

PLANT-AARDIGE INSECTEN

door Prof. Dr. M. Dicke



Inaugurele rede uitgesproken op 19 maart 1998 ter gelegenheid van de aanvaarding van het ambt van bijzonder hoogleraar 'Insect-Plant Relaties, in het bijzonder Tritrofe Interacties', vanwege de Uyttenboogaart-Eliassen Stichting, bij het Laboratorium voor Entomologie aan de Landbouwniversiteit Wageningen

Iedere vlieg lijkt wel iets
op een andere maar is toch weer
iets nieuws.

Judith Herzberg
Vliegen



PLANT-AARDIGE INSECTEN

Mijnheer de rector, dames en heren,

In de vorige eeuw hadden luizen in het Zweedse dorpje Hurdenborg het politiek voor het zeggen. Zij bepaalden de burgemeestersbenoeming. Als er een nieuwe burgemeester moest komen, gingen de kandidaten rond een tafel zitten, en drapeerden hun baarden over de tafel. De gemeentesecretaris plaatste midden op de tafel een hoofdluis. Degene bij wie de luis in de baard kroop, werd de nieuwe burgemeester. Deze moest een goede gezondheid hebben en de keuze van de luizen achtte men daar een geschikte indicator voor⁽¹⁾.

Insecten staan vandaag de dag niet zo vaak te boek als mensvriendelijk. Ook als het gaat om planten en insecten, dan springen meestal negatieve aspecten in gedachten. Wij zijn ons er sterk van bewust dat er insecten zijn die onze voedsel- of sierplanten consumeren. Maar er zijn ook insecten die een positief effect hebben op planten en daar wil ik het vandaag vooral over hebben.

Planten

Wij leven in een plantaardige wereld. Veruit het grootste deel van de biomassa op aarde bestaat uit hogere planten⁽²⁾. Hogere planten vormen de basis van de meeste voedselnetwerken. Het klassieke beeld van planten is dat het passieve elementen in een voedselnetwerk zijn, dat ze een soort decor vormen waartegen actieve relaties zich afspelen. Het passieve beeld wordt voornamelijk bepaald door het feit dat planten in de aarde geworteld staan en niet weg kunnen lopen voor gevaar. Wie echter in een film van David Attenborough zaailingen van de gatenplant heeft zien 'zoeken' naar een steunplant om daarlangs omhoog te klimmen, kan niet zijn ontkomen aan de

vergelijking met het gedrag van een nest jonge slangen. Het vinden van de steunplant is van levensbelang. Zonder steunplant gaat een zaailing van de gatenplant dood. Ook de dagelijkse bewegingen van diverse plantensoorten met de zon mee laten zien dat ons beeld van de passieve plant te simpel is. Planten reageren op de omgeving en soms gebeurt dat zelfs op een tijdschaal die dieren verrast. Een Venus vliegenva is vliegen te snel af, iets waar wij nog wat van kunnen leren. Niettemin lijkt het geworteld bestaan van planten een handicap, zowel in seksuele interacties (geen mogelijkheid om een partner te gaan zoeken) als in verdediging tegen vijanden (geen mogelijkheid om weg te lopen). Hun overvloedige aanwezigheid op aarde laat echter zien dat planten geenszins een kwijnend bestaan leiden. Dieren spelen daarbij op diverse manieren een rol. Het is een biologische klassieker dat planten voor hun voortplanting afhankelijk zijn van dieren. Maar ook om te kunnen leven en overleven kan een plant afhankelijk zijn van dieren.

Insecten

Dieren zijn voor hun voedsel direct of indirect afhankelijk van planten. Onder de dieren zijn insecten veruit in de meerderheid. Van alle nu bekende diersoorten is driekwart insect. Schattingen van het totaal aantal insecten op aarde liggen in de orde van grootte van 10^{18} - 10^{19} (3,4), een getal dat veel te groot is om ons iets te zeggen. Het komt er ruwweg op neer dat er voor ieder van ons ca. 200 miljoen tot 2 miljard insecten op aarde zijn. Zij variëren in grootte van minder dan 0.5 mm tot wel 30 cm en in gewicht van ongeveer 10 microgram tot wel 40 gram. Hoewel de meeste insecten maar klein zijn, vormen zij een substantieel deel van de aarde in termen van biomassa.

Als we 1 milligram nemen als gewicht van een gemiddeld insect, dit is het gewicht van een kleine mier, dan is er voor ieder mens op aarde ca. 200-2000 kg aan insecten aanwezig.

In totaal zijn er nu bijna 1 miljoen soorten insecten bekend, maar het totaal aantal ligt waarschijnlijk tussen de 10 en 100 miljoen! Iedere insectensoort heeft zijn eigen voedselbehoeften. Ongeveer de helft leeft van hogere planten en de meeste soorten zijn daarin kieskeurig: ze accepteren slechts één of een paar plantensoorten als voedsel. De andere helft van de insectensoorten leeft van andere insecten, van andere dieren of van afval. Onder de insecteneters zijn er twee groepen: de predatoren (roofvijanden) die zelf hun slachtoffer opeten en de parasitoiden (sluipwespen en sluipvliegen) die één of meerdere eieren in of op hun slachtoffer (de gastheer) leggen waarna hun nakomelingen de gastheer opeten en doden.

Ik moet benadrukken dat ik hier voor het gemak ook mijten tot de insecten reken. Wetenschappelijk gezien is dat niet correct, want mijten behoren tot de spinachtigen die acht in plaats van zes poten hebben. Diverse mijten, zoals de roofmijten die een belangrijk onderzoeksobject van mijn studies zijn, gebruiken trouwens hun voorste twee poten als waren het antennen, zodat het verschil in dat opzicht eigenlijk vrij klein is. Ook in andere biologische opzichten die vanmiddag centraal staan, zijn er veel overeenkomsten tussen mijten en insecten. Spraaktechnisch is het gebruik van één term prettig. Immers het is een hele mond vol om over "insect-plant en milt-plant interacties" te spreken.

Interacties

Ecosystemen bestaan uit complexe netwerken van interacties tussen organismen: tussen soortgenoten en tussen individuen van verschillende soorten, tussen sexuele partners, tussen concurrenten, tussen rovers en hun prooi. De studie van interacties tussen organismen is één van de hoofdthema's binnen de biologie. Voor een goed begrip van de opbouw en het functioneren van ecosystemen is het van belang om de onderdelen van de interactie-netwerken te analyseren. De meest gangbare manier om een voedselnetwerk te ontrafelen is door middel van een analyse van alle voedselrelaties uit het netwerk. Dit zijn zogenaamde **directe interacties**: bijvoorbeeld de interactie tussen een plant en een planteneter of tussen een planteneter en diens vijand. De uitkomst van deze interacties is afhankelijk van de eigenschappen van de beide spelers in het spel. Het gaat om eigenschappen in een aanval-verdedigingsspel. De plant kan zich onsmakelijk maken door giftige stoffen te maken. De planteneter op zijn beurt kan enzymen produceren die de plantengiften afbreken voordat ze hem schade berokkenen.

Het opdelen van een voedselnetwerk in een verzameling van directe interacties levert echter geen juist beeld op van een ecosysteem. Er bestaan namelijk ook **indirecte interacties**, dat wil zeggen interacties tussen organismen die géén voedselrelatie hebben. Bijvoorbeeld tussen planten en de vijanden van planteneters. Deze **indirecte interacties** kunnen van groot belang zijn voor de uitkomst van **directe interacties**. De effecten van vleeseters op planteneters hebben een uitwerking op de interactie tussen plant en planteneter. Als de vleeseter een sterk negatief effect heeft op de dichtheid aan planteneters dan

leidt dit tot een verminderde consumptie van voedselplanten door planteneters. De vleeseters hebben dus een effect op de directe interactie tussen planteneter en plant. Ecosystemen bestaan voor een belangrijk deel uit interacties tussen insecten en planten. Planten zijn daarbij dominant qua biomassa en insecten qua aantallen soorten en individuen. Ik wil nader met u kijken naar insect-plant interacties.

