

..... 'Wat groeit en bloeit en nog
altijd boeit'

LINUS H.W. VAN DER PLAS

Rede bij het afscheid als hoogleraar Plantenfysiologie aan
Wageningen Universiteit op 11 september 2008



WAGENINGEN UNIVERSITEIT

WAGENINGEN UR

‘Wat groeit en bloeit en nog altijd boeit’

LINUS H.W. VAN DER PLAS

Rede bij het afscheid als hoogleraar Plantenfysiologie aan
Wageningen Universiteit op 11 september 2008



WAGENINGEN UNIVERSITEIT

WAGENINGEN **UR**

‘Wat groeit en bloeit en nog altijd boeit’

*Mijnheer de Rector Magnificus, Leden van het College van Bestuur,
Dames en Heren,*

‘Heeft de foto op de voorkant van de uitnodiging en dit boekje, nog een bijzondere betekenis?’, is een vraag die me al een aantal keren is gesteld. Ik vertel dan, dat ik meestal een inleidend college Plantenfysiologie begin met een dergelijke foto, om daarmee uit te leggen waarom planten zo fascinerend zijn: elke stengel van de afgebeelde kattenstaart verschilt van de ander in het aantal bloemen, het aantal bladeren, de grootte van de bladeren, de lengte van de stengel enzovoort, maar toch is elk een volwaardige, herkenbare kattenstaart. Dit steekt schril af bij de ‘monotonie’ van de vele bruine zandoogjes, de vlinders op deze foto, die allemaal 6 poten, 2 sprieten, 2 voor- en 2 achtervleugels hebben en die ook nog eens vrijwel gelijk van grootte zijn... Wanneer één van de pootjes ontbreekt zien we dat gelijk en is het een incompleet dier geworden, bij het ontbreken van één van de bladeren aan de kattenstaart-stengel zouden we dat niet gezegd hebben.

Mijn fascinatie door de grote variatie en flexibiliteit van planten zal nog vaak terugkomen in deze afscheidsrede.

Fop I. Brouwer

De titel van mijn verhaal is hopelijk nog duidelijk voor ieder die, nu bijna 17 jaar geleden, mijn inaugurele oratie heeft bijgewoond. Voor wie er destijds niet bij was: ...wat groeit en bloeit en altijd weer boeit... was een botanische parafrase van de slotzin van de radiopraatjes die Dr. Fop I. Brouwer in de jaren 50 hield en waarvan ik een trouw luisteraar was.

Hoewel hij zelf de vergelijking mogelijk niet in alle opzichten zou waarderen, kan Fop I. Brouwer in de media als voorloper worden beschouwd van Jan Wolkers, die tot enkele jaren geleden de gebeurtenissen in zijn tuin op Texel met veel liefde op TV beschreef.

...

Hoewel zij deze liefde voor de natuur deelden, waren de ‘causerieën’ van Brouwer toch wezenlijk anders: beiden waren scherpe waarnemers met oog voor wat er om hen heen in de natuur gebeurde, maar terwijl Wolkers toch veelal bleef hangen bij ‘kijk eens wat mooi’, was Brouwer de bioloog, die, aan de hand van deze waarnemingen, een biologisch probleem naar voren bracht, waarbij hij er vaak op wees dat iets dat wij als ‘normaal’ beschouwen, bij nader inzien eerder verwonderlijk dan vanzelfsprekend is. Aansluitend legde hij iets uit van de biologische achtergronden van het besproken verschijnsel, om zo de toehoorder ervan te overtuigen hoe boeiend alles wat leeft en groeit altijd weer is...

Mijn bewondering voor hem is sterk toegenomen, toen mijn kinderen en vooral daarna de kleinkinderen in de ‘waarom’-fase kwamen, een periode waarin kinderen van een jaar of 2-3, bij alles wat ze zien vragen ...waarom is dat zo?... , vaak net zo lang totdat de ouders zeggen ...houd nu even op!... Ik beseftte dat Fop I Brouwer in staat was gebleven om zich te blijven verwonderen over ogenschijnlijk vanzelfsprekende dingen, die ...nu eenmaal zo zijn... en daarbij vervolgens die verwondering wilde overbrengen maar tegelijkertijd ook op zoek wilde blijven naar het antwoord op deze waarom-vragen, zonder tegen zichzelf te zeggen ...houd nu maar op...

Kortom een omschrijving van wat een universitaire biologie-opleiding probeert te bereiken: het opleiden van mensen die nieuwsgierig en verwonderd blijven en op basis daarvan creatief op zoek gaan naar oplossingen van de opgeroepen vragen.

Toen ik in 2000 in het kader van de toen plaatsvindende onderwijsvernieuwing aan onze universiteit, over een nieuwe opzet van het basisonderwijs in de fysiologie nadacht, heb ik geprobeerd af te stappen van de klassieke opzet waarbij verteld wordt ‘hoe de plant werkt’, maar de stof te behandelen aan de hand van vragen, liefst ontleend aan een waarneming in de natuur à la Fop I Brouwer, zoals:

- Hoe voorkomt een plant dat zaden direct aan de plant of in de vrucht kiemen?
- Waarom ‘bloeden’ sommige bomen zoals de berk in het voorjaar als ze verwond worden en mag je ze dus niet snoeien in die tijd?
- enzovoort...

