



Universiteit
Leiden

The Netherlands

Het afweersysteem van planten, een fascinerend compromis

Meijden, E. van der

Citation

Meijden, E. van der. (2009). Het afweersysteem van planten, een fascinerend compromis. In .
Leiden. Retrieved from <https://hdl.handle.net/1887/19694>

Version: Not Applicable (or Unknown)

License: [Leiden University Non-exclusive license](#)

Downloaded from: <https://hdl.handle.net/1887/19694>

Note: To cite this publication please use the final published version (if applicable).

Prof.dr. E. van der Meijden

Het afweersysteem van planten, een fascinerend compromis



Universiteit Leiden

Het afweersysteem van planten, een fascinerend compromis

Oratie uitgesproken door

Prof.dr. E. van der Meijden

ter gelegenheid van zijn afscheid als hoogleraar in de

Ecologie van Plant - Dierrelaties

aan de Universiteit Leiden

op vrijdag 23 januari 2009



Universiteit Leiden

Mijnheer de decaan, dames en heren,

Een tabakspiant die wordt aangevallen door een rups van de Floridamot, zet vervolgens snel, in elke cel, een chemische fabriek in werking. Die fabriek produceert onder meer nicotine (een stofje dat u allen bekend is) en een ander stofje dat veel minder bekend is, TPI, een proteïnaseremmer. Nicotine is giftig. Ook voor de rups die de aanval inzette. De proteïnaseremmer versterkt het effect door een rem te zetten op de spijsvertering van de rups. Door een plaatselijke beschadiging wordt de hele plant dus in staat van verdediging gebracht (Steppuhn and Baldwin 2007). Dit type verdediging noemt men systemisch geïnduceerde afweer. De toevoeging systemisch heeft betrekking op het feit dat niet alleen de beschadigde cellen of het beschadigde blad, maar de hele plant beter verdedigd wordt. Geïnduceerd wil zeggen dat die afweer pas geactiveerd wordt na aantasting door een planteneter. Niet alleen een tabakspiant kan afweer induceren. Zeer veel planten kunnen dat. Hoewel ze niet beschikken over een centraal zenuwstelsel, is hun reactie op een aanval van buitenaf op spectaculaire wijze gecoördineerd. Overigens wijken zogenoemde hogere gewervelde dieren, zoals mensen, in dit opzicht niet eens zoveel af van planten. Ook hun complexe induceerbare immuunsysteem kan fantastisch gecoördineerd werken zonder dat het centrale zenuwstelsel daarbij betrokken is. Betrekkelijk recent verschijnen publicaties waaruit blijkt dat het zenuwstelsel het immuunsysteem wel kan beïnvloeden (o.a. Tracey 2002), maar het hoeft niet.

De afwezigheid van zo'n centrale coördinatie maakt het aannemelijk dat afweersystemen hun oorsprong vinden in zeer vroege stappen in de evolutie. Het is mijn bedoeling om op een later moment weer terug te komen op deze systemisch geïnduceerde afweer, maar er gaat nog wat aan vooraf.

Mijn vroege stappen binnen de biologie werden vooral geïnspireerd door vragen die met dieren samenhangen. Net als veel medezoölogen zag ik planten vooral als voedsel voor die dieren. Daarin kwam verandering tijdens mijn

promotieonderzoek. De vraagstelling die ik probeerde op te lossen was of de relatie tussen een insect, de Jacobsvlinder en zijn voedselplant, het Jacobskruiskruid, dus zeg tussen een consument en zijn voedselbron, voldeed aan een model dat de wiskundigen Lotka en Volterra hadden opgesteld voor interacties tussen rovers en hun prooien.

De rupsen van de Jacobsvlinder behoren ongetwijfeld tot de meest vraatzuchtige dieren die er zijn. In sommige jaren blijven er van de voedselplanten in de duinen alleen maar kale stengels over, zonder nog maar één blaadje of één bloempje. Hele groepen planten staan er dan zo kaal en troosteloos bij dat het er niet naar uit ziet dat ze in leven zullen blijven. Wie de ouders zijn is overduidelijk want de rupsen met hun fel contrasterende geel-zwarte bandenpatroon zie je dan overal. Ze zijn op zoek naar verse planten, maar die zijn er niet meer. Toch vertikken ze het om ook maar één blaadje van een ander soort plant te eten, terwijl er daarvan genoeg zijn. Het is een wonderlijk systeem.

Ik had van de Nederlandse Organisatie voor Zuiver Wetenschappelijk Onderzoek (ZWO) vier jaar ter beschikking gekregen om dat systeem te analyseren.

Na twee jaar maakte ik een studiereis naar Engeland en kwam er achter dat een bijzonder ervaren Britse zoöloog, Jack Dempster, daar al zes jaar mee bezig was en een fantastische dataset had verzameld. Jack is een bijzonder sympatieke collega en ook een goed leermeester. Ik logeerde bij hem thuis. Hij had zijn werk nog niet gepubliceerd, maar hij deed dat wel snel na mijn bezoek. Dat bezoek heeft ertoe geleid dat ik het roer gedeeltelijk heb omgegooid. Ik ben die interactie tussen dier en plant meer vanuit de plantenkant gaan bekijken. Ecologen hebben voor dergelijke aanpassingen, een soort bijsturing, een mooie omschrijving: *character displacement*. Dat is me bijzonder goed bevallen. Het kwam misschien ook wel goed uit, want terwijl de dierenecologie zich toen al sterk ontwikkelde, stond de plantencologie nog maar in de kinderschoenen en dat laatste gold al helemaal voor onderzoek aan plant-dierrelaties.

