

Korte mededeling

De novemberspanner, de tabakspijlstaart en de roofwants *Geocoris spec.*

De schaarse spanners die in de herfst en winter vliegen, hebben met elkaar gemeen dat ze er teer en kwetsbaar uitzien. De novemberspanner (*Epirrita autumnata* (Borkhausen)) is zo'n nachtvlinder. De vliegperiode van het volwassen insect loopt in ons land van eind september tot eind november, en in tegenstelling tot wat zijn naam doet vermoeden, ligt zijn activiteitspiek in oktober.

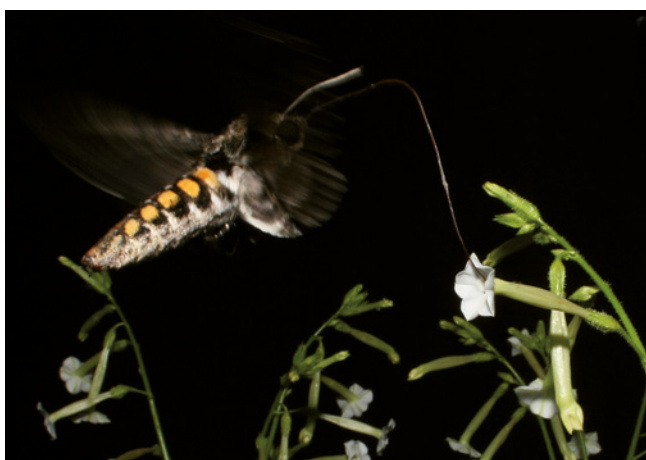
Naast zijn wat bleke, onopvallende kleurenpatroon (figuur 1) draagt ook die vliegperiode, waarin de meeste mensen maar liever binnen zitten, niet bij aan zijn bekendheid. Toch wordt in de wetenschappelijke literatuur in enkele honderden artikelen en boekhoofdstukken aandacht gegeven aan dit dier, vooral aan de effecten van de rupsen van de novemberspanner op hun belangrijkste voedselplant, de berk. Naar die artikelen wordt meer dan vijfduizendmaal verwezen in andere artikelen, vooral door onderzoekers die zich bezighouden met afweersystemen van planten tegen insectenvraat.

Erki Haukioja is een Finse ecoloog. Hij werd geïnspireerd om de ecologie van de novemberspanner te bestuderen door een enorme rupsenplaag in het midden van de zestiger jaren van de vorige eeuw. Die explosie van rupsen had tot gevolg dat berken (*Betula pubescens* ssp. *czerepanovii*) over zeer grote gebieden in Finland volledig werden kaalgevreten – en vervolgens stierven. Die sterfte was uitzonderlijk. Het normale patroon is een cyclus van tien jaar waarbij eerst een geleidelijke toename in de rupsenaantallen optreedt (en dus ook van de vraat), tot de aantallen zo groot zijn dat de berken helemaal worden kaalgevreten (maar dan zonder massale sterfte). De insectenpopulatie stort daarna in en komt pas na jaren weer terug op het oude niveau, en de berken herstellen zich (Haukioja et al. 1983).

Haukioja kwam op het idee dat die vraatcyclus wel eens samen zou kunnen hangen met het afweersysteem van de berk: grootschalige vraat zou leiden tot chemische veranderingen waardoor de berken – één jaar tot enkele jaren later – minder geschikt of ongeschikt werden als voedsel voor het insect. Zo'n hypothese vraagt natuurlijk om experimenten waarbij bomen kunstmatig worden beschadigd, waarna het bladmateriaal van die bomen uit volgende jaren aan de rupsen wordt aangeboden naast onbeschadigde bladeren als controle. Dat gaat dus om zeer langdurige proeven.



1. Novemberspanner (*Epirrita autumnata*). Foto: B. van de Dijk
1. Autumnal moth (*Epirrita autumnata*).



2. Tabakspijlstaart (*Manduca sexta*) die nectar drinkt uit een tabaksbloem (*Nicotiana attenuata*). Foto: Max Planck Institute for Chemical Ecology/Danny Kessler
2. Tobacco hornworm adult (*Manduca sexta*) drinking nectar from a coyote tobacco flower (*Nicotiana attenuata*).



