

PLANTEN VERSUS PLANTENETERS

Ed van der Meijden

Het gebruik van bestrijdingsmiddelen om economisch belangrijke gewassen tegen vraat te beschermen is uitgegroeid tot een van de ernstigste bedreigingen van ons leefmilieu. Om deze problemen te verminderen wordt er door de vakgroep populatiebiologie van de Rijksuniversiteit Leiden onderzoek gedaan naar de mogelijkheden die de natuur biedt om de invloed van planteneters te verminderen. Dit onderzoek wordt uitgevoerd in Meijndel.

De mens is benauwd voor aantasting van zijn gewassen, of het nu om zijn weiden, zijn akkers met granen of kool, zijn bossen voor houtproductie of om zijn siergewassen in kassen gaat. Herbivoren, van grote gewervelde dieren tot aan insecten, kunnen worden aangetrokken door de planten die hij kweekt. Die planteneters vormen dus zijn concurrenten en hij bestrijdt ze, anders geformuleerd: hij beschermt zijn gewas. De mens grijpt dus in in de relatie tussen planten en planteneters. Die neiging tot ingrijpen beperkt zich niet tot cultuurgewassen. Ook in natuurgebieden grijpt de mens in. Dat beperkt zich hoofdzakelijk tot afschot van grotere herbivoren, hoewel ook hier plotselinge toenames van insecten, en dus insectenvraat, tot schrikreacties en bijna tot ingrijpen leiden, zoals de afgelopen jaren het geval was bij massaal optreden van grasuillarven op de Veluwe. Een en ander roept de vraag op hoe groot die invloed van herbivoren nu wel is en of die planten in de strijd met hun belagers machteloos zijn of niet. Als dat niet het geval is, rijst de vraag: welke mogelijkheden hebben planten in de natuur om zich tegen vraat te beschermen.

Mate van aantasting

Het moet zelfs de niet-regelmatige bezoeker van Meijndel opvallen dat er sommige planten zijn waarvan erg veel wordt gegeten. De Kardinaalsmuts wordt plaatselijk haast elk jaar kaalgevreten. In mei-juni zien de struiken er spookachtig uit door de spinsels van de stippelmot *Yponomeuta cagnagellus* (fig.1). Ook de Meidoorn vertoont in sommige jaren zo'n ernstige aantasting. De Wilde Liguster ondervindt daarentegen nauwelijks vraat. Het Jacobskruiskruid wordt om de paar jaar over vrijwel het hele Nederlandse duingebied kaalgevreten, terwijl zijn nauwe verwant het Boskruiskruid voor geen enkel dier lekker schijnt te zijn. Gemiddeld genomen wordt er op wereldschaal ruwweg 10% van de productie van plantenmateriaal door herbivoren geconsumeerd (resultaten van het Inter-

national Biological Program). Dat roept twee vragen op: Is 10% veel of weinig voor een plant en hoe komt het dat er zulke grote verschillen in aantasting tussen plantesoorten voorkomen?

Op zich zegt zo'n percentage niet veel. Pas als we iets weten over het budget van een plant, kan die 10% ergens aan worden afgemeten. Ongetwijfeld de belangrijkste post in zo'n budget is de voortplanting. Immers een plant die veel investeert in reproductie, zal meer nakomelingen produceren dan planten die investeren in andere activiteiten. Natuurlijke selectie zal leiden tot een maximalisatie van het aantal nakomelingen. Gemiddeld genomen besteden planten per jaar zo'n 10% van hun biomassa aan voortplanting (3). De investering in voortplanting en het verlies door vraat liggen dus ongeveer op hetzelfde niveau en de conclusie ligt voor de hand dat de omvang van vraat aanzienlijk is. Dat wil overigens niet zeggen dat het uiteindelijk effect van beide processen op de plant even groot is. Het effect van vraat kan groter zijn, maar ook kleiner, b.v. in het geval dat de aangeaste plant over een groot herstelvermogen beschikt. We moeten dus niet alleen kijken naar de omvang van de beschadiging, maar ook naar wat het gevolg ervan is.

