



*Context-dependent Chemical Communication, Alarm Pheromones of Thrips  
Larvae*

P.J.A. de Bruijn

## Nederlandse samenvatting

Veel diersoorten maken gebruik van alarmsignalen om soortgenoten te waarschuwen voor naderend gevaar. Alarmsignalen kunnen bestaan uit vele soorten stimuli, waaronder visuele (voorbeeld: kleur, beweging), mechanische, chemische (feromoon) of akoestische (kreet, roep). De best bestudeerde alarmsignalen zijn geluidsignalen van zoogdieren en vogels, in het bijzonder de kreten van de blauwaap (*Chlorocebus pygerythrus*) en van grondeekhoorns (*Xerus inauris* en *Spermophilus beldingi*). Blauwapen hebben specifieke kreten voor ieder van hun drie voornaamste vijanden: luipaard, arend en slang. Soortgenoten van de blauwaap die deze roverspecifieke kreten horen, reageren verschillend op elk van deze kreten en deze specifieke reacties lijken de overlevingskans van het reagerende individu te vergroten. De Kaapse grondeekhoorn (*X. inauris*) uit kreten die de mate van urgentie weergeven: het is te horen of een rover ver weg is of dichtbij. Deze dieren vertonen bij verschillende rovers altijd dezelfde respons - ze vluchten hun hol in.

Waarom geven individuen alarmsignalen af? Zo'n actie is niet vanzelfsprekend, omdat het individu dat het signaal verstuurt zijn eigen predatie-risico verhoogt doordat het ook de aandacht van de rover op zich vestigt. Daardoor is het voordeel van het versturen van een signaal voor de afzender twijfelachtig. Voor de ontvanger van een (betrouwbaar) alarmsignaal is het voordeel vaak wel duidelijk, want dit dier wordt gewaarschuwd voor predatoren maar bijvoorbeeld ook voor concurrenten. Ontvangers kunnen dan gedrag vertonen wat hun overlevingskans vergroot (bv. extra alert zijn, vluchten of zich verstoppen). Niet alle alarmsignalen zijn echter betrouwbaar, soms worden signalen verstuurd zonder de aanwezigheid van naderend gevaar – een afzender kan zich vergissen, of met opzet een oneerlijk signaal afgeven. De afzender kan dan profijt hebben van de reactie van de ontvanger, bijvoorbeeld doordat een voedselplek vrijkomt. Voor het vertrouwen dat de ontvanger heeft in een signaal zijn de kosten die de afzender maakt bij het produceren van dat signaal veelal bepalend.

Hoewel de voordelen van het sturen van een alarmsignaal vaak minder duidelijk zijn voor de afzender dan voor de ontvanger van het signaal, zal de afzender, direct of indirect, profijt moeten hebben van het versturen van het alarmsignaal. Immers, als de afzender van het alarmsignaal geen voordeel heeft bij het versturen, dan zou het signaal weggeselecteerd worden. Er zijn drie hypothesen die de evolutie van alarmsignalen kunnen verklaren: individuele verdediging, wederkerig altruïsme (ontvangers zijn niet genetisch verwant aan afzender) en selectie op verwanten (ontvangers zijn verwant aan afzender; zogenoemde *kin*-selectie). Het hoofddoel van dit proefschrift was te onderzoeken of alledrie deze hypothesen kunnen worden getoetst in één experimenteel systeem, gebaseerd op het alarmsignaal van de Californische trips, *Frankliniella occidentalis* (hierna 'trips' genoemd). In een geschikt systeem moet kunnen worden getoetst of (1) het versturen van een alarmsignaal de overlevingskans van een afzender doet toe- of afnemen, (2) als het alarmsignaal ervoor zorgt dat de gewaarschuwde ontvangers hogere overlevingskansen hebben, alarmsignalering ook wederkerig kan zijn (dus of de ontvanger van het signaal op een ander moment zelf een alarmsignaal zal versturen) en (3) de kans dat er alarmsignalen worden verstuurd groter is als individuen zich in de buurt van verwanten bevinden.

