

Hoe kunnen we plaagonderdrukkende mengteelten ontwerpen?

Tibor Bukovinszky
Joop G. van Lenteren

TREFWOORDEN

plantendiversiteit, herbivoren, natuurlijke vijanden, monocultuur, indirecte interacties, voedselweb

Entomologische Berichten 67 (6): 231-234

Plaagpopulaties zijn vaak kleiner in mengteelten dan in monocultures. Met mengteelten kan daarom worden geprobeerd plaagproblemen in agro-ecosystemen te verkleinen. Een grotere vegetatiediversiteit kan plaagorganismen onderdrukken doordat de waardplanten minder goed zichtbaar of van geringere kwaliteit zijn en doordat natuurlijke vijanden meer voedsel vinden. Helaas is de respons op mengteelten van zowel plaaginsecten als van hun natuurlijke vijanden vaak moeilijk te voorspellen en er is nog onvoldoende kennis om in concrete gevallen de plaagpopulatieverschillen tussen mengteelten en monocultures te verklaren. Een betrouwbaar ontwerp van mengteelten die plagen onderdrukken vereist daarom meer studie. In dit artikel laten we zien dat recent verworven kennis van het gedrag en de ecologie van plant-plaag-natuurlijke vijand interacties een nieuw beeld oplevert van het verschil tussen mono- en mengcultures.

Inleiding

Natuurlijke ecosystemen worden gekarakteriseerd door een grote diversiteit aan flora en fauna. In die natuurlijke systemen voorkomen directe en indirecte interacties tussen de verschillende trofische niveaus (planten, herbivoren en carnivoren) meestal dat planten worden kaalgevreten. Dit in tegenstelling tot monocultures in de landbouw. In traditionele landbouwsystemen in de tropen is de biodiversiteit groter dan in westerse monocultures, doordat gebruik gemaakt wordt van mengteelten. In mengteelten worden planten minder beschadigd dan in monocultures. De moderne (westerse) landbouw is daarom geïnteresseerd in mengteelten, die mogelijk kunnen helpen bij duurzame plaagbestrijding.

Dat in mengteelten minder plagen optreden dan in monocultures verklaart men op drie manieren: 1) de herbivoor vindt zijn voedselplant meestal moeilijker in een mengteelt (de zogenaamde 'voedselconcentratiehypothese'), 2) er zijn vaak meer natuurlijke vijanden in een mengteelt ('natuurlijke-vijandenhypothese') en 3) de voedselkwaliteit van planten in mengteelten kan slechter zijn voor herbivoren ('voedselkwaliteithypothese'). Deze drie hypothesen zijn op zich niet voldoende om in concrete gevallen de populatieverschillen van herbivoren in mengteelten en monocultures te verklaren. Voor een betrouwbaar ontwerp van plaagonderdrukkende mengteelten is dus meer begrip nodig van de onderliggende mechanismen.

Invloed van mengteelten op zoekgedrag van herbivoren

In een mengteelt staat de waardplant van een bepaalde herbivoor tussen andere plantensoorten. De planteneter komt nu di-

verse soorten planten tegen en bovendien staan zijn waardplanten verder uit elkaar dan in een monocultuur. Veel oud onderzoek naar effecten van mengteelten richtte zich op deze twee aspecten. De voedselconcentratiehypothese richt zich op de reactie van herbivoren op variatie op een relatief kleine ruimtelijke schaal (lokale populaties). Deze hypothese stelt dat herbivoren lukraak zoeken en daardoor grote plekken met waardplanten makkelijker vinden dan kleine, dat ze er langer blijven en zich er beter voortplanten (Root 1973). De hypothese is vooral gericht op specialistische herbivoren, niet zozeer op generalisten die van alles eten. De beschikbare gegevens leveren echter geen eenduidige resultaten op en laten geen correlatie zien tussen de grootte van een plek waardplanten en de dichtheid van de herbivoren.

