

Opleiding tot gewasbeschermer

In de opleiding tot plantenziektkundige is de laatste jaren veelal de alom voorkomende tendens tot verder reductionisme voortgeschreden (zie figuur 3, Kwadrant I). De aandacht voor de hele systemen raakte daarmee op de achtergrond, waardoor de illusie werd nagestreefd, dat via verder reductie meer zicht op het gedrag van het totale systeem kon worden verkregen, een verblindend inzicht. Meer aandacht voor kwadrant II is daarom nodig, doch ook de sociaal economische omgeving die uiteindelijk worden gedictieerd door de normen en waarden in kwadrant IV moeten een vertrouwd onderwerp voor de gewasbeschermer van de toekomst zijn. Gewasbescherming heeft een sleutelpositie in de ecologische modernisering, de opleiding dient daarop te zijn afgestemd.

De geur van gewasbescherming: mogelijkheden voor integratie van veredeling en biologische bestrijding

Marcel Dicke¹, Harro J. Bouwmeester², Rieta Gols¹, Francel W. Verstappen², Jetske G. de Boer¹, Olga E. Krips¹, Iris F. Kappers^{1,2} & Ludo L.P. Luckerhoff^{1,2}
Najaarsvergadering KNPV & 10-jarig jubileum Artemis

¹ Laboratorium voor Entomologie, Wageningen Universiteit, Postbus 8031, 6700 EH Wageningen

² Business Unit Bioscience, Plant Research International, Wageningen Universiteit en Researchcentrum, Postbus 16, 6700 AA Wageningen

Inleiding

Werkgevers die iemand in dienst nemen, zullen maatregelen nemen om hun werknemers effectief te laten werken. De arbeidsomstandigheden moeten zodanig zijn dat de taken waarvoor iemand wordt ingehuurd ook naar behoren uitgevoerd kunnen worden. Dit geldt ook voor boeren en tuinders die er voor kiezen om hun gewassen op milieuveilige manier te beschermen tegen insecten en mijten. Als zij kiezen voor biologische bestrijding, dat wil zeggen voor het inzetten van natuurlijke vijanden van de plaagorganismen, dan zullen ze in hun gewas maatregelen nemen die de effectiviteit van de biologische bestrijders bevorderen. Het gebruik van breedwerkende chemische bestrijding kan bijvoorbeeld niet langer want dat zou de biologische bestrijders doden.

De biologische bestrijders zoals sluipwespen en roofvijanden zijn dieren die meestal tussen de 0.5 en 3 mm klein zijn. Deze dieren moeten in een driedimensionaal gewas de plaaginsecten vinden, wat met name bij lage dichtheden een niet geringe opgave is. Dat zijn echter wel de omstandigheden waaronder de tuinder de biologische bestrijders wil laten werken. Als de biologische bestrijders de plaagorganismen lukraak zouden moeten zoeken, dan zouden ze niet veel plaaginsecten vinden en derhalve ook niet veel nakomelingen produceren. De biologische bestrijders staan onder natuurlijke selectiedruk om hun slachtoffers zo efficiënt mogelijk te vinden om daarmee zoveel mogelijk nakomelingen te produceren en zo hun fitness te maximaliseren. Om dit te doen zouden ze bij voorkeur informatie van hun slachtoffers moeten gebruiken want die informatie duidt op de meest directe wijze op hun aanwezigheid. Hun slachtoffers, echter, staan onder selectiedruk om zo min mogelijk informatie te verspreiden die hun vijanden aantrekt. Het blijkt dat ze daar



Marcel Dicke (G. Vos, PD)