Het was in die tijd gebruikelijk dat je voor een populatiestudie één populatie grondig analyseerde gedurende een aantal jaren. Omdat het aantal jaren dat ik beschikbaar had beperkt was, leek het me slim om niet één, maar drie plantenpopulaties te bestuderen. Tot mijn verbazing was er al na één jaar één populatie zo goed als verdwenen na kaalvraat. Na het tweede jaar was er nog een uitgestorven. Het mooie wiskundige model was duidelijk te simpel, maar het had me wel op weg geholpen. Daarvoor zijn modellen. Om uiteindelijk te begrijpen hoe voedselplant en belager hun interactie overleefden bleek het noodzakelijk om hun ruimtelijke verspreidingspatroon in het plaatje op te nemen. De vlinder houdt het in een lokale plantenpopulatie maar net zo lang uit tot het voedsel is uitgeput. De weinige overlevende nakomelingen moeten hun heil dan elders zoeken, totdat die nieuwe plek ook weer is uitgeput. De plant kan zich vervolgens op veel van zijn oude groeiplaatsen weer herstellen, via zaden die nog slapend in de bodem aanwezig zijn of die komen aanwaaien, buiten bereik van de vraatzuchtige rupsen, want het duurt even voordat die zich weer komen vestigen. Dat is essentieel voor het proces van herstel. Maar het belangrijkste is dat overleven niet plaatsvindt op de schaal van één populatie, maar van een hele groep populaties, waarbij lokaal uitsterven en koloniseren, op de langere termijn, met elkaar in evenwicht zijn. Waarschijnlijk geïnspireerd door de koude winters die toen vaker voorkwamen hebben we dat verschijnsel omschreven als “schotsje springen om te overleven”. Mijn promotieonderzoek is redelijk goed geciteerd door andere onderzoekers, maar het idee van schotsje springen werd pas echt populair toe mijn Finse collega Ilkka Hanski er de naam “metapopulatiodynamica” aan gaf (Hanski and Gilpin 1997).

Kees Bakker, die de vakgroep dierenecologie aan deze universiteit leidde, gaf me de gelegenheid om na mijn promotie door te gaan met onderzoek. Dat was het begin van een plantenecologisch element in Leiden. Ik heb dat wetenschappelijke nest, waarin Kees Bakker primus inter pares was, als buitengewoon stimulerend ervaren. Dat geldt voor velen met mij, als ik kijk naar de grote groep

ecologische onderzoekers die het heeft opgeleverd en die zijn terechtgekomen op posities in binnen- en buitenland. De basis daarvan was ongetwijfeld dat wetenschappelijke topics heel veel aandacht kregen in een coöperatieve sfeer. Studenten maakten deel uit van het onderzoekteam. De nadruk van het onderzoek lag sterk op individuele organismen met hun specifieke eigenschappen. Eigenschappen die lang niet altijd dezelfde zijn als die van hun broertjes en zusjes: het onderzoek was gericht op het ontrafelen van evolutionair ecologische vragen over aanpassingen. Wat is het reproductieve voordeel van bepaalde typen gedrag en van bepaalde eigenschappen?

Eén eigenschap die me in dit verband was opgevallen tijdens dat eerdere onderzoek bleef me in hoge mate boeien omdat ik niet goed kon verklaren wat het evolutionaire voordeel was. De planten waaraan ik had gewerkt, en alle nauwe verwanten daarvan, produceren een reeks chemische stoffen die alkaloiden worden genoemd. Koeien en paarden en andere gewervelde dieren krijgen al bij betrekkelijk geringe opname van die stoffen levercirrhose en overlijden daaraan. Maar de rupsen van de Jacobsvlinder leken er geen enkel probleem mee te hebben. Andere planten zoals mosterd en koolsoorten produceren geen alkaloiden maar een totaal andere groep van stoffen: glucosinolaten. Eikensoorten produceren weer heel andere stoffen: tanninen of looistoffen en zo kan ik doorgaan.

U bent allemaal bekend met die stoffen. Al was het maar vanwege uw dagelijkse portie cafeïne in uw kopje koffie of thee. Enkelen onder u gebruiken, of gebruikten, nicotine uit de tabaksplant en sommigen zelfs cannabinoïden uit de hennepplant. Waarom produceren planten dergelijke stoffen en waarom is er zoveel variatie in? Tot in de zeventiger jaren waren de meningen daarover nog verdeeld. Ik kan me een serie lezingen herinneren waarin de Utrechtse onderzoeker Van Die met grote stelligheid beweerde dat het hier om afvalstoffen ging. Dat was toen een breed gevestigd idee. Planten zouden teveel koolhydraten produceren in verhouding tot de voedingsstoffen die ze uit de bodem opnemen, zoals nitraat en fosfaat, en moeten dat overschot kwijt zien te

raken. Ook nu denkt men daar soms nog zo over. In oktober van het afgelopen jaar las ik een column in Bionieuws, het vakblad voor biologen: “boom laat aspirinescheten” (de Vrieze 2008). Onderzoekers van het Amerikaanse nationale centrum voor atmosfeeronderzoek waren een grote wolk methylsalicylaat (aspirinegas) op het spoor gekomen, toen ze boven een walnotenbos in Californië vlogen (Karl et al. 2008). In de column werd gesuggereerd dat de bomen een overdosis salicylzuur hadden geproduceerd door een stressreactie en nu die giftige stoffen moesten zien kwijt te raken.

