

**SECUNDAIRE PLANTENSTOFFEN IN
EEN EIKENBOS: TANNINEN**

KARIN SJOUKES

1983

Bibliotheek Biologisch Centrum
Kerklaan 30 — Postbus 14
9750 AA HAREN (Gn.)

D 276

D 246

SECUNDAIRE PLANTENSTOFFEN IN EEN EIKEBOS:

TANNINEN.

Karin Sjoukes
Doctoraal scriptie
plantenoecologie.
Haren, april 1983.



Begeleiding:
J. van Andel,
vakgroep plantenoecologie

Bibliotheek Biologisch Centrum
Kerklaan 30 — Postbus 14
9750 AA HAREN (Gn.)

INHOUD:

SAMENVATTING	1
INLEIDING	2
<hr/>	
SECUNDAIRE PLANTENSTOFFEN IN EEN EIKEBOS	3
TANNINEN	6
DE OECOLOGISCHE BETEKENIS VAN TANNINEN	9
TANNINEN: BESCHERMING TEGEN HERBIVOREN	10
TANNINEN IN EIKEBLAD	12
TANNINEN IN VARENS	13
DISCUSSIE	14
LITERATUUR	16

SAMENVATTING

Aan de hand van literatuuronderzoek wordt een inventarisatie gegeven van de secundaire plantenstoffen die in de soorten uit het eikebos voorkomen. Aangegeven wordt waar deze stoffen in de plant voorkomen en welke functie zij vervullen.

Van de verschillende groepen secundaire plantenstoffen worden de tanninen besproken in het algemeen en in relatie tot vraat door herbivoren.

Het blijkt dat met name de concentratie van c-tanninen in de plant en het vezelgehalte van de plant de voedselkeuze van de herbivoren beïnvloeden.

Vervolgens wordt de functie van tanninen in eikebladeren en varens besproken. De hoeveelheid tanninen in het eikeblad blijkt gedurende het groeiseizoen toe te nemen. Dit gaat samen met een afname van de populaties en aantallen larven op het blad. De concentratie tanninen in varens is het gehele seizoen constant. Verschillende soorten insecten zijn in staat om varens als voedselbron te benutten.

INLEIDING

De term secundaire plantenstoffen is ontstaan uit de idee, dat deze stoffen als inerte resten van het primaire metabolisme te beschouwen zouden zijn. Pfeffer (1897 in 22) definieerde secundaire plantenstoffen als stoffen die geen fysiologische functie hebben voor de instandhouding van het leven.

Uit onderzoek dat de laatste decennia op dit gebied is verricht, is gebleken dat secundaire plantenstoffen een belangrijke functie kunnen vervullen in de plant. Voorbeelden hiervan zijn: pigmenten voor het lokken van insecten, smaakstoffen en toxische stoffen voor het weren van herbivoren. Tijdens de evolutie zijn die secundaire plantenstoffen geselecteerd, die de overlevingskansen van de plant verhoogden. Het werd duidelijk, dat secundaire plantensstoffen niet inert zijn, maar in dynamisch evenwicht verkeren met stoffen uit de cycli van het primaire metabolisme. Veel secundaire plantenstoffen hebben een eigen biosynthetische route waarlangs ze gemaakt worden; een route die niet direct in verband staat met het primaire metabolisme (22, 26).

De secundaire plantenstoffen worden daarom tegenwoordig beschouwd als producten van metabolische 'bijwegen' (11, 22, 24, 26, 28, 34).

Er zijn inmiddels meer dan 10.000 secundaire plantenstoffen bekend. Deze plantenstoffen hebben een laag molekulgewicht. De meeste zijn afkomstig uit planten, maar schimmels, bacteriën en (hogere) dieren maken ook secundaire (planten)stoffen.

Secundaire plantenstoffen zijn niet gelijkmatig over de plant verdeeld. Meestal worden er concentraties gevonden in het epidermale weefsel. Het is eveneens mogelijk dat secundaire plantenstoffen slechts aanwezig zijn tijdens een bepaalde fase van de levenscyclus; bijvoorbeeld tanninen in onrijpe vruchten. Tijdens het rijpingsproces worden de tanninen gepolymeriseerd en daarmee verdwijnt de wrange smaak die onrijpe vruchten kenmerkt. In iedere plant zijn ongeveer 40 verschillende secundaire plantenstoffen aanwezig (22, 28).

De verschillende secundaire plantenstoffen zijn in vier hoofdgroepen onder te brengen (11, 34):

- 1) Stikstofhoudende verbindingen (Alkaloïden, Aminen, 'Non-protein'-aminozuren, cyanogene glucosiden, glucosinolaten)
- 2) Terpenoïden (Monoterpenen, diterpenen, saponinen, limonoïden, carotenoïden, stereoïden)

3) Fenolen (eenvoudige fenolen, tanninen, quinonen)

4) Andere stoffen (polyacetylenen, carbohydraten).

De functies die de secundaire plantenstoffen kunnen vervullen zijn heel verschillend; de stoffen spelen in op (11, 4, 17)

a) de plant - dier relatie

b) de plant - plant relatie.

ad a) Als voorbeeld kan genoemd worden:

smaakstoffen (o.a. alkaloiden, tanninen) - afweer tegen herbivoren
geurstoffen (o.a. aminen, monoterpenen) - afweer/lokken van insecten
kleurstoffen (o.a. carotenoïden, flavonoïden) - lokken insecten
giften (o.a. alkaloiden, cyanogene glucosiden) - afweer herbivoren
hormonen, bijvoorbeeld ecdysonen. Dit zijn hormonen die ingrijpen in de verpopingsstadia van rupsen, waardoor de reproductie wordt beïnvloed.

ad b) Allelopathie; bijvoorbeeld de walnoot, die juglone afscheidt uit de wortels. Hierdoor wordt de groei van andere hogere planten geremd.