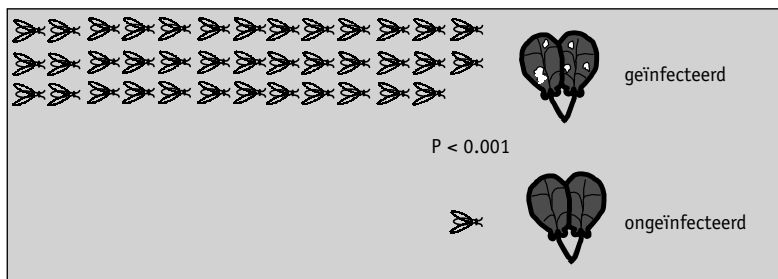
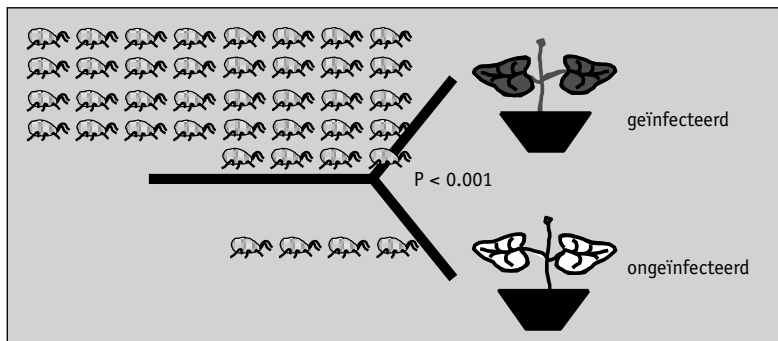
goed in slagen, want de meeste natuurlijke vijanden kunnen hun slachtoffer niet van een afstand waarnemen. Voor de plant waar de plaaginsecten van eten is het echter voordelig als de vijanden van de planteneters hun slachtoffers vinden en consumeren. Onderzoek in de afgelopen twintig jaar heeft aangetoond dat insecteneters hun slachtoffers o.a. weten te localiseren met behulp van geurstoffen die de plant produceert in reactie op vraat van planteneters (Dicke & van Loon; Figuur 1). Deze geurstoffen worden actief door de plant gemaakt in reactie op vraatschade (Paré & Tumlinson 1997). De plant reageert op orale secreties van de planteneter (Turlings *et al.*, 1990, Mattiacci *et al.*, 1995) en activeert genexpressie en daarmee biosynthese van geurstoffen (Bouwmeester *et al.*, 1999, Dicke & Van Poecke 2002). De emissie van geurstoffen vindt systemisch plaats, dat wil zeggen zowel vanuit de aangetaste bladeren alsook vanuit de (nog) niet aangetaste bladeren. De emissie is al een aantal uren na de start van de vraat waarneembaar en leidt tot de aantrekking van de vijanden van de planteneter. Dit is aangetoond in laboratoriumopstellingen zoals olfactometers (Dicke *et al.*, 1999) en windtunnels (Steinberg *et al.*, 1992), in semi-veld opstellingen in

een kas (Wiskerke & Vet 1994, Jansen 1999, Dicke *et al.*, 2003) of onder veldomstandigheden (Drukker *et al.*, 1995, Shimoda *et al.*, 1997, Geervliet *et al.*, 2000, Kessler & Baldwin 2001). De geurstoffen worden ook wel omschreven als een 'schreeuw om hulp' of als 'SOS-geurstoffen'.

De eigenschap dat planten SOS-geurstoffen produceren in reactie op vraatschade is aangetoond voor planten in meer dan dertien families (Dicke 1999b). Het is daarom waarschijnlijk dat het gaat om een universele eigenschap in het plantenrijk. Dat wil echter niet zeggen dat alle planten dezelfde typen SOS-geurstoffen produceren. Elke plantensoort reageert met zijn eigen geurprofiel op vraatschade, ook al is er overlap in de componenten van de profielen van verschillende plantensoorten. De samenstelling van het profiel kan ook variëren met de soort plantener die de plant beschadigt en met abiotische omstandigheden zoals vochtigheid, licht, stikstof etc. (Dicke & Vet 1999, Gouinguene & Turlings 20002, Schmelz *et al.*, 2003). Ook is er variatie binnen een plantensoort in de emissie van SOS-geurstoffen. Sommige genotypen of cultivars trekken de vijanden van de planteneters sterker aan dan andere genotypen (Krips *et al.*, 2001). Dit biedt mogelijkheden voor veredelaars om variëteiten te selecteren die biologische bestrijders in sterkere mate aantrekken na beschadiging door plantenteters. Boeren en tuinders die de arbeidsomstandigheden voor hun biologische bestrijders willen optimaliseren zouden er goed aan doen om die cultivars te selecteren die een duidelijk SOS-signaal afgeven.

