

insekten en
signaalstoffen:
van molecuul
tot gedrag

door prof. dr. L.M. Schoonhoven

105

Landbouw universiteit

**INSEKTEN EN SIGNAALSTOFFEN:
VAN MOLECUUL TOT GEDRAG**

door prof. dr. L.M. Schoonhoven



College gegeven op 12 december 1991 bij zijn afscheid
als hoogleraar Entomologie, in het bijzonder in de
fysiologie der insekten aan de Landbouwniversiteit te
Wageningen

INSEKTEN EN SIGNAALSTOFFEN: VAN MOLECUUL TOT GEDRAG

*Mijnheer de Voorzitter, Mijnheer de Rector Magnificus,
Dames en Heren,*

Staat u mij toe dat ik begin met een citaat¹:

"Zo leerde [de kleine Grenouille] spreken. Met woorden die geen geurende voorwerpen aanduiden, met abstracte begrippen dus, (...) had hij de grootste problemen. Hij kon ze niet onthouden, haalde ze door elkaar, gebruikte ze nog als volwassene met tegenzin en dikwijls verkeerd (...).

Aan de andere kant zou de gebruikelijke taal al spoedig tekort zijn geschoten om al die dingen die hij als olfactorische begrippen in zich had verzameld van een naam te voorzien. Weldra rook hij niet meer alleen hout, maar soorten hout, ahornhout, eikehout, grenehout, iepenhout, perehout, oud, jong, vermolmd, beschimmeld, bemost hout, zelfs afzonderlijke houtblokken, hout-splinters en houtkruiden - en hij rook ze als duidelijk verschillende voorwerpen, die andere mensen met hun ogen niet hadden kunnen onderscheiden. Zo verging het hem ook met andere dingen. Dat die witte drank, die madame Gaillard haar pupillen iedere ochtend voorzette altijd melk werd genoemd, terwijl hij toch volgens Grenouilles ondervinding iedere ochtend telkens anders rook en smaakte, al naar gelang hoe warm hij was, van welke koe hij stamde, wat deze koe had gegeten, hoeveel room men hem had gelaten, enzovoort.... dat rook, dat uit een honderden afzonderlijke geuren geschakeerd geurstelsel als de rook van vuur dat elke minuut, nee seconde, veranderde en zich tot een nieuwe eenheid vermengde, slechts die ene naam 'rook' bezat... dat aarde, landschap, lucht, die van stap tot stap en van ademteug tot ademteug van een andere geur vervuld en derhalve door een andere identiteit bezielde waren, niettemin slechts met drie platte woorden aangeduid moesten worden - al die groteske wanverhoudingen tussen de rijkdom van de in

geuren waargenomen wereld en de armoede van de taal, wekte bij de knaap Grenouille twijfel aan de zin van de taal als zodanig; en hij verwaardigde zich slechts dan tot het gebruik ervan als de omgang met andere mensen dit beslist vereiste.”

Grenouille, de hoofdpersoon uit het boek "Het Parfum" van Patrick Süskind, bezit een buitengewoon sterk ontwikkeld reukvermogen en de wereld bestaat voor hem primair uit talloze geurbeelden. Maar hij ontmoet onbegrip en ongeloof als hij anderen daarin probeert te laten delen. De meeste mensen immers, zoals u en ik, beleven hun omgeving en wat zich daarin afspeelt vooral door wat zij zien en horen en onze reuk en smaakzin lijken eigenlijk maar betrekkelijk zwak ontwikkeld in vergelijking tot die van veel diersoorten.

Vandaag wil ik u aan de hand van enkele voorbeelden laten zien dat insecten, evenals de zojuist genoemde Grenouille, primair in een chemische wereld leven. Zij bezitten een dikwijls buitengewoon scherp reukvermogen en een delicate smaakzin, die de beperktheid van hun overige zintuiglijke vermogens ruimschoots compenseren.

De vrouwelijke zijdevlinder produceert, net als een loops teefje, een signaalstof om mannetjes te lokken. Zij steekt daarvoor haar achterlijfje omhoog en stulpt met behulp van een inwendige druk twee gele blaasjes naar buiten, van waaruit de lokstof in de lucht kan verdampen. Deze geurstof wordt nu met luchtstromingen meegevoerd, waarbij zij al snel sterk wordt verdund. Dat betekent dat op enige afstand, zeg 100 meter of een kilometer, de lucht nog maar spoortjes van deze stof bevat. Toch is dit nog voldoende om door mannetjes vlinders te worden

opgemerkt. Er zijn slechts enkele tientallen moleculen nodig om, als zij de reukorgaantjes van een mannetje treffen, grote opwinding te veroorzaken. Het diertje reageert dan door in de geurpluim windopwaarts te vliegen om, soms reeds na enkele meters, in andere gevallen na enige kilometers, naast het lokkende vrouwtje te landen. Het spreekt vanzelf dat dit systeem alleen goed kan functioneren wanneer de mannelijke partners van dit lokkende vlindertje over zeer gevoelige reukorganen beschikken. Uit de tabel blijkt inderdaad dat de drempelconcentratie bij de zijdevlinder voor de lokstof

Drempelconcentraties voor geurstoffen

zijdevlinder	bombykol	200 mol/ml lucht
hond	boterzuur	9.000 ..
mens	mercaptan	14.000.000 ..