Insect-plant relaties: tritrofe interacties

Planten vormen het voedsel van een groot aantal soorten insecten en verdedigen zich via bijvoorbeeld giftige stoffen, smaakvergallers, of stekels. Maar geen plant ontkomt aan insecten, er is altijd wel minstens één soort die door de verdediging heenbreekt en zich specialiseert in het vinden en consumeren van die ene plantensoort. Plantenetende insecten hebben zelf ook hun vijanden waarmee ze in een aanval-verdedigingsspel gewikkeld zijn. Dat werd echter lange tijd gezien als een apart spel waar de plant niet aan deelnam.

Er kwamen evenwel steeds meer waarnemingen die aantoonde dat de uitkomst van een bepaalde interactie tussen een planteneter en zijn vijand afhankelijk was van de plantensoort waarop de interactie plaatsvond. In de 80er jaren wezen Price en collega's er op dat planten twee vormen van verdediging hebben: (1) een **directe** verdediging die de planteneter zelf beïnvloedt en (2) een **indirecte** verdediging door de effectiviteit van de vijanden van de planteneters te vergroten, zeg maar volgens het principe 'de vijand van je vijand is je vriend'⁽⁵⁾. Indirecte verdediging kan op verschillende manieren plaats vinden. Planten kunnen insecteneters bijvoorbeeld schuilplaatsen bieden, waardoor de insecteneters de plant als woonplaats

kiezen. Vanuit de schuilplaatsen zoeken ze op de plant naar planteneters die ze consumeren. Planten kunnen ook de aanwezigheid van insecteneters bevorderen door voedsel zoals stuifmeel of suikerhoudende uitscheidingen aan te bieden. Een derde manier van indirecte verdediging is dat planten insecteneters helpen om de planteneters te vinden. Dit kan de plant doen door geurstoffen als een soort SOS-signalen uit te zenden nadat ze zijn aangevallen. We spreken in het geval van **indirecte** verdediging over interacties in tritrofe systemen, dat wil zeggen interacties tussen drie schakels van een voedselketen, de plant, de planteneter en de vijand van de planteneter.

Mijn interesse gaat vooral uit naar de rol van chemische informatie in tritrofe interacties. Informatie is een bijzonder verschijnsel. Je kunt het niet eten, je gaat er niet dood van en toch is het van groot belang om te kunnen overleven. De rol van informatie in tritrofe interacties kent veel overeenkomsten met de functie van informatie in de menselijke samenleving. Je kunt er van alles mee uithalen. Je kunt eerlijke informatie verspreiden, maar ook misleidende informatie, of je kunt informatie van anderen af luisteren. Wat dat betreft lijken planten en dieren op mensen.

Reacties van planten op insecten en mijten

Planten vormen een rijke bron aan chemische verbindingen⁽²⁾. Er zijn meer dan 100.000 zogenaamde secundaire plantenstoffen bekend en dagelijks worden er nieuwe verbindingen ontdekt. We kunnen planten wel omschrijven als gespecialiseerde chemische fabriekjes. Insecten, zowel de planteneters als de insecteneters, leven derhalve in een chemische wereld. En die chemische wereld is sterk veranderlijk, zowel in ruimte als in tijd.

Binnen een plant varieert de chemische samenstelling van plek tot plek en van moment tot moment. Ook tussen planten van één soort is er variatie. Plantenstoffen zijn een belangrijke bron van informatie voor insecten en de variatie in plantenstoffen is van groot belang voor insecten.

De chemische samenstelling van planten kan veranderen als reactie op beschadiging door bijvoorbeeld een plantenetend insect. In de 70er jaren werd ontdekt dat planten in reactie op beschadiging de productie starten van remmers van verteringsenzymen. Hierdoor wordt de vertering van het plantenmateriaal door insecten bemoeilijkt. In andere gevallen wordt in reactie op vraatschade een al door de plant geproduceerde stof in verhoogde mate geproduceerd, zoals het giftige nicotine in tabaksplanten⁽⁶⁾. Dit betreft interacties tussen de plant en planteneters en dus *directe* verdediging.

Een veranderde chemische samenstelling van planten kan ook effect hebben op insecteneters. Planten kunnen in reactie op vraatschade geurstoffen gaan maken die de vijanden van de plantenetende insecten als een soort lijfwachten aantrekken. Het gewijzigde geurprofiel is daarmee een component van *indirecte* verdediging. Voor carnivore insecten is die informatie belangrijk. De meest betrouwbare informatie voor het vinden van hun voedsel is natuurlijk afkomstig van hun slachtoffer zelf. Die staat echter onder zware selectiedruk om zijn aanwezigheid niet prijs te geven aan zijn vijanden. Bovendien zijn herbivore insecten maar kleine onderdelen van een complexe omgeving en de hoeveelheid informatie die ze verspreiden is dan ook gering. De plant daarentegen is veel groter en bij gelijke productie per eenheid biomassa, produceert een plant grotere hoeveelheden informatie.

Het totale gewicht aan geurstoffen dat een aangetaste plant verspreidt, kan in de orde van grootte van de biomassa van een planteneter insect zijn! En deze informatie kan ook nog eens heel specifiek zijn, bijvoorbeeld voor de soort planteneter die de schade veroorzaakt⁽⁷⁾.

Het is opmerkelijk dat planten een vluchtig SOS-sigitaal verspreiden na vraatschade. Wij hebben dit in een langdurige samenwerking met de vakgroep Organische Chemie in de 80er jaren ontdekt voor bonenplanten die door spintmijten worden beschadigd. Het geurprofiel van de plant verandert na beschadiging drastisch: de plant produceert een aantal terpenoiden en een fenolische verbinding die het geurprofiel na beschadiging domineren. Deze verbindingen worden niet geproduceerd na mechanische beschadiging. De nieuwe geurstoffen trekken roofmijten aan, de vijanden van spintmijten. Deze roofmijten hebben de eigenschap de spintmijtpopulatie volledig uit te moorden, waardoor de plant bevrijd wordt van zijn plaaggeesten. Het vermogen van planten om na beschadiging de vijanden van hun vijanden aan te trekken blijkt vrij algemeen voor te komen. Het is nu aangetoond voor meer dan 20 plantensoorten in 12 families⁽⁸⁾.

Hoewel het een algemeen verschijnsel lijkt te zijn, is het niet zo dat alle plantensoorten op dezelfde manier reageren. Er kunnen twee extremen onderscheiden worden:

(1) Planten die na vraatschade nieuwe verbindingen gaan maken die het geurprofiel domineren, zoals bij bonenplanten en maïsplanten het geval is. Deze geurstoffen worden *niet* gemaakt na mechanische schade^(9,10).

(2) Planten die na vraatschade een geurprofiel uitzenden dat vergelijkbaar is met dat van onbeschadigde of mechanisch beschadigde planten, zij het dat de hoeveelheden veel groter zijn. Een voorbeeld van de tweede

manier is de reactie van koolplanten en katoenplanten op rupsenvraat. Voor katoenplanten is aangetoond dat de reactie van de plant niet een passief verspreiden van al opgeslagen stoffen is, maar dat na vraatschade de geurstoffen nieuw aangemaakt worden⁽¹¹⁾. Dit duidt er op dat in beide typen reactie de planten na beschadiging *actief* geurstoffen aanmaken.