Verspreidingsonderzoek laat bovendien zien dat specialistische herbivoren heel verschillend kunnen reageren op verbroekeling van de habitat. Zelfs soorten die op dezelfde waardplant voorkomen reageren heel verschillend op variatie in grootte van waardplantplekken. Met alleen lukraak zoeken kan dit niet verklaard worden. Hambäck & Englund (2005) toonden onlangs aan dat de mate van emigratie vanuit en immigratie in waardplantplekken, deels de relatie tussen plekgrootte en aantallen herbivoren kan verklaren. Zelf bestudeerden wij de immigratie van enkele soorten herbivoren die sterk verschillen in zoekgedrag en de invloed op vestiging en populatiedynamiek in waardplantplekken. Het betrof drie koolplagen: de melige koolluis (*Brevicoryne brassicae* Linnaeus) die vooral passief met de wind meevliegt, het klein koolwitje (*Pieris rapae* Linnaeus) dat heel goed kan vliegen en voedselplanten van afstand kan zien, en de koolmot (*Plutella xylostella* Linnaeus) die goed kan vliegen en waardplanten kan ruiken. Op basis van de verschillende typen



1. In een mengteelt van gerst en spruitkool zijn plaagpopulaties kleiner dan in een koolmonocultuur. Dit komt door de grotere structurele complexiteit van de mengteelt. Deze mengteelt is echter niet van praktisch nut omdat gerst met de spruitkool concurreert en de opbrengst van spruitkool vermindert. Men moet dus gewassen kiezen die plaagonderdrukkende eigenschappen combineren met een goede opbrengst. Foto: Tibor Bukovinszky

Herbivore numbers are lower in Brussels sprouts intercropped with barley, than in monocultures. This can be attributed to a greater vegetational complexity of the intercrop. However, this specific intercrop is not suitable for production, because barley outcompetes Brussels sprouts, thereby drastically reducing its yield. Plants for intercropping should be chosen so that pest-suppression is achieved without compromising yields.

zoekgedrag van de drie soorten simuleerden we op de computer het zoeken naar planten, en de relatie tussen waardplantplek-grootte en plaagdichtheid bleken vergelijkbaar met de experimentele resultaten (Bukovinszky et al. 2005a). Onze resultaten waren niet in overeenstemming met de klassieke waardplantconcentratiehypothese, maar wel met de voorspellingen uit de theorie van Hambäck & Englund (2005). Dit benadrukt de noodzaak van kwantificering van immigratie en emigratie om reacties van plaagorganismen op de grootte van waardplantplekken te kunnen verklaren.

Naast de grootte van de waardplantplekken kan ook de aanwezigheid van andere planten invloed hebben op het zoekgedrag van het plaaginsect. Naast zicht is reuk belangrijk bij het lokaliseren van waardplanten door plaaginsecten. Als de waardplantgeur vermengd wordt met die van niet-waardplanten, raken de reukzintuigen van het plaaginsect in de war. Als deze andere planten ook nog eens hoog genoeg zijn, kunnen ze het zoeken en aanvaarden van waardplanten door herbivoren bemoeilijken (Finch & Collier 2000). In een monocultuur is de waardplant duidelijk zichtbaar en goed te ruiken. In ons vervolgonderzoek gaan we na of we de drie typen zoekgedrag (lukaak zoeken, zoeken op reuk en zoeken op zicht) kunnen generaliseren voor meer soorten insecten.

Invloed van mengteelten op het functioneren van natuurlijke vijanden

De natuurlijke-vijandenhypothese stelt dat er minder plaagorganismen in een mengteelt voorkomen doordat de natuurlijke vijanden er effectiever zijn dan in een monocultuur (Root 1973). Die hogere effectiviteit in een mengteelt kan het resultaat zijn van: 1) betere overleving van generalistische natuurlijke vijanden, omdat er een grote diversiteit aan prooien aanwezig is, 2) langer verblijf van specialistische natuurlijke vijanden, omdat de prooi in een ingewikkelder habitat tijdelijk kan ontsnappen en lokale uitroeiing van prooi en natuurlijke vijand daardoor wordt vertraagd, misschien zelfs voorkomen en 3) meer overlevingsmogelijkheden voor de natuurlijke vijanden, door de aanwezigheid van schuilplaatsen en voedsel (nectar en pollen). Helaas zijn er bitter weinig experimentele gegevens die deze hypothese ondersteunen. Er zijn juist meer aanwijzingen voor het omgekeerde effect, namelijk het voorkomen van minder natuurlijke vijanden in een meng- dan in een monocultuur (Sheehan 1986).

