

Er is meer tussen hemel en aarde

interacties tussen ondergrondse en bovengrondse planteneters via geïnduceerde chemische afweer in de waardplant

Planten kunnen zich verdedigen tegen vijanden door de productie van afweerstoffen te verhogen wanneer ze aangevreten worden. Deze zogeheten geïnduceerde afweer vindt zowel in de wortel als in de spruit plaats. Via de signaalstoffen die betrokken zijn bij het inductieproces kan wortelvraat leiden tot veranderingen in spruitafweer en *vice versa*. Hierdoor kunnen interacties tussen wortel- en spruitherbivoren ontstaan.

Entomologische Berichten 65(5): 138-141

Trefwoorden: chemische ecologie, plantenverdediging, multitrofe interacties, bodem

Inleiding

Als onderzoeker zou ik graag even een experiment met u willen doen: sluit uw ogen en denk aan een planteneter insect. Wedden dat u aan een bovengronds organisme dacht! Dat lijkt op zich heel logisch: vretende rupsen op bladeren zijn voor ons mensen nu eenmaal veel zichtbaarder dan een ritnaald die in de aarde aan de wortels knaagt. Desalniettemin kunnen ondergrondse herbivoren veel schade berokkenen aan planten. Een voor de volkstuinders onder u bekend voorbeeld is de schade veroorzaakt door vretende koolwortelvlieslarven *Delia radicum* Linnaeus (Diptera: Anthomyiidae) aan knolraap en andere koolsoorten (figuur 1).

Ook wilde planten hebben te kampen met ondergrondse planteneters van allerlei aard. Dit zijn niet alleen geleedpotigen maar ook bacteriën, schimmels en nematoden, die in de bodem alomtegenwoordig zijn (Van der Putten *et al.* 2001). Deze bodemorganismen zijn zo belangrijk dat hun activiteiten zelfs bijdragen aan het verloop van de successie van natuurlijke plantengemeenschappen (De Deyn *et al.* 2003) en het succes van invasieve plantensoorten (Van der Putten 2002).

Inductie van afweer

Om te kunnen overleven in een wereld vol ondergrondse en bovengrondse belagers moeten planten zich dus zowel in de wortels als in de spruit goed kunnen verdedigen. Voor veel plantensoorten is aangetoond dat zij dit doen met behulp van chemische stoffen, die bovendien vaak in concentratie toenemen wanneer de plant aangevallen wordt (Karban & Baldwin 1997). Deze zogenaamde 'induceerbare afweer' kan een direct effect op de planteneter hebben door hem te ver-

Nicole M. van Dam

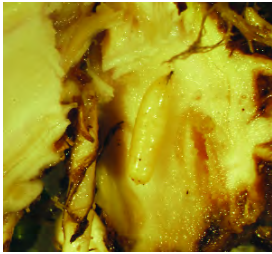
Nederlands Instituut voor Ecologisch Onderzoek (NIOO-KNAW)
Afdeling Multitrofe Interacties
Postbus 40
6666 ZG Heteren
n.vandam@nioo.knaw.nl

jagen, zijn groei te vertragen of hem zelfs te doden. Daarnaast kan induceerbare afweer een indirect effect hebben, bijvoorbeeld als er vluchtige stoffen worden geproduceerd die natuurlijke vijanden van de herbivore naar hun prooi leiden (Dicke 1999). De natuurlijke vijanden zorgen er dan voor dat de planteneter wordt geparasiteerd of opgegeten, wat de schade aan de plant kan beperken.

Induceerbare afweer kan zowel in de wortel als in de spruit plaatsvinden. Sommige induceerbare afweerstoffen, zoals bijvoorbeeld nicotine in tabak en terpenoïden in katoen, worden exclusief in de wortels gemaakt en vervolgens naar de bladeren getransporteerd (Baldwin *et al.* 1994, Bezeemer *et al.* 2003). Andere afweerstoffen, zoals glucosinolaten in koolplanten, worden in beide organen gemaakt en beschermen de plant tegen spruit- en worteleters (Chew 1988, Ludwig-Müller *et al.* 1997, Schoonhoven *et al.* 1998, Potter *et al.* 2000). Ook inductie van indirecte afweer komt voor in de wortels. Wortels van coniferen of maïsplanten die aangevreten worden door keverlarven produceren stoffen die insect-parasitaire nematoden aantrekken (Van Tol *et al.* 2001, Van Tol 2003, Rasmann *et al.* 2005). Het overgrote deel van het onderzoek aan geïnduceerde afweer in planten richt zich echter op de bovengrondse delen van de plant en dus ook op bovengrondse planteneters (Van Dam *et al.* 2003).