Hoewel in beide gevallen van een actief proces sprake lijkt te zijn, bieden de planten in de twee categorieën heel verschillende informatie aan. De geur van een bonenplant is na aantasting volledig anders dan voor aantasting. Het is waarschijnlijk gemakkelijker om onderscheid te maken tussen een onbeschadigde bonenplant en een bonenplant met vraatschade, dan in het geval van koolplanten. Dit blijkt ook uit gedragsonderzoek. Carnivoren die hun slachtoffer zoeken op bonenplanten worden *niet* aangetrokken door bonenplanten met mechanische schade. Daarentegen worden insecteneters die hun slachtoffer op koolplanten zoeken, aangetrokken door mechanisch beschadigde koolplanten.

Signaaloverdracht en het op gang brengen van geurproductie

Dat planten reageren op vraatschade door actief geurstoffen te produceren brengt de vraag naar voren hoe deze reactie tot stand komt. In welke mate beïnvloedt de plant deze reactie. Het idee van de passieve plant maakt deze vraag extra uitdagend.

Het beeld dat is ontstaan door meer dan 10 jaar onderzoek aan verschillende tritrofe systemen is het volgende. Als een insect van een plant eet, komt er speeksel of spuw in de wond. Dit spuw dat mogelijk zorgt voor een voorvertering van het voedsel, bevat een zogenaamde

'exogene elicitor', een uitlokker van de plantenreactie. In twee gevallen is die elicitor geïdentificeerd. In het geval van rupsen van het grote koolwitje is het een enzym, β -glucosidase⁽¹²⁾. Bij rupsen van de floridamot is het een verbinding die een vetzuurdeel en een aminozuurdeel heeft⁽¹³⁾. Deze elicitors kunnen een reactie opwekken die gelijk is aan de reactie op vraatschade door de respectievelijke rupsen. Sluipwespen die rupsen van het koolwitje aanvallen maken géén onderscheid tussen een blad dat behandeld is met β -glucosidase en een blad dat behandeld is met rupsenspuug⁽¹²⁾.

Na aanvreten maakt de plant lokaal actief de carnivoor-recruterende geurstoffen. Deze productie komt na een aantal uren op gang. Het is dus geen passief proces zoals het vrijkomen van stoffen door het openbreken van cellen. Waarschijnlijk is een hele keten van zogenaamde signaaloverdracht-stappen betrokken. Deze keten van stappen leidt tot de aanmaak van enzymen die betrokken zijn bij het productieproces van de geurstoffen. Het plantenhormoon jasmonzuur speelt een rol in deze keten. Het hormoon wordt waarschijnlijk aangemaakt in reactie op de beschadiging. Toediening van dit hormoon aan een onbeschadigde bonenplant brengt de productie van de geurstoffen op gang en leidt tot aantrekking van de natuurlijke vijanden van de planteneter. Dit hormoon neemt een bijzondere plaats in in het reactievermogen van planten op hun omgeving. Het speelt ook een rol bij het op gang brengen van directe verdediging. Het intensificeert bijvoorbeeld de nicotineproductie in tabaksplanten. Interessant is dat het daarnaast ook een rol speelt in de beweging van planten. Jasmonzuur is bijvoorbeeld betrokken in de reactie van ranken van planten op steunpunten waarbij de rank zich kronkelt om het steunpunt

en de plant zich er aan optrekt!

Naast geurproductie op de plaats van beschadiging kan er ook een zogenaamde systemische inductie optreden. De héle plant doet mee in de reactie. Er gaat een signaal van de aangetaste bladeren naar de onaangetaste bladeren dat daar de productie van geurstoffen op gang brengt. Dit signaal is op te vangen door de sapstroom van de plant af te tappen.

De opheldering van de keten van signaaloverdrachtstappen in de plant is pas recent ter hand genomen. Er lijken raakvlakken te zijn met de signaaloverdrachtketen in geïnduceerde *directe* verdediging, vooral voor gevallen waarbij vraatschade betrokken is.

Verdere analyse van de signaaloverdrachtketen is een speerpunt van mijn onderzoeksplannen. De aanpak zal bestaan uit een combinatie zijn gedragsoecologie, analytische chemie en genetica. Vooral voor het laatste aspect is het oog gevallen op zandraket, *Arabidopsis thaliana*, als modelplant. Er is veel genetische kennis over deze plant voorhanden, inclusief kennis over geïnduceerde directe verdediging tegen ziektenverwekkers. Dit biedt een goed uitgangspunt voor studies naar geïnduceerde indirecte verdediging tegen insecten. Er zijn diverse mutanten beschikbaar die defect zijn in één stap van een signaaloverdracht-keten. Door de reactie van zulke mutanten op insectenvraat te bestuderen, kan vastgesteld worden of de uitgeschakelde stap een rol speelt bij het op gang brengen van de geurproductie.

Variatie en het belang van onderzoek naar het gedrag van insecteneters

Variatie is een centraal kenmerk in de geurige interactie tussen planten en insecteneters. Dat is niet vreemd, want

het betreft een interactie via informatie en informatie is bij uitstek geschikt voor het spelen van spelletjes. Er is variatie aan de bron en variatie bij de ontvanger van de chemische informatie. Vanzelfsprekend reageren plantensoorten verschillend op dezelfde planteneter en uiteraard verschillen twee soorten vijanden van planteneters in hun reactie op dezelfde informatie. Er is echter ook variatie in de productie tussen individuele planten en variatie in de reactie tussen individuele insecten. De reactie van planten kan bijvoorbeeld afhankelijk zijn van de soort planteneter die de plant beschadigt, of van het genotype van de plant. Bonenplanten die door één van twee bladluissoorten geïnfecteerd worden, verspreiden geurbouquetten die in kleine onderdelen van elkaar verschillen. Een sluipwesp die slechts één van de twee bladluissoorten kan gebruiken als gastheer wordt aangetrokken door het geurbouquet van bonenplanten geïnfecteerd met haar gastheer, maar niet door planten geïnfecteerd door de niet-gastheer-bladluizen⁽¹⁴⁾. Op het eerste gezicht lijken de verschillen in de geurbouquetten klein, maar de verschillen bevatten voor de sluipwespen essentiële informatie: namelijk over de aanwezigheid van een wel of niet geschikte gastheer! Er is momenteel een tendens om het onderzoek naar SOS-signalen van planten vooral te concentreren op chemische analyses omdat het gedragsonderzoek tijdrovend zou zijn. Het zojuist gegeven voorbeeld illustreert echter dat het vergelijken van geurprofielen alléén onvoldoende is. Het insect is nodig om te kunnen concluderen of de chemische verschillen in geurbouquetten een biologische betekenis hebben. Een werkwijze die uitsluitend gebaseerd is op chemische analyses gaat er van uit dat de apparatuur even gevoelig is als het insect. Kleine componenten van

een geurmengsel kunnen echter een groot effect hebben op het gedrag van een insect. Insecten zijn veel gevoeliger dan de detector van een gaschromatograaf. Verschillen die ons heel klein lijken, kunnen voor insecten van groot belang zijn. Het is daarom essentieel om ook gedrags-onderzoek te doen.