Elke groep van secundaire plantenstoffen kan verschillende van de hierboven genoemde functies vervullen. Zo kunnen alkaloiden voorkomen als giften (voor mens en dier); als pigmenten (geven geel, rode en paarse kleur aan Centrospermae) en als allelopathische stof (11, 19, 24).

Door de vele functies die de secundaire plantenstoffen vervullen, zijn zij onmisbaar in de vele relaties die er in een oecosysteem bestaan. De secundaire plantenstoffen zijn op te vatten als de chemische signalen in het oecosysteem (28).

In het hier-navolgende wordt aan de hand van literatuurstudie nagegaan welke secundaire plantenstoffen een rol spelen in een eikebos.

SECUNDAIRE PLANTENSTOFFEN IN EEN EIKEBOS

De soorten die voorkomen in een eikebos zijn ontleend aan beschrijvingen van het verbond van zomer- en wintereik (*Quercion-roburi-petraeae*) (9, 18, 32, 33). Tabel 1 geeft een overzicht van de secundaire plantenstoffen waarvan bekend is, dat ze in een eikebos voorkomen. In deze tabel zijn alleen die soorten genoemd, waarvan secundaire plantenstoffen in de literatuur beschreven zijn (3, 11, 14). Tevens is aangegeven waar in de

plant de stof is aangetroffen. Dit sluit niet uit dat de stof ook in ander delen van de plant aanwezig is. Tenslotte is vermeld welke fysiologische en oecologische functies aan de aanwezige secundaire plantenstoffen worden toegerekend.

Zoals uit Tabel 1 is af te leiden, is er nog relatief weinig bekend over voorkomen en functie van secundaire plantenstoffen. Dit overzicht geeft aan dat er veel verschillende secundaire plantenstoffen voorkomen, met uiteenlopende functies.

In de volgende paragraaf zal nader worden ingegaan op de tanninen. Deze groep secundaire plantenstoffen speelt een belangrijke rol in de bescherming tegen herbivoren en in de afbraak van strooisel (11, 27, 28).

TABEL 1. De soorten uit het verbond Quercion-robori-petraeae, waarvan in de literatuur secundaire plantenstoffen zijn beschreven.

SOORT	stikstofhoudende verbindingen	fenolen	terpenen	andere stoffen	voorkomen	fysiologische, oecologische functie
BCMEN:						
Acer pseudoplatanus	Am				bl	geurstof (rottend vlees): lokken van insecten
Buxus sempervirens	Al				pl	giftig (†): afweer herbivoren
Alnus glutinosa		ta			kn	giftig: afweer herbivoren, schimmels, bacteriën
Betula sp.		ta			kn	giftig: afweer herbivoren, schimmels, bacteriën
Fagus sylvatica		ta			bl	giftig: afweer herbivoren, schimmels, bacteriën
Malus sylvestris	Am				nv	geurstof(rottend vlees): aantrekken insecten
	Cg				nv	giftig: afweer herbivoren
Pyrus cordata	Am	ta			nv	smaakstof(bitter): afweer herbivoren
					nv	geurstof: aantrekken insecten
		qu			nv	kleurstof; giftig in geoxideerde vorm
		ta			bl	giftig: afweer herbivoren, schimmels, bacteriën
Taxus baccata	Cg				nv	giftig: taxiphyllin: afweer herbivoren
			st		bl	hormoon(ecdosteron): afweer insecten
Populus sp		ta		gl	kn	giftig: afweer tegen herbivoren, schimmels, bacteriën
Quercus robur		ta			nv	nemen de plaats in van glucose
Pinus sylvestris		ta			bl	giftig: afweer herbivoren, schimmels, bacteriën
			te		kh	giftig(pinozylvin): voorkomen infecties
					ha	opgeslagen door larve van Neodipridien setifer:
			st		po	afweer predatoren
Coryllus avellana			st		za	sex-hormoon
Salix sp.			sa		nv	reguleren van de functies van membranen
				gl	nv	allelopathische werking
Quercus rubra				ki	bl	allelopathische werking
						♀ mot Atherea polyphemus heeft deze stof nodig om
						♂ aan te trekken
Tilia cordata				kl	nv	--