Interferentie

Uit onderzoek aan bovengronds geïnduceerde afweer is bekend dat inductieprocessen met elkaar kunnen interfereren. Wanneer een plant bijvoorbeeld tegelijkertijd door een rups en een pathogeen wordt belaagd, is de afweerreactie minder sterk dan wanneer hij alleen maar door een rups wordt aan-



Figuur 1. Larve van koolwortelvlieg op wortels van zwarte mosterd. Foto: Nicole van Dam.

Larva of the cabbage maggot (Delia radicum) on roots of black mustard (Brassica nigra).

gevreten (Felton & Korth 2000). Dit komt doordat de plant verschillende signaalroutes activeert wanneer hij wordt aangevallen door verschillende vijanden. Als er insecten vreten, wordt meestal de jasmonzuurroute aangeschakeld, terwijl pathogenen, zoals bijvoorbeeld virussen, de salicylzuursignaalroute activeren (Hammerschmidt & Nicholson 1999). Op deze manier kan de plant specifiek reageren op de vijand die hem belaagt. Worden de beide signaalroutes tegelijk geactiveerd, dan kunnen deze gaan interfereren, waardoor de productie van afweerstoffen wordt geremd. Omdat de signalen betrokken bij geïnduceerde afweer via de zeevaten door de hele plant getransporteerd worden (Zhang & Baldwin 1997) kunnen soortgelijke wisselwerkingen ook optreden wanneer planten tegelijkertijd aan de wortels en de spruit worden belaagd.

Interferentie is slechts één manier waarop spruit- en wortelinductie elkaar kunnen beïnvloeden. Het kan bijvoorbeeld ook voorkomen dat een plant niet genoeg grondstoffen heeft om zowel de wortel als het blad voldoende te verdedigen (Van Dam *et al.* 2003). Er ontstaat dan competitie tussen beide organen voor het maken van afweer. Bovendien kan wortelvraat ertoe leiden dat de verdeling van afweer binnen de spruit verandert, waardoor de plant wellicht niet meer optimaal verdedigd is (Bezemer *et al.* 2003; zie ook hieronder bij het voorbeeld van katoen). Het is natuurlijk ook mogelijk dat door vraat aan het ene orgaan de inductiesignalen ervoor zorgen dat de plant over de hele linie beter verdedigd raakt. Het is dus niet moeilijk voor te stellen dat interacties tussen ondergrondse en bovengrondse afweer ingrijpende effecten kunnen hebben op de schade die de plant uiteindelijk zal lijden.

Hogere effecten

Interacties tussen ondergronds en bovengronds geïnduceerde afweer kunnen behalve de plant ook het leven en welzijn van diverse ondergrondse en bovengrondse geleedpotige planteneters beïnvloeden. Deze invloed kan zelfs reiken tot in hogere trofische niveaus, bij (het gedrag van) parasitoiden en roofvijanden van de planteneters. Ik geef hiervan twee voorbeelden die binnen de onderzoeksgroep Multitrofe Interacties van het NIOO zijn onderzocht.

Tabel 1. Gehaltes van de verschillende typen glucosinolaten in de spruit van *Brassica oleracea*-planten, behandeld met jasmonzuur (JA) in wortel, spruit of in beide. Vet = significant hoger dan in de controlegroep. *Levels of various types of glucosinolates in the sprout of B. oleracea plants, treated with jasmonic acid (JA) in root, sprout, or both. Bold = significantly higher than in controls.*

