

# Veredeling voor de ecosysteemdiensten plaagonderdrukking en bestuiving in voedingsgewassen

Abco de Buck, Clemens van de Wiel,  
Jonathan R. De Long



*Literatuurstudie gezamenlijk uitgevoerd door het Louis Bolk  
Instituut en Wageningen University & Research*



© 2021 Louis Bolk Instituut

Veredeling voor de ecosystemendiensten plaagonderdrukking  
en bestuiving in voedingsgewassen

Abco de Buck<sup>1</sup>, Clemens van de Wiel<sup>2</sup>, Jonathan R. De Long<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Louis Bolk Instituut <sup>2</sup> Wageningen University & Research

Publicatienummer 2021-036 LbP

55 pagina's

Foto omslag: Copyright - © Mvildosola | Dreamstime.com

Deze publicatie is beschikbaar via  
[www.louisbolk.nl/publicaties](http://www.louisbolk.nl/publicaties)

[www.louisbolk.nl](http://www.louisbolk.nl)

[info@louisbolk.nl](mailto:info@louisbolk.nl)

T 0343 523 860

Kosterijland 3-5

3981 AJ Bunnik

 @LouisBolk

Louis Bolk Instituut: Onderzoek en advies ter bevordering van  
duurzame landbouw, voeding en gezondheid

## Voorwoord

Plantenveredeling is gestoeld op diversiteit: de cultuurwaarde van de in de land- en tuinbouw geteelde gewassen is tot stand gekomen door het recombineren van de van nature aanwezige genetische variatie tussen verschillende planten. De relatie van de land- en tuinbouw met biodiversiteit is een belangrijk thema in de ontwikkeling van een natuurinclusieve landbouw. In deze studie staat de vraag centraal in hoeverre plantenveredeling –door gebruik te maken van genetische variatie- bij kan dragen aan het behoud of herstel van biodiversiteit. Deze vraag wordt toegespitst op bestuiving door insecten en plaagonderdrukking m.b.v. natuurlijke vijanden. Bestuiving en plaagonderdrukking zijn voorbeelden van diensten van het ecosysteem, ofwel ecosysteemdiensten.

Dit rapport belicht zodoende een aantal interessante interacties van de biodiversiteit tussen de systemen van plantenveredeling, agro-ecologie en de ecologie van de natuurlijke omgeving. De deskstudie is opgezet binnen het onderzoeksprogramma "Groene Verdedeling" en werd uitgevoerd door Clemens van de Wiel (WUR), Abco de Buck en Jon De Long (beide LBI). De auteurs bedanken Olaf Sass (Norddeutsche Pflanzenzucht) en Marcel van Diemen (Vitalis) voor het inzicht in insectbestuiving als praktisch veredelingsdoel. Dank gaat ook uit naar Ben Vosman (WUR) voor het becommentariëren van een concept van het hoofdstuk over plaagonderdrukking en Dennis Heupink (LBI) voor commentaar op het hoofdstuk bestuiving. Tenslotte dank aan de coördinatoren van het programma "Groene Veredeling", Olga Scholten (WUR) en Peter Keijzer (LBI), voor de sturing op inhoud en de redactie van dit rapport.

## Samenvatting

Natuurinclusieve teelten kunnen bijdragen aan het verduurzamen van de landbouw. Een belangrijk element daarin is het optimaal gebruik maken van ecosysteemdiensten. Een divers agro-ecosysteem is daarvoor een basisvoorwaarde.

Vanuit veredelingsperspectief roept dit de vraag op of gewassen ook verbeterd kunnen worden voor het ondersteunen van ecosysteemdiensten. Om hier zicht op te krijgen is voor deze deskstudie gekeken naar wat erover gerapporteerd is in de wetenschappelijke literatuur voor twee voorbeelden van ecosysteemdiensten, bestuiving en plaagonderdrukking. Zonder volledigheid na te streven is een globale inventarisatie gemaakt, aangevuld met een aantal voorbeelden met relevantie voor de biologische teelt in Nederland.

Interessant voor veredeling is dat voor bestuiving zowel als plaagonderdrukking variatie beschreven is in genetische bronnen van gewassen voor eigenschappen van belang voor het aantrekken van bestuivers dan wel natuurlijke vijanden van plaaginsecten; zoals de productie van vluchtige stoffen, het verschaffen van beloningen, zoals nectar en de toegankelijkheid van de bloem. Tegelijkertijd gaat het echter om voor de veredeling relatief complexe systemen. De te veredelen bloemkenmerken zijn slechts een onderdeel voor een succesvolle bestuiving. Bij plaagonderdrukking komt bovenop een klassieke aanpak via resistentieveredeling op de directe interactie tussen plant en plaaginsect, ook de interactie met parasitoïden en/of predatoren via complexe mengsels van signaalstoffen en beloningen door de plant.

Tegelijkertijd is de wijdere omgeving van de teelten van bijzonder belang voor continuïteit in het verschaffen van voeding en schuilplaatsen voor bestuivers en natuurlijke vijanden. Ten dele kan dit ondervangen worden via intercropping en bloemenranden. Voor slechts een beperkt aantal combinaties van gewas en plaaginsecten zijn uitgebreide relaties met natuurlijke vijanden beschreven, inclusief voor veredeling belangrijke variatie in de betrokken planteigenschappen. Bij bestuiving is de informatie over de relatie tussen bloemeigenschappen en het aantrekken en ondersteunen van bestuivers onvolledig en soms inconsistent.

Voor het optimaliseren van ecosysteemdiensten via gewasveredeling zal meer onderzoek gedaan moeten worden naar deze eigenschappen en hun interacties met het teeltsysteem en de omringende landschapselementen. Concluderend wordt gesteld dat er mogelijkheden zijn om natuurlijke plaagonderdrukking en bestuiving mee te nemen in de ontwikkeling van nieuwe rassen. Dit opent een nieuw perspectief op de ontwikkeling van een natuurinclusieve landbouw.

# Inhoud

<b>1 Inleiding</b>	<b>6</b>
<b>2 Bestuiving als een ecosysteemdienst (ESD) in relatie tot veredeling</b>	<b>10</b>
2.1 De rol van bestuiving in de voedselvoorziening	10
2.2 De relatie tussen landschap en bestuiver	12
2.3 De relatie tussen plant en bestuiver	13
2.4 ESD bestuiving in enkele belangrijke Nederlandse gewassen	17
2.5 Veredeling	30
<b>3 Plaagonderdrukking als een ecosysteemdienst (ESD) in relatie tot veredeling</b>	<b>32</b>
3.1 Mechanismen en benaderingen voor IPM	32
3.2 Teeltsystemen	34
3.3 Planteigenschappen voor plaagonderdrukking	35
3.4 ESD plaagonderdrukking in enkele belangrijke Nederlandse gewassen	40
3.5 Veredeling	43
3.6 Conclusies ESD plaagonderdrukking	46
<b>4 Conclusies ecosysteemdiensten</b>	<b>47</b>
<b>5 Referenties</b>	<b>49</b>

# 1 Inleiding

Verduurzaming van de landbouw wordt momenteel voor een deel gezocht in natuurinclusieve landbouw; d.w.z. de opbouw van een veerkrachtig en gekoppeld voedsel- en ecosysteem. Voor een goede integratie van landbouw en natuur is het rekening houden met en/of optimaliseren van ecosystemendiensten een belangrijke factor (Fijen et al. 2018). Plantenveredeling staat van oudsher in het teken van verbetering van de cultuur- en gebruikswaarde van landbouwgewassen, i.c. opbrengstverhoging, kwaliteitsverbetering en resistenties tegen ziekten en plagen. Onbewust en onbedoeld kunnen in de veredeling van cultuurgewassen ook ogenschijnlijk 'neutrale' eigenschappen deels of geheel worden weg geselecteerd (bijvoorbeeld omdat deze genetisch gekoppeld zijn aan negatieve eigenschappen).

Ecosysteemdiensten (zoals plaagonderdrukking en bestuiving) zijn typische voorbeelden van eigenschappen, waaraan de veredeling tot nu toe geen of onvoldoende aandacht heeft besteed. Dit heeft te maken met de bijzondere complexiteit van het systeem, waarin behalve raseigenschappen in relatie tot de directe teeltomstandigheden (die van origine het onderwerp van veredeling vormen) ook de relatie tot de wijdere omgeving en de daarin aanwezige organismen, zoals bestuivers en natuurlijke vijanden een rol spelen. Dit roept de vraag op of veredeling van gewassen een bijdrage kan leveren aan ecosystemendiensten. Deze literatuurstudie is een eerste stap in de beantwoording van deze vraag; namelijk een verkenning van verschillen in de genetische bronnen van een cultuurgewas in de bijdrage aan ecosystemendiensten.

Een ecosystemediensdienst kan eenvoudigweg gedefinieerd worden als de bijdragen die ecosystemen (al dan niet in combinatie met andere inputs) leveren aan menselijk welzijn (Burkhard et al. 2012). Volgens de "Common International Classification of Ecosystem Services" (CICES) kunnen ecosystemendiensten onderverdeeld worden in:

1. basale voorziening van voedsel, water en genetische diversiteit,
2. regulerende functies zoals plaagonderdrukking en bestuiving en ondersteunende functies zoals nutriënten kringlopen, bodemgezondheid en organische stof voorziening en
3. culturele waarden zoals soortbehoud, interactie met de natuurlijke omgeving en het bewaren van oude rassen (erfgoed).

Merk op dat deze diensten zowel biotische als abiotische output kunnen leveren. Een uitgebreide categorisering is te vinden bij <http://cices.eu>. Genotypische diversiteit en genetische bronnen ten dienste van voedsel als basale voorzieningen zijn vanzelfsprekend al integraal onderdeel van veredeling. Aan andere aspecten is minder gewerkt; maar daar zou veredeling wel een rol in kunnen spelen. Kennis over plaagonderdrukking en bestuiving als regulerende functies is deels beschikbaar, maar nog beperkt gecombineerd met genotypische verschillen.

Bodem-gerelateerde ecosystemendiensten zijn zeer breed: van goed onderzocht (bijvoorbeeld onderdrukking van bodem-gebonden ziekten en nematoden, organische stof opbouw) tot voor een belangrijk deel onbekend (bijvoorbeeld interacties met het bodem-microbioom; d.w.z. de gecombineerde micro-organismen en hun genetische informatie die in de bodem zitten die een grote invloed op belangrijke processen kunnen hebben). Er liggen ook nog veel vragen over genotypische verschillen (of rasverschillen) binnen een bepaald gewas in de bijdrage aan de organische stof opbouw in bodem. Mede door de grote economische belangen voor de landbouw is in een aantal grote gewassen veel onderzoek verricht naar rasverschillen in de opbouw van schadelijke aaltjespopulaties. Bodemgezondheid in bredere zin is in relatie tot veredeling eerder verkend, bijvoorbeeld in een TKI-AF PPS deskstudie (van de Wiel et al. 2017). Deze literatuurstudie richt zich op de ecosystemendiensten plaagbeheersing en bestuiving. Van de culturele waarden worden de interactie met de natuurlijke omgeving en het tegengaan van de achteruitgang van vooral bestuivende insecten meegenomen. In de gekozen casussen speelt het behoud van oude rassen (een specifiek door CICES benoemde culturele waarde) geen rol.

Bestuiving is een regulerende ecosystemedienst op zich en draagt bovendien bij aan basale functies (voedselvoorziening en genetische diversiteit). Bestuiving is ook bij uitstek verbonden aan ecologische en culturele waarden, waarbij de landbouw in interactie is met bloeiende planten in de omgeving, d.w.z. akkerranden, bermen en verdere omliggende natuur. Voor zover we ons beperken tot generatieve voortplanting (waarbij beide geslachten een rol spelen), zijn alle zaadplanten voor de voortplanting afhankelijk van bestuiving. Het overgrote deel (geschat op bijna 90%; (IPBES 2016)) van de wilde flora op aarde is op één of andere manier afhankelijk van bestuiving door dieren. Daarnaast gebruiken verschillende planten en landbouwgewassen als grassen en granen windbestuiving. Onder bestuiving als ecosystemedienst wordt de overdracht van pollen door dierlijke vectoren verstaan. Insecten verzorgen of bevorderen de bestuiving van zowel wilde planten als akkerbouw- en groentegewassen. Er is sprake van een wereldwijde wetenschappelijke consensus dat zowel economisch als sociaal (-cultureel) belangrijke bestuivers worden bedreigd door menselijke activiteit in de landbouw en de ruimtelijke inrichting van het landschap - waarbij variatie in natuur en in het voorkomen van bloemen vaak verminderd zijn - en uiteindelijk ook de klimaatverandering. De bedreiging betreft zowel de soortenrijkdom als ook het totaal aantal bestuivende organismen (IPBES 2016). Ook in Noordwest Europa is het aantal en vooral de diversiteit aan (bloembezoekende) insecten in het landelijk gebied de afgelopen decennia sterk afgenomen. In Nederland is de voorkeur van wilde bijen en zweefvliegen voor vestiging in verschillende landschapstypen geïnventariseerd (Ozinga et al. 2018). Agrarische landschappen met veel overgangsgebieden, zoals dikwijls te vinden in het heuvel- en rivierenland, hebben de voorkeur bij minder voorkomende of zeldzame soorten. Algemeen voorkomende soorten stellen weinig eisen aan de habitat en hebben een relatieve voorkeur voor de 'arme' agrarische landschappen (wat

dus niet wil zeggen dat deze soorten niet in overgangsgebieden voorkomen). Maatregelen voor meer variatie in het landschap met een beperkt ambitieniveau kunnen hier al een groot verschil maken: bijvoorbeeld akkerranden of bermen met inheemse bloeiërs. Opvallend in de studie van Ozinga is de grote relatieve voorkeur voor wilde bijen en zweefvliegen voor urbane gebieden. Algemeen voorkomende soorten weten zich goed te vestigen in ecologisch armere delen van de stedelijke omgeving, terwijl parken en particuliere tuintjes omgevingen met een grote voorkeur voor minder algemene soorten blijken te zijn. Bekend is dat bloeiende landbouwgewassen in het buitengebied kunnen bijdragen aan de habitat voor natuurlijke bestuivers. Maar draagt elke cultivar binnen een gewas in gelijke mate bij aan de ecosysteemdienst bestuiving? Deze studie gaat in op de vraag op welke wijze veredeling in bloeiende gewassen de lokale populatie natuurlijke bestuivers kan ondersteunen en hoe veredeling kan bijdragen aan de functie die insecten vervullen in de bestuiving van gewassen.

Plaagonderdrukking als regulerende functie van een cultivar wordt voornamelijk aangepakt via resistentieveredeling. Daarnaast zijn er mogelijkheden via ecologische benaderingen, zoals het bevorderen van het vóórkomen en/of aantrekken van predatoren<sup>1</sup> of parasitoïden<sup>2</sup>. In deze studie worden cases van deze ecologische benadering uitgewerkt. Hoe werkt de interactie met akkerranden en omliggende natuur bij het in stand houden en het aantrekken van natuurlijke vijanden voor plaagonderdrukking? Dit kan een interessant element zijn in het optimaliseren van stroteelt of mengteelt, zoals het toepassen van "push-pull" strategieën. Bij dat aantrekken van natuurlijke vijanden spelen door planten geproduceerde lokstoffen een belangrijke rol. Vertaald naar de plantenveredeling gaat deze studie in op de vraag in hoeverre er verschillen bekend zijn tussen rassen of genotypen in het aantrekken en ondersteunen van populaties van natuurlijke vijanden.

Dit rapport is een verslag van de literatuurstudie naar de relatie tussen door de veredelaar te beïnvloeden gewaseigenschappen enerzijds en anderzijds de ecosysteemdiensten bestuiving en plaagonderdrukking (door het aantrekken van predatoren of parasitoïden). Over plaagonderdrukking en bestuiving op zich is veel literatuur verschenen. Binnen het raamwerk van een betrekkelijk klein project is hieruit een eerste verkenning uitgevoerd naar genetische variatie in een aantal gewassen in de aantrekkelijkheid voor bestuivers of in de mogelijkheden voor natuurlijke plaagonderdrukking. De meegenomen gewassen zijn geselecteerd op grond van het belang voor de (biologische) landbouw in Nederland en waarvan bekend is dat deze een bijdrage leveren aan de ecosysteemdiensten bestuiving en plaagonderdrukking. Hoewel bestuiving een essentiële ecosysteemdienst is voor vruchtdragende tuinbouwgewassen is in deze studie gekozen voor akkerbouwgewassen,

---

<sup>1</sup> Een predator of natuurlijke vijand is in de ecologie de aanduiding voor een organisme dat zijn prooi actief bejaagt om die te doden en op te eten.

<sup>2</sup> Parasitoïden zijn organismen die op een gastheer moeten leven voor hun ontwikkeling en die de gastheer uiteindelijk doden. Sommige sluipwespen leggen bijvoorbeeld hun eieren in de eieren, larven of imagines van andere insecten, waarna de larve van de sluipwesp zijn gastheer opeet.



omdat hiervan grotere arealen worden geteeld in het landelijk gebied. Met betrekking tot bestuiving is de focus op veldboon, pompoen en klaver. Met betrekking tot plaagonderdrukking is in het bijzonder gekeken naar peen, gecombineerd met ui tegen aantasting door wortelvlies en koolvlies in kool.

## 2 Bestuiving als een ecosysteemdienst (ESD) in relatie tot veredeling

Welke eigenschappen en welke mechanismen van landbouwgewassen zijn van belang om bestuivers aan te trekken en hoe kan veredeling hierbij een rol spelen? Welke insecten dragen bij aan de bestuiving van landbouwgewassen? En hoe kunnen landbouwgewassen bijdragen aan het buitengebied als habitat voor natuurlijke bestuivers? Hoe kan veredeling de relatie tussen een aantal voor de Nederlandse land- en tuinbouw belangrijke gewassen en bestuivers versterken?

Volgens de eerder genoemde classificatie naar CICES valt bestuiving te associëren met twee verschillende ecosysteemdiensten; namelijk 1) de rol van bestuiving in de basale voorziening van voedsel en genetische diversiteit (zie 2.1), en 2) de rol van cultuurgewassen voor de instandhouding van bestuivers. Om deze ecosysteemdienst te begrijpen worden eerst de belangrijkste mechanismen uit de bestuiver-bloem interactie besproken (zie 2.2) en vervolgens wordt de literatuur over de rol van cultuurgewassen in de bestuiving geanalyseerd aan de hand van drie voorbeeldgewassen (zie 2.3).

### 2.1 De rol van bestuiving in de voedselvoorziening

Bestuiving, ofwel het transport van pollen van mannelijke naar vrouwelijke bloedelen bij zaadplanten, is het natuurlijke mechanisme dat de verspreiding van genetische eigenschappen (binnen een soort en ook hybridisatie tussen soorten) mogelijk maakt en daarmee voor een groot deel het aanpassingsvermogen van een soort bepaalt. In de klassieke veredeling van cultuurgewassen stuurt de veredelaar op het uitwisselen van genen via het maken van doelgerichte kruisingen om de landbouwkundige waarden te verhogen. Een stap verder in het proces van het ontwikkelen en in stand houden van een nieuw cultuurras is de (zaai)zaadproductie; ook hier zijn veel soorten afhankelijk van bestuiving. Een deel van de cultuurgewassen is in meer of mindere mate afhankelijk van bestuiving door vectoren; veelal insecten, zoals bijen, hommels, vliegen of vlinders. Geschat wordt dat 35% van de wereldwijde landbouwproductie op één of andere manier afhankelijk is van bestuiving (Klein et al. 2007) en de omvang van het areaal met bestuiversafhankelijke gewassen stijgt (Aizen et al. 2008). Gerekend naar economische waarde, leveren bestuivers een bijdrage aan ca. 9,5% van de globale plantaardige productie voor humane consumptie. Met andere woorden, 9,5% van de agrarische productiewaarde loopt risico op opbrengstderving door onvoldoende bestuiving. In de EU is dat ca. 12% (Gallai et al. 2009). Hierbij passen wel enkele kanttekeningen. Ten eerste vallen hier ook vele gewassen onder die maar gedeeltelijk afhankelijk zijn van dierlijke bestuiving. Maar gebrekkige of geen bestuiving van deels afhankelijke gewassen kan weer wel leiden tot opbrengstderving (Cuijpers, pers. comm.). Bovendien vertegenwoordigen de gewassen die afhankelijk zijn van dierlijke bestuiving wereldwijd de hoogste toegevoegde waarde per eenheid van

productie (Palmer et al. 2009). Als voorbeeld hierbij valt te denken aan hoog salderende vruchtgewassen die zeer afhankelijk zijn van bestuivers (bijvoorbeeld appel, peer en tomaat) in contrast met veel akkerbouwgewassen (bijvoorbeeld granen) met een doorgaans beduidend lagere waarde per productie eenheid welke niet afhankelijk zijn van bestuivers. Ten tweede wordt ook deels gebruik gemaakt van niet-natuurlijke bestuivers zoals gekweekte hommels (*Bombus* spp.) en honingbijen (*Apis* spp.); de laatste met een sterke sociaal-culturele functie. Dit neemt niet weg dat ook deze gecultiveerde vorm van bestuiving onder druk staat door het gebruik van insecticiden (zoals neonicotinoïden), entomofage parasieten (zoals de *Varroa*-mijt) en de klimaatverandering. Overigens worden deze gekweekte insecten ook wel gezien als concurrenten en werken daarmee ten nadele van de positie van natuurlijke bestuivers.