Naast variatie aan de bron van de informatie is er ook variatie in de reactie van de insecteneters. De reactie van individuele insecteneters kan afhankelijk zijn van hun ervaring met plantengeuren in combinatie met een succesvol vinden van een slachtoffer. Net als de honden van Pavlov vertonen sluipwespen bijvoorbeeld een fantastisch vermogen om een ervaring (leggen van een ei in een gastheer) te associëren met de geur die er om de gastheer heen hangt. Op deze manier kunnen sluipwespen zelfs onnatuurlijke geurbouquetten leren⁽¹⁵⁾. Dit is bij uitstek het terrein van mijn collega Louise Vet die daar zelf bij een latere gelegenheid dieper op in zal gaan. We hebben ook veel ervaring met variatie die veroorzaakt wordt door de fysiologische conditie van het dier, zoals de mate van hongering of de behoefte aan specifieke nutriënten. Informatie over de aanwezigheid van een bepaalde inferieure prooi soort kan leiden tot het zoeken van die prooi onder ongunstige omstandigheden, terwijl onder gunstige voedsel-omstandigheden de informatie van deze inferieure prooi geen zoekreactie opwekt⁽¹⁶⁾.

Chemische informatie van planten in een voedselnetwerk

Het interessante van chemische informatie is dat het gebruikt of misbruikt kan worden door iedereen in de omgeving. Dit betekent dat de functie van de informatie, en de voor- en nadelen pas duidelijk zijn als alle inter-

acties waarin die planteninformatie een rol speelt, onderzocht zijn. De planteninformatie kan bijvoorbeeld gebruikt worden door buurplanten, door planteneters die op zoek zijn naar een voedselplant, door concurrenten van de carnivoor, of vijanden van de carnivoor^(17,18,19). De analyse van interacties tussen plant, planteneter en carnivoor is het begin van de analyse van een veel omvangrijker informatienetwerk. De analyse van informatienetwerken is gecompliceerder dan de analyse van voedselnetwerken: immers het informatienetwerk omvat de directe én de indirecte interacties. Het is daarom verstandig om te beginnen bij eenvoudige netwerken en de daaruit komende kennis te gebruiken voor analyse van gecompliceerder informatienetwerken in multitrofe systemen.

Vier vragen van Tinbergen en het Kenniscentrum Wageningen

De Nederlandse etholoog en nobelprijswinnaar Niko Tinbergen heeft duidelijk gemaakt dat er vier vragen zijn die beantwoord moeten worden bij de bestudering van een biologisch fenomeen. Die vragen betreffen de **functie** (de 'waarom' vraag), het **mechanisme** (de 'hoe' vraag), de **fylogenie** (afstamming) en **ontogenie** (ontwikkeling). Tinbergen benadrukte dat het bestuderen van de vier vragen *samen* belangrijk is⁽²⁰⁾. Voordat ik dat toelicht voor het onderzoek aan insect-plant interacties wil ik het belang van de vier vragen illustreren aan de hand van een typisch Wagenings fenomeen, nl. het Kenniscentrum Wageningen, de nieuwe organisatie waarin de Dienst Landbouwkundig Onderzoek, de landbouwkundige proefstations en de Landbouwuniversiteit geïntegreerd zullen worden. Voordat aan een ingrijpende operatie als

de oprichting van het Kenniscentrum Wageningen begonnen kan worden, moeten verschillende vragen beantwoord worden. Allereerst de vraag naar de functie: *waarom* is zo'n organisatie nodig? Een mogelijk antwoord is bijvoorbeeld: om kennis op fundamenteel, strategisch en toegepast gebied beter op elkaar af te stemmen en samen sterker te zijn dan apart. Dit antwoord roept vervolgens de vraag op of daarvoor een ingrijpende verweving van drie organisaties nodig is of dat volstaan kan worden met een afstemming van het beleid in de drie instellingen. Een heel ander antwoord op de 'waarom'-vraag is bijvoorbeeld: om op die manier te kunnen komen tot een bezuiniging binnen het landbouwkundig onderzoek. Het antwoord op de waarom-vraag is niet alleen belangrijk om de zin van de actie te kunnen inschatten, maar is ook onlosmakelijk verbonden met de 'hoe'-vraag die het mechanisme betreft: hoe bereik je het doel? Immers, de functie van de nieuwe organisatie bepaalt de benodigde integratie van de diverse onderdelen in de nieuwe organisatie: vindt die integratie plaats op de werkvloer of alleen op het niveau van de beleidsmakers die vervolgens gecoördineerd de onderdelen van de organisatie aansturen? Het mechanisme is ook van belang voor de toekomst. Als je de organisatie te zwaar belast met reorganisatie en bureaucratie, stagneert de ontwikkeling van de deelnemende groepen. Als gevolg daarvan eindig je met een verouderde organisatie, wat de hele operatie zinloos maakt. De mogelijkheden tot de ontwikkeling van een nieuwe organisatie hebben direct te maken met de fylogenie, de afstamming. Immers de historie bepaalt het potentiëel binnen DLO, praktijk-onderzoek en Landbouwniversiteit, die de huidige instellingen gemaakt hebben tot wat zij nu zijn en

waarmee de nieuwe organisatie opgebouwd kan worden. Als de aanleiding tot de operatie een verder verstevigen van het landbouwonderzoek is dan heeft dat een ander effect op de weg naar de nieuwe organisatie dan wanneer er ontevredenheid is over het functioneren van bepaalde onderdelen uit de drie organisaties. Tenslotte is er de ontogenie, de ontwikkeling van onvolwassene naar volwassene. Op het moment dat het Kenniscentrum Wageningen gevormd is, begint het allemaal pas. Dan moet de ingeslagen ontwikkeling zich bewijzen. De kwaliteit van onderzoek en onderwijs en hun ontwikkelingskansen binnen de organisatie bepalen of de organisatie op termijn levensvatbaar is, of dat de operatie geleid heeft tot een sterfhuis. Er moet dus een duidelijke visie zijn, waarop het mechanisme van organisatievorming (de 'hoe'-vraag) is afgestemd. In de huidige discussie over het Kenniscentrum Wageningen zijn nog veel onduidelijkheden, te beginnen met het 'waarom'. Daarnaast wordt de 'hoe'-vraag nog regelmatig nieuw beantwoord zonder dat de 'waarom'-vraag anders beantwoord wordt, wat tot verdere verwarring leidt. Ik hoop dat het u duidelijk is dat het ontwikkelen van een nieuwe organisatie gebaseerd moet zijn op antwoorden op de vier vragen samen, voordat de actie gestart wordt. Alleen dan kan de hele operatie zinvol en duidelijk zijn voor de betrokkenen en succesvol voltooid worden.

Het 'hoe' en 'waarom' van de chemische ecologie

Na dit intermezzo keer ik terug naar chemische informatie in insect-plant relaties, ofwel naar de chemische ecologie. Ook daar zijn deze vier vragen van toepassing. De chemische ecologie is bij uitstek een multidisciplinair wetenschapsgebied. Binnen de chemische ecologie zijn

bijvoorbeeld chemici, moleculair biologen, celbiologen, fysiologen, ecologen, en evolutiebiologen werkzaam. Allereerst is er binnen de chemische ecologie de **functionele benadering**, gekarakteriseerd door 'waarom' vragen. Zoals 'waarom produceert de plant een SOS-sigitaal en niet een giftige stof die de planteneter doodt?', 'waarom reageren natuurlijke vijanden van planteneters op de SOS-signalen en niet op signalen van hun slachtoffers zelf?', of 'waarom produceren sommige planten geheel nieuwe geurstoffen in reactie op vraatschade en produceren anderen meer van hetzelfde?'.

Daarnaast is er de **mechanistische benadering**, waarin 'hoe'-vragen centraal staan. Bijvoorbeeld 'hoe maakt de plant de geurstoffen?', 'hoe snel vindt de productie plaats?', 'hoe lang gaat de productie door?', 'hoe herkennen insecten de geurstoffen?', 'hoe reageren insecten op de geurstoffen?'.