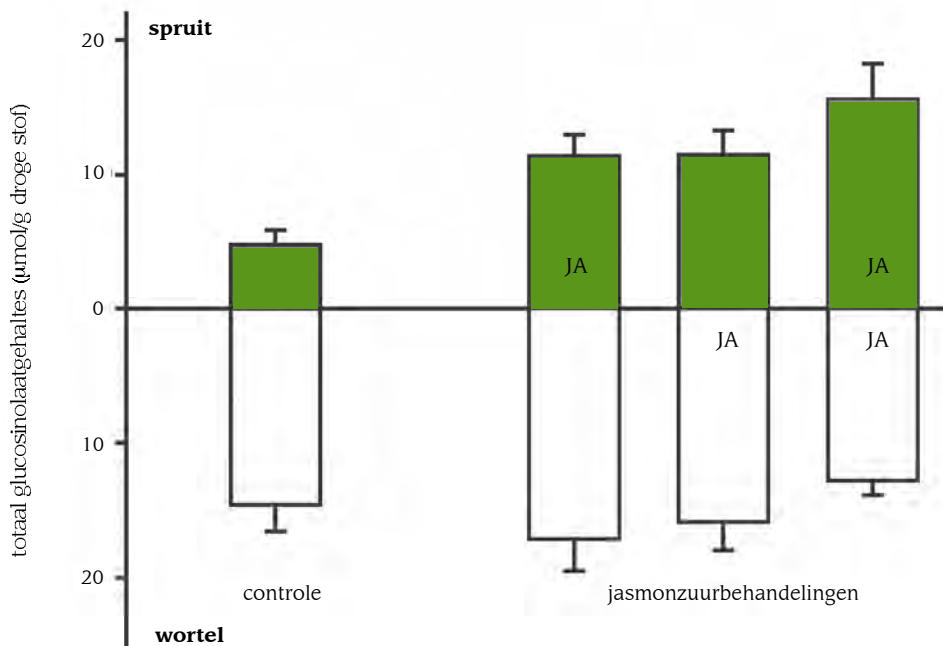
spruit/wortel-behandeling	alkenyl	2OH-alcohol	zwavelhoudend	indool	aromatisch
water/water	1.55 (0.46)	1.92 (0.51)	0.56 (0.08)	0.45 (0.07)	0.28 (0.05)
JA/water	1.83 (0.39)	3.72 (0.68)	0.82 (0.14)	4.48 (0.58)	0.21 (0.03)
water/JA	4.13 (0.46)	4.83 (0.96)	0.89 (0.19)	1.10 (0.14)	0.34 (0.06)
JA/JA	1.41 (0.27)	2.72 (0.75)	0.83 (0.07)	9.72 (2.0)	0.20 (0.04)

Kool

Indien de wilde verwant van onze spruitkool (*Brassica oleracea*) met behulp van jasmonzuur (JA) wordt geïnduceerd, hebben zeven dagen later alleen de bladeren significant hogere gehalten aan glucosinolaten (Van Dam *et al.* 2004). Het maakt niet uit of alleen de bladeren, alleen de wortels, of beide organen met JA worden behandeld: in alle gevallen zijn de totale glucosinolaatgehaltes in de bladeren tot wel drie keer zo hoog als de gehalten in onbehandelde planten (figuur 2). Als we naar de gehalten kijken van de verschillende typen glucosinolaten, maakt het wel degelijk uit of de JA aan de wortels of aan het blad is toegediend. Planten die aan de bladeren met JA zijn behandeld maken significant meer indoolglucosinolaten, terwijl planten die JA aan de wortels toegevoegd hebben gekregen juist meer alkenylglucosinolaten maken (tabel 1). Het verschil tussen deze twee categorieën is dat bij vraat alleen alkenylglucosinolaten de zeer giftige en scherp ruikende isothiocyaten produceren, terwijl indoolglucosinolaten resulteren in niet-vluchtige carbinolen (Chew 1988). Op basis van onderzoek met kunstmatige diëten was al aangetoond dat rupsen van het klein koolwitje (*Pieris rapae* (Linnaeus)) minder goed groeien op diëten met hogere gehalten aan isothiocyaten-producerende glucosinolaten (Agrawal & Kurashige 2003). Ook wij vonden dat *P. rapae*-rupsen er 3,5 dagen langer over deden om te verpoppen als ze gevoerd werden met bladeren van wortelgeïnduceerde spruitkoolplanten dan rupsen die bladeren van spruitgeïnduceerde planten kregen aangeboden. Dit toont aan dat bovengrondse verschillen in chemische samenstelling die veroorzaakt worden door wortelinductie effect kunnen hebben op de ontwikkeling van bovengrondse planteneters.

Sterker nog, chemische verschillen tussen kruisbloemigen kunnen zelfs tot op het vierde trofische niveau effect sorteren: de generalistische hyperparasitoid *Lysibia nana* Gravenhorst doet het slechter op cocons van zijn gastheer, de sluipwesp *Cotesia glomerata* Linnaeus (derde trofische niveau), uit rupsen van groot koolwitje (*Pieris brassicae* (Linnaeus); tweede trofische niveau) die gegeten hebben van de chemisch goed verdedigde zwarte mosterd (*Brassica nigra*, eerste trofische niveau) dan op cocons uit rupsen die van spruitkool hebben gegeten (Harvey *et al.* 2003). Dit verschil verdwijnt als de hyperparasitoiden meer dan drie dagen oude *Cotesia* cocons krijgen aangeboden waarin de poppen al hun meconium hebben uitgescheiden. Omdat meconium ook chemische plantenstoffen bevat die de pop loost voor de metamorfose plaatsvindt, doet dit vermoeden dat er iets chemisch uit de plant via de rups en de eerste sluipwesp 'omhoog is gekomen' in de voedselketen waardoor de hyperparasitoid slechter presteert op de jongere poppen. Het interessante is dat de rups en de sluipwesp *C. glomerata* beide

specialisten zijn en niet significant verschillend presteren wanneer de waardplant beter is verdedigd (Harvey *et al.* 2003).