Ook voor mijzelf was het een uitdaging om voor een groot aantal ‘vanzelfsprekende’ fysiologische processen, de juiste vragen te formuleren en zo weer (na sommige processen al meer dan 20 jaar op college te hebben behandeld) een ‘verse’ verwondering hierover bij mezelf op te roepen.

. . .

Nadenkend over de opzet van dit afscheidscollege, kwam al gauw de vraag bij me op, wat er anders zou zijn aan de radiopraatjes, als Brouwer nu naar buiten zou zijn gestapt om met eenzelfde nieuwsgierigheid en verwondering zijn vragen te stellen en met name de antwoorden te zoeken.

Bladerend in de oude (vaak handgeschreven...) college-dictaten uit mijn eigen studententijd besef je hoeveel van wat we nu vanzelfsprekend vinden als basis-kennis, toen nog onbekend, nieuw en spannend was: zo herinner ik me de eerste kandidaats-colleges die Ad Stouthamer aan ons gaf in 1967, waarbij hij onder meer de toen net volledig opgehelderde DNA-triplet-codes met de bijbehorende aminozuren op bord schreef en hoe je toen inderdaad het idee kreeg dat nu toch de basis van de biologie echt was opgehelderd. Veertig jaar geleden, in 1968, toen ik zelf net begon met mijn eerste afstudeervak Plantenfysiologie, kregen Khorana, Nirenberg en Holley hiervoor de Nobelprijs. Dat betekent dat alle ontwikkelingen in de plantenfysiologie waarvoor een begrip van de regulatie van genen, transcriptie, eiwitsynthese en signaaltransductie nodig is, toen nog moesten beginnen. Als je ziet hoever we nu zijn, dan kunt u zich voorstellen wat een fascinerende periode in de plantenfysiologie ik heb mogen meemaken.

Vergelijking 'Fop I. Brouwer-praatjes', vroeger en nu...

Mij voorstellend hoe een dergelijk radiopraatje nu zou worden, wil ik graag met u naar buiten stappen en (passend bij het feit dat mijn periode binnen het Botanisch Centrum, laat staan binnen het lab, nu echt voorbij is...) daar om ons heen kijken in een poging om ons op de juiste manier te verwonderen en daarbij vragen te stellen bij wat we zien, net als Fop I Brouwer 50 jaar geleden. Daarna wil ik graag laten zien welke antwoorden hij toen al had kunnen geven en wat voor extra informatie iedere biologie-student nu daaraan toe kan voegen!

Het is bijna herfst, en we zien dat de bladeren aan de bomen al aan het geel of rood worden zijn; wat later in het seizoen zullen deze bladeren afvallen. De groei van de meeste bomen is al een tijdje gestopt, en de rustknoppen die er voor moeten zorgen dat een eventuele strenge winter geen schade aanricht zijn al aangelegd; deze knoppen zullen pas volgend voorjaar weer uitlopen. Aan de appelbomen, beginnen de appels te kleuren. Kortom een goed voorbeeld van Brouwers

eerste stap: we kijken om ons heen en alles lijkt gewoon en vanzelfsprekend.

Ongetwijfeld zou hij ons er op hebben gewezen dat er toch het nodige is om ons over te verwonderen en waar we vragen bij zouden moeten stellen:

- Waarom worden sommige bladeren geel, en andere rood voordat ze afvallen?
- Hoe komt het dat de bladeren van levende takken afvallen, terwijl bij een in de zomer afgebroken tak, de bladeren wel doodgaan en bruin worden, maar niet afvallen?
- Hoe komt het dat de knoppen voor volgend jaar al in augustus/september volledig zijn aangelegd, terwijl het nu toch nog best ‘groeizaam’ weer is: met andere woorden: hoe kan een plant ‘op de kalender kijken’ en zo weten dat de winter er aan komt?
- Hoe komt het dat bij een appelboom, de appels rood kleuren, tegen de tijd dat ze rijp worden, maar alleen aan de buitenkant van de boom en niet of veel minder binnen in de kroon?

Van deze verschijnselen waren de *morfologisch-anatomische achtergronden* en ook de sturing door de *milieucondities* en *seizoenen* in grote lijnen al vòòr de jaren 50 opgehelderd:

Voor de bladval in de herfst is de aanleg van een speciaal abscisselaagje in de bladsteel nodig (bij een afgebroken tak vindt deze aanleg niet meer plaats en daarom blijven de bladeren vast zitten aan de tak). De plant weet ‘dat het winter wordt’ omdat het korter worden van de dagen al in de nazomer de rustknopaanleg induceert: planten gebruiken de *daglengte* dus als kalender. Alleen wanneer het licht erop valt, worden de appels rood.