Bij vraat aan jonge planten kunnen de effecten zeer aanzienlijk zijn. Voor de Meidoorn is het een van de belangrijkste sterfte-oorzaken. Het Konijn is daarbij de

verantwoordelijke herbivoor. Een onderzoek naar de leeftijdsopbouw van de populatie Meidoorns in Meijndel (12) liet zien, dat er grofweg maar liefst twee maal zo veel overlevende individuen per jaarklasse voorkwamen uit de periode, waarin het Konijn gedecimeerd werd door de myxomatose dan uit perioden ervoor en erna.

Dergelijke 'natuurlijke experimenten' doen zich niet vaak voor. Om een goede bepaling te doen is het meestal nodig zelf experimenten uit te voeren. Zoals al genoemd werd, staat ook het Jacobskruiskruid aan aanzienlijke vraat bloot. Onlangs werd een onderzoek uitgevoerd naar de effecten van vraat, door aan bepaalde planten natuurlijke vraat toe te laten en dit bij andere planten te verhinderen (15). Ook hier blijkt de invloed aanzienlijk (Tabel 1). Toch is deze soort, evenals Meidoorn en Kardinaalsmuts, een van de algemene verschijningen in het duin.

Twee vormen van aantasting die groten-deels aan de waarneming worden onttrokken, vinden plaats in het zaad- en kiemplantstadium (fig.2). Van soorten als Speerdistel, Slangekruid, Kromhals en diverse andere werd gevonden dat verlies door vraat (waarschijnlijk hoofdzakelijk door muizen en woelmuizen) kan oplopen tot boven de 90% (13,2,6,5). Het is dan ook zeker niet verwonderlijk dat bijzaaien vaak tot hogere aantallen planten leidt, o.a. bij Jacobskruiskruid en

	aantal planten in de herfst van 1985	aantal planten dat tot bloei kwam en zaad vormde van 1986-1988	overlevende planten die niet tot bloei kwamen tot 1988	totale sterfte
met vraat	538	13	29	92%
zonder vraat	282	201	15	23%

Tabel 1. Overleving en voortplanting van het Jacobskruiskruid in Meijndel van 1985 tot 1988 bij natuurlijke vraat (vooral door de larven van de St. Jacobsvlinder) en in populaties waar aantasting voorkomen werd (gegevens A.H. Prins).

Speedistel (8,4).

Verschillen tussen soorten

Hoe komt het dat niet van alle soorten planten evenveel gegeten wordt? De algemene gedachte is dat dit vooral samenhangt met drie eigenschappen van planten:

1. het bezit van morfologische structuren die ze ongeschikt maken voor consumptie (b.v. haren, stekels, kalk- of andere kristallen in de cellen).
2. het bezit van z.g. afweerstoffen.
3. een suboptimale voedingswaarde voor herbivoren (te weinig aminozuren, ongeschikte aminozuren, te veel vezelbestanddelen, te veel of te weinig suikers).

Hoewel het Jacobskruiskruid hevig wordt aangevallen door de St. Jacobsvlinder (fig.3), is de plant giftig voor veel andere dieren. Voor vrijwel alle gewervelde dieren zijn de 6 à 7 verschillende alkaloiden die in de plant voorkomen giftig. Koeien b.v. sterven na herhaalde consumptie doordat levercirrhose optreedt. De St. Jacobsvlinder heeft deze afweer doorbroken en is zelfs volledig afhankelijk van de plant. Het lijkt er overigens niet op dat deze vlinder de stoffen verwerkt. Aan het einde van het vijfde rupsenstadium, als de consumptie gestopt is en de fysiologische processen voor de verpopping op gang komen, scheidt de rups een zeer groot deel van de opgenomen alkaloiden uit (14).

Hondstong en Boskruiskruid, die minder worden aangetast, hebben beide hogere concentraties aan (ten dele andere) alkaloiden. Niet alle afweerstoffen zijn echt giftig. Sommige van deze verbindingen zijn alleen onsmakelijk (bitter, zuur, etc.), andere, zoals b.v. tannine, kunnen zich binden aan eiwitten van de planten. Herbivoren kunnen deze binding vaak niet doorbreken, waardoor ze de eiwitten niet kunnen benutten en het voedsel een te lage voedingswaarde krijgt.