Tripsen hebben enkele eigenschappen die ze geschikt maken voor onderzoek naar de evolutie van alarmsignalen. Tripslarven scheiden bij gevaar 'anale' druppels uit die dienen voor de individuele verdediging van de tripsen: rovers die zo'n druppel op zich krijgen, onderbreken een aanval en proberen zich schoon te maken. De druppels bevatten een alarmferomoon, bestaande uit de chemische stoffen decylacetaat en dodecylacetaat. De aanwezigheid van alarmferomoon roept bij signaalontvangende tripsen anti-rovergedrag op, zoals verhoogde alertheid of vluchten, en dit gedrag vergroot potentieel de overlevingskans van de ontvangers. Tripslarven kunnen een scala aan predatoren tegenkomen, de een nog gevaarlijker dan de ander. Indien een tripslarve de nabijheid van een rover overleeft, kan deze larve op een ander moment zelf alarmferomoon uitscheiden. Tripsen leven in groepen, die kunnen bestaan uit zowel verwante als niet-verwante individuen. Een praktisch voordeel van het alarmferomoon van tripsen is dat de twee

componenten synthetisch te verkrijgen zijn. De druppels die het feromoon bevatten zijn goed te zien en kunnen worden verzameld en individueel geanalyseerd op feromoonsamenstelling. Bovendien kunnen tripsen ertoe aangezet worden om deze druppels uit te scheiden door middel van aanraking. Deze combinatie van eigenschappen maakt het mogelijk om feromoonproductie te manipuleren, maar ook om de kwaliteit en kwantiteit van het alarmferomoon te bepalen in de aanwezigheid van verschillende predatoren.

Drie hoofdvragen omtrent alarmsignalering bij tripsen staan centraal in dit proefschrift:

- (1) Vertonen tripsen in de aanwezigheid van het alarmferomoon (succesvol) anti-predatorgedrag?

In **hoofdstuk 2 en 4** toon ik aan dat het alarmferomoon verschillende vormen van anti-predatorgedrag oproept bij tripsen (zoals de productie van anale druppels). Bovendien laat ik in **hoofdstuk 3** zien dat tripsen de aanwezigheid van een predator beter overleven in aanwezigheid van synthetisch alarmferomoon.

- (2) Passen tripsen hun alarmcommunicatie aan aan de mate van gevaar?

Alarmsignalen die variëren met de mate van gevaar voor de afzender, heten context-afhankelijke alarmsignalen. Indien de ontvanger van een context-afhankelijk signaal zijn reactie afstemt op het variabele signaal, dan spreek ik van context-afhankelijke communicatie. Tot nu toe is context-afhankelijke alarmcommunicatie voornamelijk bekend van akoestische signalen (denk aan de blauwaap en de Kaapse grondeekhoorn). Echter, de voordelen die context-specifieke communicatie biedt (het optimaliseren van de respons, dat wil zeggen het afstellen van de reactie op de aard en het moment van de dreiging), beperken zich niet tot organismen die hoorbare alarmsignalen gebruiken. Opmerkelijk genoeg is nooit naar context-afhankelijkheid gezocht bij chemische alarmsignalen (alarmferomoon), maar is het heersende idee dat een alarmferomoon in

iedere situatie gelijk is. Mogelijk heerst dit idee doordat een van de best bestudeerde chemische alarmsignaleringen dat van de bladluis is, en bladluizen hebben een alarmferomoon dat maar uit één component bestaat. Daardoor zijn bladluizen beperkt in hun mogelijkheden om naderend gevaar te specificeren, ze kunnen van hun alarmsignaal alleen de kwantiteit (hoeveelheid en frequentie) veranderen, maar niet de kwaliteit (verhoudingen van componenten). Een alarmferomoon dat uit ten minste twee componenten bestaat, kan ook kwalitatief veranderen en dit biedt organismen met zo'n alarmferomoon meer mogelijkheden om naderend gevaar te specificeren. Het alarmferomoon van tripsen bestaat uit twee componenten, dus tripsen hebben in beginsel de mogelijkheid om zowel kwantiteit als kwaliteit van hun feromoon aan te passen aan naderend gevaar. In **hoofdstukken 4, 5 en 6** laat ik zien dat tripsen hun alarmcommunicatie inderdaad aanpassen aan de mate van gevaar.