vervolg pag. 5

SCCRT	stikstofhoudende verbindingen	fenolen	terpenen	andere stoffen	voorkomen	fysiologische, oecologische functie
STRUIKEN:						
Juniperus communis	Cg				nv	giftig; afweer tegen herbivoren
Rubus sp	Am				nv	histamine
Sambucus racemosa	Cg				nv	giftig; afweer tegen herbivoren
Sarothamnus scoparius	Am				nv	geurstof (cadaverine): aantrekken van insecten
	Al				bl	sparteïne
Sorbus sp	Am				nv	geurstof: aantrekken insecten
	Cg				nv	giftig (amygdalin) afweer herbivoren
Prunus serotina	Am				nv	geurstof: aantrekken insecten
	Cg			ag	nv	giftig (amygdalin) afweer herbivoren
					nv	gum-excretie
KRUIDEN:						
Convallaria majalis	Np				pl	giftig; afweer herbivoren
Corydalis claviculata	Al				nv	corydaline
Euphorbia amygdaloides	Np					afweer herbivoren; allelopathische werking
Galium hercynicum	Am				bl	geurstof: aantrekken insecten
Fragaria vesca	Am				nv	histamine
Lathyrus sp	Np				za	afweer tegen vraat; allelopathische werking
		ta			nv	giftig; afweer herbivoren
Lycopodium clavatum	Al				nv	lycopodine
Viburnum opulus	Am				nv	geurstof: aantrekken insecten
Blechnum spicant		ta			bl	giftig; afweer herbivoren,
Cirsium sp.		ta			bl	giftig; afweer herbivoren, schimmels, bacteriën
Dryopteris sp		fe			rh	allelopathische werking; bescherming tegen infecties
Hypericum sp.		qu			bl	kleurstof (hypericine), giftig; afweer herbivoren
Juncus effusus		fe			pl	coumarine, daphnetine
Csmunda regalis		ta			bl	giftig; afweer herbivoren
Primula vulgare		fl			b	pigment (geel) aantrekken insecten
Rumex sp.		qu			nv	--
Equisetum palustre			ca		ga	rhodoxanthine
Polypodium vulgare		ta			nv	giftig; afweer herbivoren
			st		rh	hormoon (ecdysonen) afweer rupsen
Solidago vigaurea			ca		nv	pigment (violaxanthine) aantrekken insecten
Digitalis purpurea	Am				bl	geurstof: aantrekken insecten
		fl			bl	pigment (cyanidin): aantrekken insecten
			st		pl	giftig (cardenoline)
Hieracium pilosella	Am				bl	geurstof: aantrekken insecten
		fl			nv	giftig; wateronttrekkend
				gu	pl	umbelliferone: bacterie remmend
Senecio fuchsii	Al				nv	purrolizidine: kan omgezet worden tot giftige stof
		fl			nv	magniferine
Pteridium aquilinum		ta			bl	giftig; afweer herbivoren
			st		bl	hormoon (ecdysonen) afweer rupsen

Am: aminozuren; Al: alkaloiden; Cg: cyanogene glucosiden; Np: 'non-protein'-aminozuren; ta: tanninen; fe: fenolen;
qu: quinonen; st: steroïden; te: terpenoïden; sa: salicyl alcohol; ca: carotenoïden; gl: glucomannans; kl: koolwaterstoffen;
ag: arabinagalacton; gu: glucoside; fl: flavonoïden
nv: niet vermeld; bl: bloemen; kn: knoppen; kh: kernhout; po: pollen; za: zaden; pl: gehele plant; rh: rhizomen
(naar Bell, 1980; Harborne, 1977; Heywood e. a., 1977)

TANNINEN

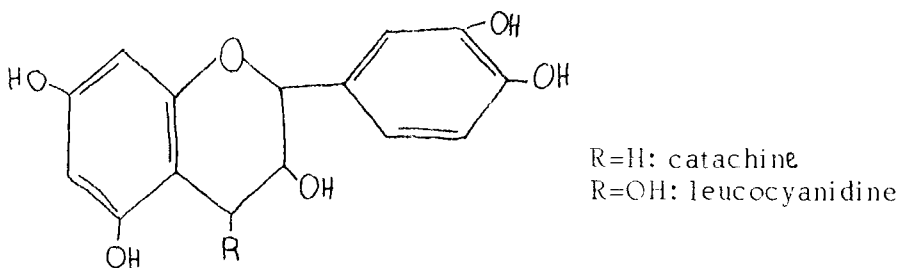
Aftreksels van de bast van eiken werden voor onze jaartelling reeds als looistof gebruikt. In de 18^e eeuw werden deze looistoffen tanninen genoemd. Het woord 'tan' is afgeleid van het latijnse woord tannum, dat eikebast betekent (13, 15, 27).

Swain (1965) definieert de tanninen als volgt: 'Een stof wordt een tannine genoemd, wanneer het molekulgewicht tussen de 500 en de 3000 ligt en de stof voldoende fenolische hydroxylgroepen of andere groepen bezit, 1 - 2 per 100 MW; zodat het effectieve cross-links tussen eiwitten en andere macromolekelen kan vormen'.

Tanninen worden in alle klassen van de vaatplanten in hoge concentraties aangetroffen. In prokaryoten, protisten, schimmels en dieren echter niet (29). Op grond van de structuur, het molekulgewicht, de oplosbaarheid in water en op grond van de mate waarin eiwitten gebonden kunnen worden, zijn tanninen in drie groepen te verdelen (12, 13, 15, 28, 29):

- 1) c-tanninen. Deze zgn. gecondenseerde tanninen hebben een molekulgewicht tussen de 1000 en 3000 en zijn matig tot goed oplosbaar in water. Het vermogen om eiwitten te binden is goed. Deze groep tanninen komt het meest voor in vaatplanten (Tabel 2).

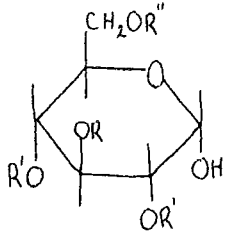
Over de structuur van de c-tanninen is minder bekend dan over de structuur van de h-tanninen (zie 2), omdat de componenten van c-tanninen extracten moeilijk te isoleren zijn (1). De c-tanninen worden gevormd door de condensatie van twee of meer flavan-3-ols, zoals catechine. Zie ook Figuur 1 voor de biosynthese van de c-tanninen.



- 2) h-tanninen. Deze zgn. hydrolyseerbare tanninen hebben een molekulgewicht tussen de 100 en 1500 en zijn goed oplosbaar in water. Het vermogen om eiwitten te binden is zeer goed. Deze groep tanninen komt alleen voor in de angiospermen* (Tabel 2).