Figuur 2. Totale glucosinolaatgehalten in wortel (witte balken) en spruit (groene balken) van wilde koolplanten behandeld met jasmonzuur (JA) aan de wortel, aan de spruit, of aan beide. De plaats van JA geeft het behandelde orgaan aan.

*Total levels of glucosinolates in root (white bars) and sprout (green bars) of wild cabbage plants (*Brassica oleracea*) treated with jasmonic acid (JA) at the root, the sprout, or both. The position of JA indicates the treated organ(s).*

Katoen

Katoenplanten (*Gossypium herbaceum*) bevatten terpenoïden, zoals bijvoorbeeld gossypol, die de plant verdedigen tegen verschillende herbivoren. In onbeschadigde planten bevatten de jongste bladeren de hoogste concentraties van deze afweerstoffen en deze bladeren worden daarom gemeden door generalistische herbivoren als *Spodoptera exigua* (Hübner)-rupsen (Bezemer *et al.* 2003). Worden de planten echter ondergronds aangevreten door ritnaalden (*Agrotis lineatus* (Linnaeus)) dan nemen de terpenoïdgehalten in de spruit toe. Daarnaast verandert ook de verdeling van terpenoïden over de bladeren: als gevolg van de wortelvraat neemt het gehalte in oude bladeren naar verhouding meer

toe dan in jonge bladeren (Bezemer *et al.* 2003). Rupsen die op de bladeren vreten kunnen dan niet meer kiezen voor bladeren met lage gehalten aan afweerstoffen en groeien langzamer dan op planten zonder ritnaalden op de wortel. Daarnaast produceren katoenplanten ook extrafloraal nectar in speciale nectarklieren op bladstelen en stengels (figuur 3). Deze nectar trekt roofvijanden van plantenetende insecten aan, bijvoorbeeld mieren of parastoïden (Wäckers 2002). De productie van extrafloraal nectar wordt ook verhoogd door wortelvraat, wat ertoe kan leiden dat de langzamer groeiende rupsen ook nog eens sneller worden opgevreten of geparasiteerd door de aangelokte roofvijanden (Wäckers & Bezemer 2003).



Figuur 3. Extrafloraal nectar op kelkblad van katoenplant. Foto: Felix Wäckers
Extrafloral nectar on sepal of cotton.

Betrekkelijk nieuw

Het is fascinerend om te zien dat insecten zonder direct contact met elkaar een grote invloed op elkaars leven en welzijn kunnen uitoefenen via geïnduceerde chemische afweer in de plant. Aangezien onderzoekers pas kort geleden aandacht hebben gekregen voor interacties tussen ondergronds en bovengronds geïnduceerde afweer, zijn er nog veel vragen te beantwoorden omtrent de ecologische effecten hiervan op planten, herbivoren en hun natuurlijke vijanden. Ik verwacht dan ook dat we over een tijdje nog veel meer mooie voorbeelden kunnen presenteren over de chemie 'tussen hemel en aarde'.

Dankwoord

Met dank aan Felix Wäckers en Wim van der Putten voor hun commentaar op de tekst van dit artikel en het beschikbaar stellen van foto's.

Literatuur

- Agarwal AA & Kurashige NS 2003. A role for isothiocyanates in plant resistance against the specialist herbivore *Pieris rapae*. *Journal of Chemical Ecology* 29: 1403-1415.
Baldwin IT, Schmelz EA & Ohnmeiss TE 1994. Wound-induced chan-