Uit eerder onderzoek was al bekend dat grote en kleine tripslarven verschillen in de hoeveelheid feromoon die ze uitscheiden en ook dat de verhouding van de twee componenten verschilt. In **hoofdstuk 4** vergelijk ik de respons van tripsen op alarmferomoon geproduceerd door een grote dan wel een kleine larve. Ik constateer dat tripsen verschillend reageren, mogelijk als gevolg van het verschil in de hoeveelheid feromoon, maar een effect van de verhouding van de twee componenten kan niet worden uitgesloten. In **hoofdstuk 5** analyseer ik de anale druppels die tripsen uitscheiden als ze zich bevinden in de buurt van een betrekkelijk ongevaarlijke roofmijt (*Iphiseius degenerans*), een zeer gevaarlijke roofwants (*Orius laevigatus*), of een zachte kwast, waarmee ik een kunstmatige 'aanval' uitvoer. Hierbij maak ik onderscheid tussen daadwerkelijke aanvallen door de verschillende rovers en alleen hun aanwezigheid. De resultaten laten zien dat (1) de kans dat er alarmferomoon in de uitgescheiden druppel zit, toeneemt met de mate van gevaar voor de tripslarve, (2) de verhouding van de twee componenten verandert als een trips echt wordt aangevallen door een roofmijt, in vergelijking met alleen de aanwezigheid, en (3) de hoeveelheid uitgescheiden feromoon afhangt van de soort rover. Dit toont aan dat tripsen hun alarmferomoon kunnen aanpassen aan de mate van gevaar. In **hoofdstuk 6** concentreer ik me op

de reactie van signaalontvangende tripsen. Ik ga na of tripsen in verschillende mate vluchten, wanneer ze – zonder dat er echt een predator aanwezig is – geconfronteerd worden met druppels die zijn uitgescheiden bij een aanval door verschillende rovers. Het blijkt dat tripsen even vaak naar een schuilplaats (refugium) gaan bij druppels die zijn uitgescheiden na een aanval door een roofmijt als bij druppels die zijn uitgescheiden na een aanval door een roofwants, terwijl de kans dat deze druppels alarmferomoon bevatten sterk verschilt tussen de twee rovers. Dit suggereert dat tripsen vaker het refugium in gaan als ze feromoon ruiken dat is uitgescheiden bij een aanval van een roofmijt.

(3) Wat is de rol van verwantschap in alarmcommunicatie van trips?

Om te toetsen of *kin*-selectie van belang is voor de alarmcommunicatie van trips, onderzoek ik in **hoofdstuk 7** of tripsen de aanwezigheid van een roofmijt beter overleven als ze zich in groepen van verwante individuen bevinden dan wanneer ze zich in groepen van onverwante tripsen bevinden. Het blijkt dat kleine tripslarven de aanwezigheid van een roofmijt beter overleven in groepen verwante tripsen dan in groepen onverwante tripsen, maar alleen als deze groepen bestaan uit zowel kleine als grote individuen. *Kin*-selectie speelt dus wel degelijk een rol bij tripsen. Maar is *kin*-selectie ook van belang voor het afgeven van het alarmsignaal? Daartoe heb ik een kleine proef gedaan naar het uitscheiden van alarmferomoon door tripsen in groepen met verwante individuen en in groepen met onverwante individuen (**hoofdstuk 8**). Tripsen lijken niet vaker alarmferomoon uit te scheiden als ze zich bevinden in een groep met verwante individuen.