De h-tanninen bestaan uit een ester van een glucosemolekuul en

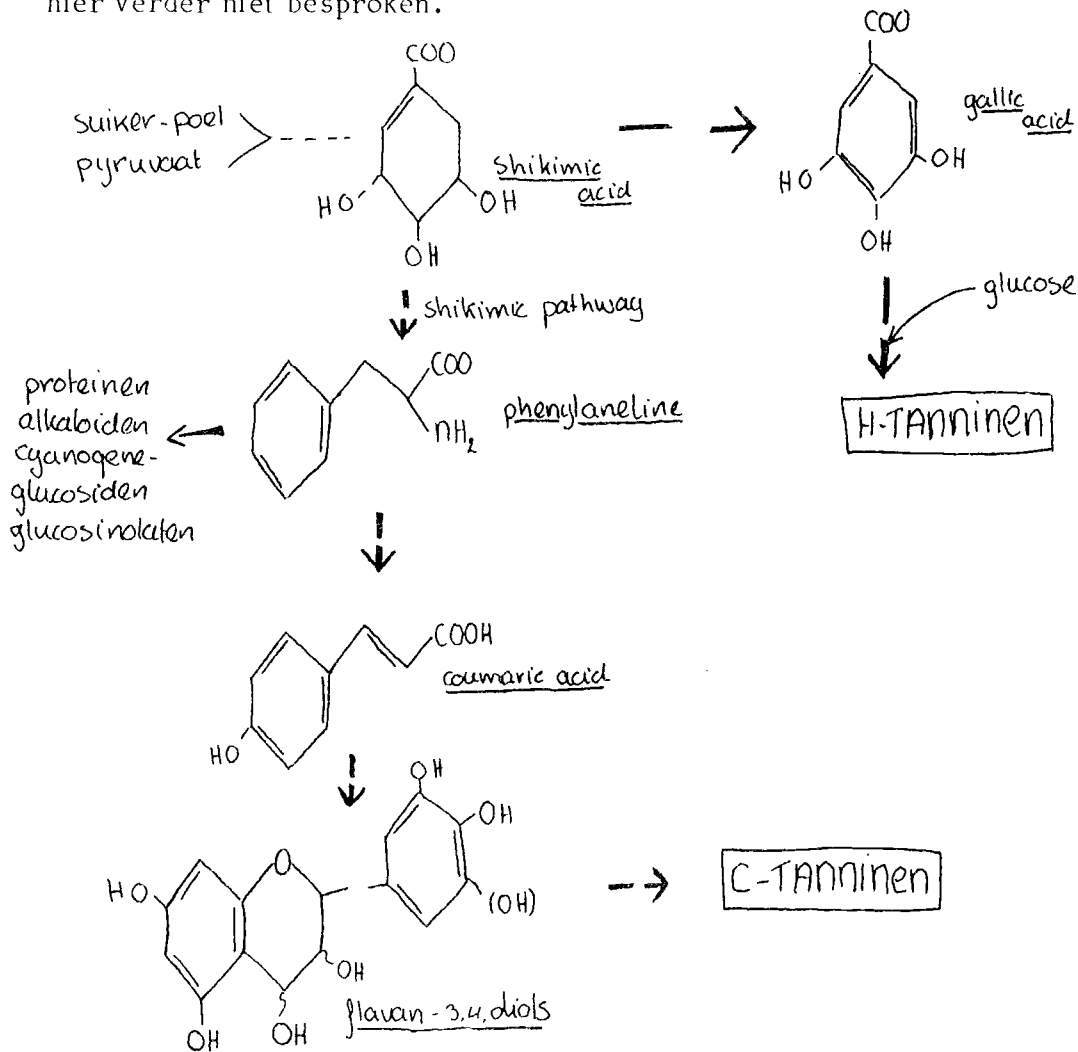
'gallic acid' of hieraan verwante verbindingen:



R=R'=R''= m-digallic-acid

De biosynthese van de h-tanninen is weergegeven en Figuur 1.

3) tanninen die noch tot 1) noch tot 2) behoren. Hiertoe behoren o.a. de oxy-tanninen, de β -tanninen en de prototanninen. Deze groepen worden hier verder niet besproken.



FIGUUR 1. De biosynthese van c-tanninen en h-tanninen. naar Swain, 1979.

TABEL 2. Het voorkomen van c-tanninen en h-tanninen in de verschillende taxa. naar Swain, 1979.

taxon	genera onderzocht op voorkomen van tanninen	
	% c-tanninen	% h-tanninen
Psilopsida	0	0
Lycopsida	0	0
Sphenopsida	28	0
Varens	92	0
Gymnospermen	74	0
Angiospermen	54	13
dicotylen	62	18
monocotylen	29	0

Meestal komen zowel h-tanninen als c-tanninen in de plant voor, met name in houtige gewassen. Vrijwel alle organen kunnen tanninen bezitten. Door het vermogen van tanninen om eiwitten te binden, is het noodzakelijk dat een plant de tanninen gescheiden van de eigen eiwitten in de cel opslaat. Onderzoek aan *Eucalyptus elaeophora* toonde aan, dat tanninen gevormd worden in organellen in het cytoplasma. Deze organellen bleken dezelfde grootte te hebben als amyloplasten. Als de organellen afsterven conglomeren de vesikels uit die organellen aan de periferie van de vacuole. Of de tanninen in alle planten op dergelijke wijze worden opgeslagen is niet bekend (29).