De **fylogenie**, de afstamming speelt bijvoorbeeld een rol bij de vraag waarom sommige planten geheel nieuwe geurstoffen maken en andere meer van hetzelfde.

De **ontogenie**, de ontwikkeling van een individu, is belangrijk omdat er in de ontwikkeling van de plant stadia zijn die meer of minder verdedigingsbehoefstig zijn en stadia die meer of minder tot verdediging in staat zijn. De verschillende wetenschapsgebieden die samenkomen in de chemische ecologie hebben heel verschillende werkwijzen. In de ecologie en evolutiebiologie, bijvoorbeeld, wordt er intensief gezocht naar variatie. Variatie is het aanknopingspunt van natuurlijke selectie. De mate van variatie is dus een indicatie van de selectie in het verleden en de mogelijkheden voor natuurlijke selectie in de toekomst. In de moleculaire biologie en de chemie daarentegen is er weinig aandacht voor variatie

en het onderzoek is meer deterministisch van karakter. Het is de uitdaging binnen de chemische ecologie om niet alleen de onderzoeksvragen en hun antwoorden te integreren maar ook die verschillende werkwijzen op elkaar af te stemmen.

Het integreren van 'hoe' - en 'waarom' -vragen levert een interessant samenspel op. Voordat de vraag 'waarom trekken planten vijanden van planteneters aan' gesteld kon worden was een diepgaande analyse van het mechanisme nodig om vast te stellen dát de plant de geurstoffen maakt. Als je de mechanismen kent en kunt manipuleren, dan heb je handvaten om experimenten op te zetten om waarom-vragen te beantwoorden.

Andersom, als je de functionele aspecten van de mechanismen kent, kun je begrijpen waarom een bepaald mechanisme op een bepaalde manier werkt.

Als we bijvoorbeeld weten hoe insectenvraat leidt tot het activeren van de productie van plantengeuren, dus welke signaaloverdracht-keten er in de plant geactiveerd wordt, dan kan deze kennis gebruikt worden om planten zodanig te manipuleren dat ze **niet** beschadigd worden en **toch** de geurstoffen produceren. We hebben dan kennis in huis die de stap van de beschadiging door planteneters en dus het verwijderen van fotosynthetisch materiaal omzeilt. Dat opent de weg naar onderzoek om de kosten van de geurproductie te bepalen. We kunnen dan één groep planten geuren laten produceren en de controle groep laten we geen geuren produceren. De fitness-kosten in termen van verminderde zaadproductie kunnen dan bepaald worden.

Bij de oplossing van de vraag waarom sommige planten geheel nieuwe geuren produceren en anderen een geurbouquet dat meer van hetzelfde is, is een vergelijking

van de plantensoorten nodig. Het is de vraag of in bepaalde plantenfamilies de mogelijkheden om nieuwe geurstoffen te maken ontbreken omdat in een voorouder die weg is afgesloten, of dat per plantensoort directe en indirecte verdediging negatief gecorreleerd zijn. Immers, het kan zijn dat een sterke directe verdediging de plant minder afhankelijk maakt van indirecte verdediging en andersom. Een prachtig voorbeeld is het onderzoek aan Jacobs kruiskruid⁽²¹⁾. Deze plant kan belaagd worden door bladluizen en door rupsen. Bladluizen leiden wel tot schade aan de plant en een lagere reproductie, maar niet zo sterk als rupsen van de Jacobsvlinder. De rupsen eten een plant volledig kaal. De plant produceert sterk giftige stoffen, pyrrolizidine alkaloiden. Maar niet alle planten produceren deze stoffen in dezelfde mate. Sommige planten hebben weinig alkaloiden. Daardoor hebben ze veel bladluizen met als gevolg - heel belangrijk - ook een regelmatig bezoek door mieren die de bladluizen 'melken'. Zulke planten hebben weinig last van rupsen, want de mieren nemen de rupsen als voedsel mee naar hun nest. Deze planten hebben dus een zwakke directe verdediging en daardoor een sterke indirecte verdediging. Planten met veel alkaloiden daarentegen, hebben weinig bladluizen omdat de luizen niet goed tegen de alkaloiden kunnen. Op deze planten kunnen de rupsen gemakkelijk hun gang gaan: ze hebben weinig last van de alkaloiden en omdat er geen bladluizen zijn, zijn er ook geen mieren op de plant. Zulke planten hebben dus een sterke directe verdediging en daardoor een zwakke indirecte verdediging. Het lijkt er dus op dat de keuze voor één van de twee typen verdediging zich niet verhoudt met het andere type verdediging. Iets dergelijks kan er ook aan de hand zijn met de planten-

geuren. Planten die zich sterk verdedigen middels giftige stoffen, zoals mosterolieglucosiden in kool, hebben mogelijk een minder verfijnd indirect verdedigingsmechanisme via specifieke geurstoffen.

Positie in onderzoekscholen

In de onderzoeksschool Experimentele Plantenwetenschappen, waar mijn onderzoek deel van uitmaakt, ligt de nadruk sterk op de mechanistische benadering. Er is veel kennis in huis over signaaloverdracht in geïnduceerde *directe* verdediging tegen ziektenverwekkers en in de ontwikkeling van planten. Ons onderzoek aan signaaloverdracht in insect-plant relaties heeft diverse aanknopingspunten met dat onderzoek. In samenwerking met fytopathologen, genetici, plantenfysiologen, plantenveredelaars en moleculair biologen kan het onderzoek aan signaaloverdracht in insect-plant interacties een sterke ontwikkeling doormaken.

Daarnaast zal zo'n samenwerking leiden tot inzicht in signaaloverdracht in een bredere context. Daarbij denk ik aan de relatie tussen geïnduceerde *directe* en *indirecte* verdediging, tussen geïnduceerde verdediging tegen plantenziekten en tegen plantetende insecten, en de relatie tussen signaaloverdracht in de ontwikkeling van planten en die in de verdediging van planten. Het recent ingediende voorstel voor een toponderzoeksschool biedt zeer interessante perspectieven voor een diepgaande interdisciplinaire aanpak. Het centrale thema van het voorstel is de ontwikkeling van planten. Binnen de ontwikkeling van planten spelen dezelfde plantenhormonen een rol die ook betrokken zijn bij de verdediging tegen planteneters. Bovendien zijn er verschillen in de potentie tot verdediging tegen planteneters in verschillende stadia

van de ontwikkeling. De ontwikkeling van een plant kan niet los gezien worden van zijn vermogen te overleven in een vijandige wereld.

In mijn onderzoek zal in de komende jaren het mechanistische deel verder geprofileerd worden. Samen met de overige insect-plant onderzoekers binnen de leerstoelgroep Entomologie en de analytisch chemici van de leerstoelgroep Organische Chemie zal de chemisch ecologische inbreng in EPW verder ontwikkeld worden. Onze samenwerking met enkele DLO instituten past in deze opzet. De functionele aspecten zullen echter niet achter de horizon verdwijnen. Wat betreft de functionele benadering zal de vruchtbare samenwerking met de ecologisch entomologen van de leerstoelgroep Entomologie voortgezet worden. Ook op andere terreinen zal ik over de grens van de onderzoekschool EPW initiatieven blijven nemen om het functioneren van signaaloverdracht in insect-plant interacties in het juiste perspectief te kunnen blijven zien. De waargenomen variatie in de productie van plantengeuren in reactie op abiotische en biotische factoren die ook de ontwikkeling van de plant beïnvloeden biedt interessante mogelijkheden op dit gebied.