Totaal aantal moleculen per ml lucht: $2,6 \times 10^{19}$

70.000x lager ligt dan die voor de stof mercaptan bij de mens, de sterkste geurstof die wij kennen.

Er zijn natuurlijk honderden verschillende soorten insecten die op zoele zomeravonden tegelijkertijd hun uiterste best doen om, ieder met hun eigen specifieke signaalstof, partners te lokken. Maar deze veelheid van signalen, wij merken het niet: het gaat onze neus voorbij.

Als de paring is voltooid vertonen de meeste vrouwtjes geen lokgedrag meer en blijven dan voor hun soortgenoten verder onopgemerkt. In sommige gevallen hebben de parende mannetjes zelfs een eigen signaalstof, een soort chemisch eigendomsmerk op het vrouwtje overgebracht, een geurstof die andere mannetjes afstoot.

De nu bevruchte vrouwelijke insekten wacht vervolgens een moeilijke taak, misschien wel de moeilijkste uit hun hele leven: hun eitjes dáár te deponeren waar de miniscule eilarfjes direct nadat ze uit het ei zijn gekropen voldoende voedsel van de juiste samenstelling tot hun beschikking hebben. Voor plantenetende insekesoorten lijkt dat op deze grotendeels door groene planten bedekte aarde niet zo'n probleem, ware het niet dat deze insekten meestal een bijzondere kieskeurigheid ten aanzien van hun voedsel vertonen en op andere planten dan hun specifieke voedselplant dan ook snel dood gaan. De namen van veel insekten, zoals berkehaantje, wortelvlieg, gentiaanblauwtje, kersevlieg, preimot en koolwitje spreken op dat punt voor zich zelf. Die kieskeurigheid m.b.t. hun voedselplant hangt samen met chemische eigenschappen van die plant. Want de plantenwereld, hoewel zij door haar universele groene kleur een grote homogeniteit in chemische samenstelling suggereert, bevat in werkelijkheid een breder scala aan chemische verbindingen, dan welk ander compartiment van de levende natuur dan ook. Naast de in levende organismen algemeen voorkomende stoffen, zoals koolhydraten, aminozuren, mineralen e.d., bevat iedere plantesoort ook specifieke, z.g. secundaire plantestoffen. Elke plantesoort bezit daarmee een eigen karakteristieke chemische vingerafdruk. Al met al moeten er honderdduizenden verschillende secundaire plantestoffen bestaan, waarvan de alkaloiden, fenolen en terpeenverbindingen wel de meest bekende vertegenwoordigers omvatten. Het overgrote deel daarvan wacht nog om te worden gezuiverd. Enkele tienduizenden zijn inmiddels in zuivere vorm afgezonderd en chemisch geïdentificeerd. Maar het vergt nog vele jaren onderzoek voordat deze chemische diversiteit enigszins in kaart zal zijn gebracht. Insekten hebben zich echter tijdens hun evolutionaire ontwikkeling aan deze chemische profilering van de

plantenwereld aangepast.

Hoe herkent nu b.v. het grote koolwitje in een gevarieerde vegetatie haar waardplant, een koolplant? De vlinder, al rondfladderend op zoek naar een plekje voor haar eieren, strijkt regelmatig neer op alles wat groen is. Met smaakharen op haar voorpoten proeft zij dan of zij bij toeval op haar waardplant is geland of niet. Op het bladoppervlak van kool bevinden zich namelijk minieme hoeveelheden van een voor deze plantensoort specifieke stof, het glucobrassicine, een mosterdolieverbinding. Pas nadat de vlinder met behulp van smaakcellen op haar onderpootjes de aanwezigheid van deze signaalstof heeft geconstateerd, wordt het eileggedrag gedeblokkeerd en begint zij tientallen eitjes stuk voor stuk zorgvuldig tegen elkaar aan te leggen, zodat er een heel regelmatig en fraai geel gekleurd eipakketje ontstaat².

