veel overeenkomsten met de functie van informatie in de menselijke samenleving. Je kunt er van alles mee uithalen. Je kunt eerlijke informatie verspreiden, maar ook misleidende informatie, of je kunt informatie van anderen af luisteren. Wat dat betreft lijken planten en dieren op mensen.

## Reacties van planten op insecten en mijten

Planten vormen een rijke bron aan chemische verbindingen (Schoonhoven *et al.* 1998). Er zijn meer dan 100.000 zogenaamde secundaire plantstoffen bekend en dagelijks worden er nieuwe verbindingen ontdekt. We kunnen planten wel omschrijven als gespecialiseerde chemische fabriekjes. Insecten, zowel de planteneters als de insecteneters, leven derhalve in een chemi-

**A** *Natuurlijke systemen*

**B** *Milieuveilige gewasbescherming*



Figuur 1: Interacties in tritrofe systemen en hun equivalenten in milieuveilige gewasbescherming

sche wereld. En die chemische wereld is sterk veranderlijk, zowel in ruimte als in tijd. Binnen een plant varieert de chemische samenstelling van plek tot plek en van moment tot moment. Ook tussen planten van één soort is er variatie. Plantenstoffen zijn een belangrijke bron van informatie voor insecten en de variatie in plantenstoffen is van groot belang voor insecten.

De chemische samenstelling van planten kan veranderen als reactie op beschadiging door bijvoorbeeld een planteneterend insect. In de 70er jaren werd ontdekt dat planten in reactie op beschadiging de productie starten van remmers van vertersenzymen. Hierdoor wordt de vertering van het plantenmateriaal door insecten bemoeilijkt. In andere gevallen wordt in reactie op vraatschade een al door de plant geproduceerde stof in verhoogde mate geproduceerd, zoals het giftige nicotine in tabaksplanten (Karban & Baldwin 1997). Dit betreft interacties tussen de plant en planteneters en dus *directe* verdediging.

Een veranderde chemische samenstelling van planten kan ook effect hebben op insecteneters. Planten kunnen in reactie op vraatschade geurstoffen gaan maken die de vijanden van de planteneterende insecten als een soort lijfwachten aantrekken. Het gewijzigde geurprofiel is daarmee een component van *indirecte* verdediging. Voor carnivore insecten is die informatie belangrijk. De meest betrouwbare informatie voor het vinden van hun voedsel is natuurlijk afkomstig van

hun slachtoffer zelf. Die staat echter onder zware selectiedruk om zijn aanwezigheid niet prijs te geven aan zijn vijanden. Bovendien zijn herbivore insecten maar kleine onderdelen van een complexe omgeving en de hoeveelheid informatie die ze verspreiden is dan ook gering. De plant daarentegen is veel groter en bij gelijke productie per eenheid biomassa, produceert een plant grotere hoeveelheden informatie. Het totale gewicht aan geurstoffen dat een aangetaste plant verspreidt, kan in de orde van grootte van de biomassa van een planteneterend insect zijn! En deze informatie kan ook nog eens heel specifiek zijn, bijvoorbeeld voor de soort planteneter die de schade veroorzaakt (Vet & Dicke 1992).

Het is opmerkelijk dat planten een vluchtig SOS-signaal verspreiden na vraatschade. Dit hebben we voor het eerst ontdekt voor bonenplanten die door spintmijten worden beschadigd (Dicke *et al.* 1990). Het geurprofiel van de bonenplant verandert na beschadiging door spintmijten drastisch: de plant produceert een aantal terpenoiden en een fenolische verbinding die het geurprofiel na beschadiging domineren. Deze verbindingen worden niet geproduceerd na mechanische beschadiging. De nieuwe geurstoffen trekken roofmijten aan, de vijanden van spintmijten. Deze roofmijten hebben de eigenschap de spintmijt-populatie volledig uit te moorden, waardoor de plant bevrijd wordt van zijn plaaggeesten. Het vermogen van planten om na beschadiging de vijanden van hun vijanden aan te trekken blijkt vrij algemeen

voor te komen. Het is nu aangetoond voor meer dan twintig plantensoorten in dertien families (Dicke 1998, Figuren 2 en 3). In vrijwel alle gevallen betreft dit planten die als landbouwgewassen gebruikt worden zoals komkommer, tomaat, tuinboon, aardappel, maïs en katoen.