Voor de afhankelijkheid van een gewas van dierlijke bestuiving kan niet alleen worden gekeken naar het productiegewas, maar moet ook de veredeling en de zaadvermeerdering worden betrokken. Zo is de zaadproductie van het gewas ui en prei (*Allium cepa* en *Allium porrum*, voornamelijk kruisbestuivend) afhankelijk van insecten zoals vliegen en bijen (Delaplane and Mayer 2000; Groenen et al. 2013; Fijen et al. 2018). Alle koolsoorten, zoals bloemkool en sluitkool (*Brassica oleracea*) zijn voor de zaadteelt afhankelijk van insecten (Delaplane and Mayer 2000). Grootschalige zaadproductie van deze gewassen vindt in Nederland nauwelijks plaats en in Nederland hebben deze gewassen dus geen relatie met bestuivers en worden in deze studie niet meegenomen. Ook de veredeling en zaadproductie van Rode klaver (*Trifolium pratense*) en Witte klaver (*Trifolium repens*) zijn sterk afhankelijk van insectbestuiving (Rodet et al. 1998; Cecen et al. 2007). Cultuurklaver kent een lange bloeiperiode en kan zo een positief effect op de populatie bestuivende insecten hebben (geteeld als groenbemester of voedergewas is het succes van bestuiving niet relevant). Omdat hierover in de Stuurgroep Groene Veredeling specifieke vragen aan de orde waren, zal klaver worden meegenomen in de bespreking van de ecosysteemdienst (ESD) bestuiving.

In veredelingsprogramma's van cultuurgewassen waar het oogstproduct uit het zaad of de vrucht bestaat (zoals koolzaad, pompoen, granen, boekweit en korrelmais), wordt een optimale bestuiving 'automatisch' door de veredelaar meegenomen, omdat dit samen gaat met een hogere opbrengst, een betere stabiliteit of een betere kwaliteit van de oogst. In de veredeling en zaadproductie van gewassen waarbij het product een vegetatief deel van de plant is, kan veredeling op cultuurwaarde leiden tot degradatie van de functie van de bloem voor bestuiving. Een algemeen voorkomend probleem bij de introgressie van 'vreemd' cytoplasma in de CMS (cytoplasmic male sterility) ouderlijnen van *Brassica oleracea* (koolgewassen) is dat de morfologie van de bloem dermate degradeert dat de voor zaadproductie noodzakelijke bestuiving door honingbijen niet meer kan plaatsvinden (Dey et al. 2019). In algemene zin zal inteelt van ouderlijnen voor F1-hybride rassen ertoe leiden dat de bloem dermate degradeert dat de aantrekkelijkheid voor insecten afneemt

(Palmer et al. 2009). Er zijn tal van voorbeelden waarbij de instandhouding van F1 hybride rassen problematisch is vanwege de gedegradeerde bloemfunctie (b.v. minder nectar productie in hybride uien (Soto et al. 2013)) van de sterk ingeteelde ouderlijnen.

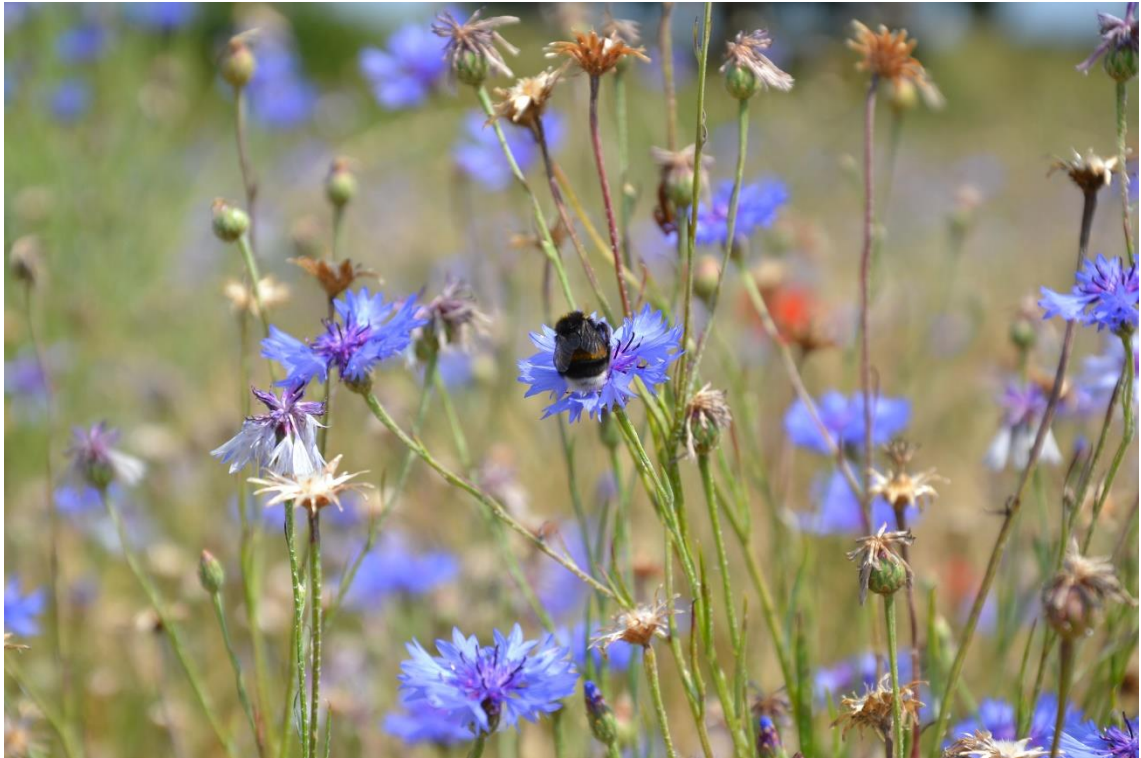
## **2.2 De relatie tussen landschap en bestuiver**

De waarde van meer diverse ecosystemen voor de mensheid, ofwel ecosysteemdiensten is het belangrijkste argument voor het behoud van biodiversiteit geworden. Kleijn et al. (2015) onderkennen het belang van bestuivers voor de landbouw, maar tonen echter ook aan dat de bijdrage van bestuivers in de landbouw aan de biodiversiteit beperkt is. In de landbouw worden gecultiveerde honingbijen ingezet en de wilde bestuivers die voor de landbouw van belang zijn betreffen een beperkt aantal algemeen voorkomende soorten. Zeldzame soorten worden zelden gevonden in gewassen en de dominante soorten handhaven zich relatief gemakkelijk in een landbouwsysteem. In de akkerbouw dragen een biologische bedrijfsvoering (zonder synthetische pesticiden) en stroken met wilde bloemen of gras-klover significant bij aan gewas bezoekerende bijen (Kleijn et al. 2015). Voor de ondersteuning van de soortenrijkdom, inclusief zeldzame soorten, is het dus belangrijker een gevarieerde biotoop in het landelijk gebied na te streven dan het te zoeken in landbouwgewassen als biotoop.

In de relatie tussen de ESD bestuiving en de landbouw speelt naast de ruimtelijke factor ook de tijdsfactor een belangrijke rol (Kremen et al. 2007). De ruimtelijke en een tijdsfactor komen samen in de zogenaamde bloeihoog. Voor een bestendige populatie wilde bijen en hommels is een regionale bloeihoog van belang. Vooral hommels hebben last van een tijdelijke onderbreking van de beschikbaarheid van nectar, omdat geen voorraad wordt aangelegd. Het areaal bloeiende gewassen is beperkt, waardoor de bloeiperiode juist bestaat uit enorme pieken afgewisseld met perioden van wegvallen van bloei. Massaal bloeiende landbouwgewassen kunnen bijvoorbeeld veel bestuivers aantrekken (Holzschuh et al. 2016). Die landbouwgewassen kunnen een groot aantal bestuivers van voedsel voorzien, maar hebben geen (of een negatieve) invloed op de bestuiverspopulaties wanneer deze gelimiteerd zijn door bottlenecks in nest- en of voedselbronnen tijdens een ander moment in het jaar. De invloed van het gewas is negatief wanneer sprake is van een zogenaamde ecologische sink: er vindt continue immigratie van bestuivers van buiten het gebied plaats, terwijl door gebrek aan nest- of voedselbronnen de sterfte groter is dan de voortplanting. Het gewas kan zelfs optreden als een ecologische val wanneer te grote aantallen bestuivers aangetrokken worden uit naburige gebieden zodat ook daar de instandhouding in het gedrang komt.

Eén van de vragen die dit oproept is ook weer een ruimtelijke, namelijk welk oppervlakte in een landschap nodig is om de ESD bestuiving te laten werken. Een ruwe inschatting geeft aan dat wanneer op landschapsschaal de oppervlakte (permanent) vrijgesteld voor (semi)natuurlijk habitat minder is dan 5%, de opbrengst van natuurlijke bestuiving minimaal

tot verwaarloosbaar is (Manhoudt en de Snoo 2003; Kleijn en van Langevelde 2006). Aan de andere kant wordt gesteld dat vanaf 20-30% een verdere toename slechts een geringe verdere stijging in bestuiving teweeg brengt (Tschardt et al. 2002). Landschapselementen als bosranden, hagen, houtwallen, struweel en ruigtes zijn geschikte habitats voor foerageer- en nestgelegenheid, die echter in het landelijk gebied relatief zeldzaam zijn geworden. Permanente akkerranden of stroken met een bloeiend mengsel van bij voorkeur inheemse soorten kan een deel van de oplossing zijn (zie Figuur 1). Van Rijn et al. (2008) hebben een optimaal zaadmengsel van éénjarige planten ontwikkeld om akkerranden van een continue bloeihoog (van voorjaar t/m najaar) te voorzien. Anderzijds geeft Kleijn (2014) aan dat slechts een zeer klein deel (13%) van de in de natuurlijke omgeving aanwezige bestuiversdiversiteit op de één of andere manier bijdraagt aan de bestuiving van geteelde gewassen. Wanneer er wordt gekeken naar de soorten die het gros van de bestuiving uitvoert daalt dit percentage zelfs tot 2%. Deze soorten behoren tot de zeer algemene soorten met een brede habitat zoals bijvoorbeeld de aardhommel (*B. terrestris*).



Figuur 1. Aardhommel in akkerland. © D. Heupink, LBI

### 2.3 De relatie tussen plant en bestuiver

De bloem is het orgaan dat in interactie met de bestuiver bijdraagt aan de geslachtelijke voortplanting van de plant. De eigenschappen van de bloemen bepalen de aantrekkelijkheid voor verschillende soorten van bestuivers (Kevan et al. 1997). De bloem trekt bestuivers met vorm, geur en kleur en leidt deze naar de beloning in de vorm van nectar, stuifmeel en/of een leefgebied (b.v. bepaalde insecten maken gebruik van bloemen om hun larven groot te brengen).

### 2.3.1 Bloem karakteristieken

De vorm van een bloem heeft een grote invloed op welke insect bestuivers worden aangetrokken. Hommels en honingbijen hebben een voorkeur voor symmetrische bloemen met lange, grote, buisvormige en brede bloemkronen (Galen 1999; Howard et al. 2019). Niettemin kunnen honingbijen hun vormvoorkeuren veranderen gebaseerd op aangeleerd gedrag: bloemvormen met de beste beloning krijgen de meeste bezoeken (Lamb and Wells 1995) en daardoor de meeste bestuiving. Echter een specifieke vaste vorm is niet altijd zo belangrijk. Er was bijvoorbeeld geen effect op het succes van bestuiving door hommels veroorzaakt door een kunstmatige verandering in de lengte van de bloem van *Impatiens pallida* (Wilson 1995). Bepaalde soorten groenten zoals tomaat maken gebruik van een bijzonder soort bestuiving die afhankelijk is van de vorm van de bloem en het gedrag en de bewegingen van de bestuiver. Bestuiving van tomaat vindt plaats als de bloem nog gesloten is door zogenoemde "buzz pollination" die wordt veroorzaakt door vibraties van hommels die het stuifmeel vrij laten komen (De Luca and Vallejo-Marin 2013). Windbestuiving is ook mogelijk in tomaten, maar opbrengst en kwaliteit zijn veel lager (Bergamini et al. 2013). Ook in zelfbestuivende gewassen kunnen insecten dus belangrijk zijn voor bestuiving en een goede vruchtzetting. De vorm van de bloemkroon kan selectief werken door bepaalde soorten wel of geen toegang tot de nectar te geven. De bloemvorm is in dit geval van belang voor de bestuiving en wordt als potentieel doel in veredeling besproken in 2.3.1. Lange buisbloemen staan bijvoorbeeld alleen legitiem bloembezoek toe door langtongige bestuivers, zoals de akkerhommel (*Bombus pascuorum*) en de tuinhommel (*B. hortorum*). De korttongige honingbij (*Apis mellifera*) en de aardhommel (*B. terrestris*) hebben slechts door 'diefstal' via de zijkant van de bloem toegang tot de nectar (maar dragen door het vluchtgedrag ook bij aan de bestuiving, zie 2.3.2.).

Geur in bloemen is het resultaat van het afgeven van VOC's (vluchtige organische stoffen of *volatile organic compounds* in het Engels). De meeste van de VOC's behoren tot de terpenoïden, benzenoïden/fenylpropanoïden of vetzuren (Muhlemann et al. 2014). VOC's worden ook in nectar gevonden. VOC's kunnen bestuivers van een grote afstand aantrekken en ook beïnvloeden hoe een bestuiver zich gedraagt als het bij de bloem aankomt (b.v. landing en tongbeweging) (Raguso and Willis 2002; Cunningham et al. 2004). Planten kunnen controleren hoeveel en wanneer deze VOC's vrijkomen en ze kunnen ook de samenstelling ervan aanpassen (Ravid et al. 2017). Ondanks het belang van geur bij het aantrekken van bestuivers en het feit dat veel over de syntheseroutes bekend is (Fattorini and Glover 2020), is er slechts beperkte kennis over de genetische mechanismen achter de productie van VOC's (Fattorini and Glover 2020). Daardoor is het moeilijk om gebruik te maken van veredeling voor bepaalde geureigenschappen om de aantrekkelijkheid van gewassen te verbeteren.

Diverse insect afwerende mechanismen vormen de basis van natuurlijke plaagbeheersing; deze worden in dit rapport besproken onder de ESD plaagbeheersing. Bepaalde VOC's in

de plant die verantwoordelijk zijn voor de afweer tegen schadelijke insecten, kunnen ook bestuivende insecten afstoten of zelfs aantasten. Aan de andere kant voorkomen of verminderen natuurlijke afweermechanismen het gebruik van (breed spectrum) insecticiden (Delaplane and Mayer 2000), wat weer gunstig is voor bestuivers.

De kleur van een bloem wordt veroorzaakt door verschillende concentraties van stoffen zoals flavonoïden, carotenoïden en betalainen (Fattorini and Glover 2020). Niet alleen kleur, maar ook het patroon van de kleuren is belangrijk (Davies et al. 2012). Bijvoorbeeld honingbijen laten een voorkeur zien voor bloemen met een symmetrisch stralenpatroon (Lehrer et al. 1995). In de loop van de evolutie is de geschiktste kleurstelling van bloemen ontwikkeld om de meest efficiënte bestuivers te aantrekken. Bepaalde soorten van bestuivers hebben voorkeuren voor specifieke kleuren; b.v. kolibries hebben een voorkeur voor rode bloemen en veel soorten nachtvlinders voor paarse bloemen (Davies et al. 2012). Bloemkleur is in de plant erfelijk bepaald. Omdat variatie in bloemkleur van nature aanwezig is bij veel soorten is het vaak mogelijk door veredeling deze kleureigenschappen, en daarmee de aantrekkelijkheid voor bestuivers te beïnvloeden.

Tenslotte is het belangrijk rekening te houden met interacties tussen bloemvorm, -geur en -kleur bij de aantrekking van bestuivers (Raguso 2004). Deze drie groepen van eigenschappen functioneren niet op zichzelf en zijn (vaak) alle drie nodig om succesvolle bestuiving te realiseren. Bijvoorbeeld de bloemgeur trekt de bestuiver van een afstand aan, de geschiktste bloemvorm biedt een platform voor het insect en het kleurpatroon functioneert als een gids naar de helmknoppen en stijl. Bloemvorm, -geur en -kleur zijn alle door genen in de plant bepaald, maar er is ook invloed van de omgeving. Dankzij het ontwikkelen van kennis over de genetica van deze eigenschappen met bijvoorbeeld merkerttechnologie wordt het in principe makkelijker ze op te nemen in veredelingsprogramma's, maar er bestaan nog veel kennislacunes.

### **2.3.2 Beloningen**

Beloningen in de vorm van stuifmeel (pollen) en nectar in en buiten de bloem zijn sterk bepalend voor de aantrekkelijkheid voor bestuivers. Deze karakteristieken vertonen interactie met de bloem eigenschappen vorm, kleur en geur. In het voedselgewas lupine (*Lupinus* spp.) bijvoorbeeld zet bezoek door een bestuiver, door de activering van pollenafgifte, bruinverkleuring van de bloem in gang (Nuttman and Willmer 2003). Insecten geven vervolgens de voorkeur aan jongere, niet-verkleurde bloemen met een beter aanbod van pollen (Ne'eman and Neshar 1995; Palmer et al. 2009).

Nectareigenschappen vallen uiteen in een aantal componenten zoals het nectarvolume, de (suiker-) concentratie, de chemische samenstelling, de afgiftesnelheid op verschillende dagdelen en gedurende het seizoen. Meting hiervan is erg bewerkelijk en in de praktijk is het lastig is om alle nectar aan een bloem te onttrekken, maar wel nodig om de relatie tot

bestuiving, voortplanting en mogelijke veredelingstrajecten te begrijpen. Interessant is dat de nectar en de pollen van sommige soorten van planten secundaire metabolieten bevat. Wanneer aanwezig in andere delen van de plant, zijn deze metabolieten vaak verantwoordelijk voor de verdediging tegen ziekten en plagen (Lattanzio et al. 2006). Echter, aanwezig in nectar of pollen kunnen ze negatieve effecten op bestuivers hebben (Arnold et al. 2014); in een extreem geval in de tuinsoort Zijdeplant zelfs het doden van bestuivers (Manson et al. 2012). In sommige variëteiten van het cultuurgewas lupine zijn alkaloiden in het pollen aanwezig. Deze bloemen worden echter niet gemeden door bestuivers, wat de fitness van de kolonie aantast (Arnold et al. 2014). Daarentegen kunnen bestuivers sommige secundaire metabolieten wel herkennen en vermijden (Muth et al. 2016). Daarom is het bij het veredelen op hogere concentraties van dergelijke metabolieten in de plant ten behoeve van resistenties van belang ook rekening te houden met de concentratie in de nectar en pollen.

In een beperkt aantal, meest gecontroleerde kasproeven is een sterke overerfbaarheid van de nectar eigenschappen vastgesteld (Mitchell 2004). Nectar eigenschappen zijn echter in zodanig hoge mate afhankelijk van omgevingscondities dat deze de genetische variatie in het veld volledig overstemmen. Om de oorzaken en consequenties van deze grote mate van variabiliteit en de interactie tussen genen en omgeving ( $G \times E$ ) te begrijpen zal de nectarproductie kwantitatief en kwalitatief gemeten moeten worden. Bovendien is er nog zeer weinig bekend over de overerfbaarheid van andere belangrijke nectar eigenschappen zoals suiker- en aminozuursamenstelling, smaak en geur. Onderzoek met hulp van moleculaire technieken zal bruikbare inzichten opleveren, maar kwantitatieve genetische veldproeven blijven nodig om de vele interacties te ontrafelen. Omdat het meten van nectarproductie bovendien erg arbeidsintensief is, is het gericht sturen op bestuivings-eigenschappen door te veredelen op nectarproductie voornamelijk een lastige opgave.