De moederzorg is daarmee echter nog niet afgelopen. Er bestaat gezien het grote aantal koolwitjes in verhouding tot het aantal voedselplanten, een reëel risico dat een soortgenoot dezelfde plant vindt en er ook haar eieren op zou willen deponeren. Dat zou echter later tot ernstige voedselconcurrentie met de rupsjes uit het eerste legsel kunnen leiden. Als een soort territoriumvlag wordt daarom door ieder eileggend vrouwtje aan elk eipakket een signaalstof meegegeven, dat het eileggedrag van andere koolwitjes, als hun pootsmaakhaartjes ermee in contact komen, onderdrukt. U kunt zich voorstellen dat als je deze stof van duizenden eieren inzamelt, je daar spectaculaire dingen op het gebied van de gewasbescherming mee kunt doen. Wordt het bijvoorbeeld over een koolplant verspoten, dan zullen legrijpe koolwitjes die plant mijden als de pest. Dat opent natuurlijk interessante perspectieven voor de toegepaste entomoloog, die er op uit is om met behulp van

natuurstoffen dit plaaginsekt op een selectieve manier te bestrijden. Maar een realistische bestrijdingsmethode komt pas binnen bereik als de stof niet meer geëxtraheerd hoeft te worden uit de eipakketjes, maar door onze chemische collega's kan worden gesynthetiseerd. Dit euforische toepassingsbeeld werd kort geleden aanzienlijk dichterbij gehaald doordat Wageningse onderzoekers er in slaagden om de chemische structuur van de belangrijkste componenten van de eistof op te helderen en ontdekten dat het om vrij eenvoudig gestructureerde en stabiele aromatische verbindingen gaat³.

Maar ook vanuit biologisch oogpunt blijkt deze signaalstof nog andere interessante aspecten in petto te hebben. Behalve het grote koolwitje, waarvan de eistof afkomstig is, kunnen sommige andere insectesoorten de eistof ook waarnemen en het als signaal benutten. Twee gevallen wil ik noemen. Het eerste betreft een verwante vlindersoort, het kleine koolwitje. Vrouwtjes van deze soort mijden, wanneer zij op zoek zijn naar een geschikte plek voor hun eitjes, de eistof eveneens en voorkomen daarmee dat hun nakomelingen later in voedselconcurrentie geraken met de rupsen uit het reeds aanwezige legsel van het grote koolwitje. Het tweede voorbeeld heeft betrekking op een heel ander type insect, ditmaal een klein parasitair wespje (*Trichogramma evanescens*), dat met behulp van een legboor haar minuscule eitjes in o.a. de eieren van koolwitjes deponeert. Dit insect vertoont na contact met deze signaalstof juist een tegengestelde reactie: als het wespje in aanraking met de eistof van haar gastheer komt, intensiveert zij ter plaatse haar zoekactiviteit, waardoor de kans om snel de begeerde eieren van haar gastheer te vinden sterk wordt vergroot. Deze signaalstof vervult dus niet alleen een functie in de communicatie tussen soortgenoten, maar waarschuwt tevens een andere potentiële voedselconcurrent (het kleine koolwitje) en ook nog eens

een natuurlijke vijand. Waarschijnlijk zijn dergelijke netwerkfuncties van communicatiestoffen veel algemener dan we tot voor kort konden bevroeden⁴. Maar op dit punt kom ik later terug.

Ik noemde al dat herbivore insecten buitengewoon selectief zijn met betrekking tot de keuze van hun voedselplant. Dat geldt niet alleen voor de volwassen vrouwtjes op zoek naar een plaatsje om hun eieren te deponeren. Het geldt evenzeer voor de uit de eieren gekomen rupsen, die veelal maar één doel voor ogen hebben: eten, eten en nog eens eten. En dan slechts één bepaald type voedsel. Het zijn connaisseurs, vaak met een exquise smaak. De vraag die onmiddellijk rijst is: hoe herkent een bepaald insect 'zijn' specifieke voedselplantsoort, b.v. nadat hij van zijn plant af is geraakt of als hij een nieuw voedsel moet opzoeken omdat de plant kaal gegeten is? Dit keuzegedrag wordt, behalve door zintuiglijke prikkels afkomstig van de plant, beïnvloed door inwendige factoren, zoals de fysiologische conditie en eerdere ervaringen van het dier. Als we precies willen weten welke chemische prikkels het keuzegedrag bepalen, moeten we in de zintuigen meten op welke stoffen zij reageren en volgens welke regels de codering van de aard van de stof en de concentratie ervan tot stand komt. Met behulp van geavanceerde elektronische apparatuur is het mogelijk om zenuwsignalen in afzonderlijke reuk- of smaakcellen op te vangen en dus de code, op grond waarvan in de hersenen beslissingen over eten of niet eten worden genomen, als het ware af te tappen. Met behulp van deze elektrofysiologische techniek bleek dat het discriminatievermogen van de koolrups berust op een dubbelkenmerk. Ten eerste zijn weer de koolspecifieke smaakstoffen, zoals het eerder genoemde glucobrassicine, van belang. Speciaal aangepaste smaakcellen geven, als