Veel minder was er destijds bekend van de *fysiologische, hormonale* regulatie en van de manier waarop het korter worden van de dagen, wordt waargenomen: dat de *aanleg* van het *abscisselaagje* wordt tegengegaan door auxine uit het blad en wordt bevorderd door ethyleen, was een mechanisme dat in een review uit 1964 al wordt beschreven; wat betreft de rol van auxine, was dit in de jaren dertig al onderzocht. Het negatieve effect van overmaat auxine (waarvan we nu weten dat het ethyleen induceert) was ook bekend, het dubieuze gebruik van synthetische auxinen zoals ‘agent orange’ in de Vietnamoorlog als ontbladeringsmiddel moest nog komen...

De rol van hormonen bij de *rustknopaanleg* en bij het *uitlopen* van deze knoppen was nog grotendeels onbekend: het meten van gibberellinen was nog nauwelijks

. . .

mogelijk, abscisine is pas in de jaren 60 ontdekt, en het bij de waarneming van de daglengte en bij het aanmaken van de rode kleurstoffen, betrokken fytochroom werd nog tot in 1959 door sommigen in de literatuur aangeduid als een '*pigment of imagination*'...

Ook de rol van een ander type plantenhormonen, de cytokininen, die pas in 1957 voor het eerst beschreven zijn, kon destijds nog niet worden besproken.

Ik denk dat de huidige manier om de relatie tussen cytokininen en veroudering te verduidelijken, Brouwer zeker zou hebben aangesproken: de relatie met de '*groene eilanden*' in al vergelijkende, verouderende bladeren, rondom insect-gallen of minerende insecten. Dit is een manier voor deze insecten om het deel van het blad waar zij van profiteren actief te houden. Zij 'bedotten' de plant door deze cytokininen, die fungeren als plantaardige anti-verouderingshormonen, zelf te produceren en aan het blad af te geven. Dit kan met de huidige analyse-technieken eenvoudig worden aangetoond door deze plaatselijke cytokinine-productie te meten.

Deze link tussen anti-veroudering en cytokinine, blijkt ook in de praktijk van de groenteteler: zo toonde Hans van Doorn in een gezamenlijke promotie van plantenfysiologie en levensmiddelentechnologie aan dat er een directe relatie is tussen cytokinine-gehalte en bewaarbaarheid/groen blijven van spruitjes.

Van *transformatie* van planten om nieuwe genen aan te brengen kon men in de jaren vijftig nog niet dromen, maar ook dit zou uitstekend in de toelichting gepast hebben: het plaatje van de tabaksplanten van Gan & Amasino, die door een extra cytokinine-gen van onder tot boven groen zijn, en de gebruikelijke bruine bladeren onder aan de stengel missen, is nu in elk leerboek Botanie te vinden.

Om de luisteraar wat te denken mee te geven, werd vaak voorafgaand aan de slotzin ...wat leeft en groeit en altijd weer boeit... een vraagstuk besproken dat ingaat op een 'waarom'. Het nut van het merendeel van de bovenbeschreven eigenschappen voor het overleven van de plant is duidelijk: er voor zorgen dat er op tijd rustknoppen zijn, die niet te vroeg uitlopen, dat al het bruikbare materiaal uit de bladeren wordt gemobiliseerd en opgeslagen en dat deze pas daarna afvallen. Tijdens dat laatste proces verdwijnt het chlorophyll, en de optredende vergeling kan eenvoudig verklaard worden uit de dan zichtbaar wordende gele carotenoiden;

• • •

maar met welk doel worden sommige bladeren rood door de nieuw-synthese van anthocyanen? Een discussie hierover is nog steeds gaande in de literatuur: een rol bij de bescherming van het blad tegen zuurstofradicalen die onder invloed van (UV-)licht kunnen ontstaan tijdens de mobilisatie van alle nog bruikbare bladcomponenten staat daarbij tegenover de theorie dat het rood functioneert als waarschuwingssignaal voor o.a. bladluizen dat ze deze bladeren beter met rust kunnen laten... En dat is weer een goed voorbeeld van de ecofysiologische discussies rond de functie van dit soort secundaire stoffen in de levenscyclus van een plant, waar ik later nog op terugkom.

U ziet hoeveel fysiologische vragen een korte wandeling al kan oproepen en hoe aardig het is om daarover na te denken; ik heb dan ook met veel plezier in de jaren 90, een dergelijke rondwandeling voor een aflevering van het TV-kinderprogramma 'Klokhuis' gemaakt die destijds een aantal jaren bij de start van de herfst is uitgezonden.

Ik hoop dat het hiermee duidelijk is dat enerzijds dezelfde biologische vragen als 50 jaar geleden bij ieder opkomen die met een open en nieuwgierige blik buiten om zich heen kijkt, maar dat we anderzijds veel meer kennis beschikbaar hebben om een uitgebreider antwoord op deze vragen te geven. Wel komen nieuwe vragen naar nieuwe achtergronden (bijvoorbeeld 'hoe werken die hormonen dan' en 'hoe worden ze door veranderingen in daglengte geactiveerd') hierna vaak vanzelf weer naar voren...

Graag wil ik met u afstappen van dit voorbeeld en nog een keer wat algemener kijken naar de toegenomen mogelijkheden die de planten-bioloog in zijn werk ten dienste staan. Ik wil daarbij de nadruk leggen op de laatste 20 jaar, de tijd dat ik in Wageningen werkte: ook in die tijd zijn de ontwikkelingen al enorm geweest!