Een beperkt aantal plantensoorten kunnen ook bestuivers en andere insecten aantrekken vanwege de geschiktheid van de bloem als broedplaats (Sakai 2002); deze planten bieden een omgeving die aantrekkelijk is voor insecten om hun nakomelingen groot te brengen. Insecten van de ordes van Coleoptera (kevers) en Diptera (vliegen) maken gebruik van de dode bloemen. De larven van bepaalde soorten van trips verblijven in bloemen en eten stuifmeel, maar deze trips zijn geen goede bestuivers. Het belangrijkste voorbeeld van een groep die een broedplek in een landbouwgewas vindt zijn wespen die parasiteren op de zaadknoppen van vijgen. Soorten vijgwespen zijn vaak gespecialiseerd op één soort vijg (McLeish and Van Noort 2012). Niettemin is de meest voorkomende soort geteelde vijg (*Ficus carica*) niet afhankelijk van bestuiving door wespen (Kline 2011) en daardoor is veredeling niet gericht op de relaties (d.w.z. aantrekkelijkheid van bloem/fruit eigenschappen voor de bestuiver) tussen dit gewas en wespen.



## 2.4 ESD bestuiving in enkele belangrijke Nederlandse gewassen

Bloemvormende gewassen zijn in zeer verschillende mate afhankelijk van bestuiving door insecten. Tabel 1 geeft een overzicht van het belang van bestuivers voor een aantal belangrijke gewassen in Nederland. Vervolgens zullen de gewassen pompoen, veldboon en klaver in meer detail besproken worden.

Tabel 1. Belang van bestuiving door insecten (productieverlies, gemeten in experimenten met en zonder dierlijke bestuivers) van enkele in Nederland geteelde vrucht- en zaadgewassen in de vollegrond ((Klein et al. 2007); percentages: Holland et al., 2020).

Belang bestuiving	Productieverlies	Gewas (akkerbouw, vollegrondsgroente)	
Essentieel	>90% ~95% ~93%	<b>Pompoen</b> , courgette <b>Witte klaver</b> <sup>1</sup> <b>Rode klaver</b>	<i>Cucurbita</i> spp. <i>Trifolium repens</i> <i>T. pratense</i>
Hoog	>40%, <90%	Raapzaad (zomer-, winter-)	<i>Brassica rapa</i>
Gematigd	>10%, <40%	Gele mosterd Koolzaad (zomer-, winter-) <b>Veldboon</b> Karwei	<i>Brassica alba</i> <i>Brassica napus</i> <i>Vicia faba</i> <i>Carum carvi</i>
Weinig	<10%	Sojabonen	<i>Glycine max</i>
Geen		Erwt	<i>Pisum sativum</i>

<sup>1</sup> Zaadproductie is instabiel, insectbestuiving is essentieel, maar vele factoren zijn bepalend voor hoge productieverliezen; percentage is onbekend.

### 2.4.1 Pompoen



Figuur 2. Pompoen is een belangrijk gewas voor de biologische landbouw. © F. van Malland, LBI

Pompoen (*Cucurbita* spp.) is een belangrijk gewas voor de biologische landbouw, dat op veel bedrijven wordt geteeld (Figuur 2). Het gewas bestaat (net als andere Cucurbitaceae, zoals courgette, honingmeloen en watermeloen) uit eenhuizige planten (mannelijke en

vrouwelijke bloemen komen op dezelfde plant voor), vormt zandhoudende vruchten en is daarmee sterk afhankelijk van kruisbestuiving. Voor vruchtvorming in dit gewas is transport van stuifmeel tussen de mannelijke en de vrouwelijke bloemen door insecten essentieel; windbestuiving speelt nagenoeg geen rol (Figuur 3). Succesvolle veredeling naar zelfbestuivende rassen is beperkt tot een paar *Cucurbita* soorten (b.v. *Cucurbita pepo*) (Paris 2016) en dat biedt dus minder kansen voor veredelingsprogramma's. De bloemen van de meeste *Cucurbitaceae* soorten bloeien slechts één dag en de mannelijke bloemen openen niet op precies hetzelfde tijdstip als de vrouwelijke (Nepi and Pacini 1993), waarbij het openen bepaald wordt door interacties tussen de omgeving en genen (Campbell et al. 2013). Bestuiving moet gebeuren tijdens deze beperkte periode en deze periode moet correleren met de activiteit van bestuivers. Dat betekent dat het van belang is synchronisatie van bloeitijden in de veredeling mee te nemen. De bloemvorm en het grote formaat pollen is afgestemd op bestuiving door voornamelijk honingbijen, hommels en wilde bijen (Shuler et al., 2005). De diversiteit van deze bestuivers kan belangrijker zijn dan het aantal (Hoehn, Tschardtke, Tylianakis, & Steffan-Dewenter, 2008, Stoner, 2020)). Omdat pompoen in hoge mate afhankelijk is van bestuiving door deze insecten, draagt de teelt van dit gewas bij aan de drie onderscheiden typen van ESD (IPBES, 2016): de basale voorziening van voedsel en diversiteit, de regulerende functie van bestuiving in het algemeen en culturele waarden.



Figuur 3. Pompoen is volledig afhankelijk van insectbestuiving. Honingbij in een vrouwelijke bloem.  
© Mvildosola | Dreamstime.com

Nectarproductie is in de *Cucurbitaceae* een belangrijke factor voor de aantrekkelijkheid voor bestuivers. De hoeveelheid nectarproductie verschilt gedurende de bloeitijd (Nepi et al. 2001) en nectareigenschappen verschillen tussen de mannelijke en vrouwelijke bloemen (Chatt et al. 2018). Naast omgevings- en teeltfactoren is de nectarproductie afhankelijk van genotype. Wolf, Lensky, & Paldi (1999) rapporteerden in een rassenvergelijking van watermeloen een significant hoger dagelijks bezoek door honingbijen aan een ras met een hoger nectargehalte, resulterend in een hogere opbrengst aan zaden en zwaardere

vruchten met een hoger suikergehalte bij dit ras. Roldan-Serrano en Guerra-Sanz (2005) toonden in Courgette (*Cucurbita pepo*) bloemen geen significante verschillen aan in de suikerconcentratie in de nectar, maar wel in de verhoudingen tussen verschillende soorten van suikers. Vrouwelijke bloemen met een hoger nectarvolume en met een hogere sucrose/hexose ratio in de nectar lieten een hoger aantal bezoeken van aardhommels (*B. terrestris*) zien (Roldan-Serrano and Guerra-Sanz 2005).

De emissie van VOC's door de bloemen speelt ook een belangrijke rol in de aantrekking van bestuivers bij *Cucurbita* spp., maar bepaalde soorten VOC's kunnen ook aantrekkelijk zijn voor plaaginsecten zoals kevers (Andrews et al. 2007). Daardoor is het nodig rekening te houden met het effect van specifieke VOC's in veredelingsprogramma's om ongewenste bijdragen aan plaagontwikkeling te vermijden. Omdat bestuiving door bijen en hommels sterk gecorreleerd is met opbrengst, is het waarschijnlijk dat de veredelaar indirect selecteert op hogere nectargehaltes. Dit is een indirecte aanwijzing dat nectarproductie en daarmee de aantrekkelijkheid voor bijen door veredeling en selectie te sturen is.

#### **Ervaringen uit de praktische veredeling**

Een goede bestuiving door insecten is essentieel voor pompoen en wordt meestal wel bereikt met de aanwezige natuurlijke bestuivers, volgens Marcel van Diemen, veredelaar bij Vitalis. In Nederland zijn dat vooral hommels (zij vliegen al vroeg in het seizoen) en solitaire bijen. Voldoende diversiteit (meerdere aanwezige hommels- en bijensoorten) garandeert dat er onder alle omstandigheden (seizoen, tijdstip op de dag, temperatuur, etc.) wel één of meer soorten actief zijn. Bovendien is bij een grote diversiteit aan bestuivers de kans groot dat de juiste soort aanwezig is. Het is belangrijk dat deze diversiteit aan bestuivers wordt ondersteund door andere bloeiende gewassen, onderzaai, groenbemesters, akkerranden, bermbegroeiing, etc. Marcel ziet de functies van de ESD bestuiving dus het beste tot zijn recht komen wanneer bestuiving een integraal onderdeel is van een functionerend ecosysteem. Hoewel er zelden gebrek aan bestuivers is in pompoen, adviseert Marcel voor de zekerheid vaak wel het plaatsen van kasten met honingbijen.

In het veredelingsproces is het volgens Marcel essentieel om te selecteren op bloemen die aantrekkelijk zijn voor bestuivers. Een aantal kenmerken zijn: voldoende mannelijke boeiwijzen met voldoende stuifmeel wat goed loslaat en in de vrouwelijke bloemen een ontvankelijke stamper en voldoende nectarproductie. Telers zijn soms bezorgd dat er zich geen mannelijke bloemen ontwikkelen, maar deze zijn vaak wat later dan de vrouwelijke bloeiwijzen en komen op tijd tevoorschijn voor de bestuiving.

## 2.4.2 Klaver



Figuur 4. Hommel in kruidrijk grasland met witte klaver. © Savelov | Dreamstime.com

Klaver (*Trifolium* spp.) is in Nederland vooral voor de biologische landbouw een belangrijk gewas, omdat het naast organische stof ook stikstof aan de bodem toevoegt door een symbiose met stikstofbindende bacteriën (*Rhizobium* spp.). Rode klaver (*T. pratense*) en witte klaver (*T. repens*) worden gebruikt als bodembedekker, als groenbemester of maai-gewas al dan niet in combinatie met gras. In de biologische veehouderij wordt veel gras-klaver weide ingezaaid, waarvoor kruipende witte klaver types worden gebruikt (Figuur 4). De bladeren en stengels van klaversoorten bevatten hoge gehalten aan eiwitten en mineralen die nodig zijn in het rantsoen voor groei en melkproductie, en zijn bovendien smakelijk voor het vee. Daardoor is klaver een plant met een duidelijke meerwaarde in de productie van ruwvoer. Rode en witte klaver zijn zeer algemeen voorkomende wilde soorten in Nederland. Klaver komt zeer algemeen voor in permanente vegetaties en meerjarig grasland en draagt door zijn lange bloei bij aan een gesloten bloeihoogte. In algemene zin moet bij de ESD bestuiving wel worden voldaan aan de randvoorwaarden van bijvoorbeeld een ondersteunende plantengemeenschap in de omgeving. Aanwezigheid van klaver in bembegroeiing of cultuurvegetaties en gefaseerd maaien zou al een grote bijdrage leveren aan een voldoende bloeihoogte voor veel hommels.

Veel bestuivers houden van de nectar van de verschillende klaversoorten. De primaire bestuiver van witte klaver is de honingbij (*Apis mellifera*, (Goodman and Williams 1994)) en de wilde bijensoort Akkerhommel (*Bombus pascuorum*) (Vanommeslaeghe et al. 2018).

Deze klaversoort is één van de belangrijkste planten voor honingproductie in de imkerij. De veredeling en zaadproductie van klaver zijn zeer afhankelijk van bestuiving door insecten; de veredeling van klaver kan zelfs niet zonder insecten (Rodet et al. 1998). Een klaverras is een populatie van verschillende genotypen, die substantieel in zaadopbrengst verschillen (Vleugels et al. 2019a). Bepaalde genotypen hebben de mogelijkheid om door zelfbestuiving tot zaadproductie te komen, maar het percentage zelfbestuiving en daarmee de opbrengst lopen erg uiteen tussen rassen en bovendien is de zaadzetting veel lager zonder bestuivers: ~95% lager voor witte klaver (Cecen et al. 2007) en ~93% lager voor rode klaver (Rao and Stephen 2009). Maar ook bij aanwezigheid van voldoende bestuivers kan toch een zeer lage zaadzetting optreden, zoals gerapporteerd voor rode klaver (Taylor and Smith 1980; Jing et al. 2021). Voor succesvolle bestuiving zijn de omstandigheden erg belangrijk, maar deze worden zelden vermeld (Jing et al., 2021). In de volgende alinea's wordt de ontwikkeling van de kennis over deze belemmeringen in een effectieve bestuiving in klaver besproken.

Bij het gewas klaver wordt een gebrekkige zaadzetting in verband gebracht met de lengte van de -in dit geval- buisvormige bloemkroon: een langere bloemkroon is alleen toegankelijk voor langtongige bestuivers; en juist deze soorten (bijv. akkerhommel, *B. pascuorum* en tuinhommel, *B. hortorum*) nemen in aantal af (Figuur 5). Van rode klaver is bekend dat deze een langere bloemkroon hebben dan witte klaver. Omdat witte klaver aantrekkelijk genoeg is voor honingbijen (met korte tong) en er dus voldoende bestuiving is zolang er genoeg honingbijen aanwezig zijn (Boelt et al. 2015) is de aantrekkelijkheid van bloemen echter niet (vaak) meegenomen in veredelingsprogramma's. Bij lange buisbloemen 'stelen' bestuivers met een korte tong nectar buiten de bloem om. Zoals verondersteld door Bingefors en Eskilsson (1962) zouden deze zodoende niet bijdragen aan de bestuiving en de zaadproductie. Maar hiervoor is een gebrek aan bewijs (Vleugels et al. 2019a) en er worden tegenstrijdige aanwijzingen gevonden (Amdahl et al. 2017). Een pionier op dit gebied (Holm 1966) stelt dat niet-stelende hommels –met een lange tong- de ideale bestuivers zijn, die ook onder minder optimale omstandigheden succesvol bestuiven. Honingbijen dragen alleen onder goede omstandigheden bij aan de bestuiving, mits deze voldoende aanwezig zijn en er niet teveel concurrerende flora aanwezig is. De geringe efficiëntie van bestuiving van klaver met een lange buisvormige bloemkroon kan -vanzelfsprekend- ook samenhangen met een tekort aan bestuivers in algemene zin (Vleugels et al. 2019a). Overigens hebben bestuivers geen preferentie voor de kleur van de bloem van rode of witte klaver (Vleugels et al. 2016). Taylor & Smith (1980) suggereren het aantrekkelijker maken van de bloem voor bestuivers door verbetering van de productie van nectar. Klaver lijkt echter al aantrekkelijk genoeg voor bestuivers en er zijn geen bronnen gevonden die dit als specifiek veredelingsdoel beschrijven.



Figuur 5. Tuinheupink op rode klaver met lange buisbloemen. © D. Heupink, LBI

Rode en witte klaver zijn van nature diploïde gewassen. Van rode klaver zijn ook tetraploïde rassen ontwikkeld met een betere standvastigheid in de winter, een hogere drogestof productie en een verminderde vatbaarheid tegen klaverkanker. De opbrengst van dit type rassen in de productie van zaad is echter erg laag. Als mogelijke oorzaak voor de problematische zaadproductie werd bij tetraploïde rode klaver door Clifford & Scott (1989) verondersteld dat er ook hier een link is tussen de lengte van de buisvormige bloemkroon en de bestuiving: de langere bloemkronen zijn niet toegankelijk voor bestuivers met kortere tongen. Bingefors en Eskilsson (1962) veronderstelden dat tetraploïde klavervariëteiten door de langere buisbloemen meer blootstaan aan het stelen van nectar en daardoor mogelijk minder worden bestoven. Opmerkelijk is dat er geen preferentie van bestuivers is gevonden voor verschillende ploïdieniveaus (Vleugels et al. 2014; Vanommeslaeghe et al. 2018). Zoals in de vorige paragraaf is aangegeven, dragen ook nectar-stelende soorten bij aan de bestuiving, mits de condities daarvoor optimaal zijn. Het is dus ook bij tetraploïde rassen onwaarschijnlijk dat de lange buisbloemen de enige oorzaak zijn van een lage zaadproductie.

Uit de besproken literatuur kan worden geconcludeerd dat klavervariëteiten met een korte buisbloem legitiem bezocht worden door algemeen voorkomende korttongige soorten als de honingbij en de aardhommel (*Bombus terrestris*). Dit leidt tot een stabiele zaadproductie. De zaadproductie van genotypen met een lange buisbloem is minder stabiel omdat deze alleen legitiem kunnen worden bezocht door minder algemene langtongige soorten. De honingbij en de aardhommel stelen nectar via het openbreken van de buitenkant van de

bloemkroon, maar het vluchtgedrag kan onder optimale omstandigheden ook leiden tot bestuiving. Gezien de zeer slechte zaadproductie van tetraploïde rode klaver is het aannemelijk dat er nog andere, aanvullende verklaringen zijn (Vleugels et al. 2015). Precieze informatie over de overdracht van pollen en de mate van succesvolle bevruchting ontbreekt bijvoorbeeld (Jing et al. 2021).

Vleugels, Laere, et al., (2019) hebben als eerste systematische onderzoek uitgevoerd naar de relatie tussen bloem- en vruchtbaarheidskarakteristieken enerzijds en zaadopbrengst op genotype niveau (dus een niveau dieper dan dat van het populatie-ras) in diploïde en tetraploïde rode klaver anderzijds. In de meeste genotypes werd een aanzienlijk deel van de embryo's geaborteerd. Er is echter noch in diploïde noch in tetraploïde genotypen een relatie gevonden tussen de mate van embryoabortie en zaadproductie. Tetraploïde genotypen hebben de mogelijkheid tot zelfbestuiving<sup>3</sup>, in dit onderzoek gemiddeld 83% in de genotypen met een hoge zaadopbrengst. Dit is voor de tetraploïde genotypes de belangrijkste verklarende variabele voor hoge zaadopbrengst. Genotypes met veel afwijkingen in de meiosefase en een slechte pollenkieming waren geassocieerd met een lagere opbrengst. Meiotische afwijkingen kwamen in dit onderzoek vaker voor bij tetraploïden; in sommige genotypes bleken afwijkingen in de mannelijke meiose de bepalende factor voor de lage zaadopbrengst.

Naast tetraploïde rode klaver zijn van witte en rode klaver ook F<sub>1</sub> hybride rassen ontwikkeld met als doel verbetering van de groei en kwaliteit (b.v. eiwitinhoud) van veevoeder (Abberton 2007). Er is geen specifieke literatuur gevonden over het zaadproducerend vermogen van dit rastype. Waarschijnlijk gelden dezelfde mechanismen als bij de di- en tetraploïden ten aanzien van bloemmorfologie en vruchtbaarheidskenmerken.

Andersom is een succesvolle bestuiving door insecten essentieel in de veredeling en zaadproductie van rode en witte klaver. Ondanks dat het belang van de 'buisbloem-hypothese' lange tijd is overschat is de lengte van de van de bloemcorolla van belang voor de zaadproductie. Genetische variatie in de lengte van de buisbloem maakt het mogelijk hierop te veredelen (Taylor and Smith 1980). Het lijkt de moeite waard om de efficiëntie van bestuiving van verschillende soorten bestuivers op klavers met verschillende lengtes van de buisvormige kroon te onderzoeken. Veredeling kan de lengte van de buisbloem bijvoorbeeld afstemmen op een veel voorkomende bestuiver, bijvoorbeeld de aardhommel (*B. terrestris*). In algemene zin kan een bepaalde lengte van de buisbloem zorgen voor een betere symmetrie in de relatie tussen planten en bestuivers en zodoende worden ingezet voor de ondersteuning van populaties van bestuivers. Dit kan dus ook betekenen dat

---

<sup>3</sup> Zelf-incompatibiliteit (veroorzaakt door de aanwezigheid van identieke S-allelen in pollen en stijlweefsel) wordt ook gevonden in polyploïde genotypen. Dit verstoort de zelfbestuiving en hangt samen met lage zaadopbrengsten in tetraploïde klaver; zie verder Vleugels et al. (2019).

klavers met lange buisbloemen worden ingezet om meer zeldzame bestuivers te ondersteunen. Immers, klaver is een belangrijk gewas in het sluiten van de bloeihoog.

De 'buisbloem-hypothese' (i.c. de lange bloemkroon als verklarende oorzaak voor een niet-optimale bestuiving) is niet de enige verklaring voor een geringe zaadzetting. Onder gunstige omstandigheden blijken namelijk ook nectar stelende soorten met een korte tong, zoals honingbijen bij te dragen aan bestuiving. Echter, zelfs onder ideale omstandigheden voor insectbestuiving blijft een stabiele zaadproductie lastig voor alle klaversoorten, maar vooral voor tetraploïde rode klaver rassen.