zij door die stof worden geprikkeld, aan de hersenen het sein: eten maar! Mocht de rups per ongeluk een ongeschikte plant aanvreten, dan worden er smaakcellen geactiveerd, die als een soort brandmelders fungeren en de eventuele aanwezigheid van onsmakelijke stoffen signaleren⁵. Dat kunnen heel verschillende typen stoffen zijn, zoals allerlei alkaloiden en terpenoïden die voorkomen in andere plantesoorten dan de waardplant. Voor de zintuigfysioloog is het, dit even terzijde, een raadsel hoe één celtype zo'n grote verscheidenheid van stoffen, en dan nog in heel geringe concentraties, kan percipiëren! Naast dit dubbelsysteem, met smaakcellen die reageren op vraatstimulerende stoffen en een ander type smaakcellen dat reageert op vraatremmende stoffen, kan de smaakzin nog op een andere manier worden geprikkeld, of liever gezegd: worden ontregeld. In sommige planten zitten een soort 'smaakbedervers'. In de schors van een bepaalde Chinese boomsoort (*Melia toosendan*) heeft men het z.g. toosendanine aangetroffen. Deze verbinding onderdrukt bij de koolrups de gevoeligheid van verschillende smaakcellen, die bepaalde vraatstimulerende stoffen in het voedsel, zoals suikers of aminozuren en ook de kooleigen signaalstof glucobrassicine, kunnen waarnemen. De smaak wordt vergald, zelfs bij heel geringe hoeveelheden van deze stoffen, en de rups weigert verder te eten⁶. Het behoeft geen betoog dat onderzoek naar vraatremmende en smaakbedervende stoffen van groot belang is bij het speuren naar stoffen die ingepast kunnen worden in milieusparende insektenbestrijdingen.

Laten we nu even de aandacht van de insekten verplaatsen naar de planten en proberen 'fytocentrisch' te denken. Om te beginnen bezitten ook de door planten geproduceerde signaalstoffen meerdere functies. Het glucobrassicine, dat bij de koolrups eetgedrag stimuleert, is voor de meeste

andere insecten een vraatremmende en giftige stof, een eigenschap die voor de plant natuurlijk van essentieel belang is. Secundaire plantestoffen waar sommige insectensoorten juist op af komen, fungeren als beschermstof tegen tal van andere insecten. Soms gaan dergelijke stoffen, als het ware onbedoeld, een eigen leven leiden. Dat is het geval wanneer een insectesoort, handig gebruik makend van beschermstoffen in zijn voedselplant, deze na opname niet uitscheiden, maar ergens in het lichaam opslaan. Het insect gebruikt deze gestolen signaal- en gifstoffen nu op zijn beurt om, in geval van nood, er zijn natuurlijke vijanden mee af te schrikken⁷. Dus ook hier weer, evenals dat bij de eistof van het grote koolwitje het geval was, blijkt de signaalstof betrokken te zijn bij relaties met meerdere soorten.

Naast dergelijke permanent aanwezige beschermstoffen beschikken planten tevens over een chemisch afweersysteem, dat gemobiliseerd kan worden als reactie op insectenvraat. Planten zijn dus zeker niet zo passief als het op het eerste gezicht wellicht lijkt. Niet alleen wordt bij aantasting in een aantal gevallen de productie van gifstoffen drastisch verhoogd, maar ook kennen we gevallen waarin de plant, als hij wordt aangevreten, vluchtige signaalstoffen begint te produceren, waardoor naburige planten op de een of andere wijze minder attractief voor de herbivoor worden of waardoor natuurlijke vijanden van de herbivoor worden aangetrokken. Zo'n alarmreactie heeft men b.v. gevonden bij katoenplanten, die door spintmijten zijn aangetast. Het bleek dat onaantaste katoenplanten die zich in een luchtstroom *benederwinds* van een door spintmijt bevolkte plant bevonden na verloop van tijd minder aantrekkelijk werden voor spintmijten, dan planten die *boverwinds* stonden. De aangetaste plant produceert bepaalde geurstoffen, waardoor in buurplanten het afweersysteem wordt

geactiveerd met als gevolg dat de vatbaarheid voor spintmijt wordt verminderd. Dezelfde vluchtige stoffen zijn bovendien aantrekkelijk voor roofvijanden van de herbivoor, zodat deze zijn prooidieren gemakkelijker kan vinden, hetgeen er weer toe leidt dat de groei van de spintmijtpopulatie en daarmee de aantasting van de katoenplant, wordt afgeremd⁸.