Paul Feeny, een van de vele briljante Britten die waren uitgeweken naar de Verenigde Staten, kwam al in 1968 met sterke argumenten dat de stoffen juist een bijzonder belangrijke functie hadden, namelijk bescherming van planten tegen aantasting, tegen ziekten en plagen. Deze pionierpublicaties luidden een tijdvak in waarin de belangstelling voor het afweersysteem van planten en ook het inzicht daarin geweldig is toegenomen. Niet alleen ecologen en evolutiebiologen, maar ook plantenfysiologen, moleculaire biologen, landbouwwetenschappers, farmaceuten en voedselspecialisten en zelfs wijnbouwers werden en worden er door aangetrokken. Afweerstoffen spelen een belangrijke rol in de coëvolutie van planten en planteneters, maar ze vormen ook de basis voor onze plantaardige voedselproductie. Daarnaast maakt hun biologische activiteit ze bovendien bij uitstek geschikt als geneesmiddelen of genotmiddelen. Het aantal stoffen waarvan de structuur inmiddels is opgehelderd is geweldig toegenomen. In de laatste update van de Dictionary of Natural Products (2008; tegenwoordig een digitaal naslagwerk met halfjaarlijkse updates) worden 207.000 afzonderlijke stoffen vermeld. Het overgrote deel daarvan bestaat uit secundaire plantenstoffen, stoffen die geen rol spelen bij het basale metabolisme van een plant.

Ik wees al op de variatie tussen plantensoorten in samenstelling en concentratie van secundaire plantenstoffen. Maar zelfs tussen individuele planten van één soort is verschil. Een tien- tot meer dan honderdvoudig verschil in

concentratie is eerder regel dan uitzondering. En dat roept vragen op. Als er een beschermende werking uitgaat van hogere concentraties afweerstoffen, waarom beschikken dan niet alle planten daarover? Klaas Vrieling heeft, met zijn promotieonderzoek (1991) binnen ons plantenecologeteam, een voortrekkersrol gespeeld om die vraag te beantwoorden. Op dat moment was nog niet goed bekend of er sprake was van erfelijke aanleg of dat lokale groeiomstandigheden een hoofdrol speelden. Hij heeft daarom kruisingsexperimenten uitgevoerd met ouderplanten waarvan bekend was welke alkaloiden ze produceerden en in welke concentraties. De resultaten waren zeer verhelderend. De gevonden variatie had voor het overgrote deel een erfelijke basis. Dat betekent dat natuurlijke selectie mogelijk is en dat je verwacht dat er op hoge concentraties geselecteerd zal worden als daar uitsluitend voordelen aan vast zitten. Voordelen kon hij inderdaad aantonen. Bladluizen bijvoorbeeld, bleken zeer gevoelig voor hogere concentraties alkaloiden. Hij heeft ook naar eventuele nadelen gekeken: zijn er kosten verbonden aan die productie waardoor planten die veel alkaloiden produceren een lagere reproductie laten zien? Hij kon geen directe kosten aantonen. Veel onderzoekers hebben inmiddels naar die kostenpost gekeken en het algemene beeld is dat de productie van afweerstoffen inderdaad meestal niet of niet erg kostbaar is.

Een van de resultaten van Klaas Vrieling en ook van Diana Prins (1990) was dat ze geen enkel effect vonden van die alkaloiden op die vreetgrage geel-zwarte rupsen. Dat was daarom het begin van een reeks promotieonderzoeken naar de patronen in de effecten van secundaire plantenstoffen op planteneters en ook op micro-organismen.

Leo Soldaat, Agnes van Zoelen, Kitty de Jager, Nicole van Dam, Mirka Máčel, Gera Hol en Asghar Mosleh Arany, allemaal promovendi binnen onze groep, hebben in hun onderzoek laten zien dat alkaloiden, glucosinolaten en andere secundaire plantenstoffen een grote groep van potentiële plantaantasters remt, diverse soorten insecten, slakken en pathogene schimmels, enz. Maar ze toonden ook aan dat dit

niet voor alle soorten geldt. Sommige planteneters kiezen zelfs voor voedsel met alkaloiden, en soms zelfs voor hogere of de hoogste gehalten. Het gaat daarbij om soorten die zich in de loop van hun evolutie hebben aangepast aan bepaalde planten. Ze hebben een ontgiftingsmechanisme ontwikkeld voor de betreffende stoffen. Ze zijn specialist geworden. Je zult ze niet op andere plantensoorten vinden, want ze gebruiken de secundaire plantenstoffen als sleutel voor herkenning. En aangezien andere plantensoorten niet over die stoffen beschikken verwerpen ze die. Waarschijnlijk kunnen ze door hun specifieke fysiologie niet met andere stoffen omgaan. Dat betekent, zoals ik u al vertelde, dat ze eerder van de honger doodgaan dan dat ze een hap van een andere plant nemen. U kent die specialisten wel: een koolwitje eet alleen van koolplanten, de bonenluis alleen van bonen. De coloradokever alleen van aardappelblad.