Ontwikkelingen in de plantenfysiologie in de laatste 20 jaar

Hoewel de neiging bestaat om hierbij gelijk te duiken in de enorme toename van de technologische mogelijkheden in het onderzoek in de plantenwetenschappen, heb ik bij studenten altijd benadrukt dat het goed is, om toch eerst stil te staan bij de *vragen* die we met deze toegenomen mogelijkheden willen oplossen.

. . .

Zoals ik eerder al zei, begint een startcollege in de plantenfysiologie vaak met een mooi plaatje van een plant, zoals op de voorzijde van dit boekje, een plaatje dat ook gebruikt kan worden om te benadrukken hoe hulpeloos een plant lijkt: hij is gebonden aan de standplaats waar hij als kiemplant begon, of hij nu een paar duizend jaar of een paar weken oud wordt. Maar deze hulpeloosheid is maar schijn!

Een plant kan inderdaad niet 'lopen' naar een plaats die *gunstiger* is voor de groei en zal het moeten doen met de beschikbaarheid van licht en nutriënten ter plaatse; wel zal hij proberen zelf (door bijvoorbeeld het laten groeien van extra lange wortels of extra lange stengels) eventueel gebrek aan licht, water en nutriënten te compenseren, of met de hulp van andere organismen (mycorrhiza-schimmels) zijn bereik te vergroten.

Ook kunnen 'partners' elkaar niet bereiken en hebben planten dus hulp nodig bij de sexuele voortplanting: bloemen die met allerlei specifieke combinaties van vormen, geuren en kleuren er voor zorgen dat andere organismen (van vlinders tot vleermuizen) worden aangetrokken, die als 'postillon d'amour' fungeren. Ook zorgen planten ervoor dat vruchten en zaden door een combinatie van voedingswaarde en aantrekkelijke smaken en kleuren door dieren worden verspreid.

Daarnaast kan een plant ook niet vluchten als de omstandigheden (bijvoorbeeld in de winter) *ongunstig* worden of als hij belaagd wordt door herbivoren, van slakken en rupsen tot koeien of olifanten.

Hij is dan ook voorzien van een fantastisch scala aan aanpassingen aan deze ongunstige omstandigheden: voor de overbrugging van de winter worden rustknoppen aangelegd, of andere overlevingsstructuren (zoals zaden of knollen) geproduceerd.

Ze proberen de planteneters kwijt te raken, door anatomische aanpassingen (zoals stekels en doorns), het produceren van giftige of vies-smakende stoffen, of door andere organismen te hulp te roepen bij de bestrijding van de herbivoren. In het ergste geval accepteert een plant dat hij af en toe een blad of een scheut kwijt raakt door vraat en maakt gebruik van zijn flexibele mogelijkheden om nieuwe scheuten, bladeren of wortels aan te leggen.

Kortom een plant is niet weerloos 'veroordeeld tot de plek waar hij toevallig kiemde', 'een lekker hapje dat zit te wachten tot hij wordt opgegeten' en 'onbereikbaar voor de partner die maar een klein stukje verder staat', maar voorzien van een

reeks specifieke, op dit gebrek aan ‘loopvermogen’ toegesneden, eigenschappen, die planten tot zeer succesvolle overlevers maken. Hij heeft allerlei aanpassingen ‘klaarliggen’ om de veranderingen in de omgeving het hoofd te bieden. Het zijn deze specifieke eigenschappen, die de planten-bioloog met steeds betere onderzoeksmethoden wil begrijpen.

Vooruitgang meet-technologieën, genomics

Wat moet een onderzoeker kunnen die in deze aanpassingen geïnteresseerd is? Hij wil allereerst onder al deze wisselende condities weten wat er in de plant verandert: hij wil alle chemische en fysische veranderingen die optreden volgen, zowel op weefsel- als op celniveau en zo de wijze registreren waarop de plant reageert.

Terugkijkend op de afgelopen 20 jaar zijn vooral de analysemogelijkheden hiertoe enorm toegenomen.

Het meest opvallend geldt dit voor de samenstelling van het genoom en de veranderingen in het transcriptoom en proteoom: 20 jaar geleden waren de begrippen genomics-transcriptomics en proteomics nog nauwelijks bekend (de term genomics werd voor het eerst gebruikt in 1986), even onvoorstelbaar voor de huidige (jonge) onderzoeker als het in die tijd ook nog volledig ontbreken van mobiele telefoons en e-mail... Nu was er afgelopen maand zelfs een sessie over genomics en proteomics op het Lowland MuziekFestival!

Met name de mogelijkheden om met micro-arrays de totale genexpressie onder alle mogelijke groeicondities te volgen worden steeds eenvoudiger en komen voor steeds meer organismen beschikbaar. Tegelijkertijd zijn ook de mogelijkheden om grote aantallen verschillende metabolieten (waaronder belangrijke hormonen en signaalstoffen) tegelijkertijd te meten met een steeds grotere nauwkeurigheid in steeds kleinere hoeveelheden plantmateriaal, sterk toegenomen. De term *metabolomics*, die op de bijeenkomsten van de EPS-onderzoekscommissie rond 1998-2000 nog aarzelend werd gebruikt is nu dan ook evenzeer gemeengoed als de termen genomics/proteomics. In 2002 werd één van de eerste metabolomics-congressen hier in Wageningen georganiseerd.