Directe en indirecte verdediging van planten

Planten hebben van nature twee typen verdediging. Ten eerste directe verdediging waarbij de



Figuur 1: A- Aantrekking van roofmijten in een Y-buisolfactometer naar Lima boonplanten die aangetast zijn door kasspintmijten; B- Aantrekking van *Cotesia glomerata* sluipwespen in een windtunnel naar spruitkoolplanten die aangegeten zijn door rupsen van het koolwitje *Pieris brassicae*.

plant de belager negatief beïnvloedt. Dit kan plaatsvinden met behulp van een dikke waslaag, beharing, of toxische of vraatremmende stoffen. Daarnaast kunnen planten zich indirect verdedigen door de effectiviteit van de vijanden van hun belagers te bevorderen. Dit kan door het verschaffen van schuilplaatsen, van alternatief voedsel of door middel van SOS-geuren (Dicke 1999a).

Binnen de gewasbescherming zijn er twee hoofdlijnen die gevolgd kunnen worden om tot een duurzame en milieuveilige bescherming van gewassen te komen: waardplantresistentie en biologische bestrijding. Deze twee gewasbeschermingsmethoden komen overeen met wat de plant zelf van nature ook doet: waardplantresistentie betreft de directe verdediging en biologische bestrijding betreft de indirecte verdediging.

Plantenveredelaars hebben zich met name gericht op waardplantresistentie en directe verdediging. Wie biologische bestrijders inzet,

realiseert zich meestal niet dat het inzetten van natuurlijke vijanden eigenlijk een versterken van de indirecte verdediging van de plant is. In de praktijk worden biologische bestrijding en waardplantresistentie te weinig op elkaar afgestemd. Er wordt van uitgegaan dat de twee methoden elkaar zonder meer zullen versterken. Er zijn echter voldoende voorbeelden die laten zien dat een verhoogde directe verdediging een negatief effect kan hebben op indirecte verdediging. Gespecialiseerde plantenteters kunnen soms de toxische stoffen uit hun waardplant opslaan en gebruiken in hun verdediging tegen hun eigen natuurlijke vijanden. Rupsen van de tabakspijlstaartmot gebruiken bijvoorbeeld nicotine uit hun waardplant in hun verdediging tegen sluipwespen. Hoe meer nicotine in de plant, hoe beter verdedigd de rupsen zijn (Barbosa 1998, Kahl *et al.*, 2000).

Voor een goede integratie van biologische bestrijding en waardplantresistentie is het van groot

belang dat bij de selectie van cultivars ook effecten op biologische bestrijders meegenomen worden. Andersom is het ook bij de selectie van biologische bestrijders van belang te onderzoeken of de eigenschappen van de waardplant niet interfereren met de effectiviteit van de biologische bestrijding (Van Lenteren & De Ponti 1990, Dicke 1999a).

Biologische bestrijding van spint met roofmijten: zijn er 'hard schreeuwende' planten?