Individuele verschillen

Net zoals er verschillen in aantasting tus-

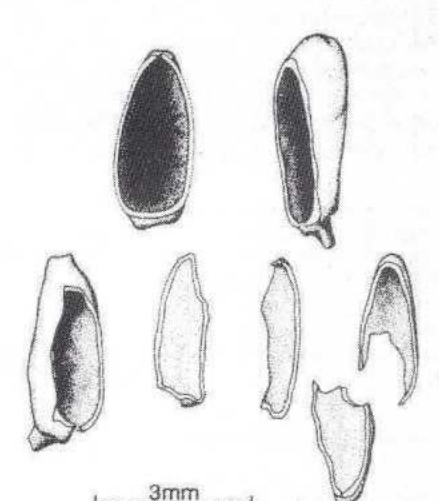


Fig.2. Zaden van de Speedistel aangevreten door muizen en woelmuizen.

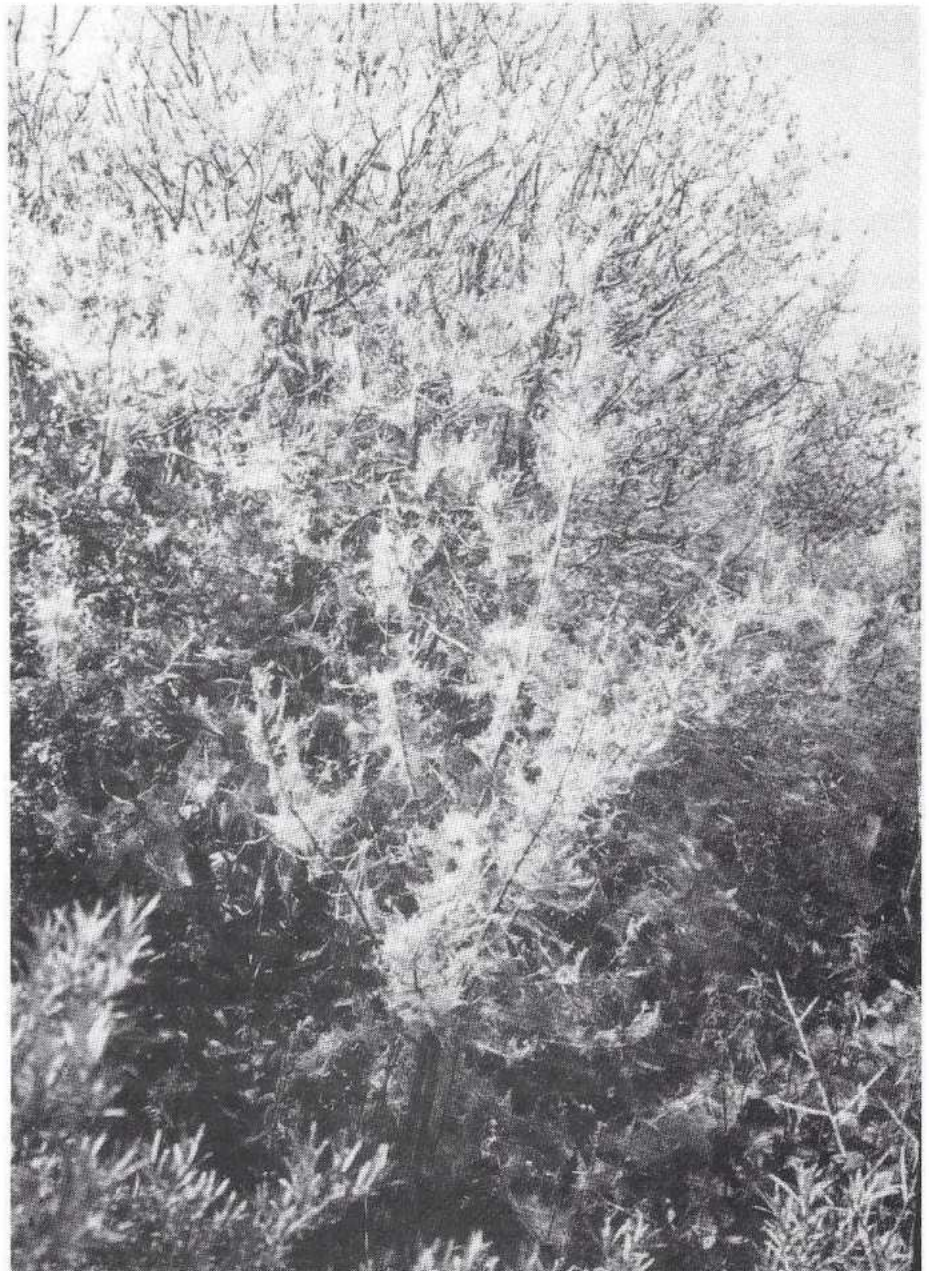


Fig.1. Kaalgevreten Kardinaalsmuts-struik, volledig bedekt met spinsel van *Yponomeuta cagnagellus* (naar dia: Ed van der Meijden).