Hoewel het een algemeen verschijnsel lijkt te zijn, is het niet zo dat alle plantensoorten op dezelfde manier reageren. Er kunnen twee extremen onderscheiden worden: (1) Planten die na vraatschade nieuwe verbindingen gaan maken die het geurprofiel domineren, zoals bij bonenplanten en maïsplanten het geval is. Deze geurstoffen worden *niet* gemaakt na mechanische schade (Dicke *et al.* 1990, Turlings *et al.* 1990); (2) Planten die na vraatschade een geurprofiel uitzenden dat vergelijkbaar is met dat van onbeschadigde of mechanisch beschadigde planten, zij het dat de hoeveelheden veel groter zijn. Een voorbeeld van de tweede manier is de reactie van koolplanten en katoenplanten op rupsenvraat. Voor katoenplanten is aangetoond dat de reactie van de plant niet een passief verspreiden van al opgeslagen stoffen is, maar dat na vraatschade de geurstoffen nieuw aangemaakt worden (Pare & Tumlinson 1997). Dit duidt er op dat in beide typen reactie de planten na beschadiging *actief* geurstoffen aanmaken.

Hoewel in beide gevallen van een actief proces sprake lijkt te zijn, bieden de planten in de twee categorieën heel verschillende informatie aan. De geur van een bonenplant is

ARTIKEL

# ARTIKEL

## Carnivoor families 8 families 28 species

- Acari
  - Phytoseiidae: 9 spp.
- Hymenoptera
  - Braconidae: 10 spp.
  - Aphidiidae: 3 spp.
  - Encyrtidae: 1 sp.
  - Ichneumonidae: 1 sp.
  - Eulophidae: 1 sp.
- Hemiptera
  - Anthocoridae: > 2 spp.
- Thysanoptera
  - Thripidae: 1 sp.

## Herbivoor families 13 families 27 species

- Acari
  - Tetranychidae: 3 spp.
  - Eriophyidae: 1 sp.
- Thysanoptera
  - Thripidae: 1 sp.
- Homoptera
  - Aphididae: 4 spp.
  - Psyllidae: 1 sp.
  - Pseudococcidae: 1 sp.
- Lepidoptera
  - Gracilariidae: 1 sp.
  - Noctuidae: 5 spp.
  - Pyralidae: 2 spp.
  - Pieridae: 4 spp.
  - Plutellidae: 1 sp.
  - Gelechiidae: 1 sp.
- Diptera
  - Agromyzidae: 2 spp.

## Plant families 13 families 23 species

- Fabaceae: 4 spp.
- Cucurbitaceae: 1 sp.
- Solanaceae: 2 spp.
- Rosaceae: 4 spp.
- Asteraceae: 2 spp.
- Lamiaceae: 1 sp.
- Euphorbiaceae: 1 sp.
- Poaceae: 2 spp.
- Malvaceae: 1 sp.
- Brassicaceae: 2 spp.
- Scrophulariaceae: 1 sp.
- Tropaeolaceae: 1 sp.
- Lactucaceae: 1 sp.

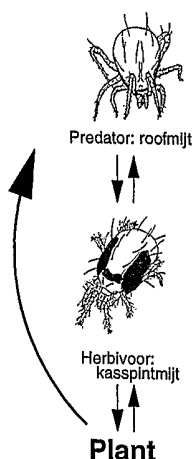
**Figuur 2: Overzicht van plantensoorten, soorten planteneterende en carnivore geleedpotigen waarvoor kennis bestaat over herbivoor-geïnduceerde plantengeuren die carnivoren aantrekken. (Gebaseerd op Dicke 1998)**

na aantasting volledig anders dan voor aantasting. Het is waarschijnlijk gemakkelijker om onderscheid te maken tussen een onbeschadigde bonenplant en een bonenplant met vraatschade, dan in het geval van een koolplant. Dit blijkt ook uit gedragsonderzoek. Carnivoren die hun slachtoffer zoeken op bonenplanten worden *niet* aangetrokken door bonenplanten met mechanische schade. Daarentegen worden insecteneters die hun slachtoffer op koolplanten zoeken, aangetrokken door mechanisch beschadigde koolplanten.