Zoekgedrag van sluipwespen

De ruimtelijke structuur van een omgeving kan het zoekgedrag van natuurlijke vijanden beïnvloeden. Zo zijn de grootte van een waardplantplek, de verbinding tussen waardplantplekken en de structuur van het plantoppervlak alle van invloed op de kans dat een natuurlijke vijand een gastheer of prooi ontmoet (Gingras et al. 2002). Eén verklaring voor het gebrek aan ondersteuning van de natuurlijke-vijandenhypothese is dat deze geen rekening houdt met effecten van niet-waardplanten op de natuurlijke vijanden. Natuurlijke vijanden gebruiken bij het zoeken naar gastheren of prooien vaak (specifieke) vluchtige stoffen die door de waardplant worden gemaakt (Vet & Dicke 1992, Tumlinson et al. 1993). In mengteelten kunnen vooral specialistische natuurlijke vijanden last hebben van vermenging van de specifieke signalen met andere plantengeuren. Dat geurverwarring een probleem kan zijn voor natuurlijke vijanden werd al in 1960 gepubliceerd door Monteith, maar het is zelden goed onderzocht (zie Dicke et al. 2003, Perfecto & Vet 2003).

Wij hebben het zoekgedrag van de specialistische koolmotparasiet *Diadegma semiclausum* (Hellèn) onderzocht in monocultures en mengteelten. Het opsporen van gastheren door de parasiet bleek inderdaad moeilijker wanneer er bepaalde andere planten tussen de spruitkoolplanten (*Brassica oleracea*) stonden (Gols et al. 2005, Bukovinszky et al. 2007). Als er witte mosterd (*Sinapis alba*) tussen de spruitkool stond, zochten de parasieten eerst op witte mosterd en pas daarna op met rupsen geïnfecteerde spruitkool. Daardoor ontdekten de sluipwespen hun prooien in de mengteelt later dan in een monocultuur. Ook in een mengteelt van gerst (*Hordeum vulgare*) en spruitkool (figuur 1) ontdekten de parasieten de prooien later dan in de monocultuur. Toch hadden de witte mosterd en gerst een heel verschillend effect op de parasieten: op de witte mosterd verdeden de sluipwespen veel tijd door de sterk aantrekkende mosterdgeurstoffen, maar gerst belemmerde het zoekgedrag omdat de parasieten regelmatig op de lange gerststengels en -bladeren landden die boven de spruitkool uitsteken (Bukovinszky et al. 2005b).

Sommige parasietensoorten leren op bepaalde geuren uit de omgeving te reageren en negeren daarna de onbelangrijke stoffen (zie bijvoorbeeld Vet et al. 1995). Dit leergedrag kan een belangrijke rol spelen bij het opsporen van gastheren in mengteelten, maar heeft tot nu toe weinig aandacht gekregen (Perfecto & Vet 2003). Wij vonden dat *Diadegma*-sluipwespen (figuur 2) hun zoekgedrag in de spruitkool-mosterdmengteelt snel leerden verbeteren. Zodra ze een door rupsen aangetaste spruitkoolplant hadden ontdekt negeerden ze de mosterdplanten en von-

den de volgende geïnfecteerde spruitkoolplant net zo snel als in de monocultuur (Bukovinszky et al. 2007).

Onze resultaten laten dus zien dat variatie in gewasstructuur en geursamenstelling situaties oplevert die plaaginsecten tijdelijk doen ontsnappen aan hun natuurlijke vijanden. Deze tijdelijke ontsnapping aan parasitering kan de overlevingsduur van een parasiet-gastheersysteem in een ruimtelijk heterogene omgeving verlengen (Huffaker et al. 1963, Ellner et al. 2001). In monocultures zullen populaties van natuurlijke vijanden eerder uitsterven omdat ze hun prooien sneller vinden en uitroeien.

Voedselbronnen in mengteelten: pollen en nectar

Voor generalistische natuurlijke vijanden zijn mengteelten beter dan monocultures omdat ze een grotere verscheidenheid aan herbivoren zullen herbergen en dus grotere overlevingskansen bieden. Mengteelten bieden ook een grotere verscheidenheid aan andere geneugten, zoals schuilplaatsen en alternatief voedsel, waardoor de levensduur en vruchtbaarheid van natuurlijke vijanden toeneemt (Wilkinson & Landis 2005). Dat andere voedsel kan direct van planten komen (pollen en nectar in bloemen of elders op de plant) of indirect beschikbaar komen (honingdauw) (Wäckers 2005).