De concentratie en samenstelling kan per orgaan verschillen. De *Acacia mollissima* heeft bijvoorbeeld in de top heel weinig tanninen en in de bast rond de voet is de concentratie tanninen juist heel hoog (15). De concentratie tanninen wordt door verschillende factoren beïnvloed. Onder andere door het nutriënten-aanbod. Welke invloed deze factor heeft is nog niet duidelijk. Volgens sommigen is het gevolg van een laag nutriënten-aanbod een laag tanninen gehalte (8, 15). Anderen veronderstellen dat het de plant bij een laag nutriëntenaanbod meer energie kost om weggegeten delen te vervangen. Op grond hiervan zou juist een hoog tanninen gehalte te verwachten zijn in planten van nutriënt-arme bodems. Uit analyses van planten van rijke en arme gronden bleek dat de planten van de arme gronden meer tanninen bevatten (20). Een andere factor, die de concentratie tanninen beïnvloedt is de ouderdom. Gedurende het groeiseizoen neemt de concen-

tratie tanninen in het blad toe. Bijvoorbeeld in het blad van *Quercus robur* neemt de concentratie toe van 0.5% van het drooggewicht in april tot 5.5% in september. (7, 8, 10, 15, 16, 23, 27, 28)

Het kost de plant meer energie om tanninen te maken dan bijvoorbeeld terpenen en alkaloiden. Wanneer aangenomen wordt dat a) de energiekosten per C-atoom voor alle secundaire plantenstoffen gelijk zijn en b) rekening gehouden wordt met het feit dat de concentratie tanninen ca. 2% moet zijn om ~~vraat te voorkomen tegen ca. 0.1% voor terpenen en alkaloiden, dan kost de~~ synthese van tanninen 120 maal zoveel metabolische energie als de synthese van terpenen en alkaloiden. Dit zou voor de plant heel ongunstig zijn. Het blijkt echter, dat terpenen en alkaloiden een snelle turn-over hebben, terwijl de tanninen min of meer stabiel zijn. Bij de turn-over van een verbinding komt weliswaar energie vrij, maar het kost ook energie om de concentratie op peil te houden. Voor de plant maakt het uiteindelijk niet veel uit, wat betreft de energiekosten, of er tanninen gesynthetiseerd worden of andere secundaire plantenstoffen (29).

DE OECOLOGISCHE BETEKENIS VAN TANNINEN

De oecologische betekenis van de tanninen ligt in de functie van bescherming tegen herbivoren, bacteriën, schimmels en virussen. Deze beschermende functie is met betrekking tot herbivoren in drieën te splitsen (10, 16, 27, 28, 29):

- 1) smaak. Vrijwel alle tanninen hebben een bittere, wrange smaak; bijvoorbeeld de tanninen in onrijp fruit.
- 2) eiwitbinding. Door de binding van eiwitten wordt ingegrepen in het metabolisme van de herbivoor. De tanninen worden in de plant gescheiden van de protoplast opgeslagen. Wanneer de herbivoor de cel stukscheurt, komen de tanninen vrij. Deze binden vervolgens de eiwitten in de cel én in de herbivoor tot cross-linked complexen. De herbivoor is niet in staat om de stikstof uit deze verbindingen vrij te maken. Hierdoor wordt het stikstof-aanbod verminderd, waardoor de plant als voedselbron minder geschikt wordt. Een concentratie van 2% tanninen is voldoende om herbivoren het voedsel te laten weigeren (1, 10, 27).

3) giftigheid. In sommige gevallen zijn tanninen giftig voor herbivoren-vertebraten. Het blad van *Quercus robur* is bijvoorbeeld giftig voor rundvee, schapen en geiten. Voor insecten zijn vele tanninen giftig.

De afbraak van het bladafval (strooisel) wordt door de tanninen in het blad beïnvloed. De tanninen-eiwit complexen zijn moeilijk af te breken door de microorganismen in de bodem. De stikstof uit het strooisel komt daardoor slechts geleidelijk beschikbaar. De tanninen dragen verder bij aan de opbouw van humus zuren in de bodem. ~~De tanninen in de bodem leiden tot~~ condities, waaronder eerder mor-type dan mull-type bodems gevormd kunnen worden (10, 28, 29)

TANNINEN: BESCHERMING TEGEN HERBIVOREN

De functie die tanninen vervullen bij de bescherming van de plant tegen herbivore-vertebraten is door verschillende onderzoek(st)ers onderzocht (7, 23, 20, 21, 31). Deze onderzoeken hebben alle betrekking op de voedselkeuze van apen in regenwouden.

Naast de invloed van de concentratie c-tanninen, is ook de invloed van het vezel-gehalte, het eiwit-gehalte en de aanwezigheid van alkaloiden en niet-gestructureerde koolwaterstoffen op de voedselkeuze onderzocht. Het bleek dat in de eerste plaats het vezel-gehalte en in de tweede plaats de concentratie c-tanninen de voedselkeuze bepaalden. De celwanden van de vezels bestaan uit cellulose, hemi-cellulose en ligninen. Deze componenten kunnen niet afgebroken worden door de verteringsenzymen van de vertebraten zelf, maar wel door de bacteriën in de darmen. De tijd die het voedsel in de maag doorbrengt, wordt bepaald door de verteringstijd van de vezels. Een toename van het vezel-gehalte betekent een toename van de verteringstijd. Hierdoor kan de aap minder voedsel per tijdseenheid opnemen. Hiermee kan de voorkeur van herbivoren voor planten met een relatief laag vezel-gehalte én de voorkeur voor jonge bladeren worden verklaard.

In de meeste onderzoeken was het gehalte aan c-tanninen negatief gecorreleerd met de vraat (7, 10, 23, 31): De apen prefereerden voedsel met een laag tanninengehalte boven voedsel met een hoog tanninengehalte.