Om te kunnen komen tot gewassen die de aanwezigheid van plaagorganismen zo goed mogelijk markeren via SOS-geurstoffen is het nodig dat er genetische variatie is. Voor verschillende gewassen is aangetoond dat er aanzienlijke variatie kan zijn in de productie van de geurstoffen en dat verschillende genotypen ook leiden tot verschillende mate van aantrekking van biologische bestrijders. Gewassen die in dit verband onderzocht zijn, omvatten bijvoorbeeld maïs, katoen, komkommer, gerbera en boon (Dicke *et al.*, 1990a, Loughrin *et al.*, 1995, Gouin guene *et al.*, 2001, Krips *et al.*, 2001). Tussen maïsvariëteiten werd bijvoorbeeld een achtvoudig verschil in de hoeveelheid geurstofemissie gevonden in reactie op een standaardbehandeling met spuug van de rups *Spodoptera littoralis* (Gouinguene *et al.*, 2001). Gerberacultivars verschillen in de emissie van geurstoffen in reactie op infectie met de kasspintmijt *Tetranychus urticae*. Sommige cultivars produceren minder terpenoiden dan andere cultivars. Roofmijten (*Phytoseiulus persimilis*) worden ook verschillend aange trokken door verschillende gerbera cultivars. De cultivars die meer terpenen produceren zijn aantrekkelijker dan een cultivar die minder terpenen produceert (Krips *et al.*, 2001)). Onder deze terpenen zijn ook enkele verbindingen

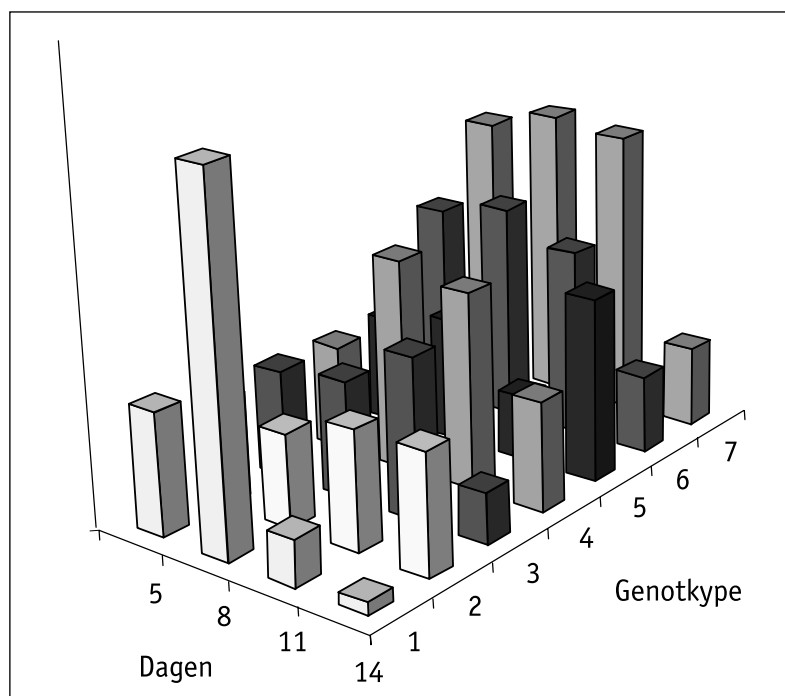
waarvan bekend is dat ze aantrekkelijk zijn voor roofmijten zoals (*E*)- β -ocimene en linalool (Dicke *et al.*, 1990b).

Ook voor komkommervariëteiten is gevonden dat er verschillen zijn in de emissie van geurstoffen in reactie op aantasting door de kasspintmijt (Figuur 2). De biosynthese van één van de geïnduceerde geurstoffen van komkommer, (*E*)-4,8-dimethyl nonatrien, wordt gereguleerd door het enzym (3S)-(*E*)-nerolidol synthase, waarvan de activiteit geïnduceerd wordt door spintvraat maar niet door mechanische beschadiging (Bouwmeester *et al.*, 1999). Als het gen dat codeert voor dit enzym gecloneerd en gekarakteriseerd zou worden, dan kan deze kennis gebruikt worden bij het ontwikkelen van selectiemethoden voor veredelaars.