Als parasieten nectar of honingdauw vinden, kunnen ze hun zoekgedrag concentreren vlakbij die voedselbron (Wäckers 2003). Zo kan de parasitering van plaaginsecten in een gewas verhoogd worden door er planten bij te zetten die veel nectar produceren. Wanneer parasieten honger hebben, negeren ze signalen van gastheren. Voor een goede parasitering is het dus noodzakelijk dat er genoeg voedsel en genoeg gastheren binnen het zoekgebied van parasieten te vinden is. Meer voedsel (pollen, nectar en honingdauw) leidt echter niet automatisch tot een hoger predatie- of parasiteringssucces, omdat bijvoorbeeld nectar in bloemen varieert in geschiktheid en toegankelijkheid voor herbivoren en natuurlijke vijanden (Landis et al. 2000, Winkler 2005). Bloemnectar stimuleert daarom soms het plaagorganisme meer dan de natuurlijke vijand (Wilkinson & Landis 2005, Winkler 2005). Om alleen de nuttige natuurlijke vijand te stimuleren en niet de herbivoren, is meestal een diepgaande kennis van de biologie van de soorten van essentieel belang (zie Van Rijn & Wäckers, dit nummer).

Indirecte interacties en plaagpopulaties in mengteelten

In mengteelten, die ingewikkelder voedselwebben hebben dan monocultures, verhoogt een grotere soortenrijkdom aan herbivoren en natuurlijke vijanden het aantal interacties tussen de drie trofische niveaus. De indirecte effecten van plantendiversiteit op interacties tussen carnivorensoorten die dezelfde herbivoren vreten of parasiteren, kunnen alleen worden vastgesteld als de hele levensgemeenschap onder de loep wordt genomen. Zo kan in een mengteelt de zoekefficiëntie van een parasiet afnemen door de aanwezigheid van een herbivoor die geen gastheer is van die parasiet. Dit kan er in theorie zelfs toe leiden dat verschillende parasietensoorten die dezelfde gastheer gebruiken in die mengteelt kunnen samenleven (Vos et al. 2001). Vaak wordt het effect van een bepaalde natuurlijke vijand op een plaagorganisme in afzondering gemeten. In werkelijkheid hebben we te maken met een complex aan natuurlijke vijanden (specialisten en generalisten) die alle meer of minder bijdragen aan de plaagsterfte. Predatie door generalisten kan daarbij zowel positief als negatief worden beïnvloed door de aanwezigheid van andere prooien. Voor een volledig beeld van de efficiëntie van natuurlijke vijanden moet dan ook de sterfte worden bepaald van alle herbivoren door alle carnivoren tezamen.



2. De sluipwesp *Diadegma semiclausum* legt haar ei in de gastheer, een rups van het koolmotje (*Plutella xylostella*). Foto: Tibor Bukovinszky
The parasitoid *Diadegma semiclausum* is ovipositing in its host, a larva of the diamondback moth (*Plutella xylostella*).

Naast factoren als voedsel, schuilplaatsen en ruimtelijke structuur van planten zijn er nog andere waarmee we rekening moeten houden bij het ontwerpen van mengteelten, zoals de concurrentie van de waardplant met de andere plantensoorten. Die concurrentie kan leiden tot verandering in de grootte, de bouw en de voedselgeschiktheid van de waardplant, en die veranderingen hebben ook weer effect op de herbivoren en carnivoren. Door concurrentie in een mengteelt kunnen veranderingen in de planten optreden (vaak met stress aangeduid) die weer van invloed zijn op de herbivoren. Lastig is dat verschillende groepen herbivoren lang niet altijd hetzelfde reageren op dergelijke veranderingen (Bukovinszky et al. 2004). Zo doen rupsen het vaak beter op fysiologisch gestresste planten (Price 1991), terwijl bladluizen zich juist minder goed ontwikkelen op zulke planten (Wearing 1967). Het effect van gestresste planten op de herbivoren kan ook weer van invloed zijn op de ontwikkeling van natuurlijke vijanden (Teder & Tammaru 2002). Verder kan stress de (indirecte) verdediging van planten tegen herbivoren flink beïnvloeden (Dale 1988). Omdat de effecten van concurrentie bij elke combinatie van planten verschillen, is het bijzonder moeilijk voorspellingen te doen over effecten op de populatiedynamica van herbivoren en carnivoren. Alleen met een combinatie van veld- en laboratoriumonderzoek zijn de effecten vast te stellen van een grotere waardplantdiversiteit in een mengteelt.