Wat heb ik nu met deze voorbeelden willen duidelijk maken? Wanneer een nieuw geval van chemische communicatie wordt ontdekt, is de eerste indruk meestal dat het om een eenvoudige boodschap gaat tussen twee organismen, een rechtlijnig communicatiekanaal met behulp van geur- of smaakstoffen. Maar steeds vaker merken we dat de boodschap wordt afgeluisterd door meesnuffelaars, die daar hun voordeel mee kunnen doen. Het communicatiekanaal heeft dan aftakkingen naar afluisteraars van die boodschap en ook blijkt zo'n kanaal dikwijls te zijn verknoopt met weer andere communicatienetwerken. Kortom een eenvoudige directe chemische communicatie tussen een producent en één ontvanger is waarschijnlijk meer uitzondering dan regel. Dikwijls zijn er vele ontvangers, die ieder natuurlijk ook weer participeren in andere chemische communicatienetwerken. Het gaat om een heel web van boodschappen, die in een multidimensionaal systeem met elkaar zijn verbonden. Parafraserend op een uitspraak van Alexander von Humboldt: "Der Reichtum der Naturwissenschaften besteht nicht mehr in der Fülle, sondern in der Verkettung der Tatsachen", mogen we zeggen dat de rijkdom van de chemische communicatie niet stoelt op het grote aantal gevallen dat we langzamerhand hebben leren kennen, maar op hun onderlinge verknoping. De chemische wereld waarin een insect zich bevindt is dan ook van een onvoorstelbare complexiteit en

gedetailleerdheid. Een onderzoek dat erop gericht was om schorskevers te bestrijden door ze met behulp van signaalstoffen in vallen te lokken, illustreert die samenhang nog eens overduidelijk. Hierbij werden in een door schorskevers aangetast bos vallen opgehangen met daarin lokstoffen waarmee deze kevers soortgenoten aantrekken. Tot verrassing van de onderzoekers vingen zij in deze vallen niet alleen grote aantallen van de betreffende keversoort, maar bovendien vele andere soorten insecten, waaronder parasieten en roofvijanden van de betreffende keversoort, en ook nog eens insectesoorten die leven van hetzelfde voedsel als de kever of van afgestorven kevers enz. De lokstof fungeert als signaal naar een groot aantal (28) deelnemers van de levensgemeenschap waarvan de keversoort deel uitmaakt⁹.

Dames en Heren,

In de besproken voorbeelden hebben we gezien hoe geslachtsrijpe insecten hun partner weten te vinden met behulp van geursporen, hoe een vlinder de geschikte plant voor haar nakomelingen herkent aan bepaalde chemische verbindingen op het bladoppervlak van die plant en hoe zij met behulp van een signaalstof haar nageslacht probeert te vrijwaren van een concurrentiestrijd met soortgenoten. Hoe rupsen de voor hen geschikte voedselplant herkennen met behulp van bepaalde complexe en unieke combinaties van geur- en smaakstoffen, combinaties die in een vrijwel oneindige variatie in het plantenrijk aanwezig zijn. Maar we hebben ook gezien hoe deze chemische prikkels die primair bedoeld waren als lokstof, of smaakbederver of merkstof voor territoriumafgrenzing, interfereren met andere organismen, voedselconcurrenten, parasieten, roofvijanden, om nog maar te zwijgen over andere soorten zoals microorganismen en andere plantesoorten. Het beeld waarin de natuurlijke

samenhang van planten en dieren, hun onderlinge afhankelijkheid, de talloze interacties tussen soorten, voor een belangrijk deel wordt bepaald door chemische signalen is onontkoombaar en wordt nog met de dag duidelijker. Slechts doordat tot voor kort de chemische analyseapparatuur niet gevoelig genoeg was om deze communicatiestoffen op te vangen en te identificeren, en doordat onze interesse voor chemische signalen door natuurlijke aanleg niet zo groot is, werd de betekenis van signaalstoffen in de natuur heel lang onderschat. Sinds enige tijd beleeft dit onderzoeksgebied, dat met de term chemische oecologie kan worden aangeduid, een opmerkelijke belangstelling. De voortdurende groei van tijdschriften zoals *Phytochemistry* en het *Journal of Chemical Ecology*, vormt daarvoor een goed bewijs. In de afgelopen jaargang van het laatste tijdschrift werden bijna 300 originele wetenschappelijke artikelen gepubliceerd, waarvan, en dat is belangrijk om hier op te merken, niet minder dan 66% betrekking had op insecten. Er zijn goede argumenten om aan te nemen dat het met deze belangstelling voor de chemische interacties tussen organismen niet om een modegril gaat, maar eerder dat we alleen nog maar het topje van de spreekwoordelijke ijsberg hebben ontdekt. Met de chemisch-oecologische benadering is een nieuw venster geopend, dat uitziert op een immens wetenschapsgebied, en waarvan men alleen nog maar kan gissen naar de reikwijdte ervan.