Selecteren van cultivars die 'harder om hulp roepen'

Het aantonen van genetische variatie in de emissie van SOS-

geurstoffen is een belangrijke stap. Om te kunnen komen tot een selectie van cultivars die hogere concentraties SOS-geurstoffen produceren, is echter meer nodig. Tot op heden hebben we cultivars vergeleken met behulp van chemische analyse en een gedragsbiotoets (Krips *et al.*, 2001). Een chemische analyse van de geur-emissie of een bepaling van de relatieve aantrekking van cultivars voor biologische bestrijders is een gecompliceerde en tijdrovende zaak. Het uitvoeren van een chemische en gedragsmatige analyse vereist de beschikbaarheid van grote planten, beschadiging met het plaagorganisme en tests met hoogwaardige analytische apparatuur en tijdrovende gedragsanalyses. Als er voor het selectieproces een eenvoudige en kosten-effectieve methode gevonden kan worden, dan zou dat het selectieproces enorm vereenvoudigen. Zo'n selectiemethode zou kunnen bestaan uit het gebruik van moleculaire merkers. Om tot zo'n methode te kunnen komen is het van belang om de genen te kennen die



Figuur 2: Tijdreeks van totale geurstofemissie in reactie op spintmijt vraat in zeven komkommer genotypen. Twee weken oude planten werden geïnfecteerd met vijftig spintmijten op dag 0. Geurstoffen werden bemonsterd en gekwantificeerd na 5, 8, 11 en 14 dagen (Bouwmeester *et al.*, 2003).

geïnduceerd worden na vraatschade en die betrokken zijn bij sleutelstappen in de *de novo* biosynthese van de SOS-geurstoffen. Door onze onderzoeksgroep wordt een methode ontwikkeld waarbij met behulp van moleculaire merkers geschikte genotypen of cultivars kunnen worden geselecteerd.

Om aan te kunnen tonen dat bij de selectie van cultivars met een verhoogde geurproductie ook een sterkere aantrekking van natuurlijke vijanden optreedt, zijn de volgende zaken van belang:

1. *Een dosis-respons relatie.* Voor Lima boon planten die besmet zijn met kasspintmijt is recentelijk aangetoond dat een hogere dichtheid aan spintmijten per blad leidt tot een sterkere aantrekking (Gols *et al.*, 2003). Chemische analyses hebben laten zien dat een hogere spintmijtdichtheid inderdaad leidt tot een sterkere geuremissie (De Boer & Dicke 2004).
2. *Relatieve bijdrage van individuele geurstoffen aan de aantrekkelijkheid van de totale geurbron voor natuurlijke vijanden.* Als Limaboon planten geïnfecteerd worden door kasspintmijten dan leidt dat tot de emissie van een geurmengsel dat uit tientallen verbindingen bestaat (Dicke *et al.*, 1999). Het effect van spintmijtinfectie kan nagebootst worden door de toediening van het plantenhormoon jasmonzuur. De toediening van jasmonzuur leidt tot een geurmengsel dat veel gelijkenis vertoont in kwalitatief en kwantitatief opzicht met het geurmengsel dat geproduceerd wordt in reactie op spintmijtinfectie. Eén van de belangrijkste verschillen is de afwezigheid van methyl salicylaat na behandeling met jasmonzuur (Docle *et al.*, 1999). Planten die met jasmonzuur behandeld zijn, zijn weliswaar aantrekkelijk voor de roofmijt *P. persimilis* maar minder sterk dan planten die met spintmijt geïnfecteerd

zijn. Als aan het geurmengsel van jasmonzuur-behandelde planten methyl salicylaat wordt toegevoegd, dan neemt de aantrekking van roofmijten sterk toe (De Boer & Dicke 2004). De aanwezigheid van methyl salicylaat is dus van groot belang voor de aantrekking van roofmijten.