3. De roofwants *Geocoris punctipes* en een juist uitgekomen larve van de tabakspijlstaart (*Manduca sexta*). Foto: Max Planck Institute for Chemical Ecology/André Kessler
3. The big-eyed bug *Geocoris punctipes* and a newly hatched tobacco hornworm (*Manduca sexta*).

Die experimenten zijn inderdaad uitgevoerd. De resultaten (Haukioja & Niemelä 1977) lieten zien dat de rupsen veel minder goed groeiden op de bladeren van één jaar eerder beschadigde bomen in vergelijking met de groei op bladeren van niet-beschadigde bomen. Het effect was zelfs vier jaar na beschadiging nog aantoonbaar. Insectencycli blijken overigens moeilijk te verklaren. Het staat ook nog steeds niet vast of de interactie tussen kaalvraat en geïnduceerde afweer het enige mechanisme vormt dat de cycli

van de novemberspanner in Finland bepaalt. Maar het onderzoek heeft een reusachtige impuls gegeven aan de belangstelling voor de rol van herbivore insecten bij geïnduceerde afweer van planten en voor de mechanismen en betekenissen van die inductie.

Vooral in de afgelopen kwart eeuw is ons inzicht in inductie van afweer met grote sprongen toegenomen. Het verschijnsel blijkt eerder regel dan uitzondering te zijn in de plantenwereld. In reactie op vraat schroeven planten hun

algemene afweerniveau omhoog, of ze maken stoffen aan die vooral effect hebben op de specifieke aanvaller. Leids onderzoek heeft laten zien dat de reactie van een plant (Raapzaad - *Brassica rapa*) op vraat zelfs verschillen laat zien na vraat door verschillende larvenstadia van hetzelfde insect, namelijk de stadia 2 en 4 van de koolmot (*Plutella xylostella* (Linnaeus)) en van de florida-uil (*Spodoptera exigua* Hübner) (Widarto *et al.* 2006). Het blijft voorlopig een spannende vraag hoe dat mogelijk is. Hoe 'herkent' de plant verschillende soorten of typen vreters? Dit type van afweer wordt directe afweer genoemd, omdat het direct effect heeft op de planteneter. Maar er is ook indirecte afweer. Vanuit de beschadigde plant komen vluchtige stoffen vrij die door predatoren en parasitoïden van het herbivore insect als signaal worden gebruikt om de beschadigde plant op te sporen en vervolgens diens aantasters te lokaliseren. Het gaat hier dus om een indirecte vermindering van vraat via een derde organisme. De Wageningse Universiteit heeft bij onderzoek hiernaar een belangrijke rol gespeeld. Ook bij indirecte afweer zijn voorbeelden gevonden waarbij duidelijk sprake is van signaalspecificiteit: de samenstelling van de wolk van vluchtige stoffen die vrijkomen bij beschadiging, kan afhangen van de planteneter en kan dus verschillen laten zien bij verschillende planteneters.

Een spectaculair vondst van het front van de geïnduceerde afweer werd eind augustus 2010 gepubliceerd (Allman & Baldwin 2010). Het is inmiddels vele malen aangetoond dat herbivore insecten tijdens hun vraatactiviteit prikkels afgeven die een plant activeren tot een specifieke reactie. Vaak gaat het daarbij om prikkels afkomstig van het speeksel van het insect, maar ook het typische vraatpatroon en -ritme van het insect kan als prikkel dienst doen. De onderzoekers bestudeerden de inductie van afweerstoffen door de wilde tabak (*Nicotiana attenuata*) als gevolg van vraat door de op tabak gespecialiseerde tabakspijlstaart (*Manduca sexta* (Linnaeus), figuur 2). Ze vonden dat de samenstelling van de wolk van vluchtige stoffen die vrijkomt na vraat, duidelijk anders is dan die zonder vraat. Dat zat hem niet zozeer in de productie van andere, nieuwe chemische stoffen, maar van dezelfde stoffen met een andere verhouding van stereo-isomeren: stoffen die exact dezelfde chemische samenstelling hebben, maar in ruimtelijke structuur voor een deel elkaars spiegelbeeld zijn. De onderzoekers lieten bovendien zien dat de generalistische roofwants *Geocoris* sp. daar bijzonder gevoelig voor is en snel tot predatie