In recent onderzoek is geen relatie gevonden tussen de mate van embryoabortie en zaadproductie; er was ook geen relatie tussen di- of tetraploïde genotypen en opbrengst (Vleugels et al. 2019b). Tetraploïde genotypen hebben de mogelijkheid tot zelfbestuiving, wat geassocieerd is met een hoge zaadopbrengst. Dit is voor de tetraploïde genotypes de belangrijkste verklarende variabele. Bepaalde tetraploïde genotypes met een lage opbrengst laten veel afwijkingen in de meiosefase zien. Deze bevindingen kunnen waarschijnlijk doorgetrokken worden naar F<sub>1</sub> hybride klaver rassen.

### 2.4.3 Veldbonen



Figuur 6. Vliegende hommelmot in tuinboongewas. © D. Heupink, LBI



Het areaal veldboon (*Vicia faba*) in Nederland groeit door een toenemende belangstelling als plantaardig eiwitgewas, zowel in de veehouderij als in de humane voedselketen. Het is één van de weinige 'bloeiende' gewassen in de akkerbouw en kan samen met andere vlinderbloemige gewassen zorgen voor meer diversiteit en voedsel voor bestuivers (Figuur 6). Veldbonen zijn grotendeels zelfbestuivend, maar kruisbestuiving door insecten kan een meeropbrengst van 17%-40% opleveren (Cunningham and Le Feuvre 2013; Bartomeus et al. 2014). Niettemin is er een grote variatie, waarbij één studie een verhoging van 185% in opbrengst met bestuivers liet zien (Nayak et al. 2015). Recent onderzoek door het Louis Bolk Instituut toonde een opbrengstreductie van 66% aan bij exclusie van bestuivers in vergelijking met zowel inclusie als natuurlijke bestuiving (Cuijpers et al. 2021). Mogelijk zit in deze grote verschillen ook een rascomponent; de meeropbrengst is mogelijk afhankelijk van het in het onderzoek gebruikte ras (i.c. het veldboonras 'Pyramid').

In de jaren tachtig van de vorige eeuw –de laatste periode dat veldboon in Nederland een meer gangbaar gewas was<sup>4</sup>– werd discussie gevoerd over het nut van het plaatsen van bijenkasten in veldboonpercelen. De Zuidelijke landbouwmaatschappij adviseerde twee bijenvolken per hectare (ZLM 1988). Dit wordt ondersteund door bewijs van recenter datum dat de activiteit van de bijen logaritmisch afneemt en op ca. 800 m afstand tot de bijenkast was geen effect meer meetbaar (Cunningham and Le Feuvre 2013). De afname van de opbrengst volgde deze curve; het aantal rijpe peulen nam af tot 54% (op 800m afstand van de kast).

Er is een groot verschil tussen de effectiviteit van bestuivers in veldboon. De meest voorkomende bestuivers in veldboon zijn honingbijen (*A. mellifera*) en aardhommels (*B. terrestris*). Toch zijn deze soorten niet de beste bestuivers, want vaak stelen deze de nectar zonder te bestuiven, via het doorboren van de buitenste bloemkroon zonder contact met de helmknoppen en stigma (Figuur 7). Desalniettemin is de bijdrage van de honingbij (Cunningham and Le Feuvre 2013) en de aardhommel (Cuijpers et al. 2021) aan de gewasopbrengst aangetoond. Soorten met een langere tong, zoals de tuinhommel (*B. hortorum*, in Nederland algemeen voorkomend, maar wel in aantal afnemend) kunnen via de binnenkant van de bloem de nectar bereiken en zijn zodoende het meest effectief voor de bestuiving (Marzinzig et al. 2018). Natuurbeheer en inrichting van het landelijk gebied, dat specifiek gericht is op het vermeerderen van tuinhommels (de creatie van geschikte nestplaatsen en fourageermogelijkheid) is mogelijk een manier de opbrengst van veldboon te verhogen en ook de instandhouding van andere soorten van bestuivers te verbeteren. Bij de introductie van bestuivers (bijvoorbeeld bijenvolken en hommels) moet rekening worden gehouden

---

<sup>4</sup> In de tachtiger jaren van de vorige eeuw gold een EU subsidie regeling voor de teelt van peulvruchten in Nederland. De "Blairhouse" overeenkomst (als uitkomst van de GATT Uruguay Round in 1992) had betrekking op het beperken van steunmaatregelen voor de productie van oliehoudende gewassen (b.v. soja), maar betekende ook het einde van de Nederlandse subsidie voor de teelt van peulvruchten (<https://stats.oecd.org/glossary/detail.asp?ID=222>).

met de kosten van installatie/aanleg, onderhoud en eventuele beheerbijdragen. Daarnaast zijn er momenteel geen langtongige hommels commercieel beschikbaar.



Figuur 7. Nectardiefstal: de aardhommel bij gaatjes in de corolla voor toegang tot de nectar, wat vervolgens de honingbij toegang geeft. © D. Heupink, LBI

Suso & del Río (2015) hebben in een meerjarig onderzoek de relatie gelegd tussen genetische variatie in bloemkarakteristieken in zes genenpools van veldboon, het samenspel met bestuivers, de gevolgen voor productiekarakteristieken (zoals aantal en formaat van peulen en zaden) en uiteindelijk de zaadopbrengst. Natuurlijke bestuiving en exclusie van bestuiving lieten verschillende patronen zien tussen de genenpools in de interactie Genotype x Bestuivingsregime. De genenpool met de meeste zaden per plant onder exclusie was bijvoorbeeld een andere dan de pool met de meeste zaden in het deel van de proef met bloembestuiving. Dit is dus een indicatie van rasverschillen in het effect van insectbestuiving op de zaadproductie van veldboon.

Zoals in veel gewassen kan ook de veredeling van veldbonen gevolgen hebben voor de morfologie van de bloemen en de productie van nectar en stuifmeel. Bailes et al. (2018) hebben genotypische variatie in het aanbod van nectar en pollen als beloning aangetoond, wat de aantrekkelijkheid voor bestuivers kan beïnvloeden. In selectie van veldboon genenpools wordt gebruik gemaakt van bestuivers '*pollinator-mediated selection*'. De afstemming van de bloem op de vector (bestuiver), zoals de afmeting van de kiel van de bloeiwijze, de lengte van stijl en stempel en de mechanische afstemming op de kracht van de bestuiver, bepalen in sterke mate de toegang tot en de afgifte van het pollen aan de vector (Suso en del Río 2015). Bepaalde genenpools zijn door een specifieke morfologie van stijl, vruchtbeginsel en kiel ingericht op een groter aandeel zelfbevruchting (Kambal et al. 1976). In het Verenigd Koninkrijk is aangetoond dat genenpools verschillen in energetische beloning (nectar, pollen en mechanische kracht) (Bailes et al. 2018). Dit biedt perspectief voor het veredelen op een optimale bestuiving. Waarschijnlijk is dat de aantrekkelijkheid

van bloemen daadwerkelijk leidt tot hogere bezoekfrequenties, maar onduidelijk is of er ook een effect is op stabilisatie van de zaadopbrengst. Interessant met betrekking tot de veredeling is in hoeverre de genetische bronnen voor aantrekkelijke bloemen gevonden kunnen worden in oude rassen en landrassen (die beter aangepast zouden zijn aan de lokaal voorkomende bestuivers) of juist in moderne rassen, waar deze bloemkenmerken indirect zijn meegenomen in de selectie op stabiele en hoge opbrengsten. Hierover is geen informatie gevonden.

Het totaal aantal open bloemen op een bloeiwijze (*floral display*) heeft een grote invloed op de aantrekkelijkheid voor bestuivers, met een voorkeur voor rassen met meer bloemen per bloeiwijze (Suso et al., 2005). Deze eigenschap is positief gecorreleerd met het maximaal aantal te vormen peulen en daarmee het opbrengstpotentieel, maar is negatief gecorreleerd met zaadgrootte (Suso and del Río 2015). Bij optimale bestuiving worden de eerst geopende bloemen bestoven ten koste van later gevormde bloemen. Dit leidt tot een vroege en synchrone afrijping en uiteindelijk een hoge opbrengst. Bestuivers kunnen zo de synchronisatie van het afrijpen van veldbonen beïnvloeden. Zodoende kan de geringe zaadzetting van ingeteelde planten (en sommige uitgekruiste lijnen met een geringe fertiliteit) worden gecompenseerd (Kendall and Smith 1975). Het is ook aangetoond dat bestuivers kunnen compenseren voor oogstverlies veroorzaakt door droogte. De door droogte beschadigde vrouwelijke delen vertonen een betere zaadzetting door de verhoogde aanvoer van pollen door insecten (Bishop et al. 2016). Dit is belangrijk in de context van klimaatverandering.

Veldbonen bieden een kans om verschillende soorten van bestuivers in het landschap te ondersteunen. Onderzoek in Duitsland liet zien dat veldboonakkers grotere dichtheden van hommels (*Bombus* spp.) ondersteunen (in vergelijking tot andere niet-peulvrucht gewassen) tijdens het bloeiseizoen, maar alleen de dichtheid van functionele groepen die aan het gewas zijn aangepast neemt toe (Beyer et al. 2020). Hanley et al. (2011) toonde aan dat de hommelaantallen na de oogst weer flink afnemen; wat duidt op een ecologische val (zie 2.2). Een toename van overige wilde bijensoorten op de akkers en in de omgeving werd niet gevonden, maar wel door semi-natuurlijke leefgebieden in de omgeving (Beyer et al. 2020; Raderschall et al. 2021). Diversiteit in andere gewassen in de buurt kan ook meer veldboonbestuivers (*Bombus* spp.) ondersteunen (Raderschall et al. 2021). Beleid door EU om biodiversiteit in de bestuiverpopulaties op peil te houden zou dan ook moeten bestaan uit een combinatie van de stimulering van vlinderbloemige gewassen (leguminosen) en landschapsbeheer.

Bedrijfssystemen waarin geen pesticiden worden gebruikt kunnen een grotere rol spelen in het herstel van de insectenrijkdom dan gangbare systemen. Daarom is het bijzonder de moeite waard om in de biologische veredeling van veldboon te zoeken naar optimalisatie van de ESD bestuiving voor de voedselproductie en de ondersteuning van

bestuiverpopulaties. Te meer omdat veldboon in potentie bezocht kan worden door een brede groep bestuivers (Suso and del Río 2015), waaronder de steeds zeldzamer wordende soorten met lange tong (Figuur 8). Waarschijnlijk leidt dit tot cultivar types met andere eigenschappen dan die onder gangbare omstandigheden optimaal presteren.



*Figuur 8. Bestuivers met lange tong zijn het meest effectief, maar komen steeds minder voor. Tuinhommel in veldboon. © D. Heupink, LBI*

Voor herhaald bloembezoek zijn naast de kenmerken die bestuivers aantrekken ook belonende bloemkenmerken van belang. Om optimale mogelijkheden voor bestuiving door insecten te krijgen kan in veredeling programma's van veldboonrassen worden gestreefd naar de meest geschikte beloning en gemakkelijke toegang daartoe via de bloem (Bailes et al. 2018). Het ligt voor de hand dat herhalingsbezoek wordt bevorderd door de beschikbaarheid van meer nectar en meer pollen. Er is echter verondersteld dat veredeling voor *minder* nectar productie een positieve invloed op bestuiving zou kunnen hebben (Palmer et al. 2009); d.w.z. minder nectar betekent meer bezoeken van bestuivers om dezelfde hoeveelheid beloning te krijgen, wat zou leiden tot betere bestuiving. Daarnaast wordt hiermee de aantrekkelijkheid voor nectardiefstal verlaagd, en komen er

zodoende meer pollenzoekers op de bloem af. Zoals ook bij de andere in dit rapport besproken modelgewassen is geconstateerd, is er weinig literatuur gevonden over de kenmerken van nectarproductie (zoals het volume en de samenstelling aan suikers en vrijkomende VOC's) in relatie tot optimale bestuiving. Het is ook nodig om geografie, weer, omgeving etc. mee te nemen in veredelingsprogramma's (Palmer et al. 2009). Bijvoorbeeld de samenstelling van de bestuiversgemeenschap in een bepaalde regio kan een invloed hebben op welke veldbooneigenschappen in die regio het belangrijkste zijn.

De variatie in de mate waarin bestuiving leidt tot opbrengstverhoging lijkt deels gerelateerd aan de aanwezigheid van heterozygote en ingeteelde planten in een variëteit. Zoals reeds in deze paragraaf besproken is de bloemmorfologie van intelende genotypen ingericht op zelfbevruuchting (Kambal et al. 1976). In tegenstelling tot de heterozygoten zijn de ingeteelde planten verminderd zelffertil, wat gecompenseerd kan worden door kruisbestuiving door insecten (naast het heterosis effect van kruisbestuiving). In het algemeen wordt de productie van ingeteelde ouderlijnen die gebruikt worden voor de productie van F<sub>1</sub> hybriden (via uitkruising bevorderd door bestuivers) beschouwd als de beste methode om nieuwe rassen van veldbonen te ontwikkelen, met een hogere opbrengst dan de 'klassieke' lijnrassen<sup>5</sup> of synthetische rassen (Bishnoi et al. 2012). Echter is er nog geen succes met F<sub>1</sub> hybride rassen gerealiseerd vanwege onvoldoende stabiliteit van de toegepaste mannelijke steriliteit (CMS) over meerdere generaties (Bishnoi et al. 2012; Marzinig et al. 2018).

#### **Ervaringen uit de praktische veredeling**

Olaf Sass, veredelaar peulvruchten bij NPZ, Duitsland bevestigt dat veldboon een door bestuivers veel bezocht en aantrekkelijk gewas is. In Duitsland zijn dat vooral de honingbij en de aardhommel. Deze soorten foerageren op floraal en extrafloraal nectar en pollen. Floraal nectar is voor deze soorten met een korte tong niet bereikbaar via legitiem bloembezoek, maar wordt gestolen door een gat te boren in de bloemkelk; aardhommel is daar sterk genoeg voor en kan worden gevolgd door de honingbij. De functie van de bloem blijft hierbij intact. (d.w.z. meeldraden en stamper worden niet beschadigd). Ondanks deze diefstal worden ook veel bloemen binnengegaan, wat zorgt voor voldoende bestuiving. De tuinhommel is een veel efficiëntere bestuiver (uitsluitend legitiem bloembezoek), maar komt veel minder voor.

In de veredeling van veldboon zijn bloemkenmerken geen expliciet veredelingsdoel en er wordt ook weinig aandacht aan besteed. De relaties

<sup>5</sup> Een synthetisch ras is een vorm van een populatieras wat tot stand komt door een aantal generaties van random 'bulk-' bestuiving van een beperkt aantal genotypes die geselecteerd zijn op basis van goede kenmerken en combinatie geschiktheid.

tussen bloemeigenschappen-bestuiver-bestuiving-zaadproductie bij veldboon zijn gecompliceerd en deels onbekend. Onvoldoende bestuiving is eigenlijk nooit een probleem. De zaadopbrengst is leidend en daarmee wordt indirect deels ook op aantrekkelijke bloemeigenschappen c.q. voldoende bestuiving geselecteerd. Olaf verwacht weinig verschillen tussen rassen; er zijn ook zelffertiele lijnen; deze zijn net zo aantrekkelijk als de bestuivingsafhankelijke lijnen. Er zijn drie bloemtypes te onderscheiden: wit (duidt op een tannine arm ras), zwart gestippeld en bloemen met een gele stip. Het zou interessant zijn om de relatie van deze bloemtypes met bestuivers te onderzoeken. Winterveldboon draagt overigens wellicht iets bij aan de lokale bloeihoogte omdat dit gewas zeer vroeg bloeit; zomerveldboon draagt amper bij, omdat tegen de tijd van de bloei al veel vegetatie in bloei staat.

## 2.5 Veredeling

De relatie tussen de veredeling van landbouwgewassen en bestuivers vraagt om een holistische benadering; dat wil zeggen dat voor optimalisatie van de ESD bestuiving het hele ecologische systeem rond de bestuivende insecten in acht moet worden genomen. De belangrijkste punten daarin zijn: voedselaanbod binnen de vlieggrange, diversiteit aan planten (onder andere voor een continue bloeihoogte), nest en overwinteringsgelegenheid in overblijvende vegetatie of onverstoorde grond en gewassen/rassen die voldoende aantrekkelijk zijn voor de bestuivers. Op dat laatste element van het systeem kan veredeling inspelen. Zowel de afhankelijkheid van bestuivers van gewassen als ook de afhankelijkheid van gewassen van bestuivende insecten zijn complexe verbanden en mechanismen in dit ecologisch systeem. Voor de drie modelgewassen (pompoen, klaver en veldboon) zijn

- a. positieve verbanden gevonden met de ESD bestuiving en zijn
- b. bloem- en nectareigenschappen aangetoond, welke
- c. genetische variatie vertonen en dus door veredeling te beïnvloeden zijn.

Bepaalde kenmerken zijn belangrijk voor de productie en gemakkelijk te evalueren (synchroniciteit van bloei in pompoen); andere zijn lastig en tijdrovend (zoals nectarproductie), zonder eenduidig effect op de opbrengst. Een gewas als veldboon en klaver heeft relatief een beperkte economische waarde, wat het budget voor veredelingsprogramma's beperkt. In veldboon wordt waarschijnlijk indirect op gunstige bloemkenmerken geselecteerd bij het selecteren van kruisingen met een hoge opbrengst. In een omgeving met voldoende bestuivende insecten kunnen verschillen in bloembezoek van verschillende genotypen bijvoorbeeld worden beoordeeld als maat voor potentiële insectbestuiving. Dit verschil in bloembezoek kan bij de oogst gerelateerd worden aan de uiteindelijke opbrengst (kwantiteit en kwaliteit).

De kwaliteit en kwantiteit van het gewas pompoen is in hoge mate afhankelijk van een goede bestuiving door insecten (Klein et al. 2007). Indirect zal bij de ontwikkeling van nieuwe rassen op bloemkenmerken worden veredeld die gunstig zijn voor bestuiving. Er is genetische variatie bekend in nectarproductie en een hogere productie leidt tot intensievere bestuiving; ook de samenstelling van het nectar is bepalend (Roldan-Serrano and Guerra-Sanz 2005). Echter is het meten van het nectarvolume lastig en weinig praktisch voor de veredelaar. Over bloemmorfolgie als veredelingsdoel is geen literatuur gevonden. Het belangrijkste kenmerk waar de veredelaar op kan sturen is de synchroniciteit tussen de bloei van de mannelijke en de vrouwelijke bloemen op de plant.

Klaver heeft als zeer algemeen voorkomende soort met een langdurige bloeiperiode een belangrijke ondersteunende functie voor bestuiverpopulaties. Bestuivers hebben geen voorkeur voor verschillende ploëidieniveaus (Vanommeslaeghe et al. 2018). Een instabiele zaadproductie is een algemeen voorkomend probleem in rode en witte klaver. Bloemkenmerken zijn bekende veredelingsdoelen, maar de relatie tussen bijvoorbeeld bloemmorfolgie en nectarproductie, succesvolle bevruchting en zaadproductie zijn grotendeels onbekend (Jing et al. 2021). De lange buisbloem van rode klaver belemmert de toegang tot de bloem van de meeste (korttongige) bestuivers, maar dit kan niet de enige verklaring voor de slechte zaadzetting van deze soort zijn. Onderzoek naar de vitaliteit van pollen en zaad, problemen tijdens de meiose en embryo-abortus zou antwoord kunnen geven op de problemen met de zaadproductie in klaver (Vanommeslaeghe et al. 2018).

Voor de ontwikkeling van veldboonrassen is het mogelijk te veredelen op de meest geschikte beloning en gemakkelijke toegang daartoe via de bloem (Bailes et al. 2018). Dit leidt tot meer intensief legitiem bloembezoek. In ander onderzoek is het positieve verband aangetoond tussen intensiteit van bloembezoek en opbrengstparameters (Suso and del Río 2015). Palmer et al. (2009) suggereren dat een lagere nectarproductie zou leiden tot betere bestuiving, omdat de bestuivers dan meer bloemen gaan bezoeken om in de nectarbehoefte te voorzien. Veredelen op een groter aantal bloemen op een bloeiwijze zal de aantrekkelijkheid van een veldboonras vergroten (Suso et al. 2005), maar kan ongunstig zijn voor de synchroniciteit van afrijping. Verder is van belang dat een goede bestuiving op zichzelf tot een meer synchrone bestuiving en afrijping leidt (de oudste bloemen worden optimaal bestoven en komen tot peulzetting, ten koste van jongere bloemen). Er zijn waarschijnlijk andere gevolgen voor het bezoek en functie van bestuivers in relatie tot veredeling, maar daar is nog weinig informatie over beschikbaar.