sen verschillende soorten te constateren zijn, blijken er verschillen te zijn tussen individuen van een soort. Als de stippelmot-vraat aan de Kardinaalsmuts op zijn hoogtepunt is, blijken er altijd nog enkele vrijwel onaangetaste struiken te staan. Ook bij de Hondstong, die weinig wordt aangetast, zijn er desalniettemin aanzienlijke verschillen te constateren tussen planten. Op sommige planten werd geen aantasting door larven van de vlinder *Ethmia bipunctella* (fig. 4) geconstateerd, terwijl naburige planten wel door tien larven bezocht en aangevreten werden (11). Bij het Jacobskruiskruid zijn eveneens dergelijke verschillen te zien.

In experimenten in Meijendel wordt met gecloneerde planten gewerkt. Zo kunnen individuen met dezelfde erfelijke eigenschappen onder verschillende omstandigheden worden bestudeerd. Uit deze

proeven bleek dat bepaalde genotypen veel minder aantasting ondervonden dan andere. Herbivoren kunnen dus op de een of andere manier een keuze maken tussen verschillende individuen van dezelfde plantesoort. Er bleek een negatieve relatie te bestaan tussen de mate van aantasting door de St. Jacobsvlinder en het gehalte aan een bepaalde groep alkaloiden in het Jacobskruiskruid (16). Het ligt voor de hand te veronderstellen dat verschillende alkaloiden een afweersfunctie bezitten t.a.v. verschillende herbivoren. Daarnaast kan ook de totale concentratie een effect hebben, zoals aangetoond kon worden m.b.t. luisaantasting (*Brachycaudus*): op planten met een hoge concentratie aan alkaloiden is de voortplanting door die luizen sterk geremd (16).

Niet alleen afweerstoffen, maar ook

andere eigenschappen van planten spelen een belangrijke rol bij de voedselkeuze door dieren. Zo blijkt de St. Jacobsvlinder vooral planten te selecteren met een verhoudingsgewijs hoge concentratie aan suikers en eiwitten in hun bladeren (10). Beneden een bepaalde concentratie worden planten gemeden. Het blijft voorlopig nog een vraag of planten in staat zijn deze concentraties te manipuleren om daarmee aan aantasting te ontkomen.

Hulptroepen

Naast bovengenoemde afweermechanismen blijken planten in staat een verdedigingsmacht te mobiliseren. Uit verschillende proeven, o.a. met de vetplant *Sedum telephium* (de Hemelsleutel), die plaatselijk in Meijendel voorkomt, en de stippelmot *Yponomeuta vigintipunctatus*, blijkt dat beschadigde planten vluchtige stoffen produceren die de natuurlijke vijanden van de herbivoor (parasieten van de stippelmot) aantrekken (1,7). Het gevolg voor deze plant, die in kleine groepen voorkomt, is dat de herbivoordruk op deze wijze wordt gereduceerd.

Planten kunnen door middel van geurstoffen communiceren met insecten die de plant als het ware beschermen (fig.5). In feite zijn die insecten een verlengstuk van de verdediging van de plant geworden en zijn ze in een positie beland die gaat lijken op die van bestuivers: elk van de partners heeft er baat bij. Een relatie die hier veel op lijkt, treedt op tussen planten die honing aanbieden d.m.v. kleine klietjes. De mieren die gebruik maken van die honing, blijken

tegelijktijd de planten van planteneters te ontdoen. Dat is onder meer bij de Vogelkers te zien.