Fundamenteel en toegepast onderzoek

De voortgang in mijn onderzoek is grotendeels voortgekomen uit een diepgaande interesse in het functioneren van interacties tussen planten, planteneters en insecteneters. Veel van de vragen zijn voortgekomen uit brainstormen over de best mogelijke reacties die planten, of dieren zouden moeten vertonen volgens onze inzichten. Het is dan spannend om te onderzoeken of de voorspelde reacties ook in werkelijkheid bestaan. Een onderzoeker is eigenlijk een detective. Het fundamentele onderzoek

levert vrijwel altijd ideeën op voor de praktijk van de land- en tuinbouw. Deze ideeën zouden nooit ontwikkeld zijn zonder het fundamentele onderzoek dat niet gebonden aan een toepassing plaats vond. Zonder fundamentele kennis bloedt het toegepaste onderzoek dood. Het vanmiddag beschreven onderzoek kan dat prachtig illustreren. Dit onderzoek is voortgekomen uit mijn promotie-onderzoek naar de voedselvoorkeur van roofmijten, een oorspronkelijk zoölogisch georiënteerd onderzoek. De ontdekking dat planten de vijanden van planteneters als een soort lijfwachten recruterend via geurstoffen en dat niet alle planten van een soort dat even sterk doen, heeft geleid tot ideeën die kunnen bijdragen aan de ecologisering van de landbouw. De toepassingen liggen op het terrein van de integratie van biologische bestrijding en waardplantresistentie. Centraal daarin staat dat de informatie-overdracht tussen plant en carnivoor kan leiden tot een afname van het aantal plaaginsecten. Die informatie-overdracht moet dus zo succesvol mogelijk verlopen. Dit betekent dat zowel de productie door de plant als de reactie van de carnivoor zo goed mogelijk moet zijn. Bij de selectie van een landbouwras wordt nu vooral gelet op de kwaliteit van het product en eventueel op de resistentie van het ras tegen ziekten en plagen. Maar tot nu toe werd eigenlijk geen rekening gehouden met de invloed van het gewas op biologische bestrijders. Je zou kunnen zeggen dat boeren en tuinders die roofmijten en sluipwespen inzetten voor biologische bestrijding de arbeidsomstandigheden voor deze dieren zo goed mogelijk moeten maken. En dus moeten ze de juiste planten gebruiken. In dit specifieke geval lijken 'harde schreeuwers' beter dan 'fluisteraars'. Momenteel onderzoeken we wat de beste en snelste methode is om

'harde schreeuwers' van 'fluisteraars' te onderscheiden en ook of we 'fluisteraars' kunnen aanzetten om 'schreeuwers' te worden. Daarvoor is fundamentele kennis van het mechanisme van de opwekking van de plantenreactie essentieel.

Van de andere kant zijn producenten van biologische bestrijdingsorganismen er bij gebaat dat hun insecten zo goed mogelijk werk afleveren. Het is dus van groot belang dat hun dieren zo goed mogelijk reageren op de SOS-signalen van planten. Het fundamentele onderzoek naar variatie in de reactie op de plantengeuren heeft laten zien dat deze reactie in roofmijten kan verdwijnen door een ziekte. In een toegepast project dat wij aansluitend willen uitvoeren zal onderzocht worden hoe de ziekte in een vroeg stadium opgespoord en bestreden kan worden, zodat roofmijten met een kwaliteitskeurmerk geleverd kunnen worden.

Vragen vanuit de landbouwpraktijk en de landbouw-politiek, op dit moment met name rondom ecologisering van de landbouw en productie voor een groeiende wereldbevolking, kunnen aangeven aan welk type toepassingen er op korte termijn in het onderzoek vooral aandacht besteed moet worden. Om voorbereid te zijn op de vragen in de verdere toekomst is deze aanpak echter niet geschikt. Daarvoor is een investering nodig in fundamenteel onderzoek, zodat er nieuwe kennis ontwikkeld wordt die getoetst kan worden aan de potenties voor toepassing.

Dames en heren,

De leerstoel 'Insect-Plant Relaties, in het bijzonder Tritrofe Interacties' is ingesteld door de Uyttenboogaart-Eliasenstichting. Deze stichting heeft als doelstelling de

bevordering van de entomologische wetenschap en is genoemd naar de stichters, het echtpaar Dr. Daniël Louis Uyttenboogaart (1872-1947) en Ellen Dagmar Eliassen (overleden 1946), die beiden de entomologie een warm hart toedroegen. Uyttenboogaart was van 1908-1928 directeur van de Graan Elevator Maatschappij en had een grote interesse in het verzamelen van kevers. Het echtpaar Uyttenboogaart-Eliassen heeft een zeer bijzondere kevercollectie nagelaten. Hun verzameling Nederlandse kevers bevindt zich in het museum van de leerstoelgroep Entomologie in Wageningen. Zij omvat maar liefst 3000 van de 4000 bekende soorten. In het Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis te Leiden bevindt zich de beste collectie ter wereld van kevers van de Canarische eilanden. Dit is indirect te danken aan een keelaandoening van mevrouw Uyttenboogaart, waarvoor zij regelmatig op doktersadvies in zuidelijke streken verbleef. De door haar op de Canarische eilanden verzamelde keversoorten bleken zo bijzonder dat regelmatig materiaal van verschillende Atlantische eilanden door entomologen naar het echtpaar Uyttenboogaart gestuurd werd. De studie van de kevers van de Canarische eilanden bracht Uyttenboogaart er toe om zijn betrekking bij de Graan Elevator Maatschappij in 1928 op te zeggen en zich geheel aan zijn liefde voor de entomologie, met name kevers te wijden⁽²²⁾. Bij zijn overlijden heeft Uyttenboogaart het familievermogen nagelaten ter bevordering van de entomologie.

Geacht bestuur van de Uyttenboogaart-Eliassenstichting, Het bevorderen van de entomologie in Nederland is een taak die ook ruim 50 jaar na het overlijden van het echtpaar Uyttenboogaart-Eliassen nog steeds hard nodig

is. Insecten hebben over het algemeen een slechte naam. Dat is zeer onterecht. Er valt veel te genieten van insecten, denkt u maar aan het genot dat kijken naar vlinders kan opleveren of aan de diverse toepassingen van honing. Maar meestal weten mensen niet dat ze genieten van insecten. Slechts een enkeling zal tijdens het drinken van een glaasje Campari of tijdens het snoepen van Smarties weten dat de in het oog springende rode kleur afkomstig is van schildluizen. Zonder insecten, in dit geval zijderupsen, zou China veel later ontdekt zijn door de Europeanen en insecten zijn volop aanwezig in de schilderkunst in de Nederlanden in de gouden eeuw. Ik ben zeer vereerd om als eerste de Uyttenboogaart-Eliassen-leerstoel te mogen innemen. Het geschetste onderzoeksveld dat ik verder wil uitbouwen, zal bijdragen aan het genieten van insecten in de land- en tuinbouw. Daarnaast ben ik ook samen met mijn collega Arnold van Huis begonnen met een actie om de diverse rollen van insecten in de menselijke samenleving voor een breed publiek te belichten middels de lezingenserie "Insecten en Maatschappij". Daarbij kunnen we rekenen op de enthousiaste medewerking van entomologen, medici, een psycholoog, een egyptoloog, een cultureel anthropoloog en een voedingsdeskundige. De uitgebreide belangstelling van televisie, radio en schrijvende pers voor deze lezingenserie laat zien dat we geslaagd zijn in het onder de aandacht brengen van insecten bij een breed publiek. Toch zijn de media vaak nog heel negatief als het de insecten zelf betreft. Dit laat zien dat er nog veel werk nodig is om een omkeer in de waardering voor insecten te weeg te brengen.