Dit gezegd zijnde zult u als kritische luisteraar wellicht denken: oké, best interessant dat er in de natuur zo'n netwerk van chemische relaties bestaat, maar het blijft allemaal toch maar wat in de descriptieve sfeer. Biedt de zo juist gebruikte metafoor van het venster op een nieuw wetenschapsgebied méér dan een uitzicht op een blauwdruk van een communicatienetwerk, eerder

interessant vanwege zijn complexiteit dan vanwege zijn originaliteit? Immers de perceptie van chemische signalen is een fundamentele eigenschap van alle levende organismen, die reeds bij de oudste levensvormen op aarde, zoals Archaeobacteriën, aanwezig moet zijn geweest. Of gaat er verscholen achter deze momentopname van het web van signaalstoffen nog een ander beeld schuil, waarvan de contouren nog niet goed zichtbaar zijn, maar dat een nieuwe dimensie aan ons begrip van de natuur kan toevoegen?

Ik denk dat er nieuwe inzichten kunnen ontstaan als het tijdsaspect nadrukkelijker dan tot nu toe bij het verschijnsel van de chemische communicatie wordt betrokken.

De produktie van signaalstoffen, noch de ontvanke-lijkheid voor deze stoffen vertoont een constant niveau, maar beide worden, via terugkoppelingsprocessen aangepast aan de behoeften die een bepaalde relatie tussen twee organismen stelt. Zo wordt de bloemengeur van klaver, nadat deze door bijen is bestoven, zodanig veranderd dat zelfs wij het verschil met een onbestoven bloem kunnen ruiken. De plant bevordert op die wijze de bestuivingsefficiëntie van haar bestuivers, doordat de reeds bestoven bloemen in het vervolg worden overgeslagen. Ook aan de ontvangerskant bestaan verschillende vormen van aanpassing. Zo blijkt de gevoeligheid van smaakzintuigen van rupsen te worden gemoduleerd door de aanwezigheid van bepaalde smaakstoffen in hun voedsel¹⁰. Als gevolg daarvan smaakt aardappelloof voor een rups die van jongs af aan op aardappel is opgegroeid heel anders dan voor een rups van dezelfde soort die op tomatenblad werd opgekweekt. Hun zintuigen hebben zich aangepast aan het type voedsel en je zou kunnen zeggen dat de smaakcellen, die in feit

zenuwcellen zijn, een geheugenfunctie bezitten. Dergelijke modulaties wijzen op een dynamische relatie tussen signaalproducent en de signaalontvanger. In deze dynamiek van aanpassingen manifesteert zich een bepaalde harmonie tussen organismen, ook al kunnen de belangen van de betrokken organismen sterk van elkaar verschillen. Een nadere analyse van deze dynamiek van aanpassingen in de chemische communicatie zal onze inzichten in optimalisatiestrategieën in de natuur kunnen vergroten. Met name tritrofische systemen, waarin de relaties tussen een waardplant, een op deze plantesoort levende herbivoor en een natuurlijke vijand van deze herbivoor in hun onderlinge samenhang worden bestudeerd, bieden uitstekende mogelijkheden om de betekenis van fluctuaties in chemische communicatie in ruimte en tijd op te helderen¹¹.

Het besef dat veel insektegedrag door chemische signalen wordt gestuurd roept natuurlijk direct de vraag op in hoeverre deze kennis kan worden gebruikt bij de insektenbestrijding. Onmiddellijk nadat de eerste sex-lokstoffen waren geïdentificeerd, nu ongeveer 30 jaar geleden, onstond de verwachting dat men nu zeer effectieve middelen in handen had om daarmee insektenpopulaties te manipuleren in een voor ons gunstige richting. Deze hooggespannen verwachtingen zijn maar ten dele uitgekomen, al kunnen zeker een aantal gevallen worden genoemd waarin sex-lokstoffen een belangrijk element in de bestrijdingsstrategie voor een bepaalde insekiesoort vormen. Ook voor andere typen signaalstoffen, zoals spoorstoffen, alarmstoffen en verspreiding-stimulerende stoffen, worden veelbelovende vorderingen gemaakt. In een kort geleden uitgevoerd Zwitsers onderzoek heeft men de aantasting van kersen door de schadelijke kersevlieg met 90% kunnen

verminderen door de kersebomen met een oplossing van de eilegremmende signaalstof van deze vliegsoort te bespuiten.