Kosten van afweer

Hoe komt het nu dat niet alle planten over een goed afweersysteem beschikken? Een plant die afweerstoffen maakt, zal daar ongetwijfeld kosten voor maken. Dat kunnen energetische kosten zijn (aanmaak- en transportkosten). Daarnaast kan er een kostenpost zijn die samenhangt met het verwerken van bepaalde stoffen in de afweerstof (b.v. stikstof). Metingen daaraan zijn nog maar zeer ten dele mogelijk. Een benadering kan worden bereikt door planten met veel en weinig afweer- of aantrekkingsstoffen met elkaar te vergelijken. De verwachting is dat de kosten van afweer in het algemeen zijn af te lezen aan de verlaging in groeisnelheid of de verlaging van produktie aan biomassa bij een hoger wordende produktie van de afweerstoffen. Bij een dergelijk onderzoek aan het Jacobskruiskruid werd gevonden dat planten met een hoge concentratie alkaloiden 50% minder biomassa produceerden (16). Als het hier om een oorzakelijke relatie gaat, betekent dit dat de produktie aan afweerstoffen een hoge prijs met zich meebrengt.

Afweer en herstel

In de inleiding is ter sprake gekomen dat verschillende plantesoorten in verschillende mate worden aangetast door herbivoren. Enkele van de zeer veel aangevreten soorten, zoals Meidoorn, Kardinaalsmuts en Jacobskruiskruid zijn, wonderlijk

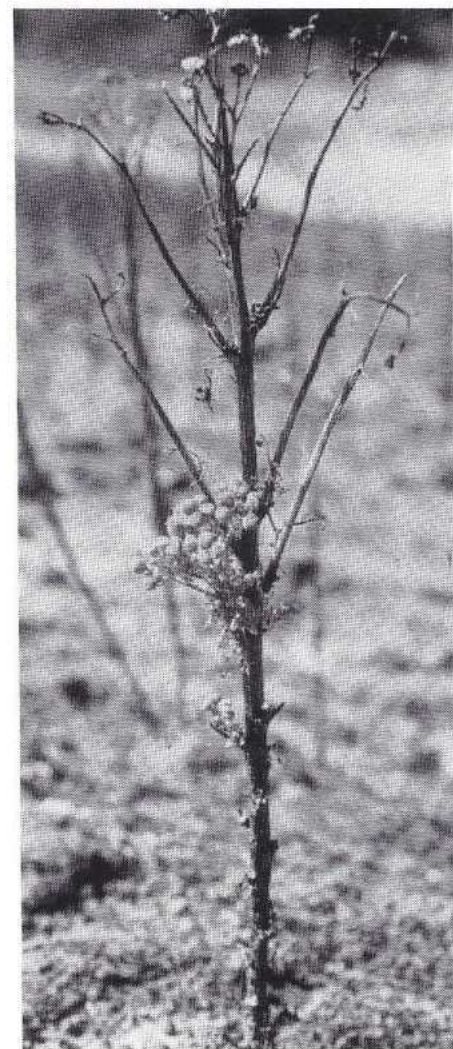


Fig.3. Resten van stengel van het Jacobskruiskruid na volledige ontbladering door rupsen van de Sint Jacobsvlinder (foto: Ed van der Meijden).



Fig.4. Rups van *Ethmia bipunctella* op Hondstong (naar dia: Ben Verboom).

genoeg, niet zeldzaam maar juist erg algemeen. Dat suggereert dat soorten die veel worden aangevallen, daar juist goed tegen kunnen omdat ze zich goed kunnen herstellen. Herstel vereist niet alleen speciale weefsels die daarvoor kunnen zorgen, maar ook voedingsstoffen en energie die dat herstel mogelijk maken op het moment dat de aantasting heeft plaatsgevonden. Soorten die zich goed herstellen, zouden dus over reserves van energie en voedingsstoffen moeten beschikken. Die reserves zouden daarmee onttrokken zijn aan investeringen die op groei gericht zijn. Soorten met een goed afweersysteem zouden dergelijke reserves niet nodig hebben, ze worden immers niet aangetast. Een afweervermogen zal investering van energie en voedingsstoffen vergen, maar zoals aangegeven zal dus ook een herstelvermogen een dergelijke investering vereisen.