Twintig jaar geleden bestonden de beschrijvingen in leerboeken over de reactie van de plant op veranderingen in temperatuur, lichtkleur of daglengte, nog vaak uit

. . .

'black-boxes', waarbij deze veranderingen hoogstens, via enkele signaalstoffen, werden gelinkt aan de optredende reactie. De tussenliggende stappen beperkten zich hoofdzakelijk tot stippelpijlen, vaak met veel vraagtekens.

Nu zijn voor de meeste plantenhormonen en voor pigmenten zoals fytochroom, de complexe wegen goed bekend via welke ze in staat zijn om de ontwikkeling van de plant zo te sturen, dat de plant zich aanpast aan de heersende groeicondities.

Ook vragen die al decennia lang spelen worden zo (eindelijk) opgelost: tijdens mijn eigen tweedejaars colleges Plantenfysiologie, vertelde mijn leermeester Algera in 1965 uitgebreid over de experimenten van de russische onderzoeker Chailakhyan om het door de daglengte geïnduceerde bloei-signaal te isoleren, op dezelfde manier als het kort daarvoor ontdekte abscisinezuur. Tot 2 jaar geleden kon ik zelf feitelijk niet veel meer vertellen op de tweedejaars-colleges over dit bloeihormoon, dat als '*florigeen*' bekend stond. De zoektocht hiernaar is nu voltooid: tekstboeken en reviews geven nu complete schema's over de wijze waarop verandering in daglengte, in samenhang met circadiaanse ritmes leiden tot een bloei-inducerend eiwit in het floeem, dat dit 'florigeen' blijkt te zijn. Dat heeft me nog de gelegenheid gegeven dit in de afgelopen jaren op het basiscollege plantenfysiologie te bespreken...

Vooruitgang gebruik transgenese

De toegenomen kennis van de genen betrokken bij de plantaardige overlevingsstrategieën en de al eerder genoemde mogelijkheden om steeds meer plantensoorten eenvoudig te transformeren, hebben er in de afgelopen periode toe geleid dat het maken van *transgene planten* om stappen uit de reactie van een plant op zijn omgeving te ontrafelen, gemeengoed is geworden. De eenvoudigste manier is om te proberen met een knock-out of overexpressie-transgen, de betrokkenheid van een gen bij een keten van reacties aan te tonen, een methode die nog niet behoorde tot de standaarduitrusting van de fysioloog toen ik hier in 1990 begon.

Zoals de al eerder genoemde Gan & Amasino het formuleerden: transgenese maakt de stap mogelijk van '*spray and pray*' naar '*clone and play*'. Ik verwijs daarbij weer even naar de rol van cytokinine bij het tegengaan van bladveroudering die kon worden aangetoond met behulp van cytokinine-overexpressors, waarvan de bladeren groen bleven en veroudering achterwege bleef.

Transgenese leidend tot uitschakeling van *metaboliët-synthese-genen* of toevoeging van genen coderend voor de synthese van nieuwe metaboliëten kan worden gebruikt om de gehaltes aan inhoudsstoffen te veranderen. Joost Lücker heeft dit tijdens zijn promotie over de ‘metabolic engineering van monoterpeen biosynthese’ laten zien. Zijn promotie in 2002 was de eerste keer dat mijn opvolger, Harro Bouwmeester, en ik, als promotor en copromotor samenwerkten! Dit type werk maakt het mogelijk om de rol van deze stoffen in de verdediging van planten te onderzoeken, zoals Harro o.a. met Iris Kappers en de leerstoelgroep Entomologie heeft laten zien.

Dit kan niet alleen worden gebruikt om de rol van deze metaboliëten in de plant te ontrafelen, maar ook om de eigenschappen van voedingsgewassen aan te passen, bijvoorbeeld door ervoor te zorgen dat voor de mens belangrijke inhoudsstoffen extra worden gemaakt (zoals bij de ‘gouden rijst’ met verhoogd vitamine A of bij de tomaat met extra foliumzuur).

Vooruitgang kennis van de rol van secundaire metaboliëten

Veel planten-metaboliëten behoren tot de ‘secundaire stoffen’, stoffen die aanvankelijk alleen als ‘secundair’ in de betekenis van ‘minder belangrijk’ werden beschouwd en die vooral aardig waren omdat ze exotische geuren en kleuren aan planten gaven. Niet alleen de toegenomen mogelijkheden om deze metaboliëten te bepalen en hun productie te reguleren, maar ook het sterk toegenomen *inzicht* in hun *rol* als signaalstoffen in de *communicatie* binnen de plant en tussen de plant en zijn omgeving, hebben de belangstelling voor deze stoffen sterk doen toenemen.