3. *Het kunnen genereren van planten die uitsluitend verschillen in de emissie van één enkele geurstof.* Om de rol van geurstoffen ondubbelzinnig te kunnen aantonen is het van belang te beschikken over planten die verschillen in slechts één of een paar geurstoffen, waarbij de verschillen goed gekarakteriseerd zijn. Transgene planten kunnen daarbij een belangrijk onderzoeksgereedschap zijn. Er zijn reeds diverse terpeen synthases gecloneerd, waaronder het linalool/nerolidol synthase uit aardbei dat een sleutelrol speelt in de biosyntheseweg naar (*E*)-4,8-dimethyl nonatriene (Aharoni *et al.*, 2003). Met deze terpeen synthases kunnen planten getransformeerd worden om te komen tot planten die verschillen in de emissie van één of slechts enkele geurstoffen, waarna de effecten van deze verandering kunnen worden bestudeerd met betrekking tot het gedrag van natuurlijke vijanden. De eerste stappen op deze weg zijn recent met succes gezet (Lücker *et al.*, 2003, Aharoni *et al.*, 2003).
4. *Onderlinge beïnvloeding van de geselecteerde genen en andere genen.* Als er geselecteerd wordt op een verhoogde activiteit van specifieke genen, heeft dit dan invloed op de expressie van andere genen die betrokken zijn bij directe of indirecte verdediging van de plant, of bij andere fitness aspecten van de plant?

Met behulp van fundamentele kennis van het inductieproces en de biosynthese van geïnduceerde geurstoffen kunnen plantengenen

gekaracteriseerd worden die coderen voor enzymen die een sleutel-functie vervullen in de productie en emissie van geïnduceerde geurstoffen. Kennis op genexpressie-niveau kan leiden tot de ontwikkeling van expressie-merkers die gebruikt kunnen worden door veredelaars bij de selectie van planten die gekarakteriseerd worden door een sterkere geurproductie. Dit kan een belangrijke bijdrage leveren aan nieuwe wegen in de plantenveredeling die bijdragen aan een synergistisch effect van veredeling en biologische bestrijding.

Toekomst

Biologische bestrijding wordt veelal gezien als een interactie tussen plaagdieren en hun natuurlijke vijanden die zich in een groene arena afspeelt. In plaats van een passief decor blijken planten een actieve speler te zijn in de interactie tussen planteneters en hun natuurlijke vijanden. De eigenschappen van planten kunnen een belangrijke rol spelen in het succes van biologische bestrijding (Van Lenteren & De Ponti 1990, Dicke 1999a). Bij biologische bestrijding is het van groot belang dat de natuurlijke vijanden de plaagorganismen bij lage dichtheden weten te vinden. Lage dichtheden van planteneters betekenen relatief geringe geurstofemissie. Als echter de cultivars die gekozen worden een maximale reactie vertonen op de aantasting door planteneters dan kan de aantrekking van biologische bestrijders versterkt worden en daarmee het succes van hun inzet vergroot. Om tot dit doel te komen is het van belang om methoden te ontwikkelen die door plantenveredelaars kunnen worden gebruikt zonder dat ze daarvoor tijdrovende procedures hoeven te volgen met ingewikkelde selectiemethoden. De recente ontwikkelingen in de kennis van het productieproces van de geurstoffen in de plant en de reacties daarop van natuurlijke vijanden bieden daartoe veelbelo-

vende perspectieven.

Dit onderzoek wordt mede mogelijk gemaakt door financiële ondersteuning van STW (WBI 22.2859 en WPB.5479) en ALW (809.64.011).