Volgens Milton (1979) is niet de concentratie c-tanninen en het vezel-gehalte, maar de eiwit-vezel verhouding de factor die de voedselkeuze bepaalt. Dit konkludeert Milton uit het feit dat de jonge bladeren zowel een

hoog eiwit-gehalte als een hoog tanninen gehalte hadden, terwijl het vezel-gehalte laag was.

Het is echter de vraag of de hogere tanninen concentraties in de jongere bladeren geen vertekend beeld geven. De c-tanninen zijn in oudere bladeren meer gepolymeriseerd en daardoor moeilijker te extraheren (1, 7, 21). Analyses uit andere onderzoeken wijzen op een laag tanninen gehalte in jonge bladeren (20, 23).

De invloed van het eiwit-gehalte op de vraat is nog niet helemaal duidelijk: Terwijl Milton (1979) een positieve correlatie aantoonde tussen vraat en eiwitgehalte, wordt door Oater e.a. (1980) geen verband gevonden.

Er is geen samenhang gevonden tussen het alkaloid-gehalte en vraat. Verondersteld wordt dat de microflora in de maag van de apen tenminste enkele alkaloiden kan detoxificeren (23).

De niet-gestructureerde koolwaterstoffen zijn suikers met eenvoudige structuren, die makkelijk te verteren zijn. Een voorkeur voor voedsel met een hoge concentratie van deze stoffen zou te verwachten zijn. De concentraties bleken echter laag te zijn en er bestond geen verband met de vraat (7, 21).

Uit het bovenstaande kan gekonkludeerd worden, dat de c-tanninen in combinatie met het vezel-gehalte een functie als bescherming tegen herbivoren vervullen.

Desondanks worden soms kleine hoeveelheden gegeten van soorten met een hoog tanninen-gehalte. Reden hiervoor zou kunnen zijn, dat er in deze soorten bepaalde noodzakelijke nutriënten zitten (23).

De vraag rijst, of zich vanuit de herbivoren-wereld geen systeem heeft ontwikkeld, waarmee de tanninen afgebroken, of in ieder geval onschadelijk gemaakt kunnen worden.

Van enkele schimmels is bekend dat zij in staat zijn om h-tanninen af te breken m.b.v. tannase. Hierdoor neemt de stabiliteit van de h-tanninen af. De functie als bescherming tegen vraat blijft echter van groot belang (29).

Er bestaat een onder herbivoren wijd verspreid enzym-systeem, dat in staat is om secundaire plantenstoffen af te breken. Dit zogenaamde mixed-function-oxidase (MFO) systeem beschermt herbivoren tegen stress veroorzaakt door secundaire plantenstoffen. Er zijn echter ook stoffen die door het MFO-systeem juist omgezet worden in voor de herbivoor giftige verbindingen! Een voorbeeld hiervan is pyrrolizidine (alkaloid). Deze stof is niet giftig voor de herbivoor, maar wordt door het MFO-systeem omgezet

in hepatotoxic purroles, wat wel giftig is. Pyrrolizidine komt veel voor in het plantenrijk: Misschien zijn de planten die deze stof synthetiseren erin geslaagd om het afweer-systeem van de herbivoren te overtreffen (5).

TANNINEN IN EIKEBLAD

Zoals eerder opgemerkt, zijn de tanninen-concentraties in de eik hoog.

In de bast van enkele eike-soorten komen concentraties van 40% van het drooggewicht voor.

Feeny (1979) heeft onderzoek gedaan naar de concentraties tanninen in het eikeblad, in relatie met vraat door de larve van de wintermot. *Quercus robur* wordt door meer dan 200 soorten van de Lepidoptera (o.a. *Oporophthera brumata* = wintermot) als voedselbron gebruikt. Wanneer de populaties larven groot zijn, kan de eik in het voorjaar kaalgevreten worden. Gedurende het groeiseizoen neemt het aantal populaties en het totale aantal larven af. Deze afname bleek gepaard te gaan met een toename van de concentraties c-tanninen en h-tanninen in het blad. De totale concentratie tanninen nam in de loop van het seizoen toe, van 0.5% van het drooggewicht in april tot 5.5% in september. De tanninen remmen de groei van de larven door de beperking van de beschikbare stikstof. De larven bleken een voorkeur te hebben voor jonge bladeren, waarschijnlijk omdat hierin het vezel-gehalte en het tanninen-gehalte laag is en het eiwit-gehalte hoog (zie ook pag. 10).

De vraag rijst, ^a waarom de concentratie tanninen niet juist hoog is in het voorjaar; dan wordt de meeste schade toegebracht door herbivoren. Waarschijnlijk is dit een energetisch probleem. De synthese van tanninen kost energie, die de boom in het voorjaar nodig heeft om in het blad te komen. De fotosynthese is nog laag, doordat het bladoppervlak nog gering is. Er is zodoende niet voldoende energie om ook nog grote hoeveelheden tanninen te synthetiseren. Wanneer de eik sterk belaagd wordt door larven, neemt de houtproductie af, om meer energie voor het defensie-systeem te kunnen gebruiken (10).

De concentratie tanninen in het blad van de altijd groene struik *Heteromeles arbutifolia* is gedurende het gehele groeiseizoen hoger dan in het eikeblad, namelijk 5% van het drooggewicht in mei tot ca. 12% in de volwassen bladeren. Deze struik kan het gehele jaar door fotosynthetiseren en heeft

daardoor in het voorjaar meer energie over voor de synthese van afweercomponenten. Op grond hiervan kan gesteld worden dat de concentratie tanninen afhankelijk is van de C-fixatie (8).