6

Hoe belangrijk die sleutel voor herkenning is blijkt uit een reeks mooie experimenten van Mirka Máčel (2003). Zij onderzocht welke prikkels de Jacobsvlinder gebruikt om een geschikte plek te vinden voor het afzetten van haar eitjes. Ze schakelde daarbij alle prikkels die deze planteneter zou kunnen gebruiken uit, behalve de alkaloiden die in de voedselplant voorkomen. Die alkaloiden bracht ze apart of in een mengsel aan op simpele rechthoekige stukjes wit filtreerpapier, die ze als kunstmatige bladeren gebruikte. De vlinders kozen de kunstmatige bladeren met het natuurlijke mengsel alkaloiden uit om hun eitjes op af te zetten. Voor deze vlinder hoeft een blad niet groen en bladvormig te zijn. Het moet die specifieke plantenstoffen, in dit geval alkaloiden, bevatten. Het aantal eitjes was bovendien vrijwel identiek aan het aantal dat werd afgezet op echte bladeren die besmeerd waren met het complete plantensap, inclusief suikers, eiwitten en alle andere bestanddelen. Hoewel het beeld dat de wetenschappelijke literatuur biedt beslist variabel is, valt toch op dat een groot aantal specialisten voedselplanten selecteert met hogere concentraties aan afweerstoffen. Sommige van die specialisten hebben daar beslist baat bij, want de opslag van die afweerstoffen in hun lichaam leidt ertoe dat

ze minder kwetsbaar worden voor hun eigen roofvijanden. Het verdedigingssysteem van hun voedselplant is hun eigen verdedigingssysteem geworden. Secundaire plantenstoffen kunnen voor een plant naast voordelen dus ook nadelen hebben. Planten bevinden zich daarmee in een evolutionair dilemma. Met behulp van een model kun je laten zien dat het optimale compromis leidt tot de productie van een verhoudingsgewijs lage concentraties stoffen, dus een laag afweerniveau (van der Meijden, 1996). Daarmee is de plant als voedsel voor niet-gespecialiseerde planteneters, de generalisten, niet ideaal en kunnen gespecialiseerde planteneters geen maximale afweer tegen hun roofvijanden opbouwen. Dit is naar mijn idee één van de mooiste voorbeelden van wat wel coëvolutie wordt genoemd: de evolutie van interacterende organismen die daarmee reageren op elkaars aanpassingen.

We hebben dat evolutionaire proces niet, in elk geval niet helemaal, meegemaakt. Het moet al enkele honderden miljoenen jaren geleden begonnen zijn. En het gaat nog steeds door en dat wil ik u laten zien met een, noem het maar natuurlijk experiment. Dat natuurlijk experiment komt voort uit het interessante verschijnsel dat organismen invasief kunnen worden, dat ze soms ver buiten hun oorspronkelijke verspreidingsgebied kunnen terechtkomen en daar een invasie kunnen veroorzaken. Dat geldt zowel voor dieren als planten. In West-Europa kwamen de Amerikaanse Vogelkokers en de Guldenroede als plaag binnen vanuit Noord-Amerika. In de Verenigde Staten en Canada, in Australië en Nieuw-Zeeland en op een aantal andere plekken kan de lokale bevolking nu “genieten” van ons Jacobskruiskruid. Al zo'n eeuw geleden is die plant daar terechtgekomen. Echt genieten is het niet want de negatieve gevolgen voor de veeteelt zijn zeer aanzienlijk. Hoe komt het dat die planten het daar zo goed doen? De traditionele verklaring is dat er minder van gegeten wordt. Daarmee zou de plant kunnen volstaan met minder afweer en daardoor beter groeien. Jasmin Joshi en Klaas Vrieling (2005) hebben een heel ander antwoord gegeven. In de gebieden waar ze een invasie veroorzaken komen de gecoëvolueerde specialisten van de plant niet voor, die zijn inderdaad niet

meegekomen. Dat betekent sowieso een aanzienlijke reductie in de totale hoeveelheid herbivorie, er wordt veel minder van ze gegeten. Maar het betekent ook dat de plant van zijn evolutionaire dilemma verlost is. Op grond van de theorie over het specialisten-generalistendilemma verwachtten wij dat bij afwezigheid van specialisten, natuurlijke selectie door generalistische planteneters ertoe zal leiden dat de concentratie alkaloiden toeneemt. De plant is dus niet alleen ontsnapt aan zijn specialisten, maar zal zich bovendien steeds beter kunnen verdedigen tegen generalisten. Joshi en Vrieling vonden inderdaad een verhoogd gehalte aan alkaloiden in de invasiegebieden. Zij vonden ook dat de planten over een duidelijk verhoogde erfelijk vastgelegde, groeisnelheid beschikten en dat maakt ze zo invasief. De hoge groeisnelheid lijkt samen te hangen met het feit dat het niet meer noodzakelijk is een forse portie reserves aan te houden voor herstel na ernstige vraat door de specialisten plus het feit dat ook generalisten er minder van vreten.

Dit soort evolutionaire veranderingen kan natuurlijk ook experimenteel worden onderzocht. Heel recent heeft de jonge Amerikaanse onderzoeker Richard Lankau (2007) twee grote veldexperimenten uitgevoerd om het evolutionaire dilemma te toetsen. Hij gebruikte daarvoor *Brassica nigra*, een plant die in Nederland Zwarte Mosterd heet. Van de zaden kun je inderdaad mosterd maken. De soort is nauw verwant aan de koolvariëteiten die we eten. De meest algemene secundaire metaboliet van zwarte mosterd is een stof met de naam sinigrine. Van de belangrijke groep van glucosinolaten (die de typische koolgeur opleveren) in Zwarte Mosterd bestaat 90-99% uit die stof. In twee experimenten werden planten met verschillende, erfelijk vastgelegde hoeveelheden sinigrine, veel en weinig, in een proefveld uitgezet. In het eerste experiment werden consequent alle specialisten verwijderd, in het tweede alle generalisten. Als de specialisten werden verwijderd - en planten alleen door generalisten werden belaagd - produceerden de sinigrine-rijke planten meer zaden en dus meer nakomelingen. Er was dus natuurlijke selectie voor hogere concentraties afweerstoffen; als de generalisten

werden verwijderd - en planten alleen door specialisten werden belaagd - waren het juist de planten die weinig sinigrine produceerden, die meer zaden produceerden. Dan was er dus sprake van natuurlijke selectie op lagere concentraties afweerstoffen. Wanneer zowel de generalisten als de specialisten hun portie opeisten, produceerden de twee typen evenveel zaden. Er is dan geen sprake van selectie en planten met veel en weinig sinigrine kunnen naast elkaar blijven voortbestaan.