Conclusies

We hebben een overzicht gegeven van natuurlijke bestrijdingsmechanismen in mengteelten. Recent onderzoek laat de beperkingen zien van klassieke hypothesen ter verklaring van de reacties van herbivoren en carnivoren op een toename van plantendiversiteit. Nieuwe onderzoeksresultaten tonen aan dat het bijzonder moeilijk is om algemene richtlijnen op te stellen voor het ontwerpen van mengteelten. Wel kunnen er met kennis van het type zoekgedrag van herbivoren en carnivoren enige voorspellingen worden gedaan over het effect van een verhoging van plantendiversiteit op de zoekefficiëntie en de populatiedynamiek van betrokken organismen. We zijn echter nog ver verwijderd van het formuleren van generalisaties voor afzonderlijke herbivoor-carnivoor-interacties in mengteelten, laat staan dat we kunnen generaliseren voor de levensgemeenschap als geheel. Daartoe is een holistische benadering nodig, waarbij de interacties van herbivoren en carnivoren onderzocht worden in het gehele traject van individu tot levensgemeenschap.

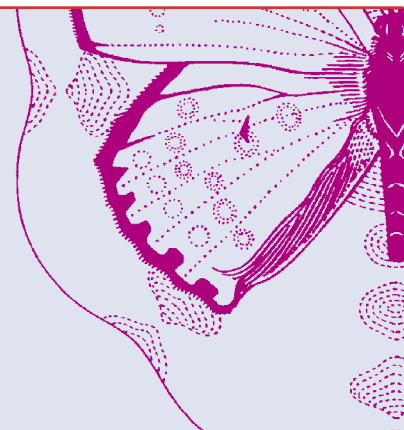
Literatuur

- Bukovinszky T, Trefas H, van Lenteren JC, Vet LEM & Fremont J 2004. Plant competition in pest-suppressive intercropping systems complicates evaluation of herbivore responses. *Agriculture Ecosystems & Environment* 102: 185-196.
- Bukovinszky T, Potting RPJ, Clough Y, van Lenteren JC & Vet LEM 2005a. The role of pre- and post-alighting detection mechanisms in the responses to patch size by specialist herbivores. *Oikos* 109: 435-446.
- Bukovinszky T, Gols R, Posthumus MA, Vet LEM & van Lenteren JC 2005b. Variation in plant volatiles and the attraction of the parasitoid *Diadegma semiclausum* (Hellén). *Journal of Chemical Ecology* 31: 473-493.
- Bukovinszky T, Gols R, Hemerik L, van Lenteren JC & Vet LEM 2007. Time-allocation of a parasitoid foraging in heterogeneous vegetation: implications for host-parasitoid interactions. *Journal of Animal Ecology* 76: 845-853.
- Dale D 1988. Plant-mediated effects of soil mineral stresses on insects. In: *Plant stress-insect interactions* (Heinrichs EA ed): 35-110. Wiley.
- Dicke M, de Boer JG, Höfte M & Rocha-Granados MC 2003. Mixed blends of herbivore-induced plant volatiles and foraging success of carnivorous arthropods. *Oikos* 101: 38-48.
- Ellner SP, McCauley E, Kendall BE, Briggs CJ, Hosseini PR, Wood SN, Janssen A, Sabelis MW, Turchin P, Nisbet RM & Murdoch WW 2001. Habitat structure and population persistence in an experimental community. *Nature* 412: 538-543.
- Finch S & Collier RH 2000. Host plant selection by insects - a theory based on appropriate/inappropriate landings by pest insects on cruciferous plants. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 96: 91-102.
- Gingras D, Dutilleul P & Boivin G 2002. Modeling the impact of plant structure on host-finding behaviour of parasitoids. *Oecologia* 130: 396-402.
- Gols R, Bukovinszky T, Hemerik L, van Lenteren JC & Vet LEM 2005. Reduced foraging efficiency of a parasitoid under habitat complexity: implications for population stability and species coexistence. *Journal of Animal Ecology* 74: 1059-1068.
- Hambäck PA & Englund G 2005. Patch area, population density and the scaling of migration rates: the resource concentration hypothesis revisited. *Ecology Letters* 8: 1057-1065.
- Huffaker CB, Shea KP & Herman SG 1963. Experimental studies on predation: complex dispersion and levels of food in an acarine predator-prey interaction. *Hilgardia* 34: 305-330.
- Landis DA, Wratten SD & Gurr GM 2000. Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. *Annual Review of Entomology* 45: 175-201.