- ges in root and shoot jasmonic acid pools correlate with induced nicotine synthesis in *Nicotiana sylvestris* Spegazzini and Comes. *Journal of Chemical Ecology* 20: 2139-2157.
- Bezemer TM, Wagenaar R, Dam NM van & Wäckers FL 2003. Interactions between above- and belowground insect herbivores as mediated by the plant defense system. *Oikos* 101: 555-562.
- Chew FS 1988. Biological effects of glucosinolates. In: Cutler HG (ed). *Biologically active natural products*. ACS, Washington DC: 155-181.
- Dam NM van, Harvey JA, Wäckers FL, Bezemer TM, Putten WH van der & Vet LEM 2003. Interactions between aboveground and belowground induced responses against phytophages. *Basic and Applied Ecology* 4: 63-77.
- Dam NM van, Witjes L & Svatos A 2004. Interactions between aboveground and belowground induction of glucosinolates in two wild *Brassica* species. *New Phytologist* 161: 801-810.
- Deyn GB de, Raaijmakers CE, Zoomer HR, Berg MP, Ruitter PC de, Verhoeff HA, Bezemer TM & Putten WH van der 2003. Soil invertebrate fauna enhances grassland succession and diversity. *Nature* 422: 711-713.
- Dicke M 1999. Are herbivore-induced plant volatiles reliable indicators of herbivore identity to foraging carnivorous arthropods? *Entomologia Experimentalis et Applicata* 91: 131-142.
- Felton GW & Korth KL 2000. Trade-offs between pathogen and herbivore resistance. *Current Opinion in Plant Biology* 3: 309-314.
- Hammerschmidt R & Nicholson RL 1999. A survey of plant defense responses to pathogens. In: Agrawal AA, Tuzun S & Bent E (eds). *Induced plant defenses against pathogens and herbivores*. APS Press, St. Paul, Minnesota: 55-72.
- Harvey JA, Dam NM van & Gols R 2003. Interactions over four trophic levels: foodplant quality affects development of a hyperparasitoid as mediated through a herbivore and its primary parasitoid. *Journal of Animal Ecology* 72: 520-530.
- Karban R & Baldwin IT 1997 *Induced responses to herbivory*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
- Ludwig-Müller J, Schubert B, Pieper K, Ihmig S & Hilgenberg W 1997. Glucosinolate content in susceptible and resistant Chinese cabbage varieties during development of clubroot disease. *Phytochemistry* 44: 407-417.
- Potter MJ, Vanstone VA, Davies KA & Rathjen AJ 2000. Breeding to increase the concentration of 2-phenylethyl glucosinolate in the roots of *Brassica napus*. *Journal of Chemical Ecology* 26: 1811-1820.
- Putten WH van der 2002. Plant population biology - How to be invasive. *Nature* 417: 32-33.
- Putten WH van der, Vet LEM, Harvey JA & Wäckers FL 2001. Linking above- and belowground multitrophic interactions of plants, herbivores, pathogens and their antagonists. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 547-554.
- Rasmann S, Kollner TG, Degenhardt J, Hiltbold I, Toepfer S, Kuhlmann U, Gershenzon J & Turlings TCJ 2005. Recruitment of entomopathogenic nematodes by insect-damaged maize roots. *Nature* 434: 732-737.
- Schoonhoven LM, Jermy T & Loon JJA van 1998 *Insect-plant biology. From physiology to evolution*. Chapman & Hall, London.
- Tol RWHM van 2003. *Parfum fatale* voor de taxuskever, een succesvolle plaag uit de Alpen. *Entomologische Berichten* 63: 2-6.
- Tol RWHM van, Sommen ATC van der, Boff MIC, Bezooijen J van, Sabelis MW & Smits PH 2001. Plants protect their roots by alerting the enemies of grubs. *Ecology Letters* 4: 292-294.
- Wäckers FL 2002. Geraffineerde suikers. Zoete beloningen in mutualistische interacties. *Entomologische Berichten* 62: 2-6.
- Wäckers FL & Bezemer TM 2003. Root herbivory induces an aboveground indirect defence. *Ecology Letters* 6: 9-12.
- Zhang ZP & Baldwin IT 1997. Transport of (2-¹⁴C)jasmonic acid from leaves to roots mimics wound-induced changes in endogenous jasmonic acid pools in *Nicotiana sylvestris*. *Planta* 203: 436-441.

Ingekomen 1 augustus 2004, geaccepteerd 29 juli 2005.

Summary

There is more between heaven and earth - interactions between underground and aboveground herbivores via induced chemical defence in the host plant

Induced responses in plants are known to occur in both roots and shoots. In their natural environment, most plants will be attacked at both organs simultaneously. Because signalling hormones as well as induced defence products are transported through the plant, root- and shoot-induced responses may interact. Eventually, these interactions may constrain optimal defence induction. Here, two examples are presented that show how induction by root herbivores may affect both direct and indirect shoot defence levels. This shows that the presence of root feeders can have a significant effect on the aboveground multitrophic interactions associated with plants, and, eventually, on plant fitness.