### 3 Plaagonderdrukking als een ecosystemedienst (ESD) in relatie tot veredeling

Het sturen van plaagonderdrukking kan gezien worden als onderdeel van een breder pakket van maatregelen die als geïntegreerd plaag management (IPM) worden omschreven en die moeten leiden tot vermindering van (synthetische) gewasbeschermingsmiddelen. Om veredeling in relatie tot plaagonderdrukking en ecosystemediensten in dit bredere kader te plaatsen worden eerst verschillende benaderingen besproken die van belang zijn in relatie tot IPM. Vervolgens worden kort de teeltsystemen beschreven die plaagonderdrukking kunnen bevorderen. Dat wordt gevolgd door een inventarisatie van planteigenschappen die plaagonderdrukking ondersteunen en zodoende doel zouden kunnen vormen van een veredelingsaanpak. Vervolgens worden twee in de inleiding genoemde voorbeelden met relevantie voor de Nederlandse teelt, wortelvlieg op peen en koolvlieg op kool, uitgebreid uitgewerkt. Tenslotte wordt de betekenis van de bevindingen voor veredeling bediscussieerd.

#### 3.1 Mechanismen en benaderingen voor IPM

Aan de basis van IPM liggen teeltmaatregelen, waarbij (synthetische) insecticiden als laatste redmiddel gelden, dat wil zeggen dat ze pas bij het overschrijden van economische schadedrempels worden ingezet. Daartussenin bevinden zich verschillende opties waaronder het gebruik maken van ecosystemediensten (Stenberg 2017). Waar deze opties een raakvlak met veredeling hebben, zullen ze eerst kort besproken worden.

##### **Plantresistenties**

Plantresistenties leveren genetisch bepaalde vormen van directe afweer en vormen vanuit de veredeling gezien de meest basale aanpak van plagen en pathogenen. Zulke resistenties zijn aantrekkelijk voor veredeling doordat ze directer vastgesteld kunnen worden en, vooral in het geval van een simpel locus, efficiënt ingebouwd kunnen worden via kruising en (merker gestuurde) selectie. Voor allerlei combinaties van gewas en insect zijn resistentiegenen geïdentificeerd (Broekgaarden et al. 2011). Echter, nog niet in alle gevallen zijn er in beschikbare genetische bronnen resistenties tegen insecten aangetroffen dan wel ontwikkeld. Tolerantie is een minder absolute vorm van afweer van de plant tegen een belager. In ui wordt bijvoorbeeld variatie in tolerantie voor trips gevonden, wat volgens het systeem van IPM al kan worden gebruikt om de inzet van insecticiden omlaag te brengen (Gill et al. 2015). Plaagonderdrukking zou daarbij een goede aanvulling kunnen zijn, bij voorkeur in synergie met reeds aanwezige resistenties/toleranties.

##### **Priming**

Planten kunnen systemische weerstand (SAR = *systemically acquired resistance*) tegen pestorganismen ontwikkelen door zogenaamde priming. Priming kan uitgevoerd worden



door confrontatie met pestorganismen die relatief milde effecten op de plant hebben, of door verschillende behandelingen, zoals met bodemmicroben, of zaadbehandeling, bijvoorbeeld met jasmonzuur (JA), een plantenhormoon dat een signaalfunctie heeft in afweerreacties van de plant. Priming kan ook worden uitgevoerd met stoffen die een direct afwerende werking hebben of juist vluchtige stoffen die predatoren aantrekken (Stenberg 2017). Een interessant voorbeeld met betrekking tot plaagonderdrukking is geprimeerde katoen die omnivore trips aanzet tot predatie op spintmijt in plaats van het aantasten van de plant zelf. Veredeling zou mogelijk priming reacties kunnen bevorderen die leiden tot versneld uitzenden van signalen voor het aantrekken van natuurlijke vijanden als vorm van indirecte resistentie en kan zo de ecosysteemdienst plaagonderdrukking ondersteunen.

### **Biologische bestrijding**

Onder biologische bestrijding in directe zin wordt verstaan de bestrijding van herbivore (plantenetende) plaaginsecten met de inzet van natuurlijke vijanden zoals parasitoïden en/of predatoren. Biologische bestrijding is niet rechtstreeks van belang voor deze studie, maar er zijn relevante inzichten met betrekking tot inzet van natuurlijke vijanden en het legt op meer experimentele wijze mechanismen bloot die ook spelen bij de meer complexe plaagonderdrukking in het veld, in grootschaliger teelten. Zo blijkt het toepassen van natuurlijke vijanden in het algemeen beter te werken in besloten omstandigheden zoals een kas, aangezien in het veld de verdunning van signaalstoffen en/of natuurlijke vijanden een probleem kan zijn (Stenberg 2017).

### **Biodiversiteit**

Tenslotte is er het bevorderen van biodiversiteit om ziekten en plagen te onderdrukken. Dit is het belangrijkste element voor deze studie. Er zijn verschillende biodiverse teeltsystemen die plaagonderdrukking kunnen bevorderen. Een voorbeeld van diversiteit is de in de biologische veredeling toegepaste strategie van het inbrengen van genetische variatie in het gewas, waarbij de individuen verschillen in resistentie- en tolerantiemechanismen. Dit principe wordt toegepast in biologische rassen en biologisch heterogeen materiaal (OHM = *organic heterogeneous material*, zoals populaties) die te heterogeen van aard zijn om te kunnen worden aangemerkt als ras. Een grotere diversiteit op het perceel kan ook bereikt worden met mengteelten, waarbij bijvoorbeeld een graan en een peulvrucht gemengd worden gezaaid. Diversiteit kan ook worden bereikt met systemen waarbij de soorten gescheiden maar op (beperkte) afstand van elkaar op hetzelfde perceel voorkomen. Voorbeelden hiervan zijn bloeiende akkerranden en strokenteelt, waar momenteel veel aan wordt gewerkt. De bijdrage van deze teeltsystemen aan plaagonderdrukking zal in de volgende paragraaf worden besproken.

## 3.2 Teeltsystemen

### **Bloemenranden**

Bloemenranden zijn belangrijk voor zowel plaagonderdrukking als het ondersteunen van bestuivers (zie ook bestuiving 2.2). Bloemrijke akkerranden verschaffen natuurlijke vijanden voeding, schuilplaatsen, mogelijkheden voor de afzet van eieren en overwinterings-schuilplaatsen. Een recente analyse van een aantal veldstudies liet zien dat bloemrijke akkerranden plaagonderdrukking verbeterden met gemiddeld 16% (Albrecht et al. 2020). Er lijkt echter nog betrekkelijk weinig bekend over optimale karakteristieken van bloemranden, specifiek gericht op plaagonderdrukking. In proeven in een kleinschalig akkerlandschap in Zwitserland bleek voor de onderdrukking van bladkevers (*Oulema* sp.) in wintertarwe veel variatie aan meerjarige dicotyle soorten effectiever dan grasranden met minder bloemen (Tschumi et al. 2016). De akkerranden worden vaak ingezaaid met bloemsoorten zoals soorten uit de Apiaceae (schermbloemigen) en Asteraceae (composieten) met nectariën die aantrekkelijk zijn voor plaagonderdrukkers zowel als bestuivers (Cole et al. 2020). Meer informatie over keuzen van bloemen voor bijvoorbeeld een volledige bloeihoog is gegeven onder bestuiving, paragraaf 2.2. De landschappelijke context is ook van belang voor de effectiviteit van plaagonderdrukking. Op landschappelijk niveau is aannemelijk gemaakt dat een hoge dichtheid aan randen met semi-natuurlijke habitats leidt tot verbetering van plaagonderdrukking (1,4 keer) (Martin et al. 2019). In samenhang met de dichtheid van deze landschapselementen is ook de actieradius van de natuurlijke vijand bepalend voor de effectiviteit van plaagonderdrukking.

### **Mengteelten en strokenteelt**

Momenteel staan op gewasniveau mengteelt (*mixed cropping*) en strokenteelt (*strip cropping*) als bio-diverse teeltstrategieën in de belangstelling. Deze methoden van intercropping kunnen een plaag-onderdrukkend effect hebben, maar er is nog veel onduidelijk op welke eigenschappen het berust. Zo kan strokenteelt van uien (*Allium cepa*) en peen (*Daucus carota*) bijdragen aan wederzijdse plaagonderdrukking. Dit wordt uitgebreider beschreven onder 3.4.1 over peen en wortelvlieg.

Om effectieve plaagonderdrukking te bevorderen zou het gewas zelf niet alleen natuurlijke vijanden moeten aantrekken, maar ook beloningen moeten verschaffen in de vorm van voedsel en schuilplaatsen, die bij voorkeur gericht zijn op het aantrekken van generalistische natuurlijke vijanden. Mengteelt, strokenteelt en akkerranden kunnen worden ingezet om de combinatie van zowel het aantrekken van natuurlijke vijanden als het verschaffen van beloningen aan natuurlijke vijanden te versterken, d.w.z. een zoveel mogelijke bewust gekozen “*attract-reward*” systeem, waarbij aantrekking desnoods ook door artificieel verspreiden van lokstoffen zou kunnen (Stenberg et al. 2015). Zo is in een veldproef in een wijngaard waargenomen dat zowel het verspreiden van een synthetische lokstof (o.a. methylsalicylaat (MeSA)) als het toepassen van stroken boekweit tussen de wijnstokken als

verschaffer van een beloning in de vorm van nectar natuurlijke vijanden aantrok, maar ook dat er geen wederzijds versterkend effect tussen beide optrad in het aantrekken van natuurlijke vijanden. Er leek overigens ook invloed te zijn van de omringende vegetatie van de proefvelden op de diversiteit aan natuurlijke vijanden; bijvoorbeeld kortere afstanden tot minder verstoorde habitats zoals grasland worden geassocieerd met hogere aantallen en diversiteit aan natuurlijke vijanden (Simpson et al. 2011).

Een bijzondere vorm van intercropping die speciaal gericht is op plaagonderdrukking wordt gevormd door de zogenaamde “push-pull” systemen. Push-pull is vooral bekend van kleinschalige teelten van maïs in Afrika gecombineerd met de vlinderbloemige *Desmodium* of het gras *Melinis minutiflora* met een afwerend effect op plaaginsecten (en aantrekking van parasitoïden) (“push”), en akkerranden met het gras *Pennisetum* of *Brachiaria* als aantrekkers van plaaginsecten (“pull”). De “pull” grassen zouden idealiter een eindstation (“trap”) voor het plaaginsect moeten vormen door geen verdere vermeerdering toe te laten, anders zou het plaaginsect weer over kunnen slaan op het gewas (Pickett et al. 2014). Een zorgvuldige keuze en management van gewascombinaties is hier dus van belang. In strokenteelt kunnen voor trips aantrekkelijke gewassen de trips weg leiden van de ui, maar wanneer ze geen eindstation vormen kan het noodzakelijk zijn dat andere gewas tijdig weg te halen voordat de trips over kan slaan (Gill et al. 2015). Zo kunnen andere gewassen ook een plaaginsect overwinteringsmogelijkheden bieden of een snelle populatieopbouw faciliteren waarmee ze juist een bedreiging kunnen vormen voor het gewas in kwestie, zoals trips in bijvoorbeeld luzerne een bedreiging kan zijn voor de uienteelt (Gill et al. 2015).

Samengevat kunnen mengteelt, strokenteelt en bloemenranden bijdragen aan plaagonderdrukking, waarbij ook de inrichting van de bredere omgeving van belang kan zijn. Om gewassen effectief gebruik te laten maken van al deze teeltsystemen zijn een aantal planteigenschappen van belang die hier al zijn genoemd, zoals de productie van signaalstoffen en het verschaffen van beloningen. Deze eigenschappen zullen in de volgende paragraaf worden besproken.

### **3.3 Planteigenschappen voor plaagonderdrukking**

Planten produceren allerlei vluchtige stoffen (in wetenschappelijke literatuur aangeduid als VOC's (= *volatile organic compounds*)). Deze signaalstoffen hebben vaak als doel het afweren of juist aantrekken van insecten of overige fauna, zie ook hun rol in het aantrekken van bestuivers onder 2.3.1. Het afweren van plaaginsecten kan als een directe vorm van plantresistentie worden gezien zoals beschreven onder 3.1. De productie van een deel van deze stoffen wordt geïnduceerd door herbivore (plantetende) plaaginsecten, deze worden HIPV's (= *herbivore-induced plant volatiles*) genoemd. Deze HIPV's kunnen vervolgens een aantrekkende werking op natuurlijke vijanden hebben. Dit kan worden omschreven als indirecte plaagresistentie, die werkt via zogenaamde tritrofe interacties. In deze interacties

speelt de plant een rol in het aantrekken en bevorderen van natuurlijke vijanden van plaaginsecten, waarbij drie niveaus in de voedselketen een rol spelen: de plant, het plaaginsect en de parasitoïde of predator (roofinsect) die zich op zijn beurt voedt met het plaaginsect. Met het oog op de mogelijkheden van veredeling zal hieronder eerst variatie in productie van signaalstoffen (VOC's) worden besproken, gevolgd door variatie in beloningen die de effectiviteit van het aantrekken van natuurlijke vijanden kunnen versterken.

### 3.3.1 Signaalstoffen

Een eerste review over de mogelijkheden van veredeling voor het aantrekken van natuurlijke vijanden werd in 2010 gepubliceerd (Ahman 2010). Op dat moment was er nog vooral werk gedaan in het bekende modelgewas *Arabidopsis thaliana* (Zandraket), maar er was toen ook al wel voor een aantal gewassen aangetoond dat er variatie in de productie van vluchtige signaalstoffen bestond, waaronder bij peen en bij kool. Een latere inventarisatie door Fatouros et al. (2016) liet een wijde verspreiding zien van door herbivoren geïnduceerde productie van vluchtige organische stoffen (HIPV's) door angio- en gymnospermen (respectievelijk bedekt- en naaktzadigen), bijvoorbeeld bij gewassen als Zwarte mosterd (*Brassica nigra*) en kool *Brassica oleracea* (tegen Koolwitjes *Pieris* spp), boon (*Phaseolus vulgaris*), veld/tuinboon (*Vicia faba*), maïs (*Zea mays*) (tegen stengelboorders (mottenlarven)).

In witte kool is variatie aangetoond tussen twee rassen in de afstand waarop ze in reactie op ei-afzetting door koolwitje *Pieris brassicae* de parasitoïde schildwesp *Cotesia glomerata* aantrokken (Aartsma et al. 2019). De verantwoordelijke componenten in de vluchtige lokstoffen (VOC's) zijn veelal onbekend. In het voorbeeld van witte kool bleken o.a. verschillen in niveaus van methylsalicylaat (MeSA) gerelateerd aan het verschil in aantrekkelijkheid tussen de twee rassen (Poelman et al. 2009). Van de VOC's is MeSA overigens niet alleen interessant voor het aantrekken van parasitoïden of predatoren. Als vluchtige vorm van het afweerhormoon SA, kan MeSA ook naburige planten primen voor systemische weerstand (Stenberg et al. 2015) (zie Priming onder 3.1).

### 3.3.2 Beloningen

In de aantrekkingskracht van planten op natuurlijke vijanden spelen ook andere eigenschappen dan de productie van vluchtige stoffen een rol, zoals het verschaffen van beloningen (naast het beoogde plaaginsect als prooi). Het gaat daarbij om schuilplaatsen voor natuurlijke vijanden tegen (hyper)predatoren (predatoren die de natuurlijke vijanden van herbivoren (planteters) belagen), zoals holtes (domatia) of beharing van stengel of blad (trichomen) voor bijvoorbeeld roofmijten. Een andere vorm van beloningen is voedsel, zoals pollen of nectar. Extraflorale nectar is daarbij het meest interessant, omdat het langer beschikbaar kan zijn dan alleen tijdens de bloei. Extraflorale nectar (EFN) is echter beperkt

tot een klein aantal soortengroepen. Een voorbeeld zijn fruitbomen uit de familie van de Rosaceae, maar bijvoorbeeld ook veldbonen produceren EFN. Een alternatieve voedselbeloning zou plantensap zijn waarover echter minder bekend is (Stenberg et al. 2015).

Bij een vergelijking van 17 rassen van paprika (*Capsicum annuum*) bleken de dichtheid van beharing op de bladeren en de aantallen bloemen gecorreleerd te zijn met de aantallen roofmijten *Amblyseius swirskii* op de planten, die geïnfecteerd waren met de trips *Frankliniella cephalica*. De hoogste aantallen roofmijten werden gevonden bij een intermediaire trichoomdichtheid, mogelijk omdat een hogere dichtheid het foerageren van de mijt zou hinderen, wat ook bij andere soorten gevonden is. De hogere aantallen mijten bleken overigens niet tot sterkere onderdrukking van de trips te leiden, wat wel het geval was bij hogere aantallen bloemen (Abdala-Roberts et al. 2014).

Samengevat zijn verschillen in aantrekkingskracht op natuurlijke vijanden via signaalstoffen aangetoond voor bijvoorbeeld kool in het veld, terwijl bijvoorbeeld in paprika onder kasomstandigheden duidelijke rasverschillen zijn waargenomen in beloningen voor natuurlijke vijanden. Het voorbeeld van paprika illustreert dat het nauw komt hoe de schuilplaatsen er uitzien. Verder lijken relaties tussen planteigenschappen, optreden van natuurlijke vijanden en plaagonderdrukking niet eenduidig. Ook zijn er *trade-offs* beschreven tussen eigenschappen, bijvoorbeeld in het effect op verschillende plaaginsecten van een gewas. Voor een effectieve veredelingsaanpak is kennis van die *trade-offs* van belang en in de volgende paragraaf zullen een aantal voorbeelden besproken worden.

### **3.3.3 Beperkingen (*trade-offs*) in plaagonderdrukking**

Voor een veredelingsaanpak is het van belang allerlei *trade-offs* af te wegen tussen de verschillende eigenschappen, die in dit geval extra complex zijn vanwege de interacties met verschillende typen organismen en veldomstandigheden. Van belang hierbij is dat een gewenste eigenschap nadelige gevolgen kan hebben op een ander vlak, en onder welke omstandigheden dat het geval is. Een aantal voorbeelden zullen hier worden besproken.

#### ***Gewenning bij plaaginsecten (vergelijkbaar met resistentiedoorbraak)***

Alleen signaalstoffen produceren zonder beloning voor natuurlijke vijanden kan leiden tot gewenning bij de natuurlijke vijand, waardoor de effectiviteit wegvalt. Bij het ontbreken van het plaaginsect zelf als beloning (of bij beperkte populatieopbouw van het plaaginsect) kunnen alternatieve beloningen zoals nectar een compensatie vormen bij bijvoorbeeld omnivore predatoren. In het review van (Ahman 2010) werd al aangegeven dat bij een directere vorm van resistentie, de afschrikkende werking van VOC's op het plaaginsect zelf, de effectiviteit snel zou kunnen verminderen in grote monoculturen. Bij via genetische transformatie ingebrachte productie van afweerstoffen tegen luizen in tarwe is dit later experimenteel vastgesteld; dit bleek in het veld uiteindelijk niet goed te werken doordat de luizen in vijf generaties gewenning ontwikkelden (Bruce et al. 2015).

Bladkauwers, zoals de rupsen van motten en vlinders (Lepidoptera), kunnen het afgeven van vluchtige stoffen onderdrukken, bijvoorbeeld door het enzym glucose oxidase in het speeksel dat huidmondjes tot sluiting aanzet, waardoor de minder vluchtige VOC's niet meer afgescheiden worden (Lin et al. 2021). Rupsen kunnen ook enzymproductie in de VOC biosynthese route onderdrukken of zelf een enzym (isomerase) produceren waarmee de VOC's worden veranderd; in één geval werden daarbij minder parasitoïden aangetrokken, in een ander geval werden juist predatoren aangelokt (Jones et al. 2019).

Deze problematiek lijkt enigszins op de doorbraak van klassieke resistenties door plaagorganismen en kan dus ook optreden bij toepassingen van biologische bestrijding in het veld. Tegelijkertijd kunnen biologische bestrijding of ecosysteemdiensten klassieke resistenties ondersteunen. Vanuit evolutionair oogpunt zijn dit allemaal verklaarbare effecten als gevolg van selectiedruk. Daarom zou in een veredelingsaanpak door herbivoren induceerbare productie van VOC's de voorkeur hebben vanwege het verlagen van benodigde energie-inzet bij de plant en het verminderen van de kans op gewenning bij plaaginsecten. Evenzo zou ook extraflorale nectar (EFN) geïnduceerd door herbivorenschade de voorkeur hebben (Stenberg et al. 2015).