Referenties

- Aharoni, A., A.P. Giri, S. Deuerlein, F. Griepink, F.W.A. Verstappen, H.A. Verhoeven, M.A. Jongsma, W. Schwab and H.J. Bouwmeester. 2003. Terpenoid metabolism in wild-type and transgenic *Arabidopsis thaliana* plants. *Plant Cell*, in press
- Barbosa P (1988) Natural enemies and herbivore-plant interactions: influence of plant allelochemicals and host specificity. In: Barbosa P and Letourneau DK (eds) Novel aspects of insect-plant interactions. Wiley and Sons New York, pp 201-229
- Bouwmeester HJ, Verstappen F, Posthumus MA, Dicke M (1999) Spider-mite induced (3S)-(E)-nerolidol synthase activity in cucumber and Lima bean. The first dedicated step in acyclic C11-homoterpene biosynthesis. *Plant Physiology* 121: 173-180
- Bouwmeester H. J., Kappers, I. E., Verstappen, F.W., Aharoni, A., Luckerhoff, L. L. P., Lückler, J., Jongsma, M. A. & Dicke, M. (2003) Exploring multi-trophic plant-herbivore interactions for new crop protection methods. In: Proceedings of the International Congress Crop Science and Technology, Vol. 2, 10-12 November 2003, Glasgow, British Crop Protection Council, Alton, UK, pp 1123-1134.
- De Boer JG (2004) Bugs in odour space: How predatory mites respond to variation in herbivore-induced plant volatiles. PhD thesis, Wageningen University.
- De Boer JG, Dicke M (2004) Prey searching behavior of the predatory mite *Phytoseiulus persimilis*: the role of methyl salicylate. *Journal of Chemical Ecology* 30: (in press)
- Dicke M (1999a) Direct and indirect effects of plants on performance of beneficial organisms. In: Ruberson JR (eds) Handbook of Pest Management. Marcel Dekker New York, pp 105-153
- Dicke M (1999b) Evolution of induced indirect defence of plants. In: Tollrian R and Harvell CD (eds) The Ecology and Evolution of Inducible Defenses. Princeton University Press Princeton, NJ, pp 62-88
- Dicke M, Vet LEM (1999) Plant-carnivore interactions: evolutionary and ecological consequences for plant, herbivore and carnivore. In: Olff H, Brown VK and Drent RH (eds) Herbivores: Between Plants and Predators. Blackwell Science Oxford, UK, pp 483-520
- Dicke M, Van Loon JJA (2000) Multitrophic effects of herbivore-induced plant volatiles in an evolutionary context. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 97: 237-249
- Dicke M, Van Poecke RMP (2002) Signalling in plant-insect interactions: signal transduction in direct and indirect plant defence. In: Scheel D and Wasternack C (eds) Plant Signal Transduction. Oxford University Press Oxford, pp 289-316
- Dicke M, Gols R, Ludeking D, Posthumus MA (1999) Jasmonic acid and herbivory differentially induce carnivore-attracting plant volatiles in lima bean plants. *Journal of Chemical Ecology* 25: 1907-1922
- Dicke M, de Boer JG, Hofte M, Rocha-Granda MC (2003) Mixed blends of herbivore-induced plant volatiles and foraging success of carnivorous arthropods. *Oikos* 101: 38-48
- Dicke M, Sabelis MW, Takabayashi J, Bruin J, Posthumus MA (1990a) Plant strategies of manipulating predator-prey interactions through allelochemicals: prospects for application in pest control. *Journal of Chemical Ecology* 16: 3091-3118
- Dicke M, Van Beek TA, Posthumus MA, Ben Dom N, Van Bokhoven H, De Groot AE (1990b) Isolation and identification of volatile kairomone that affects acarine predator-prey interactions. Involvement of host plant in its production. *Journal of Chemical Ecology* 16: 381-396
- Drukker B, Scutareanu P, Sabelis MW (1995) Do anthocorid predators respond to synomones from *Psylla*-infested pear trees under field conditions? *Entomologia Experimentalis et Applicata* 77: 193-203
- Geervliet JBF, Verdel MSW, Snellen H, Schaub J, Dicke M, Vet LEM (2000) Coexistence and niche segregation by field populations of the parasitoids *Cotesia glomerata* and *C. rubecula* in the Netherlands: predicting field performance from laboratory data. *Oecologia* 124: 55-63
- Gols R, Roosjen M, Dijkman H, Dicke M (2003) Induction of direct and indirect plant responses by jasmonic acid, low spider mite densities or a combination of jasmonic acid treatment and spider mite infestation. *Journal of Chemical Ecology* (in press)