Wat deze experimenten laten zien, is dat de van nature aanwezige variatie in erfelijk bepaalde hoeveelheid afweerstoffen van generatie op generatie snel zou kunnen veranderen als je alleen specialistische of generalistische planteneters hebt. Bij het hele scala van vreters zijn er meer oplossingen die het ongeveer even goed doen, dus blijft de variatie gehandhaafd.

Waar ik net over sprak is een vorm van afweer die het hele leven lang in min of meer dezelfde vorm aanwezig is in een plant en waarmee een belager van die plant direct bij aankomst wordt geconfronteerd. Dit noemt men constitutieve afweer. Maar, zoals ik bij het begin van dit college al vertelde, met een voorbeeld van de tabakspiant, beschikken planten ook over een afweersysteem dat pas wordt geactiveerd nadat een belager zijn eerste happen heeft genomen of zijn eerste infectie laat zien: geïnduceerde afweer. De inzichten in dit afweersysteem zijn van veel recenter datum. Ik vind het in het Darwinjaar dat we nu gaan meemaken, 150 jaar na het verschijnen van *The Origin of Species* en 200 jaar na Darwin's geboorte, wel aardig om een opmerking van twee pioniers op het gebied van dit type afweer, Richard Karban en Ian Baldwin (1997), aan te halen. In tegenstelling tot bijna alle natuurlijke fenomenen werd inductie van afweer nooit door Darwin genoemd of beschreven. Dat komt omdat je een experiment nodig hebt om je op het spoor van dit type afweer te brengen. Je moet een beschadigde plant vergelijken met een onbeschadigde controle. Pas aan het einde van zijn leven is Darwin (1881) experimenten gaan uitvoeren, ter lering van zijn kleinkinderen - dat lijkt mij ook een mooi toekomstdoel - overigens met

aardwormen en dat zijn geen planteneters. Ook daarmee, en dan bedoel ik de biologische experimenten, was hij zijn tijd wel ver vooruit.

Onder de noemer van geïnduceerde afweer vallen verschillende processen. Zo kan inductie leiden tot een verhoogd afweerniveau in dat ene blad van een plant dat werd aangetast, maar het kan ook leiden tot een verhoogd niveau van afweer in alle bladeren van die plant. Typerend voor veel vormen van inductie is dat er sprake is van een *time-lag*. Het duurt even voordat het effect operationeel wordt. De Finse ecooloog Erkki Haukioja, was een van de eersten die aan inductie dacht. Hij gebruikte het om te verklaren waarom berken, een jaar nadat ze op grote schaal waren kaalgevreten door de larven van de Berkenspanner, *Epirrita autumnata*, veel minder geschikt worden als voedsel voor dat insect. Volgens hem werd daardoor het plaagkarakter van de Berkenspanner onderdrukt en zou dat leiden tot regelmatige cycli in plaagvorming. Hij vertelde dat op een SIP-bijeenkomst (SIP staat voor Symposium on Insect-Plant relationships) in Wageningen (Haukioja, 1982). De reactie van veel collega's was nogal kritisch: Erkki was te fantasierijk en onwetenschappelijk. Zijn gegevens waren toen inderdaad nog niet zo hard, maar wel nieuw. Inmiddels zijn er diverse standaardwerken verschenen waarin mechanismen van inductie op moleculair, chemisch en ecologisch niveau worden gebundeld. Prikkelers, afgegeven door de planteneter of door een beschadigde cel worden opgevangen door kleine receptoren die zich in de wanden van elke cel bevinden. Die prikkelers vormen de start van zogenaamde signaal-transductiepaden. Het signaal wordt doorgegeven aan specifieke genen en dat kan leiden tot de gecoördineerde afweerreactie in de plant. Drie stresshormonen spelen daarbij een sleutelrol: salicylzuur, jasmonzuur en ethyleen. Ze doen dat afzonderlijk of in specifieke combinaties en kunnen daarmee van afweer maatwerk maken.

Nicole van Dam vond in haar promotieonderzoek in 1993 dat het 24 uur duurde na de beschadiging voordat de plant met de bijzondere naam van Hondstong, het maximale inductieniveau

had bereikt. Pas na 24 uur draaide de chemische fabriek die extra alkaloiden produceert op volle toeren. Ook ons zeer recente onderzoek over inductie aan het modelplantje voor botanisch onderzoek, de Zandraket *Arabidopsis thaliana*, laat zo'n *time-lag* zien (nog niet gepubliceerd). Het duurt niet alleen even voordat het chemische productieproces geactiveerd is, het duurt daarmee ook even voordat de verdediging van de plant effectief wordt. Bij sommige soorten duurt het meer dan twaalf uur, bij andere soorten meer dan drie etmalen, en bij de berk dus ongeveer een jaar. Overigens is het beslist niet altijd zo dat inductie leidt tot een toename van een bepaalde stof. Nicole van Dam (1993) vond dat er ook sprake kan zijn van een afname, maar om de een of andere reden heeft dat nog maar weinig aandacht gekregen.

Diverse onderzoekers hebben zich afgevraagd wat het evolutionaire voordeel is van inducerbare afweer boven constitutieve afweer. Een van de meest algemene suggesties is dat het voor een plant minder kostbaar zou zijn omdat pas een investering gemaakt wordt als dat nodig is. Het voorkomen van vergiftiging van de plant zelf is een andere suggestie. Het definitieve antwoord is nog niet gegeven.