Met deze laatste resultaten lijkt *kin*-selectie af te vallen als directe verklaring voor de evolutie van alarmsignalering bij trips. Directe verdediging lijkt een goede kandidaat, omdat de druppels met het alarmferomoon ook gebruikt kunnen worden als verdediging tegen rovers. Om de evolutie van alarmsignalering bij trips echt uit directe verdediging te verklaren, moet er echter

nog getoetst worden of druppels met feromoon een betere verdediging voor tripsen vormen dan druppels zonder feromoon. Als wederkerig altruïsme de evolutie van alarmsignalering bij trips zou verklaren, dan moet het uitscheiden van alarmferomoon aan de volgende drie voorwaarden voldoen: (1) individuen kunnen ervoor kiezen om feromoon wel of niet uit te scheiden, (2) het uitscheiden van alarmferomoon moet kostbaar zijn, en (3) afzenders profiteren op een ander moment zelf van het alarmferomoon dat een soortgenoot uitscheidt. Dit moment kan eerder of later zijn dan het moment waarop de afzender zelf opnieuw feromoon uitscheidt. De resultaten van hoofdstukken 2 en 5 tonen aan dat tripsen voldoen aan voorwaarde (1). Aan voorwaarde (2) lijkt ook te worden voldaan: indien tripsen een druppel met alarmferomoon uitscheiden, kan dit ten koste gaan van hun eventuele toekomstige verdediging, omdat ze op enig moment hoogstens maar twee zulke druppels kunnen produceren. Deze kosten dienen echter nog gekwantificeerd te worden. Of en hoe aan voorwaarde (3) voldaan kan worden, hangt af van de rover die aanvalt. De overlevingskans bij sommige rovers is zo klein, dat een trips niet kan verwachten dat het op een later moment zelf zal kunnen profiteren van de aanwezigheid van feromoon van een soortgenoot. De trips kan wel al eerder geprofitteerd hebben van de aanwezigheid van feromoon van een soortgenoot. Bij andere rovers is de kans dat een trips de aanval overleeft veel groter, zeker als de trips alert is gemaakt door reeds aanwezig alarmferomoon. In die gevallen is het zeker mogelijk dat een afzender later profiteert van alarmsignaal van een soortgenoot.

Vervolgonderzoek zou zich kunnen richten op de vraag of alarmsignalering kostbaar is voor tripsen, waarmee de betrouwbaarheid van het signaal kan worden nagegaan. Bovendien zou op langere termijn bij andere tripssoorten met verschillende sociale organisaties onderzocht kunnen worden hoe sociale organisatie zich verhoudt tot de alarmcommunicatie. Er zijn tripssoorten die solitair leven, maar ook eusociale tripsen komen voor. *Frankliniella occidentalis* leeft wel in groepen, maar ouders zorgen niet voor hun jongen. Eén hypothese is dat soorten met complexere sociale organisaties uitgebreidere communicatie behoeven. Ook de alarmsignalering

in deze soorten zou uitgebreider kunnen zijn. Een vergelijking tussen alarmsignalering van verschillende tripssoorten zou inzicht kunnen opleveren in de rol van communicatie bij de evolutie van socialiteit.

Samenvattend concludeer ik dat tripsen inderdaad een geschikt experimenteel systeem vormen, om de evolutie van alarmsignalering te onderzoeken. Door bestudering van de anale druppels, het analyseren van het alarmferomoon en het bepalen van de verwantschap van tripslarven, zijn zowel individuele verdediging als wederkerig altruïsme en *kin*-selectie te toetsen bij tripslarven. Een andere conclusie van dit proefschrift is dat tripsen over een context-afhankelijk alarmcommunicatiesysteem beschikken, waarbij (1) het signaal verandert met de context en (2) de respons varieert met het signaal. We weten van bladluizen, die alleen de kwantiteit van hun feromoon kunnen veranderen, dat ze de frequentie en de hoeveelheid van hun feromoon kunnen aanpassen aan de mate van gevaar. Dit suggereert dat ook bladluizen context-afhankelijke alarmcommunicatie vertonen. Mijn verwachting is dat context-afhankelijke alarmcommunicatie bij veel soorten met alarmferomonen gevonden zal worden. Met name soorten die bij verschillende rovers ook verschillende verdedigings-strategieën kunnen vertonen, zullen profiteren van context-afhankelijke communicatie.