### Signaaloverdracht en het op gang brengen van geurproductie

Dat planten reageren op vraatschade door actief geurstoffen te produceren brengt de vraag naar voren hoe deze reactie tot stand komt. In welke mate beïnvloedt de plant deze reactie. Het idee van de passieve plant maakt deze vraag extra uitdagend. Het beeld dat is ontstaan door meer dan tien jaar onderzoek aan ver-

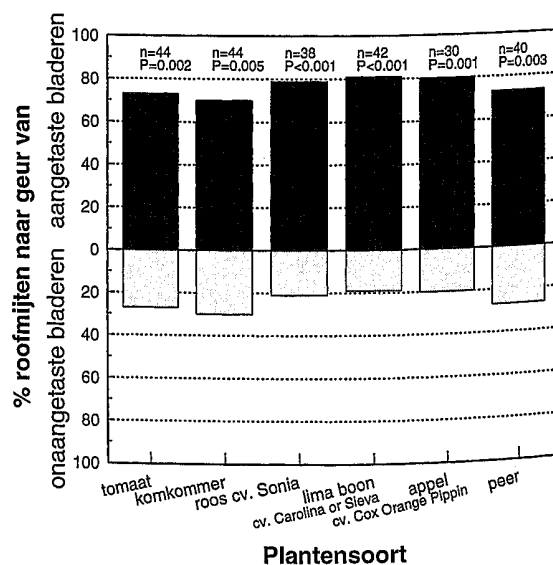
schillende tritrofe systemen is het volgende. Als een insect van een plant eet, komt er speeksel of spuug in de wond. Dit spuug dat mogelijk zorgt voor een voorvertering van het voedsel, bevat een zogenaamde



'exogene elicitor', een uitlokker van de plantenreactie. In twee gevallen is die elicitor geïdentificeerd. In het geval van rupsen van het grote koolwitje is het een enzym, (-glucosidase (Mattiacci *et al.* 1995). Bij rupsen van de floridamot is het een verbinding die een vetzuurdeel en een aminozuurdeel heeft (Alborn *et al.* 1997). Deze elicatoren kunnen een reactie opwekken die gelijk is aan de reactie op vraatschade door de respectievelijke rupsen. Sluipwespen die rupsen van het koolwitje aanvallen maken géén onderscheid tussen een blad dat behandeld is met (-glucosidase en een blad dat behandeld is met rupsenspuug (Mattiacci *et al.* 1995).

Na aanvreten maakt de plant lokaal actief de carnivoor-rekruterende geurstoffen. Deze productie komt na een aantal uren op gang. Het is dus geen passief proces zoals het vrijkomen van stoffen door het openbreken van cellen. Waarschijnlijk is een hele keten van zogenaamde signaaloverdracht-stappen betrokken. Deze keten van stappen leidt tot de aanmaak van enzymen die betrokken zijn bij het productieproces van de geurstoffen.

Naast geurproductie op de plaats van beschadiging kan er ook een zogenaamde systemische inductie



**Figuur 3: Schade door kasspintmijt leidt op heel verschillende planten tot de inductie van plantengeurstoffen die roofmijt (Phytoseiulus persimilis) aantrekken. Resultaten van experimenten waarin roofmijt in een Y-buis olfactometer de keuze kregen tussen de geur van onaangetaste planten en de geur van planten die door spintmijt zijn aangetast. n: aantal roofmijt, p: overschrijdingskans. (Gebaseerd op Dicke & Sabelis 1988)**

optreden. De hele plant doet mee in de reactie. Er gaat een signaal van de aangetaste bladeren naar de onaangetaste bladeren dat daar de productie van geurstoffen op gang brengt.

De opheldering van de keten van signaaloverdracht-stappen in de plant is recent gestart. Er lijken raakvlakken te zijn met de signaaloverdrachtketen in geïnduceerde directe verdediging, vooral voor gevallen waarbij vraatschade betrokken is. Kennis over deze keten van acties en reacties kan gebruikt worden om de reactie via SOS-signalen van planten te benutten om te komen tot effectieve(re) gewasbescherming.

## Referenties

Alborn, H., Turlings, T.C.J., Jones, T.H., Steinhaugen, G., Loughrin, J.H. & Tumlinson, J.H., 1997. An elicitor of plant volatiles from beetle armyworm oral secretion. *Science* 276: 945-949.

Birch, A.N.E., Geoghegan, I.E., Majerus, M.E.N., Hackett, C. & Allen, J. 1997. Interactions between plant resistance genes, pest aphid populations and beneficial aphid predators. In: Annual Report 1996, Scottish Crop Res. Inst. Invergowrie. Dundee, pp. 68-72.

Bruin, J., Sabelis, M.W. & Dicke, M., 1995. Do plants tap SOS signals from their infested neighbours?. *Trends Ecol. Evol.* 10: 167-170.