- Gouinguene S, Degen T, Turlings TCJ (2001) Variability in herbivore-induced odour emissions among maize cultivars and their wild ancestors (teosinte). *Chemoecology* 11: 9-16
- Gouinguene SP, Turlings TCJ (2002) The effects of abiotic factors on induced volatile emissions in corn plants. *Plant Physiology* 129: 1296-1307
- Janssen A (1999) Plants with spider-mite prey attract more predatory mites than clean plants under greenhouse conditions. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 90: 191-198
- Kahl J, Siemens DH, Aerts RJ, Gäbler R, Kühnemann F, Preston CA, Baldwin IT (2000) Herbivore-induced ethylene suppresses a direct defense but not a putative indirect defense against an adapted herbivore. *Planta* 210: 336-342
- Kessler A, Baldwin IT (2001) Defensive function of herbivore-induced plant volatile emissions in nature. *Science* 291: 2141-2144
- Krips OE, Willems PEL, Gols R, Posthumus MA, Gort G, Dicke M (2001) Comparison of cultivars of ornamental crop *Gerbera jamesonii* on production of spider mite-induced volatiles, and their attractiveness to the predator *Phytoseiulus persimilis*. *Journal of Chemical Ecology* 27: 1355-1372
- Loughrin JH, Manukian A, Heath RR, Tumlinson JH (1995) Volatiles emitted by different cotton varieties damaged by feeding beet armyworm larvae. *Journal of Chemical Ecology* 21: 1217-1227
- Lückler, J., Schwab, W., van Hautum, B., Blaas, J., van der Plas, L.H.W., Bouwmeester H.J., Verhoeven, H.A. (2003) Increased and altered fragrance of tobacco plants after metabolic engineering using three monoterpene synthases from lemon. *Plant Physiol.*, in press
- Mattiacci L, Dicke M, Posthumus MA (1994) Induction of parasitoid attracting synomone in brussels sprouts plants by feeding of *Pieris brassicae* larvae: role of mechanical damage and herbivore elicitor. *Journal of Chemical Ecology* 20: 2229-2247
- Mattiacci L, Dicke M, Posthumus MA (1995) beta-Glucosidase: an elicitor of herbivore-induced plant odor that attracts host-searching parasitic wasps. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 92: 2036-2040
- Sabelis MW, Van de Baan HE (1983) Location of distant spider mite colonies by phyto-seiid predators: demonstration of specific kairomones emitted by *Tetranychus urticae* and *Panonychus ulmi*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 33: 303-314
- Schmelz EA, Alborn HT, Banchio E, Tumlinson JH (2003) Quantitative relationships between induced jasmonic acid levels and volatile emission in *Zea mays* during *Spodoptera exigua* herbivory. *Planta* 216: 665-673
- Shimoda T, Takabayashi J, Ashihara W, Takafuji A (1997) Response of predatory insect *Scolothrips takahashii* toward herbivore-induced plant volatiles under laboratory and field conditions. *Journal of Chemical Ecology* 23: 2033-2048
- Steinberg S, Dicke M, Vet LEM, Wanningen R (1992) Response of the braconid parasitoid *Cotesia* (= *Apanteles*) *glomerata* to volatile infochemicals: effects of bioassay set-up, parasitoid age and experience and barometric flux. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 63: 163-175
- Turlings TCJ, Tumlinson JH, Lewis WJ (1990) Exploitation of herbivore-induced plant odors by host-seeking parasitic wasps. *Science* 250: 1251-1253
- Van Lenteren JC, De Ponti OMB (1990) Plant-leaf morphology, host-plant resistance and biological control. *Symposia Biologica Hungarica* 39: 365-386
- Wiskerke JSC, Vet LEM (1994) Foraging for solitary and gregariously feeding caterpillars: a comparison of two related parasitoid species. *J. Insect. Beh.* 7: 585-603

Biologische bestrijding van bovengegrondse ziekten: succes bepaald door ecologie en economie

Jürgen Köhl,
Najaarsvergadering KNPV &
10-jarig jubileum *Artemis*

Plant Research International,
P.O. Box 16, 6700 AA Wageningen

Inleiding

Ziekten die bovengegrondse delen van gewassen aantasten kunnen tot grote economische schade leiden. Voorbeelden van belangrijke ziekteverwekkers in Nederland zijn: *Phytophthora infestans* (aardappel), *Botrytis* spp., gespecialiseerde pathogensoorten van ech-