### **Aantrekken van andere herbivoren**

Vluchtige signaalstoffen kunnen behalve natuurlijke vijanden ook andere (schadelijke) herbivoren aantrekken. Zo kan het al eerder genoemde MeSA ook herbivoren zoals trips aantrekken (Stenberg et al. 2015). Dit ongewenste effect kan ook optreden bij beloningen. Zo kan een hogere dichtheid van trichomen in paprika ook gecorreleerd zijn met hogere aantallen van een herbivoor; de dichtere beharing geldt bijvoorbeeld als beloning voor de witte vlieg *Bemisia tabaci* (Firdaus et al. 2011). In het al eerder genoemde voorbeeld met een wijngaard werden er ook nadelen van signaalstoffen (MeSA) en strokenteelt gevonden. Behalve dat ook herbivore trips kon worden aangetrokken door MeSA, was er een associatie van de aanwezigheid van boekweit met meer *Botrytis* schimmel in de druiven, mogelijk door tripsschade (Simpson et al. 2011). In katoen worden extraflorale nectarieën zelfs verantwoordelijk gehouden voor het bevorderen van plaaginsecten zoals *Pectinophora gossypiella* (een mot) en *Lygus hesperus* (een wants). Veredeling in katoen richt zich zodoende juist op planten zonder nectarieën (Park et al. 2021). Onder bestuiving werd al gesignaleerd dat VOC's uit bloemen naast bestuivers ook plaaginsecten kunnen aantrekken (zie 2.3.1).

### **Complexe interacties in de voedselketen**

Plantsignalen via vluchtige stoffen kunnen ook effecten hebben op een vierde niveau in de voedselketen, belagers van de natuurlijke vijanden zelf. Hyperparasitoïden (die de gewenste parasitoïden van herbivoren parasiteren) kunnen onderscheid maken tussen in de plant geïnduceerde VOC's door ongeparasiteerde herbivoren en die door geparasiteerde

herbivoren, wat het lokaliseren van optimale prooien bevordert (Zhu et al. 2014). In het eerder beschreven veldonderzoek met twee koolrassen bleek hyper-parasitering van de parasitoïde vaker voor te komen op het meest aantrekkelijke koolras voor deze parasitoïde van de koolwitjeslarven (Aartsma et al. 2020).

Er kunnen ook problemen ontstaan met insecten die zich op meerdere niveaus in de voedselketen begeven. Bij gebrek aan een target van (bedoelde) plaaginsecten kunnen predatoren van plaaginsecten andere predatoren van hetzelfde trofische niveau aanvallen (non-target of intra-gilde predatie (Stenberg 2017). Aanwezigheid van extraflorale nectar (EFN) kan als voordeel hebben dat het intra-gilde predatie onnodig maakt. Daarbij zijn koolhydraten in EFN aantrekkelijker voor predatoren; herbivoren zijn meer uit op aminozuren (Stenberg et al. 2015). Anderzijds kan zulke voedselbeloning via bijvoorbeeld bloemen ook averechts werken in het geval dat die bloemen aantrekkelijker blijken dan het plaaginsect zelf. Dit kan afhankelijk zijn van de snelheid van prooiverzadiging en populatieopbouw van de predator (Abdala-Roberts et al. 2014). Een nog complexer voorbeeld is de omnivore wants *Nesidiocoris tenuis* die planten kan "primen", in dit geval door de samenstelling van vluchtige stoffen van tomatenplanten te beïnvloeden waardoor witte vlieg parasitoïden worden aangetrokken; daarnaast kan *N. tenuis* echter ook de plant zelf als voedselbron gebruiken (Pappas et al. 2016).

### **Interacties met bredere omgeving**

Onder de teeltsystemen was al gesignaleerd dat de bredere omgeving (landschap rond het perceel) invloed heeft op de effectiviteit van plaagonderdrukking. In de witte kool veldproeven vertoonden verschillen in aantrekking van de parasitoïde tussen de rassen ook interactie met omringende vegetatie. In het voor de parasitoïde minst aantrekkelijke ras ('Badger Shipper') werd een lagere parasitering op larven van koolwitje gevonden wanneer er zwarte mosterd planten rond het veld stonden dan zonder deze randplanten. Dit was niet het geval met het aantrekkelijker ras ('Christmas Drumhead'). Zwarte mosterd is ook een gastheer voor de rupsen van dit koolwitje (Aartsma et al. 2020).

### **Gewaskwaliteit en domesticatie-effecten**

Een speciaal geval is de interactie tussen plaagonderdrukking en andere vereisten aan het gewas, zoals de kwaliteit van het geoogste product. De productie van VOC's kan gepaard gaan met een onaantrekkelijke (bittere) smaak van het product. Gedurende de domesticatie van een gewas is deze bitterheid uitgeselecteerd, en daarmee is mogelijk ook onbewust geselecteerd op het verdwijnen van indirecte verdediging tegen plagen via VOC's. (Stenberg et al. 2015). Anderzijds zou indirecte weerstand ook kunnen verdwijnen met de toepassing van insecticiden gedurende het veredelingsproces in de afgelopen decennia, waardoor er benadeling van natuurlijke vijanden zou kunnen optreden in het selectieproces. Er wordt zodoende vanuit gegaan dat domesticatie en veredeling vaak ten koste van induceerbare vluchtige stoffen (HIPV's) gegaan zijn (Brilli et al. 2019). Zo zouden

gecultiveerde gewassen grotere hoeveelheden maar van een minder diverse samenstelling afscheiden dan wilde verwanten (Rowen and Kaplan 2016). Er werden echter geen simpele associaties gevonden tussen de aantrekkingskracht op natuurlijke vijanden en de samenstellingen van induceerbare vluchtige stoffen (Gols et al. 2011).

De mechanismen van induceerbare vluchtige stoffen zijn vaak nog wel aanwezig in wilde verwanten van de gewassen (Stenberg et al. 2015). Aanwijzingen voor nadelige effecten van veredeling kwamen uit onderzoek aan maïs: 4 van de 5 geteste accessies van de wilde verwant Teosinte en 13 van de 25 landrassen, maar slechts 2 van de 30 moderne hybriden (incl. ouderlijnen) produceerden na het in aanraking komen met eieren van de stengelboorder (mot) *Chilo partellus* meer HIPV's die de parasitoïde *Cotesia sesamiae* aantrekken. Daaronder was een stof (DMNT) dat bekend staat als effectief in het aantrekken van *C. sesamiae* in de hierboven (3.2) besproken "push-pull" systemen (Tamiru et al. 2015). Van de "push crop" *M. minutiflora* is aangetoond dat het constitutief (zonder inductie door plaaginsectschade) VOC's produceert die onaangetaste landrassen van maïs aanzetten tot het produceren van VOC's die ei-afzetting van de stengelboorder *C. partellus* onderdrukken en de parasitoïde *Cotesia sesamiae* aanlokken; moderne hybride rassen misten deze eigenschap (Tolosa et al. 2019).

### 3.4 ESD plaagonderdrukking in enkele belangrijke Nederlandse gewassen

Hieronder wordt nader ingegaan op twee voorbeelden van wortelvliegen op groentegewassen. In een experts workshop over biologische bestrijding in Europa werden wortelvliegen op Brassica's, uien, radijs, peen en bonen als tweede belangrijke plaagprobleem (na onkruiden) geïdentificeerd (Lamichhane et al. 2017). Ook een recent monitoring rapport van de NVWA noemt wortelvliegen in peen, knolselderij en spruitkool als een van de verontrustende ontwikkelingen in Nederland (Jilesen et al. 2017).

#### 3.4.1 Peen



Figuur 9. Aantasting van peen door larven van de wortelvlieg.  
© Medvedevaoa8 | Dreamstime.com



Larven van wortelvliegen (*Psila rosae*) tasten de buitenste laag van de wortels aan en kunnen daarmee aanzienlijke schade aan de oogst toebrengen (Figuur 9). Er zijn verschillende studies over directe weerstand tegen wortelvlieg. Een recent overzicht van onderzoek aan peen vermeldt selectie van resistente rassen, waarbij resistentie gerelateerd is aan vertraging van de larvale ontwikkeling. Deze hogere resistentie blijkt geassocieerd met lagere gehalten aan chlorogeenzuur dat wortelvlieg aantrekt (Que et al. 2019). Er zijn al eerder cultivar-specifieke verschillen in VOC's gevonden gerelateerd aan resistentie tegen wortelvlieg, d.w.z. dat door een relatief resistent ras aanzienlijk minder geproduceerd werd van een vijftal voor wortelvlieg aantrekkelijke VOC's. Daarnaast wordt de wortelvlieg afgeschrokken door hogere niveaus van de afweerstof trans-2-nonenal ((Guerin and Ryan 1984).

Hierboven (3.2) is al het effect van intercropping met uien genoemd dat kan bijdragen aan wederzijdse plaagonderdrukking. Dit zou hier kunnen worden toegeschreven aan maskerende effecten van VOC's die de aantrekking van wortelvlieg door chlorogeenzuur zou kunnen verstoren, en het effect zou in peenteelt ook bereikt kunnen worden met uienolie (EFSA 2017). Het maskerend effect zou ook kunnen gelden voor intercropping met aromatische kruiden, waarbij bonenkruid (*Satureja hortensis*) effectiever was tegen wortelschade in peen dan koriander (*Coriandrum sativum*) (Jankowska and Wojciechowicz-Żytko 2016). Anderzijds kan intercropping met peen trips in de uien onderdrukken (Gill et al. 2015). In een veldproef met zes peenrassen (waarvan vijf F<sub>1</sub> hybriden) werd in intercropping met stengelui ('Welsh onion') en dille in geen enkel van de rassen wortelaantasting gevonden, terwijl in de monocultuur controle aantasting gevonden werd die varieerde met het ras. In de combinatie met de stengelui leidde dit tot hogere opbrengsten ten opzichte van de monocultuur. Het effect op de wortelopbrengsten verschilde per ras. De combinatie met dille liet in alle gevallen lagere opbrengsten zien door competitie met de groei van de peen (Wierzbicka and Majkowska-Gadomska 2012).

Er blijkt beperkt onderzoek gedaan aan variatie binnen peen voor de effectiviteit van intercropping tegen wortelvlieg. De rol van natuurlijke vijanden lijkt hierbij nog onduidelijk en er zou meer werk moeten worden gedaan om de mogelijkheden van indirecte resistentie voor veredeling nader te bepalen.

### 3.4.2 Kool



Figuur 10. Koolvlieg (*Delia radicum*) richt schade aan de wortels van koolsoorten aan. L.: koolvlieg op blad en R.: larve van de koolvlieg vreet wortels van knolraap aan (*Brassica rapa* subsp. *Rapa*) © Kleju33 | Dreamstime.com

Larven van de koolvlieg *Delia radicum* richten schade aan in de wortel van kooltypen van *Brassica oleracea* (Figuur 10), waarbij ook secundaire infecties met bodempathogenen op kunnen treden in de schadeplekken. In het ergste geval leidt dit tot verwelking van (jonge) planten. Er zijn vrijwel geen effectieve resistenties bekend in *B. oleracea*. Wel in wilde *Brassica* soorten: de sterkste in de moeilijk kruisbare *B. fruticulosa*, en in mindere mate in de beter kruisbare *B. macrocarpa*, *B. montana* en *B. villosa* (Felkl et al. 2005; Shuhang et al. 2016).

De verwante knolrapen (*B. rapa*) kunnen door wortelschade van koolvlieg aangezet worden om VOC's te produceren die de parasitoïde wesp *Trybliographa rapae* aantrekken. Het blijkt een systemisch effect, want zowel VOC's van aangetaste wortels als van intacte wortelgedeelten en bladeren van aangetaste planten vertonen aantrekkingskracht op *T. rapae*. De samenstelling van glucosinolaten verandert onder invloed van wortelaantasting. Het is dus mogelijk dat isothiocyanaten afkomstig van glucosinolaten betrokken zijn bij de aantrekking van *T. rapae*, maar dit zou nader moeten worden uitgezocht (Neveu et al. 2002). *T. rapae* blijkt in de praktijk al veel voor te komen op kool, maar het effect op de koolvlieg ontwikkelt zich (te) traag zodat de planten al schade hebben ondervonden voordat de populatieopbouw heeft plaatsgevonden. In dit geval zou toepassing van predatoren effectiever kunnen zijn (Collier et al. 2020), vooral aan het begin van de plaagontwikkeling.

Voor het ontwikkelen van een "push-pull" systeem hebben (Kergunteuil et al. 2015) een aantal verwanten van broccoli, een variant van *B. oleracea*, getest op aantrekkingskracht voor de koolvlieg. Daarbij bleek binnen *B. napus* één cultivar duidelijk minder aantrekkelijk terwijl een andere juist aantrekkelijker was dan het doelgewas broccoli. Dit was in overeenstemming met metingen in een olfactometer, wat een indicatie is voor de betrokkenheid van VOC's bij de attractiviteit. De eerste cultivar zou een rol als push crop kunnen vervullen, de andere als pull crop, maar dit zou in het veld moeten worden getest. Voor de afstoting van plaaginsecten wordt overigens in grote commerciële cultures een synthetische

afweerstof door telers aantrekkelijker gevonden dan push crops die kostbare teeltruimte in beslag nemen (Collier et al. 2020).

Chinese kool, een variant van *B. rapa*, blijkt een effectieve "pull" crop hoewel niet doeltreffend als "trap crop" (valstrik, vanggewas), m.a.w. het plaaginsect kan er zich op vermeerderen en dan weer een bedreiging voor het gewas vormen. Dat maakt tijdige vernietiging of aanvullende maatregelen noodzakelijk. Collier et al. (2020) en Lamy et al. (2020) hebben rassen vergeleken op hun effectiviteit als trap crop (vanggewas). Er bleek grote variatie in te zitten, waarbij de 'pekinensis' (chinese kool) het over het algemeen beter deed dan 'chinensis' (paksoi). In het lab waren de verschillen groter dan in het veld, maar in het veld waren de aantallen pestinsecten verhoudingsgewijs lager. 'Chinensis' deed het beter in het veld dan in het lab; in het lab verschilde de aantrekking weinig met die van het doelgewas van de push-pull, broccoli (Lamy et al. 2020).

Als biologische bestrijding zijn bijvoorbeeld entomopathogene (insecten bestrijdende) schimmels toegepast. Het meest effectief zouden schimmels zijn die zich ook kunnen handhaven in de rhizosfeer (Razinger et al. 2018). Deze aanpak met biologische bestrijding kende ook nadelen: zo vermijdt de parasitoïde van de koolvlieg, *T. rapae*, planten die behandeld zijn met *Metarhizium brunneum*. Aan de andere kant bleken VOC's van enkele schimmels een negatief effect op koolvliegontwikkeling op wortels van *Brassica rapa* te hebben (Moisan et al. 2020).

Er is beperkt werk gedaan aan indirecte plaagweerstand tegen koolvlieg. Een interessant aspect is dat voor een potentiële pull crop, *B. rapa*, onderzoek gedaan is naar variatie in aantrekkelijkheid voor de koolvlieg, wat een indirecte aanwijzing voor variatie in resistentie kan zijn. Er is meer werk aan tritrofe interacties gedaan aan een andere combinatie, namelijk van kool en koolwitjes/parasitoïden *Cotesia*, waarvan hierboven onder 3.3 voorbeelden zijn gegeven.

### 3.5 Veredeling

Voor veredeling is op de eerste plaats van belang dat er voldoende variatie beschikbaar is in de genetische bronnen van een gewas. Uit verschillende bovenstaande voorbeelden zoals bij kool, paprika en maïs is duidelijk dat er genotypische variatie wordt gevonden voor eigenschappen die van belang zijn voor het gebruikmaken van plaagonderdrukking. In maïs is zelfs al gewerkt aan een GWAS (*genome-wide association study*, een studie aan een breed testpanel van een gewas om statistische verbanden te leggen tussen eigenschappen en over het gehele DNA van de plant verspreide merkers) om DNA merkers te ontwikkelen voor indirecte afweer (via geïnduceerde vluchtige stoffen (HIPV's)) van de stengelboorder. Voor de indirecte afweer werden 101 associaties met merkers gevonden, waaronder sommige in de buurt van genen voor de biosynthese van terpenen (Tamiru et al. 2020a).

Voor veredeling is vervolgens van belang dat een efficiënte fenotypering mogelijk is. Bemonsteren en analyseren van vluchtige stoffen zijn geen eenvoudige zaak (Ahman 2010). Er is ook een hoge fenotypische plasticiteit en variatie met ontwikkelingsstadia. Hoewel metabolomics (meten van het geheel aan metabolieten van een plantweefsel) bruikbaar is voor het verkennen van associaties met plaagonderdrukking, zal vaak verdere experimentele onderbouwing nodig zijn vanwege allerlei pleiotrope effecten (waarbij één gen effecten heeft op meerdere eigenschappen dan de gewenste) (van Haperen et al. 2021)). Daartegenover biedt het "volatoom" (VOC's in de "headspace" van de plant) een goede mogelijkheid voor niet-invasieve fenotypering (zonder de plant te hoeven beschadigen) en het vaststellen van de fysiologische status van de plant (bijv. via het meten van MeSA of sesquiterpenen in de "headspace" van planten) (Brilli et al. 2019).

Het meten van VOC's in de bodem is nog complexer. (Deasy et al. 2016a) hebben daarvoor een methode ontwikkeld die gebruik maakt van PTFE buizen die om wortelbeschadiging te voorkomen gelijk met het planten in de bodem worden ingebracht. In de PTFE buizen kunnen kwetsbare solid phase micro-extraction (SPME) fibers veilig worden ingebracht waarmee VOC's worden opgevangen. Hiermee konden met GC-MS (gaschromatografie-massaspectrometrie) verschillen worden aangetoond tussen VOC's van vóór en na kolonisering door koolvlieg van broccoli wortels, vooral in zwavelbevattende componenten, respectievelijk in de kas en in het veld (Deasy et al. 2016b, a). Andere mogelijke high-throughput (HTP) fenotyperingsmethoden zijn thermale en absorptie/reflectie data analyse die o.a. indicatief zijn voor metabole veranderingen en/of HIPV productie (Mitchell et al. 2016).

In sommige gevallen is de elicitor ("uitlokker") van de HIPV's in het speeksel van het plaaginsect geïdentificeerd, zoals  $\beta$ -glucosidase voor koolwitje *Pieris brassicae* op kool (Mattiacci et al. 1995). Zulke componenten zouden in plaats van de insecten zelf kunnen worden ingezet voor een efficiënte test voor het vergelijken van rassen.

Met betrekking tot beloningen voor natuurlijke vijanden lijken de vorming van schuilholtes, beharing of aanwezigheid van (extraflorale) nectar goed waarneembaar, hoewel de kwantificering van nectar lastig is (zie onder bestuiving 2.3.2).

Vervolgens moet rekening worden gehouden met trade-offs, zoals met vluchtige stoffen en consumentenkwaliteitseisen aan plantproducten. Daarnaast zijn er kwesties zoals metabole kosten van het produceren van signaalstoffen en/of beloningen, het aantrekken van andere herbivoren naast de natuurlijke vijanden, interacties tussen natuurlijke vijanden onderling en hun hyperparasitoiden en -predatoren, of interferentie met bestuivers (zie bestuiving 2.3.1). Veredeling is uit de aard der zaak gewend aan het van geval tot geval een afweging maken tussen voor- en nadelen, alleen ligt de complexiteit hier relatief hoog. Een eerste benadering zou kunnen zijn inzetten op kansrijke synergiën. Om kansen op succes in veredeling te vergroten zou gemikt kunnen worden op VOC's met meerdere positieve effecten: niet alleen signalering, maar ook afweer en liefst beschadiging van het

plaaginsect via zijn metabolisme om doorbraak van de afweer door het plaaginsect te voorkomen, en/of antimicrobiële werking tegen andere pathogenen (Stenberg et al. 2015). VOC's kunnen namelijk niet alleen als signaal- of afweerstof werken, maar ook als antimicrobiële stoffen, zoals de zogenaamde GLVs (*green leaf volatiles*, C-6 verbindingen) (Stenberg et al. 2015).