Hooggeleerde Van Lenteren, beste Joop,
Ons eerste contact werd gelegd toen ik in Leiden zocht naar een zinvolle invulling van enkele openstaande weken in mijn kandidaatsprogramma - een situatie die tegenwoordig ondenkbaar is! Ik ging bij jou werken aan kort project over sluipwespen van bladluizen. Jouw enthousiasme voor fundamenteel onderzoek als basis voor toepassingsgericht onderzoek heeft mij zeer gestimuleerd. Mijn interesse in de combinatie van biologie en chemie groeide door een lezing van Richard Jones die bij jou zijn sabbatstijd doorbracht. Dat was de stimulans om bij jou aan chemische ecologie van sluipwespen van fruitvliegen te werken. Je was een uitstekend begeleider van dat afstudeervak, evenals later tijdens mijn promotie-onderzoek. Je interesse in het onderzoek combineer je met een mentorschap waarin vertrouwen en het stimuleren van zelfstandigheid centraal staan.

Voor de instelling van de Uyttenboogaart-Eliassen leerstoel bij de leerstoelgroep Entomologie heb jij veel werk verzet en daarvoor wil ik je van harte bedanken. Je hebt een tomeloze inzet voor de leerstoelgroep Entomologie. Dat betreft zowel de vakinhoudelijke als de menselijke kanten. Aan die inzet, in combinatie met een scherp inzicht, dankt de leerstoelgroep Entomologie haar sterke positie in Wageningen, nationaal en internationaal. Ik vind het een voorrecht om in deze groep te werken en dit is van groot belang in deze tijd waarin zoveel aanslagen op het werkplezier gepleegd worden door bezuinigingen, bureaucratie, veranderende organisatiestructuur en reorganisaties.

Hooggeleerde Vet, beste Louise,

In de vele jaren dat we naast elkaar werkten, op grote of kleine afstand, is ons onderzoek complementair geweest. Jij werkt aan evolutionair-ecologische problemen met een interesse in achterliggende mechanismen en ik aan mechanismen met een aansluiting naar evolutionair-ecologische aspecten. Ik bewonder je openheid, je vertrouwen in mensen en je uitermate positieve levensinstelling. Jouw benoeming tot persoonlijk hoogleraar is niet alleen een zeer verdiende erkenning voor je kwaliteiten, maar ook een signaal dat de evolutionaire ecologie in Wageningen een belangrijke plaats inneemt. De nu binnen de leerstoelgroep gevestigde integratie van een functionele en mechanistische aanpak biedt een solide basis voor de toekomst van het onderzoek aan multitrofe interacties in Wageningen.

Hooggeleerde Sabelis, beste Mous,

Toen ik van Leiden naar Wageningen kwam, om onder jouw begeleiding aan mijn promotie-onderzoek aan spintmijt-roofmijt interacties te werken, trof ik een begeleider aan met een grote interesse in fundamentele, evolutionaire vragen. Het bitrofe onderzoeksproject groeide algauw uit tot een intensieve studie van tritrofe interacties. Je gedrevenheid in het oplossen van wetenschappelijk vragen is diep geworteld en dat maakte het zeer inspirerend om bij jou te werken. Vrij snel na mijn komst vertrok jij naar Leiden in een dierecologische stoelendans om uiteindelijk in Amsterdam een bloeiende groep op te bouwen op het terrein van rover-prooi interacties in multitrofe systemen. Jouw evolutionaire benadering die zich sterk uit in een modelmatige aanpak, gaat samen met een grote nieuwsgierigheid naar de

achterliggende mechanismen, en dat biedt ons wederzijds vele mogelijkheden.

Leden van de leerstoelgroep Entomologie,
In 1985 ben ik aangesteld bij de toenmalige vakgroep Entomologie om een brugfunctie te vervullen tussen de secties Ecologische en de Fysiologische Entomologie en tussen de vakgroepen Entomologie en Organische Chemie. Het vervullen van een brugfunctie lag mij na aan het hart en dat is nog steeds het geval. In samenwerking met de twee overige medewerkers op het terrein van insect-plant interacties, Joop van Loon en Freddy Tjallingii, maak ik deel uit van het subthema Chemische Ecologie van de onderzoeksschool Experimentele Plantenwetenschappen. Vanuit dat multidisciplinaire thema zijn er niet alleen bruggen te slaan binnen de onderzoeksschool maar ook naar andere onderzoekscholen.

Herman Dijkman heeft vele jaren op enthousiaste manier geassisteerd bij het onderzoek aan tritrofe interacties. Herman, jouw interesse in het onderzoek en je accurate ondersteuning zijn een grote steun geweest in mijn ontwikkeling op de vakgroep.

Als vakgroep hebben wij in de afgelopen jaren pijnlijke ontwikkelingen doorgemaakt door een gedwongen reorganisatie. De wonden daarvan zijn nog steeds voelbaar. Het was daarom een troost om in het rapport van de commissie Verhoeff te mogen lezen dat de vakgroep zeer positief beoordeeld wordt, waarbij het College van Bestuur het advies krijgt om deze onderzoeksgroep te koesteren. Wij zien uit naar de uitvoering van dit advies!

Promovendi en studenten,

De opleiding tot wetenschapper vraagt een sterke motivatie. Er zijn vele obstakels die overwonnen moeten worden. De meest interessante daarvan zijn de wetenschappelijke vragen die soms het uiterste van creativiteit en doorzettingsvermogen vragen. Soms lijkt een onderzoeksproject dood te lopen door een niet te voorziene ontwikkeling. Als er dan toch een uitweg gevonden wordt, levert dit een ongekennde voldoening en een heel nieuw perspectief. Wetenschappelijke tegenslagen kunnen leiden tot de belangrijkste doorbraken in onze kennis.

Lastiger obstakels zijn de steeds stringenteren voorwaarden die gesteld worden aan financiering en die een verleiding in zich dragen om de randvoorwaarden belangrijker te maken dan de wetenschappelijke vragen zelf. Het vermogen om het hoofd te kunnen bieden aan deze verleiding wordt steeds belangrijker. Dat geldt niet alleen tijdens de opleiding, maar ook daarna.

Graag wijd ik mij aan de taak om jullie te begeleiden tot zelfstandige wetenschappers. Het samen zoeken naar oplossingen van wetenschappelijke vragen behoort tot de kernactiviteiten van de universitaire ontwikkeling.

Daarnaast stel ik mij ten doel om jullie behulpzaam te zijn bij het vinden van passend werk, waarin verkregen vaardigheden en kennis kunnen bijdragen aan een creatieve ontwikkeling van zowel jullie kwaliteiten als van de wetenschap en haar toepassingen.