Dicke, M. 1998. Evolution of induced indirect defence of plants. In: C.D. Harvell & R. Tolrian (eds.) *The Ecology and Evolution of*

Dit artikel is een bewerking van de oratie getiteld 'Plant-aardige insecten' uitgesproken ter gelegenheid van de aanvaarding van het ambt van bijzonder hoogleraar in de 'Insect-Plant relaties, in het bijzonder tritrofe interacties', vanwege de Uyttenboogaart-Eliassen stichting, bij het Laboratorium voor Entomologie van de Landbouwwuniversiteit Wageningen.

Inducible Defenses, pp. 62-88. Princeton University Press, Princeton NJ.

Dicke, M. & Sabelis, M.W. 1988. How plants obtain predatory mites as bodyguards. *Netherlands Journal of Zoology* 38: 148-165.

Dicke, M., Beek, T.A. van, Posthumus, M.A., Ben Dom, N., Bokhoven, H. van & Groot, A.E. de, 1990. Isolation and identification of volatile kairomone that affects acarine predator-prey interactions. Involvement of host plant in its production. *J. Chem. Ecol.* 16: 381-396.

Dicke, M., Bruin, J. & Sabelis, M.W., 1993. Herbivore-induced plant volatiles mediate plant-carnivore, plant-herbivore and plant-plant interactions: Talking plants revisited. In: J.C. Schultz & I. Raskin (eds.) *Plant signals in interactions with other organisms. Current Topics in Plant Physiology, An American Society of Plant Physiologists Series Vol. 11: 182-196.*

Dicke, M., Takabayashi, J., Posthumus, M.A., Schütte, C. & Krips, O.E. 1998. Plant-phytoseiid interactions mediated by prey-induced plant volatiles: variation in production of cues and variation in responses of predatory mites. *Exp. Appl. Acarol.* 22: 311-333.

Janssen, A., Pallini, A., Venzon, M. & Sabelis, M.W. 1998. Behaviour and indirect interactions in food webs of plant-inhabiting arthropods. *Exp. Appl. Acarol.* 22: 497-521.

Karban, R. & Baldwin, I.T. 1997. *Induced responses to herbivory.* Chicago University Press.

Mattiacci, L., Dicke, M. & Posthumus, M.A., 1995. beta-Glucosidase: an elicitor of herbivore-induced plant odor that attracts host-searching parasitic wasps. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 92: 2036-2040.

Paré, P.W. & Tumlinson, J.H., 1997. Induced synthesis of plant volatiles. *Nature* 385: 30-31.

Price, P.W., Bouton, C.E., Gross, P., McPherson, B.A., Thompson, J.N. & Weis, A.E., 1980. Interactions among three trophic levels: influence of plant on interactions between insect herbivores and natural enemies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11: 41-65.

Schoonhoven, L.M., Jermy, T. & van Loon, J.J.A. 1998. *Insect-Plant Biology.* Chapman and Hall, London.

Schütte, C., Hulshof, J., Dijkman, H. & Dicke, M., 1995. Change in foraging behaviour of the predatory mite *Phytoseiulus persimilis*: Some characteristics of a mite population that does not respond to herbivore-induced synomones. *Proc. Exper. & Appl. Entomol.* 6: 133-139.

Schütte, C., van Baarlen, P., Dijkman, H., Dicke, M. 1998. Change in foraging behaviour of the predatory mite *Phytoseiulus persimilis* after exposure to dead conspecifics and their products. *Entomologia Experimentalis et Applicata* (in press).

Turlings, T.C.J., Tumlinson, J.H., & Lewis, W.J., 1990. Exploitation of herbivore-induced plant odors by host-seeking parasitic wasps. *Science* 250: 1251-1253.

Vet, L.E.M. & Dicke, M., 1992. Ecology of infochemical use by natural enemies in a tritrophic context. *Annu. Rev. Entomol.* 37: 141-172.

Vet, L.E.M. & Groenewold, A.W., 1990. Semiochemicals and learning in parasitoids. *J. Chem. Ecol.* 16: 3119-3135.

Vrieling, K., Smit, W. & Meijden, E. van der, 1991. Tritrophic interactions between aphids (*Aphis jacobaeae* Schrank), ant species, *Tyria jacobaeae* L. and *Senecio jacobaea* L. lead to maintenance of genetic variation in pyrrolizidine alkaloid concentration. *Oecologia* 86: 177-182.

ARTIKEL