Meervoudige effecten van VOC's kunnen echter ook weer strijdig zijn met gebruik maken van tritrofe interacties wanneer ze ook nadelig uitpakken voor natuurlijke vijanden. Predatore insecten die ook sap zuigen, of parasitoïden kunnen bijvoorbeeld nadeel onderkennen van afweerstoffen van de plant (Stenberg 2017). Sommige gespecialiseerde herbivoren kunnen zelfs toxinen van de gastheerplant opslaan, waardoor natuurlijke vijanden worden aangetast (Rowen and Kaplan 2016). Een ander voorbeeld zijn klierharen op de bladeren van tomaat die ingekruist vanuit wilde verwanten een goede resistentie tegen trips en witte vlieg vormen, maar ook een negatief effect hebben op predatoren en parasitoïden en daarmee biologische bestrijding in de weg zitten. Om die reden hebben (Santegoets et al. 2021) een alternatieve witte vlieg resistentie in een wilde verwant geïdentificeerd die niet op klierharen berust (maar ook minder breed werkt, bijvoorbeeld niet tegen trips). Sowieso kunnen directe resistenties van de plant die de herbivore aantasten leiden tot verminderde vitaliteit van de predator/parasitoïde op die herbivore via vermindering van de prooi kwaliteit. Directe toxiciteit van plantinhoudsstoffen op natuurlijke vijanden (die ze binnen kunnen krijgen via het herbivore insect) zou echter nog nadeliger zijn en zoveel mogelijk vermeden moeten worden. Kortom, in het algemeen moet bij de veredeling een balans worden gevonden tussen directe resistentie en tolerantie mechanismen, en indirecte (HIPV's) mechanismen, waarbij ze elkaar zoveel mogelijk aanvullen of zelfs versterken (Mitchell et al. 2016). In relatie tot IPM is daar nog betrekkelijk weinig aan gedaan in veredeling. De benodigde complexe optimalisering en/of balanceren van de combinatie van plantresistentie, (specialistische) herbivoren en (generalistische) predatoren kan modelering vereisen, gezien de praktische onmogelijkheid van het uitputtend uitvoeren van experimenten met al deze variabelen (Stenberg 2017).

De tijdens domesticatie verdwenen HIPV's productie om natuurlijke vijanden aan te trekken zou kunnen worden teruggebracht via inkruisen (introgressie) vanuit wilde verwanten of (land)rassen. Dat er mogelijkheden lijken te zijn voor het combineren van eigenschappen via gerichte kruisingen bleek in een studie aan spintmijt op boonrassen (*Phaseolus vulgaris*), waarbij HIPV productie eigenschappen genetisch niet gelinkt bleken met directe resistentie (Tahmasebi et al. 2014). Indien dit inkruisen problematisch blijkt, o.a. vanwege genetische complexiteit van de eigenschappen of (pleiotrope) effecten op andere eigenschappen, zou intercropping met verschillende rassen of een wilde verwant een optie zijn, zoals onder teeltsystemen 3.2 behandeld (Brilli et al. 2019). In het algemeen verdienen onder 3.2 genoemde "attract-reward" systemen speciale studie voor het compenseren van trade-offs met metabole kosten of productkwaliteit (smaak) (Stenberg et al. 2015). Daarbij kan

worden gekeken naar het optimaliseren van het gewas in relatie tot "attract-reward" systemen voor natuurlijke vijanden (Stenberg 2017). Waar een "attract-reward" systeem niet goed werkt binnen een gewas, zouden VOC's van permanent producerende planten (of door gebruik van dispensers) gecombineerd kunnen worden met extraflorale nectar (EFN) of aantrekkelijk plantensap in andere planten (of kunstmatig beschikbaar gemaakte koolhydraten) om de plaagpopulatie gevoelig te houden (Stenberg et al. 2015). Een praktisch bezwaar dat ook aan "push-pull" systemen, en intercropping in het algemeen kleeft, is dat veredeling doorgaans gespecialiseerd per gewas plaatsvindt, en het toevoegen van een ander gewas, inclusief de interacties daarmee, een extra laag van complexiteit toevoegt.

### **3.6 Conclusies ESD plaagonderdrukking**

Basisvoorwaarden voor veredeling blijken aanwezig. Er is in genetische bronnen variatie aangetoond voor eigenschappen die van belang zijn voor het gebruikmaken van plaagonderdrukking, zoals de productie van vluchtige lokstoffen voor het aantrekken van natuurlijke vijanden. Daarbij is optimalisering van de interactie met de omgeving van het gewas waar natuurlijke vijanden zich ophouden belangrijk. Er zijn ook verschillende opties voor een efficiënte fenotypering van zulke eigenschappen beschreven. Complexe interacties en trade-offs zijn echter nog beperkt bekend. Er zijn wel interessante concepten beschreven om ze ook deels via aanvullende "attract-reward" systemen en intercropping te ondervangen, waarvoor veredeling dan weer gerichte aanpassingen zou kunnen proberen te bewerkstelligen. Gezien de complexiteit van alle variabelen die tegen elkaar afgezet moeten worden, zou modellering van alle interacties een belangrijk hulpmiddel kunnen zijn.

## 4 Conclusies ecosysteemdiensten

In deze studie zijn de mogelijkheden verkend voor veredeling op ecosysteemdiensten, aan de hand van twee voorbeelden: bestuiving en plaagonderdrukking. Basisvoorwaarden voor veredeling lijken vervuld, d.w.z. er wordt variatie gevonden in genetische bronnen van een gewas voor belangrijke planteigenschappen voor het ondersteunen van ecosysteemdiensten. Bijvoorbeeld bij bestuiving is er variatie in bloemkroonlengte in relatie tot het aantrekken van effectieve bestuivers en bij plaagonderdrukking is er variatie in productie van vluchtige stoffen (VOCs) in relatie tot het aantrekken van natuurlijke vijanden beschreven. Vluchtige stoffen zijn overigens ook van belang in het aantrekken van bestuivers. Ook zijn er fenotyperingsmogelijkheden beschreven, zoals het kwantificeren van de afgifte van vluchtige stoffen, en zelfs de eerste aanzetten tot merker gestuurde veredeling (in maïs voor het aantrekken van een parasitoïde op een stengelboorder (Tamiru et al. 2020)). Fenotypering kan echter wel arbeidsintensief zijn, zoals bij nectarproductie dat als beloning voor het aantrekken van bestuivers dan wel natuurlijke vijanden kan dienen, dat bovendien relatief moeilijk te kwantificeren lijkt in de context van een praktisch veredelingsprogramma.

Tegenover het voldoen aan de basisvoorwaarden moet er rekening worden gehouden met extra niveaus van complexiteit bij ecosysteemdiensten. Bij plaagonderdrukking zijn er allerlei interacties tussen en binnen de verschillende trofische niveaus die meegewogen moeten worden: niet alleen tussen de plant en het plaaginsect, zoals in klassieke resistentieveredeling, maar ook de parasitoïden en predatoren van het plaaginsect en hun (hyper)parasitoïden en -predatoren, en de onderliggende signaal- en beloningssystemen vanuit de plant. Zo kunnen bepaalde stoffen dienen als signaal voor het aantrekken van parasitoïden van een plaaginsect, maar zulke signaalstoffen kunnen ook als aanwijzing door andere plaaginsecten of hyperparasitoïden worden gebruikt. Ook beloningen zoals schuilplaatsen of nectar voor omnivore predatoren van plaaginsecten kunnen weer andere plaaginsecten aantrekken. Bij nectar wordt dit ook waargenomen in de rol van het aantrekken van bestuivers. Bij bestuiving kan een relatief korte bloemkroonlengte een voordeel betekenen voor het aantrekken van effectieve bestuivers, maar een lange bloemkroon kan juist een voordeel voor het bevorderen van gespecialiseerde bestuivers betekenen. Uiteindelijk moet dat worden afgewogen tegen het belang van een zo effectief mogelijke bestuiving in relatie tot de gewasopbrengst. Problemen met bestuiving kunnen worden ondervangen door het bevorderen van zelfbestuiving, zoals voorkomt bij klaver en veldboon, maar dit kan ten nadele gaan van bestuivers en gaat bijvoorbeeld bij diploïde klaver en bepaalde genenpools van veldboon ten koste van de zaadopbrengst.

Ook is het van bijzonder belang om de interactie met de omgeving mee te nemen voor de effectiviteit van een veredelingsbenadering. De omgeving kan gericht op het bevorderen van ecosysteemdiensten en de daarmee samenhangende biodiversiteit ingericht worden

met teeltsystemen als intercropping en bloemenranden. Daarbij blijft echter de bredere omgeving (landschapselementen) ook van belang voor het ondersteunen van een brede diversiteit aan bestuivers en natuurlijke vijanden, bijvoorbeeld met schuil- en overwinteringsplaatsen. Vooral voor pompoen, waarbij de bloem 1 dag fertiel is, is deze diversiteit belangrijk, opdat onder zo veel mogelijk omstandigheden meerdere bestuivers actief zijn.

Bij plaagonderdrukking is voor een beperkt aantal gewassen uitgebreider gerapporteerd over specifieke tritrofe systemen en variatie daarin, bijvoorbeeld voor maïs en kool. Voor veel bloeiende gewassen is informatie beschikbaar over de aantrekkelijkheid voor bestuivers. Maar de informatie over de relatie tussen de bloemkenmerken en de effectiviteit van bestuiving is nog onvolledig en soms inconsistent.

Alles bij elkaar leidt dit tot een conclusie dat er mogelijkheden zijn om natuurlijke plaagonderdrukking en bestuiving mee te nemen in de ontwikkeling van nieuwe rassen. Dit opent een nieuw perspectief op de ontwikkeling van een natuurinclusieve landbouw. Aanvullend onderzoek lijkt nodig om de interacties binnen en tussen de trofische niveaus bij plaagonderdrukking en het aantrekken en bevorderen van bestuivers in relatie met zaadproductie te doorgronden. Deels zal hierbij moeten worden ingezoomd op specifieke processen, maar tevens is een holistische benadering en de samenhang met de omgeving van belang voor het ontwikkelen van een effectieve veredelingsstrategie.



© D. Heupink, LBI



## 5 Referenties

- Aartsma Y, Leroy B, van der Werf W, et al (2019) Intraspecific variation in herbivore-induced plant volatiles influences the spatial range of plant-parasitoid interactions. *Oikos* 128:77–86. <https://doi.org/10.1111/oik.05151>
- Aartsma Y, Pappagallo S, van der Werf W, et al (2020) Spatial scale, neighbouring plants and variation in plant volatiles interactively determine the strength of host–parasitoid relationships. *Oikos* 129:1429–1439. <https://doi.org/10.1111/oik.07484>
- Abberton MT (2007) Interspecific hybridization in the genus *Trifolium*. *Plant Breed* 126:337–342. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.2007.01374.x>
- Abdala-Roberts L, Bery-Mier y Terán JC, Mooney KA, et al (2014) Plant traits mediate effects of predators across pepper (*Capsicum annuum*) varieties. *Ecol Entomol* 39:361–370. <https://doi.org/10.1111/een.12107>
- Ahman I (2010) The potential for modifying plant volatile composition to enhance resistance to arthropod pests. *CAB Rev Perspect Agric Vet Sci Nutr Nat Resour* 5:006. <https://doi.org/10.1079/PAVSNNR20105006>
- Aizen MA, Garibaldi LA, Cunningham SA, Klein AM (2008) Long-term global trends in crop yield and production reveal no current pollination shortage but increasing pollinator dependency. *Curr Biol* 18:1572–1575
- Albrecht M, Kleijn D, Williams NM, et al (2020) The effectiveness of flower strips and hedgerows on pest control, pollination services and crop yield: a quantitative synthesis. *Ecol Lett* 23:1488–1498. <https://doi.org/10.1111/ele.13576>
- Amdahl H, Aamlid TS, Marum P, et al (2017) Seed yield components in single plants of diverse Scandinavian tetraploid red clover populations (*Trifolium pratense* L.). *Crop Sci* 57:108–117
- Andrews ES, Theis N, Adler LS (2007) Pollinator and herbivore attraction to *Cucurbita* floral volatiles. *J Chem Ecol* 33:1682–1691
- Arnold SEJ, Peralta Idrovo ME, Lomas Arias LJ, et al (2014) Herbivore defence compounds occur in pollen and reduce bumblebee colony fitness. *J Chem Ecol* 40:878–881. <https://doi.org/10.1007/s10886-014-0467-4>
- Bailes EJ, Pattrick JG, Glover BJ (2018) An analysis of the energetic reward offered by field bean (*Vicia faba*) flowers: Nectar, pollen, and operative force. *Ecol Evol* 8:3161–3171. <https://doi.org/10.1002/ece3.3851>
- Bartomeus I, Potts SG, Steffan-Dewenter I, et al (2014) Contribution of insect pollinators to crop yield and quality varies with agricultural intensification. *PeerJ* 2:e328. <https://doi.org/10.7717/peerj.328>
- Bergamini B, Lima FG, Gonçalves BB, et al (2013) Native bees pollinate tomato flowers and increase fruit production. *J Pollinat Ecol* 11:41–45
- Beyer N, Gabriel D, Kirsch F, et al (2020) Functional groups of wild bees respond differently to faba bean *Vicia faba* L. cultivation at landscape scale. *J Appl Ecol* 57:2499–2508. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13745>
- Bingefors, S. Eskilsson L (1962) Pollination problems in tetraploid red clover. *Zeitschrift für Pflanzenzüchtung* 48:205–214
- Bishnoi SK, Hooda JS, Yadav IS, Panchta R (2012) Advances on Heterosis and Hybrid Breeding in Faba Bean (*Vicia Faba* L.). *Forage Res* 38:65–73
- Bishop J, Jones HE, Lukac M, Potts SG (2016) Insect pollination reduces yield loss following heat stress in faba bean (*Vicia faba* L.). *Agric Ecosyst Environ* 220:89–96. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.agee.2015.12.007>
- Boelt B, Julier B, Karagić Đ, Hampton J (2015) Legume seed production meeting market requirements and economic impacts. *CRC Crit Rev Plant Sci* 34:412–427
- Brilli F, Loreto F, Baccelli I (2019) Exploiting Plant Volatile Organic Compounds (VOCs) in Agriculture to Improve Sustainable Defense Strategies and Productivity of Crops. *Front Plant Sci* 10:264. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00264>

- Broekgaarden C, Snoeren TAL, Dicke M, Vosman B (2011) Exploiting natural variation to identify insect-resistance genes. *Plant Biotechnol J* 9:819–825. <https://doi.org/10.1111/j.1467-7652.2011.00635.x>
- Bruce TJA, Aradottir GI, Smart LE, et al (2015) The first crop plant genetically engineered to release an insect pheromone for defence. *Sci Rep* 5:11183
- Burkhard B, Kroll F, Nedkov S, Müller F (2012) Mapping ecosystem service supply, demand and budgets. *Ecol Indic* 21:17–29. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2011.06.019>
- Campbell LG, Luo J, Mercer KL (2013) Effect of water availability and genetic diversity on flowering phenology, synchrony and reproductive investment in summer squash. *J Agric Sci* 151:775–786
- Cecen S, Gosterit A, Gurel F (2007) Pollination effects of the bumble bee and honey bee on white clover (*Trifolium repens* L.) seed production. *J Apic Res* 46:69–72. <https://doi.org/10.1080/00218839.2007.11101370>
- Chatt EC, von Aderkas P, Carter CJ, et al (2018) Sex-dependent variation of pumpkin (*Cucurbita maxima* cv. Big Max) nectar and nectaries as determined by proteomics and metabolomics. *Front Plant Sci* 9:860
- Clifford PTP, Scott D (1989) Inflorescence, bumble bee, and climate interactions in seed crops of a tetraploid red clover (*Trifolium pratense* L.). *J Appl Seed Prod* 7:38–45
- Cole LJ, Kleijn D, Dicks L V., et al (2020) A critical analysis of the potential for EU Common Agricultural Policy measures to support wild pollinators on farmland. *J Appl Ecol* 57:681–694. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13572>
- Collier R, Mazzi D, Folkedal Schjøll A, et al (2020) The Potential for Decision Support Tools to Improve the Management of Root-Feeding Fly Pests of Vegetables in Western Europe. *Insects* 11:369. <https://doi.org/10.3390/insects11060369>
- Cuijpers W, Heupink D, Prins U, et al (2021) Wild pollinators of lupin and faba bean in the Netherlands and their importance for yield potential. In: Poster presented at AAB Conference Legume Science and Practice 2, Sept. 1-3
- Cunningham JP, Moore CJ, Zalucki MP, West SA (2004) Learning, odour preference and flower foraging in moths. *J Exp Biol* 207:87–94
- Cunningham SA, Le Feuvre D (2013) Significant yield benefits from honeybee pollination of faba bean (*Vicia faba*) assessed at field scale. *F Crop Res* 149:269–275. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2013.05.019>
- Davies KM, Albert NW, Schwinn KE (2012) From landing lights to mimicry: the molecular regulation of flower colouration and mechanisms for pigmentation patterning. *Funct Plant Biol* 39:619–638
- De Luca PA, Vallejo-Marin M (2013) What's the 'buzz' about? The ecology and evolutionary significance of buzz-pollination. *Curr Opin Plant Biol* 16:429–435
- Deasy W, Shepherd T, Alexander CJ, et al (2016a) Development and Validation of a SPME-GC-MS Method for In situ Passive Sampling of Root Volatiles from Glasshouse-Grown Broccoli Plants Undergoing Below-Ground Herbivory by Larvae of Cabbage Root Fly, *Delia radicum* L. *Phytochem Anal* 27:375–393. <https://doi.org/10.1002/pca.2637>
- Deasy W, Shepherd T, Alexander CJ, et al (2016b) Field-based Evaluation of a Novel SPME-GC-MS Method for Investigation of Below-ground Interaction between Brassica Roots and Larvae of Cabbage Root Fly, *Delia radicum* L. *Phytochem Anal* 27:343–353. <https://doi.org/10.1002/pca.2634>
- Delaplane KS, Mayer DF (2000) Crop pollination by bees. CABI, Wallingford. <https://doi.org/10.1079/9780851994482.0000>
- Dey SS, Bhatia R, Pramanik A, et al (2019) A unique strategy to improve the floral traits and seed yield of Brassica oleracea cytoplasmic male sterile lines through honey bee-mediated selection. *Euphytica* 215:1–15. <https://doi.org/10.1007/s10681-019-2431-4>
- EFSA (2017) Outcome of the consultation with Member States and EFSA on the basic substance application for onion oil for use in plant protection as repellent. EFSA Supporting Publication 2017:EN-1315. <https://doi.org/10.2903/sp.efsa.2017.EN-1315>
- Fatouros NE, Cusumano A, Danchin EGJ, Colazza S (2016) Prospects of herbivore egg-killing plant defenses for sustainable crop protection. *Ecol Evol* 6:6906–6918. <https://doi.org/10.1002/ece3.2365>