Een andere categorie van gedragsmodificerende stoffen, die een interessante gebruikswaarde lijkt te bieden, zijn de vraatremmers. De wetenschap dat de plantenwereld in de loop van de evolutie talloze vraatremmende stoffen, of antifeedants, heeft ontwikkeld stimuleert de zoekactiviteit naar dergelijke stoffen, uitgaande van de gedachte dat deze stoffen, mits onschadelijk en niet te duur, als gewasbeschermingsmiddel kunnen worden gebruikt en gangbare insecticiden geheel of gedeeltelijk vervangen. Onderzoek daarnaar heeft reeds ten minste één spectaculaire vondst opgeleverd: azadirachtine, een terpeenverbinding die in concentraties van 1 deel per miljoen of zelfs minder de vraat van vele insectesoorten onderdrukt, maar voor hogere organismen, met inbegrip van de mens, volstrekt onschadelijk lijkt te zijn¹². Deze vondst prikkelt tot verder speurwerk op dit gebied, waarbij we ons uiteraard niet tot natuurstoffen hoeven te beperken, maar ook gesynthetiseerde analogons bij deze zoekactie kunnen betrekken. Het mooiste is natuurlijk als met behulp van veredelings technieken of genetische manipulatie het produktiesysteem van een dergelijke gedragsmodificerende stof in het te beschermen cultuurgewas kan worden ingebouwd, en ook op dit punt worden interessante vorderingen gemaakt. Zo is het in enkele gevallen gelukt om in een cultuurplant het genetische systeem te inplanteren, waardoor de plant in het vervolg zelf een bepaald, voor de mens onschadelijk, insecticide produceert¹³. De moleculaire aanpak van de gewasbescherming biedt ongetwijfeld een lonkend perspectief. Het zou echter onverstandig zijn het onderzoek op organismaal niveau nu te verwaarlozen, want onze kennis van de biologie van signaalstoffen vertoont nog veel te

grote lacunes.

Ik kan mij voorstellen dat het geschetste beeld met betrekking tot insecten de vraag oproept of de mens dan soms in een uitzonderingspositie verkeert en helemaal verstoken is van het chemische communicatiekanaal. Het ligt niet op mijn weg daar hier op in te gaan, maar een tweetal voorbeelden die er op wijzen dat ook wij, hoewel veelal onbewust, via signaalstoffen elkaar beïnvloeden, prikkelt wellicht uw nieuwsgierigheid.

Engelse onderzoekers hebben vastgesteld dat zakelijke rekeningen die waren gedrukt op papier dat was geïmpregneerd met androgene steroïden, waarvan bekend is dat zij in vluchtige toestand een signaalfunctie kunnen hebben en een rol spelen bij dominantieverhoudingen tussen primaten, sneller werden betaald dan rekeningen op onbehandeld papier. Uit het feit dat voor deze vinding een patentaanvraag loopt, blijkt dat de ontdekkers behalve de signaalstof ook geld ruiken¹⁴.

Een andere aanwijzing voor het bestaan van signaalstoffen bij de mens is gebaseerd op de waarneming dat bij vrouwen die in groepen samenwonen, zoals b.v. in internaten het geval is, er geleidelijk aan een zekere synchronisatie in de menstruatiecycli optreedt. Het vermoeden dat dit verschijnsel door signaalstoffen wordt veroorzaakt lijkt bevestigd te worden door de uitkomsten van een experiment waarin een aantal vrijwilligsters regelmatig roken aan een watje met okselgeur van een bepaalde donorvrouw, die dus als een soort trendsetter fungeerde. Na 4 maanden bleken de maandcycli van de proefpersonen in hoge mate in de tijd samen te vallen met die van de geurdonor¹⁵. Beschikt dan toch ieder mens over een reukzin even fijnzinnig als die van Grenouille, de persona dramatis in onze inleiding? Maar is de toegang voor sommige stukken geurgewaarwording aan ons

bewustzijn ontzegd?

Wat ik hiermee alleen maar heb willen zeggen is dat informatieoverdracht met behulp van signaalstoffen niet het alleenrecht is van insecten.

Mijnheer de Voorzitter,

Dit is, althans officieel, mijn laatste college en als u het niet erg vindt, wil ik dat met enkele persoonlijk getinte opmerkingen afronden. De inhoud van het zojuist gezegde lijkt tamelijk specialistisch van aard. Toch moet ik dan opmerken dat insecten als groep algemeen als een essentieel onderdeel van veel levensgemeenschappen worden beschouwd. De vele vlinders en motjes, inclusief hun jeugdstadia, rupsen, vormen tezamen met de herbivore keversoorten ongeveer 20% van alle diersoorten op aarde. Zij hebben door hun grote aantallen en hun specifieke voedingsgewoontes een grote, zo niet de grootste bijdrage geleverd aan de evolutie van de plantenwereld, als gevolg waarvan de huidige vormenrijkdom van zowel de planten- als de dierenwereld kon ontstaan. Insecten zijn dan ook niet alleen onmisbare elementen, maar tevens vormgevers van ieder biologisch systeem waarvan zij deel uitmaken.

Het is vanuit dit perspectief van biologisch denken dat ik mij, terugblikkend, geen interessanter werkkring had kunnen wensen dan binnen de Landbouwniversiteit, waar mij de gelegenheid werd geboden om in een harmonieuze samenwerking met velen, mij met biologisch onderzoek en onderwijs bezig te houden. Speciaal de samenwerking met leden van de Vakgroep Organische Chemie wil ik, met dank mijnerzijds, hier memoreren.