In het geval dat er sprake is van een afweersysteem, ligt het voor de hand dat investering plaatsvindt in de delen die onder vraatdruk staan. In het geval van

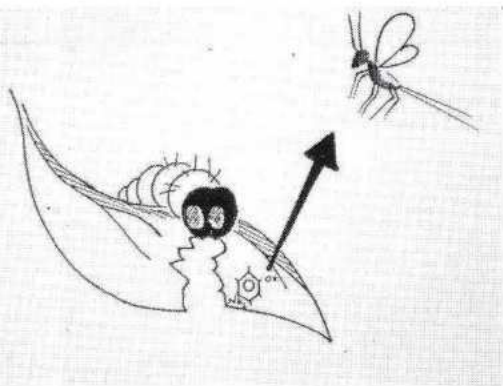


Fig.5. Door plantenetters beschadigde bladeren kunnen geurstoffen produceren, waardoor de natuurlijke vijanden van die plantenetters worden aangetrokken (foto: Leo Soldaat).

een herstelvermogen wordt juist een reservering verwacht in die delen van de plant die verhoudingsgewijs vrij van vraat blijven. Bij veel plantesoorten staat de spruit aan een hogere potentiële vratedruk bloot dan de wortel. Bij een afweersysteem verwachten we dan ook investering in de spruit, resulterend in een relatief hoge spruit-wortelverhouding. Bij een herstelvermogen verwachten we juist investering in de wortel, dus een lagere spruit-wortelverhouding.

Om deze hypothese te toetsen is een vijftal tweejarige plantesoorten uit Meijndel bestudeerd. In oplopende volgorde van natuurlijke aantasting zijn dit Koningskaars, Speerdistel, Slangekruid, Hondstong en Jacobskruiskruid. Deze soorten zijn in gedrag, grootte en standplaats met elkaar vergelijkbaar. Een reeks van herstelexperimenten (9) toonde inderdaad een precies tegengestelde volgorde in herstelvermogen aan, terwijl de volgorde van spruit-wortelverhoudingen die van aantasting precies volgde.

Afweer- en herstelvermogen zijn dus alternatieve mogelijkheden. Waarnemingen aan andere soorten, uit andere gebieden lijken dit te bevestigen. Het is goed denkbaar dat in situaties waarin de afweer van een soort doorbroken is, toename van afweerstofproductie duur en zinloos is. Onder dergelijke omstandigheden is een herstelvermogen een zinvol alternatief. Daarnaast hebben soorten met een grote wortelinvestering vanwege andere oorzaken dan vraat mogelijk een grotere kans op selectie in de richting van een herstelvermogen.

Slotbeschouwing

Natuurgebieden als Meijndel, waar populaties van planten en dieren kunnen worden bestudeerd onder natuurlijke, en niet onder door de mens gecreëerde omstandigheden, bieden de enige mogelijkheid om mechanismen van aanpassing, zoals hierboven aangegeven, te ontrafelen.

In tegenstelling tot selectie door de mens bij cultuurgewassen op b.v. produktie, bloemgeur of smaak, hangt natuurlijke

selectie in natuurlijke systemen alleen samen met overlevingskansen onder de daar heersende omstandigheden. Onder die omstandigheden valt goed te onderzoeken met welke eigenschappen planten zich tegen plantenetters kunnen verweren. Tijdens de selectie door de mens op cultuurgewassen zijn die eigenschappen vaak verdwenen, b.v., zoals al werd genoemd, doordat planten met een hoge groeisnelheid, dus een hoge produktie, een laag gehalte aan afweerstoffen kunnen bezitten. Ook bij selectie door de mens op smaak kunnen die afweerstoffen verdwijnen, omdat die vaak bepalend zijn voor de smaak.

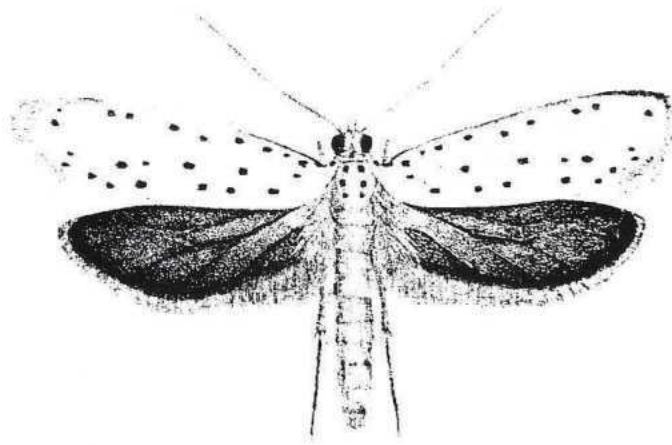
Informatie vanuit de natuurlijke situatie kan gebruikt worden om cultuurgewassen zodanig te veredelen, of via biotech-