- Fattorini R, Glover BJ (2020) Molecular mechanisms of pollination biology. *Annu Rev Plant Biol* 71:487–515
- Felkl G, Jensen EB, Kristiansen K, Andersen SB (2005) Tolerance and antibiosis resistance to cabbage root fly in vegetable Brassica species. *Entomol Exp Appl* 116:65–71. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2005.00312.x>
- Fijen TPM, Scheper JA, Boom TM, et al (2018) Insect pollination is at least as important for marketable crop yield as plant quality in a seed crop. *Ecol Lett* 21:1704–1713. <https://doi.org/10.1111/ele.13150>
- Firdaus S, Van Heusden A, Harpenas A, et al (2011) Identification of silverleaf whitefly resistance in pepper. *Plant Breed* 130:708–714. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.2011.01894.x>
- Galen C (1999) Why do flowers vary? The functional ecology of variation in flower size and form within natural plant populations. *Bioscience* 49:631–640
- Gallai N, Salles JM, Settele J, Vaissière BE (2009) Economic valuation of the vulnerability of world agriculture confronted with pollinator decline. *Ecol Econ* 68:810–821. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2008.06.014>
- Gill HK, Garg H, Gill AK, et al (2015a) Onion Thrips (Thysanoptera: Thripidae) Biology, Ecology, and Management in Onion Production Systems. *J Integr Pest Manag* 6:6. <https://doi.org/10.1093/jipm/pmv006>
- Gols R, Bullock JM, Dicke M, et al (2011) Smelling the Wood from the Trees: Non-Linear Parasitoid Responses to Volatile Attractants Produced by Wild and Cultivated Cabbage. *J Chem Ecol* 37:795–807. <https://doi.org/10.1007/s10886-011-9993-5>
- Goodman RD, Williams AE (1994) Honeybee pollination of white clover (*Trifolium repens* L.) cv. Haifa. *Aust J Exp Agric* 34:1121–1123
- Groenen R, Tiemens-Hulscher M, Engelen CJM (2013) De zaadteelt van ui (*Allium cepa*) : handleiding voor zaadteelt en selectie Louis Bolk Instituut, Driebergen <https://www.louisbolk.nl/publicaties/de-zaadteelt-van-ui-allium-cepa-handleiding-voor-zaadteelt-en-selectie>
- Guerin PM, Ryan MF (1984) Relationship between root volatiles of some carrot cultivars and their resistance to the carrot fly, *Psila rosae*. *Entomol Exp Appl* 36:217–224
- Hanley M, Franco M, Dean C, et al (2011) Increased bumblebee abundance along the margins of a mass flowering crop: Evidence for pollinator spill-over. *Oikos* 120:1618–1624. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.19233.x>
- Hoehn P, Tschamtko T, Tylianakis JM, Steffan-Dewenter I (2008) Functional group diversity of bee pollinators increases crop yield. *Proc R Soc B Biol Sci* 275:2283–2291
- Holland JM, Sutter L, Albrecht M, et al (2020) Moderate pollination limitation in some entomophilous crops of Europe. *Agric Ecosyst Environ* 302:. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2020.107002>
- Holm SN (1966) The Utilization and Management of Bumble Bees for Red Clover and Alfalfa Seed Production. *Annu Rev Entomol* 11:155–182. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.11.010166.001103>
- Holzschuh A, Dainese M, González-Varo JP, et al (2016) Mass-flowering crops dilute pollinator abundance in agricultural landscapes across Europe. *Ecol Lett* 19:1228–1236. <https://doi.org/10.1111/ele.12657>
- Howard SR, Shrestha M, Schramme J, et al (2019) Honeybees prefer novel insect-pollinated flower shapes over bird-pollinated flower shapes. *Curr Zool* 65:457–465
- IPBES (2016) The assessment report of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services on pollinators, pollination and food production. S.G. Potts, V. L. Imperatriz-Fonseca, and H. T. Ngo (eds). Secretariat of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services, Bonn, Germany. 552 pages. <https://doi.org/10.5281/zenodo.3402856>
- Jankowska B, Wojciechowicz-Żytka E (2016) Effect of intercropping carrot (*Daucus carota* L.) with two aromatic plants, coriander (*Coriandrum sativum* L.) and summer savory (*Satureja hortensis* L.), on the population density of select carrot pests. *Folia Horti* 28:13–18. <https://doi.org/10.1515/fhort-2016-0002>
- Jilesen C, Arendse W, van Beek J, et al (2017) Monitoren ziekten, plagen & onkruiden. Rapportage van ontwikkelingen 2009-2016. NVWA, Utrecht. <https://www.nvwa.nl/documenten/plant/gewasb>

- Jing S, Kryger P, Boelt B (2021) Review of seed yield components and pollination conditions in red clover (*Trifolium pratense* L.) seed production. *Euphytica* 217:69. <https://doi.org/10.1007/s10681-021-02793-0>
- Jones AC, Seidl-Adams I, Engelberth J, et al (2019) Herbivorous Caterpillars Can Utilize Three Mechanisms to Alter Green Leaf Volatile Emission. *Environ Entomol* 48:419–425. <https://doi.org/10.1093/ee/nvy191>
- Kambal AE, Bond DA, Toynbee-Clarke G (1976) A study on the pollination mechanism in field beans (*Vicia faba* L.). *J Agric Sci* 87:519–526. <https://doi.org/DOI:10.1017/S0021859600033128>
- Kendall DA, Smith BD (1975) The Pollinating Efficiency of Honeybee and Bumblebee Visits to Field Bean Flowers (*Vicia faba* L.). *J Appl Ecol* 12:709–717. <https://doi.org/10.2307/2402083>
- Kergunteuil A, Cortesero AM, Chaminade V, et al (2015) Field and laboratory selection of brassicaceous plants that differentially affect infestation levels by *Delia radicum*. *J Appl Entomol* 139:487–495. <https://doi.org/10.1111/jen.12187>
- Kevan PG, Shivanna K, Sawhney V (1997) *Pollination biology and plant breeding systems*. Cambridge University Press Cambridge
- Kleijn D (2014) Biodiversity conservation, ecosystem service delivery and the role of dominant species. In: *Abstracts of the Netherlands Annual Ecology Meeting 2014*. Lunteren, Nederland
- Kleijn D, van Langevelde F (2006) Interacting effects of landscape context and habitat quality on flower visiting insects in agricultural landscapes. *Basic Appl Ecol* 7:201–214. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.baae.2005.07.011>
- Kleijn D, Winfree R, Bartomeus I, et al (2015) Delivery of crop pollination services is an insufficient argument for wild pollinator conservation. *Nat Commun* 6:. <https://doi.org/10.1038/ncomms8414>
- Klein AM, Vaissière BE, Cane JH, et al (2007) Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proc R Soc B Biol Sci* 274:303–313. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3721>
- Kline K (2011) The story of the fig and its wasp. *Ecol Soc Am*. <https://www.esa.org/esablog/2011/05/20/the-story-of-the-fig-and-its-wasp/>
- Kremen C, Williams NM, Aizen MA, et al (2007) Pollination and other ecosystem services produced by mobile organisms: a conceptual framework for the effects of land-use change. *Ecol Lett* 10:299–314. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01018.x>
- Lamb JM, Wells H (1995) Honey bee (*Apis mellifera*) use of flower form in making foraging choices. *J Kansas Entomol Soc* 388–398
- Lamichhane JR, Bischoff-Schaefer M, Bluemel S, et al (2017) Identifying obstacles and ranking common biological control research priorities for Europe to manage most economically important pests in arable, vegetable and perennial crops. *Pest Manag Sci* 73:14–21. <https://doi.org/10.1002/ps.4423>
- Lamy F, Bellec L, Rusu-Stievenard A, et al (2020) Oviposition Preference of the Cabbage Root Fly towards Some Chinese Cabbage Cultivars: A Search for Future Trap Crop Candidates. *Insects* 11:127. <https://doi.org/10.3390/insects11020127>
- Lattanzio V, Lattanzio VMT, Cardinali A (2006) Role of phenolics in the resistance mechanisms of plants against fungal pathogens and insects. In: Imperato, F (ed) *Phytochemistry: advances in research*, p 23-67.
- Lehrer M, Horridge GA, Zhang SW, Gadagkar R (1995) Shape vision in bees: innate preference for flower-like patterns. *Philos Trans R Soc London Ser B Biol Sci* 347:123–137
- Lin P, Chen Y, Chaverra-Rodriguez D, et al (2021) Silencing the alarm: an insect salivary enzyme closes plant stomata and inhibits volatile release. *New Phytol* 230:793–803. <https://doi.org/10.1111/nph.17214>
- Manhoudt AGE, de Snoo GR (2003) A quantitative survey of semi-natural habitats on Dutch arable farms. *Agric Ecosyst Environ* 97:235–240. [https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(03\)00123-3](https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0167-8809(03)00123-3)
- Manson JS, Rasmann S, Halitschke R, et al (2012) Cardenolides in nectar may be more than a consequence of allocation to other plant parts: a phylogenetic study of *Asclepias*. *Funct Ecol* 26:1100–1110

- Martin EA, Dainese M, Clough Y, et al (2019) The interplay of landscape composition and configuration: new pathways to manage functional biodiversity and agroecosystem services across Europe. *Ecol Lett* 22:1083–1094. <https://doi.org/10.1111/ele.13265>
- Marzinzig B, Brünjes L, Biagioni S, et al (2018) Bee pollinators of faba bean (*Vicia faba* L.) differ in their foraging behaviour and pollination efficiency. *Agric Ecosyst Environ* 264:24–33. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.05.003>
- Mattiacci L, Dicke M, Posthumus MA (1995) beta-Glucosidase: an elicitor of herbivore-induced plant odor that attracts host-searching parasitic wasps. *Proc Natl Acad Sci* 92:2036–2040. <https://doi.org/10.1073/pnas.92.6.2036>
- McLeish MJ, Van Noort S (2012) Codivergence and multiple host species use by fig wasp populations of the *Ficus* pollination mutualism. *BMC Evol Biol* 12:1–12
- Mitchell C, Brennan RM, Graham J, Karley AJ (2016) Plant Defense against Herbivorous Pests: Exploiting Resistance and Tolerance Traits for Sustainable Crop Protection. *Front Plant Sci* 7:1132. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01132>
- Mitchell RJ (2004) Heritability of nectar traits: Why do we know so little? *Ecology* 85:1527–1533
- Moisan K, Aragón M, Gort G, et al (2020) Fungal volatiles influence plant defence against above-ground and below-ground herbivory. *Funct Ecol* 34:2259–2269. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13633>
- Muhlemann JK, Klempien A, Dudareva N (2014) Floral volatiles: from biosynthesis to function. *Plant Cell Environ* 37:1936–1949
- Muth F, Francis J, Leonard A (2016) Bees use the taste of pollen to determine which flowers to visit. *Biol Lett* 12:. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2016.0356>
- Nayak GK, Roberts SPM, Garratt M, et al (2015) Interactive effect of floral abundance and semi-natural habitats on pollinators in field beans (*Vicia faba*). *Agric Ecosyst Environ* 199:58–66
- Ne'eman G, Neshet R (1995) Pollination ecology and the significance of floral color change in *Lupinus pilosus* L. (Fabaceae). *Isr J Plant Sci* 43:135–145. <https://doi.org/10.1080/07929978.1995.10676599>
- Nepi M, Guarnieri M, Pacini E (2001) Nectar secretion, reabsorption, and sugar composition in male and female flowers of *Cucurbita pepo*. *Int J Plant Sci* 162:353–358
- Nepi M, Pacini E (1993) Pollination, pollen viability and pistil receptivity in *Cucurbita pepo*. *Ann Bot* 72:527–536
- Neveu N, Grandgirard J, Nenon JP, Cortesero AM (2002) Systemic release of herbivore-induced plant volatiles by turnips infested by concealed root-feeding larvae *Delia radicum* L. *J Chem Ecol* 28:1717–1732. <https://doi.org/10.1023/A:1020500915728>
- Nuttman C, Willmer P (2003) How does insect visitation trigger floral colour change? *Ecol Entomol* 28:467–474. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.2003.00527.x>
- Ozinga WA, Scheper JA, Reemer M, et al (2018) Wilde bijen en zweefvliegen per landschapstype. Wageningen Environmental Research, Rapport 2920
- Palmer RG, Perez PT, Ortiz-Perez E, et al (2009) The role of crop-pollinator relationships in breeding for pollinator-friendly legumes: From a breeding perspective. *Euphytica* 170:35–52. <https://doi.org/10.1007/s10681-009-9953-0>
- Pappas ML, Steppuhn A, Broufas GD (2016) The role of phytophagy by predators in shaping plant interactions with their pests. *Commun Integr Biol* 9:e1145320. <https://doi.org/10.1080/19420889.2016.1145320>
- Paris HS (2016) Genetic Resources of Pumpkins and Squash, *Cucurbita* spp. In: *Genetics and Genomics of Cucurbitaceae*. Springer, pp 111–154
- Park S-H, Scheffler JA, Ray JD, Scheffler BE (2021) Identification of simple sequence repeat (SSR) and single nucleotide polymorphism (SNP) that are associated with the nectariless trait of *Gossypium hirsutum* L. *Euphytica* 217:78. <https://doi.org/10.1007/s10681-021-02799-8>
- Pickett JA, Woodcock CM, Midega CAO, Khan ZR (2014) Push–pull farming systems. *Curr Opin Biotechnol* 26:125–132. <https://doi.org/10.1016/j.copbio.2013.12.006>

- Poelman EH, Oduor AMO, Broekgaarden C, et al (2009) Field parasitism rates of caterpillars on Brassica oleracea plants are reliably predicted by differential attraction of Cotesia parasitoids. *Funct Ecol* 23:951–962. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2009.01570.x>
- Que F, Hou X-L, Wang G-L, et al (2019) Advances in research on the carrot, an important root vegetable in the Apiaceae family. *Hortic Res* 6:69. <https://doi.org/10.1038/s41438-019-0150-6>
- Raderschall CA, Bommarco R, Lindström SAM, Lundin O (2021) Landscape crop diversity and semi-natural habitat affect crop pollinators, pollination benefit and yield. *Agric Ecosyst Environ* 306:107189. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2020.107189>
- Raguso RA (2004) Flowers as sensory billboards: progress towards an integrated understanding of floral advertisement. *Curr Opin Plant Biol* 7:434–440
- Raguso RA, Willis MA (2002) Synergy between visual and olfactory cues in nectar feeding by naive hawkmoths, *Manduca sexta*. *Anim Behav* 64:685–695
- Rao S, Stephen WP (2009) Bumble bee pollinators in red clover seed production. *Crop Sci* 49:2207–2214
- Ravid J, Spitzer-Rimon B, Takebayashi Y, et al (2017) GA as a regulatory link between the showy floral traits color and scent. *New Phytol* 215:411–422
- Razinger J, Lutz M, Grunder J, Urek G (2018) Laboratory Investigation of Cauliflower–Fungus–Insect Interactions for Cabbage Maggot Control. *J Econ Entomol* 111:2578–2584. <https://doi.org/10.1093/jee/toy228>
- Rodet G, Vaissière BE, Brévault T, Torre Grossa J-P (1998) Status of self-pollen in bee pollination efficiency of white clover (*Trifolium repens* L.). *Oecologia* 114:93–99. <https://doi.org/10.1007/s004420050424>
- Roldan-Serrano AS, Guerra-Sanz JM (2005) Reward attractions of zucchini flowers (*Cucurbita pepo* L.) to bumblebees (*Bombus terrestris* L.). *Eur J Hortic Sci* 70:23–28
- Rowen E, Kaplan I (2016) Eco-evolutionary factors drive induced plant volatiles: a meta-analysis. *New Phytol* 210:284–294. <https://doi.org/10.1111/nph.13804>
- Sakai S (2002) A review of brood-site pollination mutualism: plants providing breeding sites for their pollinators. *J Plant Res* 115:161–168
- Santegoets J, Bovio M, van't Westende W, et al (2021) A novel non-trichome based whitefly resistance QTL in *Solanum galapagense*. *Euphytica* 217:43. <https://doi.org/10.1007/s10681-021-02770-7>
- Shuhang W, Voorrips RE, Steenhuis-Broers G, et al (2016) Antibiosis resistance against larval cabbage root fly, *Delia radicum*, in wild Brassica-species. *Euphytica* 211:139–155. <https://doi.org/10.1007/s10681-016-1724-0>
- Shuler RE, Roulston TH, Farris GE (2005) Farming practices influence wild pollinator populations on squash and pumpkin. *J Econ Entomol* 98:790–795. <https://doi.org/10.1603/0022-0493-98.3.790>
- Simpson M, Gurr GM, Simmons AT, et al (2011) Field evaluation of the 'attract and reward' biological control approach in vineyards. *Ann Appl Biol* 159:69–78. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.2011.00477.x>
- Soto VC, Maldonado IB, Gil RA, et al (2013) Nectar and flower traits of different onion male sterile lines related to pollination efficiency and seed yield of F1 hybrids. *J Econ Entomol* 106:1386–1394
- Stenberg JA (2017) A Conceptual Framework for Integrated Pest Management. *Trends Plant Sci* 22:759–769. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2017.06.010>
- Stenberg JA, Heil M, Åhman I, Björkman C (2015) Optimizing Crops for Biocontrol of Pests and Disease. *Trends Plant Sci* 20:698–712. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2015.08.007>
- Stoner KA (2020) Pollination is sufficient, even with low bee diversity, in pumpkin and winter squash fields. *Agronomy* 10:1141
- Suso MJ, del Río R (2015) A crop–pollinator inter-play approach to assessing seed production patterns in faba bean under two pollination environments. *Euphytica* 201:231–251. <https://doi.org/10.1007/s10681-014-1200-7>
- Suso MJ, Harder L, Moreno MT, Maalouf F (2005) New strategies for increasing heterozygosity in crops: *Vicia faba* mating system as a study case. *Euphytica* 143:51–65

- Tahmasebi Z, Mohammadi H, Arimura G ichiro, et al (2014) Herbivore-induced indirect defense across bean cultivars is independent of their degree of direct resistance. *Exp Appl Acarol* 63:217–239. <https://doi.org/10.1007/s10493-014-9770-6>
- Tamiru A, Khan ZR, Bruce TJA (2015) New directions for improving crop resistance to insects by breeding for egg induced defence. *Curr Opin Insect Sci* 9:51–55. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2015.02.011>
- Tamiru A, Paliwal R, Manthi SJ, et al (2020a) Genome wide association analysis of a stemborer egg induced "call-for-help" defence trait in maize. *Sci Rep* 10:11205. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-68075-2>
- Tamiru A, Paliwal R, Manthi SJ, et al (2020b) Genome wide association analysis of a stemborer egg induced "call-for-help" defence trait in maize. *Sci Rep* 10:11205. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-68075-2>
- Taylor NL, Smith RR (1980) Red Clover Breeding and Genetics. *Adv Agron* 31:125–154. [https://doi.org/10.1016/S0065-2113\(08\)60138-8](https://doi.org/10.1016/S0065-2113(08)60138-8)
- Tolosa TA, Tamiru A, Midega CAO, et al (2019) Molasses grass induces direct and indirect defense responses in neighbouring maize plants. *J Chem Ecol* 45:982–992
- Tscharntke T, Steffan-Dewenter I, Kruess A, Thies C (2002) Characteristics of insect populations on habitat fragments: A mini review. *Ecol Res* 17:229–239. <https://doi.org/10.1046/j.1440-1703.2002.00482.x>
- Tschumi M, Albrecht M, Bärtschi C, et al (2016) Perennial, species-rich wildflower strips enhance pest control and crop yield. *Agric Ecosyst Environ* 220:97–103. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.01.001>
- van de Wiel CCM, van der Linden G, Sukkel W (2017) Invloed van gewassen op bodemkwaliteit: Variatie tussen genotypen : een verkennende literatuurstudie voor ruwvoedergewassen. Wageningen Plant Research, Rapport 668
- van Haperen P, Voorrips RE, van Kaauwen M, et al (2021) Fine mapping of a thrips resistance QTL in *Capsicum* and the role of diterpene glycosides in the underlying mechanism. *Theor Appl Genet* 134:1557–1573. <https://doi.org/10.1007/s00122-021-03790-6>
- van Rijn P, Alebeek VF, den Belder E, et al (2008) Functional agro biodiversity in Dutch arable farming: results of a three year pilot. *IOBC / WPRS Bull* 34:125–128
- Vanommeslaeghe A, Meeus I, Cnops G, et al (2018) Influence of pollinator abundance and flower visitation on seed yield in red clover. *Arthropod Plant Interact* 12:339–349. <https://doi.org/10.1007/s11829-017-9593-6>
- Vleugels T, Amdahl H, Roldán-Ruiz I, Cnops G (2019a) Factors underlying seed yield in red clover: review of current knowledge and perspectives. *Agronomy* 9:829
- Vleugels T, Ceuppens B, Cnops G, et al (2016) Models with only two predictor variables can accurately predict seed yield in diploid and tetraploid red clover. *Euphytica* 209:507–523
- Vleugels T, Laere K Van, Roldán-Ruiz I, Cnops G (2019b) Seed yield in red clover is associated with meiotic abnormalities and in tetraploid genotypes also with self-compatibility. *Euphytica* 215:. <https://doi.org/10.1007/s10681-019-2405-6>
- Vleugels T, Roldán-Ruiz I, Cnops G (2015) Influence of flower and flowering characteristics on seed yield in diploid and tetraploid red clover. *Plant Breed* 134: 56–61. <https://doi.org/10.1111/pbr.12224>
- Wierzbicka B, Majkowska-Gadomska J (2012) The effect of biological control of the carrot fly (*Psila rosae*) on the yield and quality of carrot (*Daucus carota* L.) storage roots. *Acta Sci Pol - Hortorum Cultus* 11:29–39
- Wilson P (1995) Selection for pollination success and the mechanical fit of *Impatiens* flowers around bumblebee bodies. *Biol J Linn Soc* 55:355–383
- Wolf S, Lensky Y, Paldi N (1999) Genetic variability in flower attractiveness to honeybees (*Apis mellifera* L.) within the genus *Citrullus*. *HortScience* 34:860–863. <https://doi.org/10.21273/hortsci.34.5.860>
- Zhu F, Poelman EH, Dicke M (2014) Insect herbivore-associated organisms affect plant responses to herbivory. *New Phytol* 204:315–321. <https://doi.org/10.1111/nph.12886>
- ZLM (1988) Met bijen meer verzekerd van een goede bestuiving bij veldbonen. *ZLM land- en Tuinbouwbl.* 7