- Monteith LG 1960. Influence of plants other than the food plants of their host on host-finding by tachinid parasites. *Canadian Entomologist* 92: 641-652.
- Perfecto I & Vet LEM 2003. Effect of a non-host plant on the location behavior of two parasitoids: the tritrophic system of *Cotesia* spp. (Hymenoptera: Braconidae), *Pieris rapae* (Lepidoptera: Pieridae), and *Brassica oleracea*. *Environmental Entomology* 32: 163-174.
- Price PW 1991. The plant vigor hypothesis and herbivore attack. *Oikos* 62: 244-251.
- Root RB 1973. Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards (*Brassica oleracea*). *Ecological Monographs* 43: 95-124.
- Sheehan W 1986. Response by specialist and generalist natural enemies to agroecosystem diversification: a selective review. *Environmental Entomology* 15: 456-461.
- Teder T & Tammaru T 2002. Cascading effects of variation in plant vigour on the relative performance of insect herbivores and their parasitoids. *Ecological Entomology* 27: 94-104.
- Tumlinson JH, Turlings TCJ & Lewis WJ 1993. Semiochemically mediated foraging behavior in beneficial parasitic insects. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology* 22: 385-391.
- Vet LEM & Dicke M 1992. Ecology of infochemical use by natural enemies in a tritrophic context. *Annual Review of Entomology* 37: 141-172.
- Vet LEM, Lewis WJ & Cardé RT 1995. Parasitoid foraging and learning. In: *Chemical ecology of insects* (Bell W & Cardé RT eds): 65-101. Chapman & Hall.
- Vos M, Berrocal SM, Karamaouna F, Hemerik L & Vet LEM 2001. Plant-mediated indirect effects and the persistence of parasitoid-herbivore communities. *Ecology Letters* 4: 38-45.
- Wäckers FL 2003. The parasitoids' need for sweets: sugars in mass rearing and biological control. In: *Quality control and production of biological control agents: theory and testing procedures*. (Lenteren JC van ed): 59-72. CABI Publishing.
- Wäckers FL 2005. Suitability of (extra-)floral nectar, pollen, and honeydew as insect food sources. In: *Plant-provided food for carnivorous insects* (Wäckers FL, van Rijn PCJ & Bruin J eds): 17-74. Cambridge University Press.
- Wearing CH 1967. Studies on the relations of insect and host plant. II. Effects of water stress in host plants on the fecundity of *Myzus persicae* (Sulz.) and *Brevicorye brassicae* (Linnaeus). *Nature* 213: 1052-1053.
- Wilkinson TK & Landis DA 2005. Habitat diversification in biological control: the role of plant resources. In: *Plant-provided food for carnivorous insects* (Wäckers FL, van Rijn PCJ & Bruin J eds): 305-325. Cambridge University Press.
- Winkler K 2005. Assessing the risks and benefits of flowering field edges: Strategic use of nectar sources to boost biological control. PhD Thesis, Wageningen University.

Summary

How to design pest-suppressing intercropping systems?

Fewer herbivores occur in vegetationally diverse than in simple ecosystems. Similarly, intercropping systems often have lower pest populations than monocultures of single plant species. Intercrops may reduce pest populations through the reduction in the apparency and quality of crop plants and by the increased success of natural enemies. However, current hypotheses do not adequately explain the responses of insect populations to intercropping, because the underlying mechanisms at the behavioural level remain largely unexplored. In this article we illustrate how behavioural information and knowledge on trophic interactions can be used to better explain the responses of herbivores and their natural enemies to intercropping.



Tibor Bukovinszky & Joop C. van Lenteren
WUR-Entomologie
Postbus 8031
6700 EH Wageningen
tibor.bukovinszky@wur.nl