Leden van de onderzoeksschool Experimentele
Plantenwetenschappen,

Binnen de onderzoeksschool wordt gewerkt op het niveau van molecuul tot organisme. Ik vind het een uitdaging

om mijn onderzoek van deze onderzoekschool deel uit te kunnen laten maken. Er valt voor mij nog veel te leren van de overige participanten. Onderzoek aan tritrofe interacties bleef tot nu toe beperkt tot het subthema Chemische Ecologie. Door middel van een nieuw promotieproject dat verbonden is aan mijn leerstoel zijn er nieuwe samenwerkingsverbanden aangegaan, met Maarten Koornneef (Erfelijkheidsleer, Landbouw-universiteit) en Kees van Loon (Botanische Ecologie en Evolutiebiologie, Rijksuniversiteit Utrecht), die tot vernieuwing en integratie zullen leiden. Daarnaast kan ander onderzoek in de school profiteren van aandacht voor tritrofe interacties. Het genetisch veranderen van planten heeft waarschijnlijk niet alleen een effect op de ontwikkeling van de plant en op de interactie met vijanden van de plant, maar ook op de vijanden van de plantenziekten en planteneters. Dat is recent gebleken uit onderzoek in Schotland⁽²³⁾. In een poging aardappelplanten resistent te maken tegen bladluizen werden planten genetisch veranderd zodat ze een sneeuwkllokjes-product, lectine, maken dat giftig is voor bladluizen. Dit leidde tot een aanzienlijke afname van de bladluis-kolonies. Voor een succesvolle bestrijding van bladluizen zijn echter ook lieveheersbeestjes noodzakelijk. Nu bleek dat de bladluizen die op de transgene planten overleefden voor een probleem zorgden bij de lieveheersbeestjes. Als lieveheersbeestjes van die bladluizen aten, kwam een groot deel van de lieveheersbeestjes-eieren niet uit en als de eieren uitkwamen, leefden de lieveheersbeestjes maar half zo lang als hun collega's die bladluizen consumeerden op niet-transgene aardappelplanten. Dit voorbeeld illustreert prachtig het belang van onderzoek naar tritrofe interacties in de studie van de biologie van planten.

Bestuur en directeur van de voormalige sector Plant- en Gewaswetenschappen,

Aan het tot stand komen van de bijzondere leerstoel 'Insect-Plant Relaties, in het bijzonder Tritrofe Interacties', heeft u een belangrijke bijdrage geleverd. Met name collega Rudy Rabbinge en Fré Schelbergen hebben de eerste stappen gezet die uiteindelijk hebben geleid tot de instelling van de leerstoel aan de Landbouwniversiteit. Ik dank jullie hartelijk voor alle initiatieven, die door mij grotendeels onopgemerkt zijn gebleven. Het is mij inmiddels duidelijk dat zonder jullie acties deze leerstoel er niet zou zijn gekomen.

Mijnheer de rector, dames en heren,
Wetenschappelijk onderzoek aan insect-plant interacties is een interessante bezigheid die ik met veel plezier uitoefen. Maar er valt ook op vele andere manieren te genieten van insecten en planten. Ik hoop dat ik dat heb kunnen overdragen.
Ik heb gezegd.



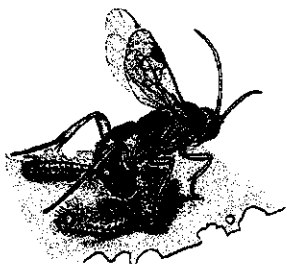
Roofmijt *Typhlodromus pyri*

Referenties

- (1) Schildkamp, Th. Zonder jaartal. Rupsen in het haar. Kok Lyra, Kampen.
- (2) Schoonhoven, L.M., Jermy, T. & van Loon, J.J.A. 1998. Insect-Plant Biology. Chapman and Hall, London.
- (3) Berenbaum, M.R. 1995. Bugs in the system. Insects and their impact on human affairs. Addison-Wesley Publishing Co.
- (4) Hölldobler, B. & Wilson, E.O. 1994. Journey to the Ants. A story of scientific exploration. The Belknap Press, Cambridge Massachusetts.
- (5) Price, P.W., Bouton, C.E., Gross, P., McPherson, B.A., Thompson, J.N. & Weis, A.E., 1980. Interactions among three trophic levels: influence of plant on interactions between insect herbivores and natural enemies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11: 41-65.
- (6) Karban, R. & Baldwin, I.T. 1997. Induced responses to herbivory. Chicago University Press.
- (7) Vet, L.E.M. & Dicke, M., 1992. Ecology of infochemical use by natural enemies in a tritrophic context. *Annu. Rev. Entomol.* 37: 141-172.
- (8) Dicke, M. 1998. Evolution of induced indirect defence of plants. In: C.D. Harvell & R. Tollrian (eds.) *The Ecology and Evolution of Induced Defenses*. Princeton University Press, Princeton NJ (in press).
- (9) Dicke, M., Beek, T.A. van, Posthumus, M.A., Ben Dom, N., Bokhoven, H. van & Groot, A.E. de, 1990. Isolation and identification of volatile kairomone that affects acarine predator-prey interactions. Involvement of host plant in its production. *J. Chem. Ecol.* 16: 381-396.

- (10) Turlings, T.C.J., Tumlinson, J.H., & Lewis, W.J., 1990. Exploitation of herbivore-induced plant odors by host-seeking parasitic wasps. *Science* 250: 1251-1253.
- (11) Paré, P.W. & Tumlinson, J.H., 1997. Induced synthesis of plant volatiles. *Nature* 385: 30-31.
- (12) Mattiacci, L., Dicke, M. & Posthumus, M.A., 1995. beta-Glucosidase: an elicitor of herbivore-induced plant odor that attracts host-searching parasitic wasps. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 92: 2036-2040.
- (13) Alborn, H., Turlings, T.C.J., Jones, T.H., Steinhagen, G., Loughrin, J.H. & Tumlinson, J.H., 1997. An elicitor of plant volatiles from beet armyworm oral secretion. *Science* 276: 945-949.
- (14) Powell, W., Pennacchio, F., Poppy, G.M. & Tremblay, E. 1998. Strategies involved in the location of hosts by the parasitoid *Aphidius ervi* Haliday (Hymenoptera: Braconidae, Aphidiinae). *Biol. Control* (in press).
- (15) Vet, L.E.M. & Groenewold, A.W., 1990. Semiochemicals and learning in parasitoids. *J. Chem. Ecol.* 16: 3119-3135.
- (16) Dicke, M., Takabayashi, J., Posthumus, M.A., Schütte, C. & Krips, O.E. 1998. Plant-phytoseiid interactions mediated by prey-induced plant volatiles: variation in production of cues and variation in responses of predatory mites. *Exp. Appl. Acarol.* (in press).
- (17) Bruin, J., Sabelis, M.W. & Dicke, M., 1995. Do plants tap SOS signals from their infested neighbours? *Trends Ecol. Evol.* 10: 167-170.
- (18) Janssen, A. 1998. Avoidance of competition and predation in arthropod food webs. PhD Thesis University of Amsterdam.

- (19) Dicke, M., Bruin, J. & Sabelis, M.W., 1993.
Herbivore-induced plant volatiles mediate plant-carnivore, plant-herbivore and plant-plant interactions: Talking plants revisited. In: J.C. Schultz & I. Raskin (eds.) Plant signals in interactions with other organisms. Current Topics in Plant Physiology, An American Society of Plant Physiologists Series Vol. 11: 182-196.
- (20) Tinbergen, N. 1963. On the aims and methods of ethology. *Z. Tierpsychol.* 20: 410-433.
- (21) Vrieling, K., Smit, W. & Meijden, E. van der, 1991.
Tritrophic interactions between aphids (*Aphis jacobaeae* Schrank), ant species, *Tyria jacobaeae* L. and *Senecio jacobaea* L. lead to maintenance of genetic variation in pyrrolizidine alkaloid concentration. *Oecologia* 86: 177-182.
- (22) Uyttenboogaart, D.L. 1946. De geschiedenis van mijn verzameling. *Tijdschrift voor de Entomologie* 87: 92-103.
- (23) Birch, A.N.E., Geoghegan, I.E., Majerus, M.E.N., Hackett, C. & Allen, J. 1997. Interactions between plant resistance genes, pest aphid populations and beneficial aphid predators. In: Annual Report 1996, Scottish Crop Res. Inst. Invergowrie. Dundee, pp. 68-72.



Sluipwesp *Cotesia glomerata*