Hier heeft het ecofysiologisch onderzoek dat focust op de interactie tussen planten en andere organismen sterk aan bijgedragen. Naast de al genoemde bloem-specifieke bestuiver-interacties, gaat het daarbij om de reacties van bijvoorbeeld generalist-herbivoren (reagerend op antifeedants als polygodial), van gespecialiseerde herbivoren, (zoals de zebbrupsen van de Sintjacobs-vlinder op jakobskruiskruid) en van tri- en tetra-trofe predatoren.

Deze studies hebben laten zien dat deze interacties veel verfijnder en complexer zijn dan eerst werd gedacht.

Ook ondergrondse reacties worden hier steeds meer bij betrokken: op het belang van de signaaluitwisseling van planten met mycorrhiza en rhizobia, en met

. . .

de daarvan weer profiterende parasitaire planten, is mijn opvolger Harro Bouwmeester drie maanden geleden tijdens zijn oratie al uitgebreid ingegaan.

Terugkijkend op de afgelopen periode, is de belangstelling sterk toegenomen voor de regulatie en de rol van secundaire stoffen, niet alleen vanwege hun rol in de communicatie tussen plant en omgeving, maar ook vanwege hun mogelijke toepassingen, o.a. in geneeskunde (vergelijk het werk aan het anti-malariamiddel *artemisinin*, ook binnen onze leerstoelgroep), voeding en (biologische) gewasbescherming.

Vooruitgang kennis zaadfysiologie

Of het nu gaat om planten met een leven van duizenden jaren voor de boeg (zoals de *Bristlecone*, *Pinus aristata*) of om planten met een extreem snelle generatiewisseling van 6 weken of minder, zoals sommige *Brassica*-soorten, altijd is de productie van zaden en een nieuwe generatie, onderdeel van de levenscyclus. Het gaat de plant hierbij niet alleen om zich uit te breiden en zijn genen te verspreiden; omdat overleving in sommige extreme milieus als volgroeid individu nu eenmaal niet gedurende het gehele jaar mogelijk is, worden 'overlevingscapsules' zoals zaden, gebruikt om de periode tot het het nieuwe groeiseizoen te 'overbruggen': zaden zijn wél bestand tegen perioden van strenge kou, hitte of droogte, in tegenstelling tot de hele plant.

Ook hier zou Fop I Brouwer zijn vragen wel weer weten te stellen: Hoe komt het dat zaden niet in de nazomer of herfst al kiemen als het (zoals nu buiten) prima kiemweer is en de zaden al kant en klaar in de grond zitten? Kunnen zaden echt na een verblijf van meer dan 1000 jaar in pyramiden of grafheuvels, nog kiemen? Zorgt ploegen op een maanloze nacht echt voor minder onkruidkieming?

Planten hebben er (uiteraard!) voor gezorgd dat hun zaden aangepast zijn aan een optimale overleving van ongunstige omstandigheden en dat betekent vaak: niet kiemen in de herfst en ook niet in het donker, wat wordt geregeld door in elkaar grijpende series regulatie-mechanismen, waarbij o.a. licht, kou, gibberellinen, abscisine en fytochroom een belangrijke rol spelen en waarbij het zaadfysiologisch onderzoek van Cees Karssen en Henk Hilhorst in ons laboratorium veel heeft bijgedragen aan de uitbreiding van de kennis ervan.

Hoewel verhalen over 'pyramidezaden' waarvoor is beschreven dat ze nog zouden kiemen na 3000 jaar, vooral lijken te berusten op slimme handelaren in

oudheden, die zaden verstoppen in valse ‘antiquiteiten’, zijn er voor sommige (lotus-)zaden toch betrouwbare kiem-resultaten na 1000 jaar beschreven. Hoewel de meeste zaden hun kiemkracht al na enkele tientallen jaren droge bewaring verloren blijken te hebben, blijft het toch een wonder dat ‘levende cellen’ zoveel jaar in droge toestand kunnen overleven en na toevoeging van water weer gewoon verder kunnen functioneren.

Door toepassing van fysische technologieën zoals EPR-technieken hebben Julia Buitink (tijdens haar promotie), Elena Golovina en Folkert Hoekstra, samen met de leerstoelgroep Biofysica, laten zien dat glasvorming in zaden een belangrijke rol speelt bij de overleving in droge toestand, en kon worden aangetoond dat de beweeglijkheid van moleculen in dit ‘glas’ direct correleerde met de lengte van de periode dat droge zaden konden overleven.

Ook maakten technieken als proton-NMR en luciferine-luciferase-luminometer metingen het mogelijk om wateropname en ATP-synthese tijdens het kiemingsproces te volgen, zoals gedemonstreerd tijdens het promotie-onderzoek van Patrick Spoelstra.

In de afgelopen jaren zijn met name door al dit soort non-invasieve fysische technieken, de mogelijkheden sterk verbeterd om inzicht te krijgen in wat er gebeurt in droge zaden en tijdens het proces van uitdroging en wateropname van deze zaden – het behoud van (sub)cellulaire structuur en het uitschakelen van effecten van vrije radicalen spelen hierbij een belangrijke rol.