Het van dichtbij meemaken van wetenschappelijke

ontwikkelingen is buitengewoon fascinerend, ja brengt zelfs aangrijpende momenten met zich mee. Dat geldt zeker ook voor biologisch onderzoek. Het kent de in de fysiologie zo vruchtbaar gebleken reductionistische onderzoeksfase, waarin talloze pareltjes van kennis aan het licht worden gebracht. Maar het is ook waar wat Dick Hillenius verwoordde, toen hij schreef:

het onderzoek vroeg
dat ik stukjes knipte
uit leven dat ik kennen wilde
maar alles wat geknipt werd
was dood
die ik al eerder kende

Gelukkig is het misschien wel moeilijk, maar niet onmogelijk om met behulp van onze brokjes kennis een meer holistisch beeld, hoe onvolledig ook, van de samenhang van dat wat ons omringt, op te bouwen. Natuurlijk zijn we daarbij de gevangene van onze eigen beperkingen, en volgen we meer of minder gedwee een uitgestippeld pad. Maar ik prijs mij al gelukkig dat u mij vanmiddag de gelegenheid hebt geboden u opmerkzaam te mogen maken op de twee fladderende, flirtende vlindertjes, die in het schilderij van Vincent van Gogh "Ronde der gevangenen", los van de mens en zijn zorgen, hun eigen gang gaan. Met dit detail immers heeft de schilder alle treurigheid in het hoofdmotief, onvrije mensen die in elkaars voetspoor kringetjes lopen, geneutraliseerd. Ook met het feit dat u de moeite hebt genomen hier aanwezig te zijn en mij te volgen op het pad van "molecuul tot gedrag", hebt u mij veel genoeg geschonken. Ik hoop dat u het met mij eens kunt zijn dat dit pad, waarop velen van de Vakgroep Entomologie zich bewegen, een goede weg is naar nieuwe en betekenisvolle biologische inzichten, zowel als uiterst nuttige kennis,

die onontbeerlijk is om dreigende catastrofes op aarde te helpen afwenden.

Ik dank u voor uw aandacht.

Noten

- ¹ P. Süskind (1985) *Het Parfum*. Bert Bakker, Amsterdam
- ² J.J.A. van Loon, A. Blaakmeer, F.C. Griepink, T.A. van Beek, L.M. Schoonhoven & Ae. de Groot (1991) An oviposition kairomone for *Pieris brassicae* from the leaf surface of *Brassica oleracea*. (in druk)
- ³ A. Blaakmeer (pers. meded.)
- ⁴ L.M. Schoonhoven (1990) Host marking pheromones in Lepidoptera, with special reference to two *Pieris* spp. *J. Chem. Ecol.*, 16: 3043-3052.
- ⁵ W.C. Ma (1969) Some properties of gustation in the larva of *Pieris brassicae*. *Entomol. exp.appl.* 12: 584-590. J.J.A. van Loon (1989) Chemoreception of phenolic acids and flavonoids in larvae of two species of *Pieris*. *J. Comp.Physiol.* A166: 889-899.
- ⁶ L.M. Schoonhoven, W.M. Blaney & M.S.J. Simmonds (1992) Sensory coding of feeding deterrents in phytophagous insects. In: E.A. Bernays (ed.) *Insect-Plant Interactions*, CRC Press, Boca Raton, 4 (in druk)
- ⁷ M. Rowell-Rahier & J.M. Pasteels (1990) Phenolglucosides and interactions at three trophic levels: Salicaceae-herbivores-predators. In: E.A. Bernays (ed.) *Insect-Plant Interactions*. CRC Press, Boca Raton, 2: 75-94.
- ⁸ J. Bruin, M. Dicke & M.W. Sabelis (1992) Plants are better protected against spider mites after exposure to volatiles from infested conspecifics. *Experientia* (in druk)
- ⁹ W.N. Dixon & T.L. Payne (1980) Attraction of entomophagous and associate insects of the

- Southern pine beetle to beetle- and host tree-produced volatiles. *J. Georgia Entomol. Soc.* 15: 378-389.
- 10 L.M. Schoonhoven, M.S.J. Simmonds & W.M. Blaney (1991) Changes in the responsiveness of the maxillary styloconic sensilla of *Spodoptera littoralis* to inositol and sinigrin correlate with feeding behaviour during the final larval stadium. *J. Insect Physiol.* 37: 261-268.
 - 11 L.E.M. Vet & M. Dicke (1992) Ecology of infochemical use by natural enemies in a tritrophic context. *Annu. Rev. Entomol.* 37: 141-172.
 - 12 H. Schmutterer (1990) Properties and potential of natural pesticides from the neem tree. *Annu. Rev. Entomol.* 35: 271-297.
 - 13 R.L. Meeusen & G. Warren (1989) Insect control with genetically engineered crops. *Annu. Rev. Entomol.* 34: 373-381.
 - 14 Anon. (1991) Pheromone frighteners. *New Scientist*, 26 October 1991, 28.
 - 15 D.M. Stoddart (1990) *The Scented Ape*. Cambridge University Press, Cambridge.