Schulz en Baldwin (1982) hebben vergelijkend onderzoek gedaan naar de concentratie tanninen in het blad van a) door larven zowel in het onderzoeksjaar als in het daaraan voorafgaande jaar ontbladerde eikebomen en b) niet door larven ontbladerde eikebomen. Het bleek dat de bladeren van de ontbladerde eikebomen een hogere concentratie tanninen, een hoger drooggewicht én een hoger vezelgehalte bezaten dan de bladeren van niet ontbladerde bomen. Op grond hiervan mag verondersteld worden dat de eik door plagen aangezet wordt tot de synthese van tanninen en verhoging van het vezelgehalte. Volgens Schultz en Baldwin kunnen door dit soort mechanismen cyclische epidemieën verklaard worden.

Een voorbeeld daarvan is de tienjarige cyclus in de omvang van een haze-populatie in Alaska (6): Wanneer de haze-populatie toeneemt, worden de loofbomen en struiken steeds meer kaal gevreten. Wanneer de houtige gewassen kaal gevreten zijn, gaan deze adventieve loten vormen. De adventieve loten van vier veel voorkomende soorten bleken significant hogere concentraties aan fenolische harsen en terpenen te bezitten dan de volwassen loten van dezelfde soorten (*Betula papyrifera*, *Populus tremuloïdes*, *Populus balsamifera* en *Alnus crispa*). Deze harsen bleken in voedselkeuze experimenten door de hazen gemeden te worden. Hieruit blijkt dat de voedseldruk door de haze-populatie de vorming van secundaire plantenstoffen in deze soorten induceert, wat een verklaring kan zijn voor de tienjarige cyclus in de omvang van de haze-populatie.

TANNINEN IN VARENS

Lang is verondersteld dat varens in het algemeen niet door herbivore insecten als voedselbron gebruikt worden. Uit onderzoek van Balick e.a. (1978) blijkt dat deze veronderstelling niet juist is. Van de 139 varenssoorten die onderzocht werden bleken 19% schade te ondervinden van herbivore insecten. Uit literatuur onderzoek kwam naar voren, dat er van 420 insectensoorten bekend is dat zij zich met varens voeden.

Er werd vervolgens onderzocht of de varens een afweer in de vorm van c-tanninen of cyanogene glucosiden opgebouwd hadden. Cyanogene gluco-

siden werden slechts in 3 van de 100 onderzochte varens oorten gevonden. Alle onderzochte varens waren echter in staat om c-tanninen te synthetiseren. Het gehalte c-tanninen varieerde van 0.3 tot 16.0% van het drooggewicht. Er bestond geen duidelijke samenhang tussen het c-tannine gehalte en het al dan niet aangevreten zijn en evenmin tussen het c-tanninen gehalte en de omvang van de schade. Uit het onderzoek van Balick e.a. kan niet gekonkludeerd worden dat de tanninen in varens de functie van bescherming-tegen-vraat vervullen.

Tempel (1981) heeft deze relaties nader onderzocht voor de adelaarsvaren (*Pteridium aquilinum*, Kuhn). Uit dit onderzoek bleek, dat alleen dán een significante negatieve correlatie bestaat tussen de concentratie tanninen en de schade door vraat, als de bladeren ongeschonden volwassen zijn geworden. Zowel in de bladeren gevormd in het voorjaar, als in de bladeren gevormd in het najaar is de concentratie tanninen in de nog niet ontrolde bladeren 0% van het drooggewicht en neemt dit gehalte in twee weken toe tot ca 8.4%. Dit gehalte blijft constant totdat de bladeren afsterven, daarna neemt het af. De bladeren, die in de zomer (juni) gevormd worden bevatten significant minder tanninen. Dit wordt waarschijnlijk veroorzaakt door een tekort aan water en niet door schade, toegebracht door herbivoren.

In vergelijking met het eikeblad bevatten varens hogere concentraties tanninen. Desondanks vormen ze de voedselbron voor veel insecten. Varens komen met name voor in de warmere streken waar de levenscyclus kort is en daardoor een snelle co-evolutie plaatsvindt. Het lijkt erop, dat de herbivore insecten zich aangepast hebben aan de tanninen concentraties in de varens.

DISCUSSIE

Welke secundaire plantensoffen een functie vervullen in een eikebos en welke deze functie is, is nog lang niet opgehelderd.

Uit het voorafgaande wordt wel duidelijk, op welke wijze secundaire plantenstoffen een functie kunnen vervullen in een oecosysteem. De secundaire plantenstoffen kunnen langs zeer verschillende wegen invloed uitoefenen op de relaties en organismen in het oecosysteem. Zoals bijvoorbeeld de tanninen voor een belangrijk deel de plant - herbivoor relatie bepalen en invloed uitoefenen op abiotische factoren zoals de vorming van

humuszuren en de beschikbaarheid van stikstof uit het strooisel. Op grond hiervan kan gesteld worden dat de relaties in een oecosysteem voor een belangrijk deel bepaald worden door de aanwezige secundaire plantenstoffen. Hiermee hebben de secundaire plantens^toffen tevens invloed op de ontwikkeling van die oecosystemen.

Swain (1979) trekt deze lijn voor wat betreft c-tanninen en h-tanninen nog verder door (pag659): "Indeed it seems doubtful w^hether plants, and hence life as we know it, could have developed on land without the acquisition on

the ability to synthesize these two classes of phenolic compounds".

Voor een goed begrip van oecosystemen is kennis van secundaire plantenstoffen onontbeerlijk.