Ik denk zelf dat het antwoord vooral moet worden gezocht in de specificiteit van de reactie. Die specificiteit heeft twee geweldig belangrijke voordelen. Ten eerste, door die specificiteit kunnen planten ontsnappen aan het dilemma waarin ze zich bevinden. Als er een generalist aanklopt kan de afweer omhooggeschroefd worden, en dat is zeer effectief. Als er een specialist aanklopt kan de afweer op laag niveau worden gehouden, of zelfs worden verlaagd. Ten tweede, afhankelijk van het type herbivoor of pathogeen kan op de meest adequate wijze worden gereageerd: als er sprake is van aantasters die kunnen worden beïnvloed zolang de door hen aangebrachte schade beperkt is, heeft inductie zin. Voor grotere herbivoren zijn de meeste planten aangewezen op de altijd aanwezige afweer, dus de constitutieve afweer. Die kan chemisch van aard zijn maar kan ook een ander karakter hebben.

Er komen steeds meer voorbeelden waaruit de specificiteit van de afweerreactie blijkt. Zo is duidelijk dat mechanische verwonding een andere reactie oplevert dan aantasting door een levend organisme. Pathogenen, zoals schimmels en bacteriën, zetten een andere reactie in werking dan planteneters zoals insecten. Insecten met zuigende monddelen, zoals tripsen en bladluizen, die phloeemsappen opzuigen, stimuleren andere inductiepaden dan bladkauwende insecten zoals rupsen. Planten kunnen zelfs anders reageren op vraat door jonge en oudere rupsen van dezelfde aantaster, dus een ander boeket stoffen induceren, zoals onder andere Heru Widarto (2006) in ons instituut vond. We vonden dat het plantje *Arabidopsis thaliana* een andere chemische inductie vertoont na aantasting door een specialistische planteneter dan door een generalist. We vonden ook dat die generalist sterker wordt afgestoten door de afweer die hij zelf induceert.

Ik vertelde u eerder dat de altijd aanwezige afweer specificiteit mist, maar wel direct werkzaam is. Het grote voordeel van de tweede vorm van afweer, geïnduceerde afweer, is dus de specificiteit, diverse groepen van generalisten worden effectief geweerd. Maar er zit ook een nadeel aan. De afweer kan pas worden geactiveerd nadat signalen van of over de belager zijn opgevangen en verwerkt. Inductie is dus niet direct werkzaam en gaat altijd met schade gepaard. Een klein plantje als de Zandraket kan al voor de helft of meer zijn verorberd voordat de specifieke afweer maximaal geïnduceerd is. Ook hier wordt weer duidelijk dat het immuunsysteem van planten een evolutionair compromis is. Maar het lost wel een deel van het eerste dilemma op: generalisten worden nog beter afgeweerd, terwijl specialisten er niet extra door worden aangetrokken.

Het zal u inmiddels wel duidelijk zijn dat de meeste specialistische planteneters, de koolwitjes, de bonenluizen, de eikenbladrollers, de Coloradokever, enz., zich meestal niet laten afschrikken door het chemische afweersysteem van hun voedselplant. Noch de altijd aanwezige constitutieve afweer, noch de induceerbare afweer heeft een groot effect op deze specialisten. De ontgiftingsmechanismen die ze hebben

ontwikkeld in de loop van hun evolutie werken goed. Daarmee vormen ze een zeer reële bedreiging voor hun voedselplanten en zelfs van die plantensoorten die ons voedsel uitmaken. Toch geloof ik niet dat een specialistische herbivoor vaak zijn voedselplant heeft laten uitsterven. Een van de redenen daarvoor is dat er in de natuur een heel leger van rovers is dat planteneters consumeert en daarvan zelfs afhankelijk is. Dat zijn de kleine roofdieren, vogels tot allerlei insecten, spinnen en nog veel kleiner spul. De hoeveelheden biomassa aan planteneters die zij opeten zijn bijna onvoorstelbaar. Al gauw zo'n vijf- tot tienduizend kilo vers dierlijk materiaal per hectare per jaar.

Het voordeel voor een individuele plant om die rovers van planteneters naar zich toe te trekken is evident. Als die plant meer rovers weet aan te trekken dan zijn buurplant is de kans groot dat die plant minder van vraat te leiden heeft. Zijn concurrentiepositie ten opzichte van zijn buurplant is dan ineens een stuk beter. Hier doet zich weer zo'n evolutionair probleem voor planten voor. Belagers van planteneters (vaak insecten) moeten worden aangetrokken, maar de planteneters zelf (vaak insecten) moeten juist worden afgestoten. Het evolutionaire antwoord bestaat uit induceerbare mechanismen waardoor vluchtige chemische signalen worden afgegeven door planten na aantasting door planteneters. Roofvijanden van die planteneters worden hierdoor aangetrokken. Ook bij deze vorm van inductie blijkt sprake van specificiteit. De meeste informatie die hierover beschikbaar is gaat over insecten. De Universiteit van Wageningen heeft hierbij een zeer belangrijke rol gespeeld. Heel recent Fins onderzoek (Mäntylä et al. 2008) maakt het waarschijnlijk dat ook rupsenetende vogels worden aangetrokken door geïnduceerde gasvormige verbindingen die worden uitgestoten door bomen (wilgen) na aantasting door insecten. Misschien hebben die "aspirinescheten" waarover ik eerder vertelde dan toch ook een afweerfunctie.