Arabidopsis, natuurlijke variatie, fysiologie & genetica

Begrip van het functioneren van planten in een brede fysiologische context vaart wel bij een integratie van disciplines. Naast de al genoemde terreinen als moleculaire biologie, celbiologie en biofysica en ook entomologie, maakt de combinatie van fysiologie en genetica het mogelijk steeds weer nieuwe wegen te openen.

Gaan we daarom nog een laatste keer naar buiten en richten we onze aandacht nu eens niet op de bomen boven ons, maar op het onkruid aan de voet ervan, dan treffen we daar een plantje aan, waarvan ik zeker weet dat Fop I Brouwer er nooit één van zijn praatjes aan heeft gewijd, maar waarvan de meest plantenbiologen zich al afvroegen, waarom het nog niet eerder is genoemd: ...de zandraket, *Arabidopsis thaliana*. Toevallig, zo bleek uit de aantekeningen van mijn eerste excursie beho-

. . .

rend bij de tweedejaars-flora-cursus in 1966, was dit één van de eerste planten die ons toen werd aangewezen... vast een gevolg van het feit dat de VU toen een ruderaal bouwterrein was, waar dit plantje zich toen al uitstekend thuis voelde, ver voordat het in de schijnwerpers kwam.

Hoewel *Arabidopsis* 20 jaar geleden al een stevige reputatie had in fysiologisch/genetisch onderzoek, is het gebruik als modelplant in een stroomversnelling gekomen, nadat in december 2000 het complete genoom (na de andere modelorganismen *Drosophila* en *Caenorhabditis*) werd opgehelderd, halverwege de periode waarop ik nu terugkijk.

Behalve als modelplant, vind ik *Arabidopsis* vooral interessant omdat het de mogelijkheid biedt het belang van natuurlijke variatie in de overlevingsstrategie van planten nog even te benadrukken.

De soort *Arabidopsis thaliana* kent wereldwijd een zeer brede verspreiding, en is daarbij in staat om onder allerlei verschillende (micro)klimaatomstandigheden te overleven. De vraag komt dan op of de populaties die voorkomen op zo verschillende plaatsen als de strandvlakte van Ameland, de bij de equator liggende Kaap-Verdische eilanden of 4000 m hoog in de bergen van Tadzjikistan, hoewel allen behorend tot deze zelfde soort, genetisch nog wel identiek zijn? Nader onderzoek laat zien dat het *Arabidopsis*-genoom, net zo min bestaat als het mens-genoom, en dat in het *Arabidopsis*-genoom op overeenkomstige plaatsen op de chromosomen, van elkaar verschillende allelen kunnen zitten, die verantwoordelijk zijn voor de aanpassingen van populaties aan hun specifieke groeiplaats: hetzij aanpassingen aan grote hoogte/kou/hoge intensiteit UV (zoals hoog in de bergen van Tadzjikistan), hetzij aanpassingen aan droogte/warmte/ontbreken van daglengte-verschillen (zoals op de Kaap Verdische eilanden).

Door gebruik te maken van het feit dat vertegenwoordigers van deze *Arabidopsis*-populaties wel met elkaar kunnen worden gekruist, maar dat *Arabidopsis* van nature een zelfbestuiver is, is het mogelijk om honderden 'stabiele' kruisingsproducten te maken, waarin de chromosomen van deze populaties zijn 'opgemengd'.

Vervolgens kan voor elk kruisingsproduct precies worden bepaald welk stukje chromosoom van de ene en welk van de andere ouder afkomstig is. Dit biedt voor de fysioloog fascinerende mogelijkheden om meer te weten te komen van

de achtergrond van alle eigenschappen waarin de twee populaties verschillen: als de ene populatie bijvoorbeeld veel meer kiemrust heeft (omdat deze populatie op zijn groeiplaats een veel langere ongunstige periode moet overbruggen), kan zo het stukje chromosoom worden gevonden dat verantwoordelijk is voor dit verschil in kiemrust. Vervolgens kan worden gekeken welk onderdeel van dit stukje chromosoom hiervoor precies verantwoordelijk is en uiteindelijk welk gen dit verschil veroorzaakt... Zo kunnen voor allerlei eigenschappen waarin de *Arabidopsis*-populaties verschillen, de onderliggende genen worden opgespoord en vervolgens worden geprobeerd te begrijpen hoe dit gen betrokken is bij de regulatie van deze eigenschap..., een benadering die door de groep van Dick Vreugdenhil en de Botanische Genetica-groep van Maarten Koornneef in de afgelopen jaren zeer succesvol is toegepast.

Soms leverde dit een weliswaar onverwachte, maar triviale uitkomst op: Mohamed El-Lithy ontdekte dat een afwijking in de fotosynthese-efficiëntie van een Engelse *Arabidopsis*-populatie, veroorzaakt bleek te worden door een verandering in één van de genen verantwoordelijk voor de synthese van het D1-eiwit in het fotosynthese-apparaat. Een overeenkomstige afwijking wordt ook gevonden in mutanten die resistent zijn tegen het herbicide atrazine en het bleek uit historisch graafwerk dat deze populatie oorspronkelijk afkomstig was van een spoorweg-emplacement in Engeland en was verzameld in een tijd dat hier nog met atrazine-herbiciden werd gespoten tegen onkruid...