nologische methoden te manipuleren, dat ze resistent(er) worden tegen hun belagers, waardoor allerlei vormen van chemische bestrijding minder noodzakelijk zullen worden. Dit laatste vormt dan ook de verklaring voor het feit dat in onze proefopstellingen en klimaatruimten naast allerlei wilde planten ook cultuurgewassen zoals chrysant, kool en cassave worden bestudeerd.

Dankwoord

Marinke van Dijk, Tom de Jong en Peter Klinkhamer leverden kritische opmerkingen op een eerdere versie van dit artikel, waarvoor ik hen bedank.

Dr. E. van der Meijden is als universitair hoofd-docent werkzaam bij de vakgroep Populatiebiologie van de Rijksuniversiteit Leiden.



Grote kardinaalsmutsstippelmot
Yponomeuta cagnagellus

Literatuur

- BONT, P. & R. VAN DER VOORT (1987). Een oriënterend onderzoek naar de relatie tussen de waardplant en de natuurlijke vijanden van haar fytofaag. Doctoraalverslag RUL.
- BREEMEN, A. VAN (1984). Comparative germination ecology of three short-lived monocarpic Boraginaceae. Acta Botanica Neerlandica 33: 283-305.
- COLEY, P.D., J.P. BRYANT, F.S. CHAPIN (1985). Resource availability and plant antiherbivore defence. Science 230: 895-899.
- KLINKHAMER, P.G.L. & T.J. DE JONG (1988). The importance of small scale disturbances for seedling establishment in *Cirsium vulgare* and *Cynoglossum officinale*. Journal of Ecology 76: 383-392.
- KLINKHAMER, P.G.L., T.J. DE JONG & E. VAN DER MEIJDEN (1988). Production, dispersal and predation of seeds in the biennial *Cirsium vulgare*. Journal of Ecology 76: 303-314.
- LEEUWEN, B.H. VAN (1987). An explorative and comparative study on the population biology of thistles, *Cirsium arvense*, *Cirsium palustre* and *Cirsium vulgare* in a coastal sanddune area. Proefschrift RUL.
- LEOPOLD, A. (1988). Interacties tussen componenten van een tritofisch systeem. Doctoraalverslag RUL.
- MEIJDEN, E. VAN DER & R.E. VAN DER WAALS-KOOI (1979). The population ecology of *Senecio jacobaea* in a sand dune system. I. Reproductive strategy and the biennial habit. Journal of Ecology 67: 131-153.
- MEIJDEN, E. VAN DER, M. WIJN & H.J. VERKAAR (1988). Defence and regrowth, alternative plant strategies in the struggle against herbivores. Oikos 51: 355-363.
- MEIJDEN, E. VAN DER, A.M. VAN ZOELLEN & L.L. SOLDAAT (1989). Oviposition by the cinnabar moth (*Tyria jacobaea*) in relation to nitrogen, sugars and alkaloids of Ragwort (*Senecio jacobaea*). Oikos 54: 120-127.
- PRINS, A.H. & R. LAAN (1988). Do plant characteristics influence the numbers of *Ethmia bipunctella* on *Cynoglossum officinale*? Proc. Int. Symp. on Crop Protection. Med. Fac. Landbouww. Rijksuniv. Gent.
- SALMAN, A. & E. VAN DER MEIJDEN (1985). De opmars van de Duindoorn in de Wassenaarse duinen. Duin 8: 6-10.
- VALSTAR, J. (1981). Populatie-dynamica van de zaadpopulaties van enige tweejarige planten in twee verschillende duinvegetaties na de primaire verspreiding. Doctoraalverslag Plantenecologie RUL.
- ZOELLEN, A.M. VAN & E. VAN DER MEIJDEN (1989). Alkaloid content of different developmental stages of the cinnabar moth: sequestration or toleration? Ecological Entomology.
- PRINS, A.H., ongepubliceerd onderzoek.
- VRIELING, K., ongepubliceerd onderzoek.