Dit afscheidscollege heeft als titel: het afweersysteem van planten, een fascinerend compromis. In dit verhaal heb ik u de elementen van dat compromis voorgelegd.

Planten kunnen permanent hoge concentraties afweerstoffen maken, maar ze doen dat niet. Bepaalde planteneters, de specialisten zijn ongevoelig geworden voor die stoffen. Ze gebruiken die stoffen zelfs om de plant als voedselplant te herkennen en om zichzelf tegen hun eigen roofvijanden te verdedigen. De optimale oplossing is een verhoudingsgewijs lage permanent aanwezige concentratie afweerstoffen. In de loop van de evolutie hebben planten een tweede mechanisme ontwikkeld: induceerbare afweer. Daarmee kunnen ze veel specifiekere reageren op de aanvaller. De aanwijzingen dat planten in hun inductiereactie specifiek reageren op hun belagers zijn inmiddels zo sterk dat ik durf te stellen dat de afweerreacties van planten in feite een immuunsysteem vormen. Als het gaat om generalisten kan het afweerniveau sterk verhoogd worden. Als het gaat om specialisten kunnen signalen worden geproduceerd waarmee de natuurlijke vijanden van die specialisten worden aangetrokken. Nadeel is dat het even duurt voor het werkt en dus altijd gepaard gaat met schade. Het afweermechanisme van planten is maatwerk, ik vind het een schitterend en vooral fascinerend compromis.

Dames en Heren, ik heb het gehad over de beschermende functie van secundaire plantenstoffen voor planten. In de gewassen die we zelf produceren maken we bij de gewasbescherming nog maar mondjesmaat gebruik van de geweldige rijkdom aan stoffen en mechanismen die de natuur ons te bieden heeft. Dat is jammer, want als we het wel deden zouden we met aanzienlijk minder pesticiden toekunnen. Waar we ze wel voor gebruiken is als medicijn tegen kwalen. Een fors deel van het assortiment in de schappen van de apotheek is gebaseerd op de werking van secundaire plantenstoffen: van pijnstillers zoals aspirine en morfine tot antitumorproducten zoals taxol en medicijnen waarmee leukemie behandeld wordt, zoals vincristine. Mijn collega Rob Verpoorte heeft zich daar een zeer werkzaam leven mee bezig gehouden. Dat planten en micro-organismen dergelijke geneeskrachtige stoffen produceren is niet zo verwonderlijk als het lijkt. Ze hebben in de loop van hun evolutie ook te maken gehad met ziekten en kwalen. Daartegen hebben ze remedies ontwikkeld die wij zo maar kunnen overnemen. Maar ook

over de mogelijkheden daarvan hebben we nog maar een uiterst fragmentarisch overzicht. Veel van dergelijke stoffen zijn overigens ook nog van belang als smaakstof.

Ongeveer een jaar geleden zijn er plannen ontwikkeld om via een systematische aanpak een goed overzicht te krijgen van de secundaire metabolieten in alle soorten organismen die zich in de grote collecties van onder meer het Nationaal Herbarium en Naturalis bevinden. Peter Klinkhamer en Rob Verpoorte waren de initiatiefnemers hiervan. Met die metabolische fingerprints kan een databank worden ontwikkeld van de secundaire metabolieten die in de natuur voorkomen, vooral in planten, maar ook in sommige andere organismen. Met de huidige ontwikkelingen in chemische analysetechnieken (onder meer NMR) is het mogelijk in rap tempo zeer grote aantallen plantensoorten te analyseren en hun metabooloom in een barcode vast te leggen. Een dergelijke databank maakt het veel makkelijker om bepaalde typen van biologisch actieve stoffen of mechanismen gericht op te sporen. Er kan een grote ondersteuning van uitgaan bij de zoektocht naar zowel geneesmiddelen, duurzame gewasbeschermingmethoden als smaakstoffen. Bovendien zal zo'n databank een grote hulp zijn bij de analyse van evolutie van planten en planteneters. Ik breng dit veelbelovende plan graag onder uw aandacht.

Toen ik in 1991 als hoogleraar werd benoemd heb ik in mijn oratie gewezen op de wetenschappelijke uitdaging van samenwerking tussen de evolutionair en moleculair gerichte onderzoeksgroepen. Een verstandshuwelijk met grote voordelen. Als ik nu terugkijk is er ongeloofelijk veel tot stand gekomen. Moleculaire methoden en technieken zijn een onmisbaar onderdeel geworden van evolutionair en ecologisch onderzoek. Maar tot nu toe is het verstandshuwelijk een lat-relatie gebleven omdat ons Instituut op twee verschillende locaties gevestigd is. In de periode dat ik wetenschappelijk directeur was van het IBL heb ik me ingezet om alle secties onder één dak te krijgen om meer chemie in het verstandshuwelijk te ontwikkelen. Dat is niet gelukt. Maar het doet me nu werkelijk heel veel genoegen dat dit jaar de gezamenlijke huisvesting in het Sylviuslaboratorium in gebruik

kan worden genomen. Ondanks de moeilijke tijden wens ik het Instituut Biologie daar een mooie toekomst.

Sinds 1969 heb ik in Leiden gewerkt en ik heb me werkelijk geen seconde verveeld, niet als docent, niet als onderzoeker en niet als bestuurder. Ik heb veel inspirerende en briljante mensen ontmoet, zowel onder collega's als onder studenten en dat heeft mijn leven verrijkt.

Ik wil daarom nu graag een aantal personen en instanties bedanken die daar een rol bij hebben gespeeld en spelen. In de eerste plaats al diegenen onder u die kortgeleden een bijdrage hebben gegeven aan het Kees Bakkerfonds. Met dat fonds kunnen we in de komende jaren de allerbeste bachelorstudenten een subsidie geven voor een masterstage aan een buitenlands topinstituut.