(van jonge larven en als die er nog zijn, de eitjes) overgaat (figuur 3). Onderzoek tot nu toe aan de groep van stoffen waar het hier om gaat, de zogenaamde Green Leaf Volatiles (GLVs) – met simpeler analysemethoden – liet niet erg veel verschillen zien in de wolken van vluchtige stoffen voor en na vraat, maar wel een toename in concentratie van de stoffen. Dat zou wél een verklaring kunnen opleveren voor een sterkere aantrekking van rovers door beschadigde planten, maar niet voor het verschijnsel dat die rovers hun prooi veel makkelijker kunnen vinden. Dit nieuwe onderzoek geeft die verklaring wel. Het lijkt erop dat de predator de locatie waar de planteneter actief is, op eenduidige wijze kan opsporen door de verschillen in verhouding van isomeren van vluchtige chemische stoffen tussen beschadigde en onbeschadigde bladeren waar te nemen. Het gaat hier om een fascinerende reactie van een plant op vraat door een herbivore, maar de prestatie van de roofwants om uiterst subtiele chemische verschillen waar te nemen is minstens zo opmerkelijk. Het insect vangt de signalen van de verschillende stoffen met zijn antennen op en verwerkt die op een zeer gecompliceerde manier tot een totaalbeeld in zijn antennale hersenlob. De laatste nieuwtjes daarover zijn te vinden in Kuebler *et al.* (2011). Een insect doet die analyse razend snel met micro-apparatuur, een chemicus en een bioloog hebben een heel laboratorium nodig met peperdure spullen om tot een tijdrovende analyse te komen. Ze moeten dan ook nog eens allerlei statistiek op hun cijfertjes loslaten om de boodschap te begrijpen.

Literatuur

- Allman S & Baldwin IT 2010. Insects betray themselves in nature to predators by rapid isomerisation of green leaf volatiles. *Science* 329: 1075-1078.
- Haukioja E, Kapiainen K & Niemelä P 1983. Plant availability hypothesis and other explanations of herbivore cycles: Complementary or exclusive alternatives? *Oikos* 40: 419-432.
- Haukioja E & Niemelä P 1977. Retarded growth of a geometrid larva after mechanical damage to leaves of its host tree. *Annales Zoologici Fennici* 14: 48-52.
- Kuebler SL, Olsson SB, Weniger R & Hansson BS 2011. Neuronal processing of complex mixtures establishes a unique odor representation in the moth antennal lobe. *Frontiers in Neural Circuits* 5: 1-16.
- Widarto HT, Van der Meijden E, Lefeber AWM, Erkelens C, Kim HK, Choi YH & Verpoorte R 2006. Metabolomic differentiation of *Brassica rapa* following herbivory by different insect instars using two-dimensional nuclear magnetic resonance spectroscopy. *Journal of Chemical Ecology* 32: 2417-2428

Summary

The autumnal moth, the tobacco hornworm, and the big-eyed bug

Caterpillars of the autumnal moth (*Epirrita autumnata*) are known for their capacity to defoliate birch trees (*Betula pubescens* ssp. *czerepanovii*). One year later, the next generation of caterpillars is confronted with chemical compounds in the leaves of these birch trees that cause retarded growth. After the discovery of this example of induced defense, it appeared to be common practice among plants to react to damage by insects, sometimes in very intriguing ways. For example, field mustard (*Brassica rapa*) reacts differently to a second instar larva than to a fourth instar larva of the diamondback moth (*Plutella xylostella*) or the beet armyworm (*Spodoptera exigua*). This is an example of direct defense, but indirect induced defence is also possible. Coyote tobacco leaves (*Nicotiana attenuata*) damaged by tobacco hornworms (*Manduca sexta*) produce other so-called Green Leaf Volatiles than undamaged leaves. The difference lies in the balance of stereoisomers of particular compounds, difficult to detect by human scientists. Amazingly, big-eyed bugs (*Geocoris* sp.) manage to perceive these differences instantaneously and use them to home in on their prey: the hornworms.

Eddy van der Meijden

Sectie Plantenecologie en Fytochemie,

Universiteit Leiden

Instituut Biologie Leiden

Postbus 9505

2300 RA Leiden

e.van.der.meijden@biology.leidenuniv.nl