LITERATUUR

1. Bate-Smith, E.C., 1973. Tannins of herbaceous leguminosae. *Phytochemistry* 12: 1809-1812.
2. Balick, M.J. en D.G. Furth, G. Cooper-Driver, 1978. Biochemical and evolutionary aspects of arthropod predation on ferns. *Oecologia* 35: 55-89.
3. Bell, E.A. en B.V. Charlwood, 1980. Secondary plant products. Springer-Verlag Berlin.

4. Bell, E.A., 1980. The possible significance of secondary compounds in plants. In: Secondary plant products, E.A. Bell en B.V. Charlwood pag. 11-21. Springer Verlag Berlin.
5. Brattsten, L.B. en C.F. Wilkinson, T. Eisner., 1977. Herbivore-plant interaction: mixed-function oxidases and secondary plant substance. *Science* 196: 1349-1352.
6. Bryant, J.P., 1981. Phytochemical deterrence of snowshoe hare browsing by adventitious shoots of four Alaskan trees. *Science* 213: 889-890.
7. Choo, G.M. en P.G. Waterman, D.B. McKey, J.S. Gartlan, 1981. A simple enzym essay for dry matter digestibility and its value in studying food selection by generalist herbivors. *Oecologia* 49: 170-178.
8. Dement, W.A. en H.A. Mooney, 1974. Seasonal variation in the production of tannins and cyanogenic glucosides in the chaparral shrub *Heteromeles arbutifolia*. *Oecologia* 15: 65-76.
9. Doing, H., 1975. Subdivision of the alliance *Quercion robori-petraeae* into *Vaccinio-Quercion* and *Violo-Quercion*. In *Colloques phytosociologiques la vegetation des forêts caducifoliees acidiphiles*. J.M. Gehu. pag. 73-88. J.Cramer, Vaduz.
10. Feeny, P., 1970. Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrient as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. *Ecologie* 51: 565-579.
11. Harborne, J.B., 1977. Introduction to ecological biochemistry. Acad. press. London.
12. Harborne, J.B., 1979. Plant phenolics. In *Secondary plant products*. Bell E.A. en B.V. Charlwood. pag. 329-402. Springer-Verlag Berlin.
13. Haslam, E., 1966. Chemistry of vegetable tannins. Acad. press New York.
14. Heywood, V.H. en J.B. Harborne, B.L. Turnur, 1977. The biology and chemistry of the *Compositae*. Vol I en II. Acad. press. New York.
15. Humphries, S.G., 1963. Tannins. In: *Biogenesis of natural compounds* P. Bernfeld. pag. 617-639. Pergamon press New York.

16. Levin, D.A., 1971. Plant phenolics: an ecological perspective. *Amer. Naturalist* 105: 157-181.
17. Levin, D.A., 1976. The chemical defenses of plants to pathogens and herbivores. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 7: 121-159.
18. Londo, G., 1974. Karteringeenheden op vegetatiekundige basis. Rijks-instituut voor Natuurbeheer, Leersum.
19. McKey, D., 1974. Adaptive patterns in alkaloid physiology. *Amer. Naturalist* 180: 305-320.

20. McKey, D. en P.G. Waterman, C.N. Mbi, J.S. Gartlan, T.T. Struhsaker, 1978. Phenolic content of vegetation on two african rain forests: ecological implications. *Science* 202: 61-64.
21. Milton, K., 1979. Factors influencing leaf choice by howler monkeys: A test of some hypotheses of food selection by generalist herbivores. *Amer. Naturalist* 114: 362-378
22. Mothes, K., 1980. Historical introduction In: secondary plant products. E.A. Bell en B.V. Charlwood. Springer-Verlag Berlin. pag. 1-10.
23. Oates, J.F. en P.G. Waterman, G.M. Choo. 1980. Food selection by the south indian leaf-monkey, *Presbytis johnii*, in relation to leaf chemistry. *Oecologia* 45: 45-56.
24. Robinson, T., 1974. Metabolism and function of alkaloids in plants. *Science* 184: 430-435.
25. Schultz, J.C. en I.T. Baldwin, 1982. Oak leaf quality declines in response to defoliation by Gypsy moth larvae. *Science* 217: 149-151.
26. Seigler, D. en P.W. Price, 1976. Secondary compounds in plants: primary functions. *Amer. Naturalist* 110: 101-105.
27. Swain, T., 1965. The tannins. In: *Plant biochemistry*, J. Bonner en J.E. Varner. pag. 552-580. Acad. press, New York.
28. Swain, T., 1977. Secondary compounds as protective agents. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 28: 479-501.
29. Swain, T., 1979. Tannins. In: *Herbivores, their interaction with secondary plant metabolites*. G.A. Rosenthal en D.H. Janzen. Acad. press New York.
30. Tempel, A.S., 1981. Field studies of the relationship between herbivore damage and tannin concentration in bracken (*Pteridium aquilinum* Kuhn) *Oecologia* 51: 97-106.

31. Waterman, P.G. en C.N.Mbi, D.B. McKey, J.S. Gartlan, 1980. African rainforest vegetation and rumen microbes: Phenolic compounds and nutrients as correlates of digestibility. *Oecologia* 47: 22-33.
 32. Westhoff, V. en P.A. Bakker, C.G. van Leeuwen, E.E. van der Voo, I.S. Zonneveld, 1973. Wilde planten: flora en vegetatie in onze natuurgebieden. Deel III Ver. tot Beh. van Natuurmonumenten.
 33. Westhoff, V. en A.J. Den Held, 1969. Plantengemeenschappen in Nederland. Thieme en Cie, Zutphen.
-
34. Whittaker, R.H. en P.P. Feeny, 1971. Allelochemicals: Chemical interaction between species. *Science* 171: 757-770.