Veel van ons werk zou niet mogelijk zijn geweest, en in de toekomst niet mogelijk zijn, zonder de gastvrijheid van het Duinwaterbedrijf Zuid-Holland. De duinen van Meijndel zijn bij uitstek geschikt om ecologische en evolutionaire processen te bestuderen.

Veel van ons werk zou ook niet mogelijk zijn geweest zonder de bijdragen van de NWO, STW, Senter, en diverse andere fondsen en bedrijven.

Ik wil al mijn collega's binnen het IBL bedanken voor zeer uiteenlopende zaken, van het scherp houden in discussies tot allerlei vormen van technische en secretariële bijdragen.

Met de plantenecologen was de relatie natuurlijk het innigst. Dank Peter, Tom, Klaas, Martina, Kirsten, Karin, Cilke, Henk, promovendi, studenten en stagiaires, nu en in de afgelopen periode.

Dank lieve familie en beste vrienden.

Ik heb gezegd.

Referenties

- Van Dam NM, Verpoorte R and Van der Meijden E (1993) Induced responses in three alkaloid-containing plant species. *Oecologia* 95: 425-430.
- Darwin C (1881) The formation of vegetable mould through the action of worms with observation on their habits. John Murray.
- Dictionary of Natural Products (2008) Chapman & Hall.
- Feeny P (1968) Effect of oak leaf tannins on larval growth of the winter moth *Operophtera brumata*. *Journal of Insect Physiology* 14: 805-807.
- Hanski IA and Gilpin ME (1997) *Metapopulation Biology. Ecology, Genetics, and Evolution*. Academic Press.
- Haukioja E (1982) Inducible defences of white birch to a geometrid defoliator, *Epirrita autumnata*. In: Visser J.H. and Minks AK (eds) *Proceedings of the 5th International Symposium on Insect-Plant Relationships*. Pudoc Wageningen. Pp.199-203.
- Joshi J and Vrieling K (2005) The enemy release and EICA hypothesis revisited: incorporating the fundamental difference between specialist and generalist herbivores. *Ecology Letters* 8: 704-714.
- Karban R and Baldwin IT (1997) *Induced responses to herbivory*. Chicago University Press, Chicago.
- Karl T, Guenther A, Turnipseed A, Patton EG and Jardine K (2008) Chemical sensing of plant stress at the ecosystem scale. *Biogeosciences* 5: 1287-1294.
- Lankau RA (2007) Specialist and generalist herbivores exert opposing selection on a chemical defense. *New Phytologist* 175: 176-184.
- Mácel M (2003) On the evolution of the diversity of pyrrolizidine alkaloids. The role of insects as selective forces. Proefschrift Universiteit Leiden.
- Mäntylä E, Alessio GA, Blade JD, Heijari J, Holopainen JK, Laaksonen T, Piirtola P and Klemola T (2008) From plants to birds: higher avian predation rates in trees responding to insect herbivory. *Plos ONE* vol.3, iss.7, e2832. www.plosone.org.
- Van der Meijden E (1996) Plant defence, an evolutionary dilemma. Contrasting effects of (specialist and generalist) herbivores and natural enemies. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 80: 307-310.
- Prins AH (1990) Herbivory and plant performance of *Senecio jacobaea* L. and *Cynoglossum officinale* L. Proefschrift Rijksuniversiteit Leiden.
- Steppuhn A and Baldwin IT (2007) Resistance management in a native plant: nicotine prevents herbivores from compensating for plant protease inhibitors. *Ecology Letters* 10: 499-511.
- Tracey KJ (2002) The inflammatory reflex. *Nature* 420: 853-859.
- Vrieling K (1991) *Costs and benefits of alkaloids of Senecio jacobaea* L. Proefschrift Rijksuniversiteit Leiden.
- De Vrieze J (2008) Boom laat aspirinescheten. *Bionieuws* 18, afl. 16: 4.
- Widarto HT, Van der Meijden E, Lefeber AWM, Erkelens C, Kim HK, Choi YH and Verpoorte R (2006) Metabolomic differentiation of *Brassica rapa* following herbivory by different insect instars using two-dimensional nuclear magnetic resonance spectroscopy. *Journal of Chemical Ecology* 32: 2417-2428.

Prof.dr. E. van der Meijden



1969 Leiden, doctoraal examen biologie
1979 Leiden, met ZWO-subsidie gepromoveerd tot
doctor in de Wiskunde en Natuurwetenschappen
1991 Leiden, hoogleraar in de Ecologie van insect-
plantrelaties
1996-2002 Wetenschappelijk directeur Instituut voor
Ecologische en Evolutionaire Wetenschappen
2002-2005 Wetenschappelijk directeur Instituut Biologie
Leiden

- lid van diverse redacties, o.a. Journal of Ecology en Acta Botanica Neerlandica
- lid van lokale besturen, o.a. faculteitsbestuur Wiskunde en Natuurwetenschappen, wetenschapscommissie Faculteit Wiskunde en Natuurwetenschappen, commissie Kok-prijs, voorzitter Adviesraad Centrum voor Milieuwetenschappen.
- lid van landelijke besturen, o.a. onderzoekschool Productie-ecologie (WUR), onderzoekschool Functionele Ecologie, voorzitter stuurgroep herziening landelijk Programma voor Ecologisch Onderzoek, Erkeningscommissie Onderzoekscholen (ECOS) en Biologische Raad van de Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, Nederlands Instituut voor Biologie.



Universiteit Leiden