Daarentegen bleek uit werk van Leonie Bentsink dat een verschil in kiemrust tussen twee populaties afkomstig van de Kaap Verdische eilanden en Polen, niet berustte op een voor de hand liggende bekende eigenschap gekoppeld aan kiemrust, zoals hoeveelheid of gevoeligheid voor abscisinezuur. Volledige opheldering van het betrokken (*DOG1*)-gen leidde tot een nieuwe factor die op een nog onbekende manier de kiemrust mede reguleert en die alle aandacht verdient in verder fysiologisch onderzoek.

Het analyseren van de genetische en fysiologische achtergrond van de verschillen tussen *Arabidopsis*-populaties, is uiteraard alleen mogelijk voor eigenschappen die verschillen en de gedachte zou voor de hand liggen dat dit maar voor een beperkt aantal eigenschappen geldt binnen dezelfde soort.

. . .

Echter, werk van Joost Keurentjes heeft laten zien dat bij een genetische analyse van weer de twee *Arabidopsis*-populaties afkomstig van de Kaap Verdische eilanden en Polen, enkele duizenden zog. metaboliet-QTLs konden worden gevonden en dat analyse van de metabolieten van de kruisingsproducten meer dan 800 ‘massa’s’ opleverde die in geen van beide ouders konden worden gevonden, op een totaal van ruim 2100 van dergelijke ‘massa’s’.

De volgende uitdaging wordt nu om verschillende genomics-benaderingen te combineren, waarbij transcriptomics, proteomics, enzym-assays en metabolomics worden gebruikt, en dan bovendien het onderzoek niet te beperken tot 2 *Arabidopsis*-populaties maar *Arabidopsis*-populaties afkomstig van 100 standplaatsen hierin te betrekken, om zo regulatorische netwerken op te bouwen... een benadering die in het zojuist gestarte gezamenlijke VENI-project van Joost Keurentjes voor Genetica en Plantenfysiologie centraal staat.

Wat nu al blijkt is het enorme potentieel van zelfs een onbeduidend onkruid als *Arabidopsis* om uit zijn ‘genetische voorraadkast’ een nieuwe combinatie van eigenschappen te voorschijn te halen die hem helpt om de plaatselijke milieu-omstandigheden het hoofd te bieden en te overleven: onderschat de mogelijkheden van een plant dus niet!

Plantenfysiologie en Wageningen

Dames en heren, de Plantenfysiologie zal ook in de toekomst floreren door nadruk te blijven leggen op de integratie van disciplines zoals biochemie, moleculaire biologie, biofysica, celbiologie, genetica, ecologie etcetera, omdat dit de manier blijft om echt te begrijpen ‘hoe de plant werkt’, het uiteindelijke doel van elke plantenbioloog!

Ik hoop u hiermee te hebben laten zien welke fascinerende ontwikkelingen er zijn geweest in de afgelopen periode waarin ik hier heb mogen werken, ontwikkelingen, die er voor gezorgd hebben dat we geboeid kunnen blijven zoeken naar de achtergronden van de vragen die de natuur bij ons oproept.

Ik zal in elk geval proberen om steeds weer nieuwe vragen te blijven stellen bij wat er om me heen gebeurt, ook na mijn afscheid...

Dames en heren, Wageningen is dé plek om deze verwondering op het gebied van de functie van planten uit te dragen: niet alleen blijken allerlei mensen van buiten Wageningen met hun vragen vaak via via bij een Wageningse fysioloog uit te komen als ze iets over planten willen weten, maar ook binnen WUR voelt een fysioloog zich als een vis in het water als hij het leuk vindt om mee te praten over zulke uiteenlopende onderwerpen als de productie van secundaire stoffen in weefselkweek, de optimale groeicondities van prei of het verminderen van de vertakking in fruitbomen.

Omdat er hier op tal van manieren met planten gewerkt wordt en het begrijpen van het functioneren van deze planten op de weg ligt van de fysioloog, heb ik vaak de gelegenheid gekregen om me te verdiepen in proefschriften 'met planten', geschreven bij tientallen leerstoelgroepen (zowel in als buiten Wageningen), iets wat ik steeds met veel plezier heb gedaan: ik heb zo in de afgelopen periode meer dan 200 maal geopponeerd en daardoor zo'n 30.000 pagina's proefschrift heb gelezen...

Op dezelfde manier ben ik met ontzettend veel plezier promotor geweest van 35 promovendi in zeer uiteenlopende velden van de plantenfysiologie aan drie universiteiten.

De belangrijkste plek om verwondering, fascinatie en enthousiasme voor de fantastische mogelijkheden die planten hebben uit te dragen, blijven uiteraard toch de colleges en practica voor studenten in alle studierichtingen die iets met planten te maken hebben. Op de verschillende basiscolleges plantenfysiologie kreeg ik elk jaar ongeveer een kwart van de Wageningse studenten, in totaal enkele duizenden; ik heb hen steeds met veel plezier college gegeven en heb daardoor ook de gelegenheid om op de vreemdste plaatsen van nachtbus tot ver-buitenland met ex-studenten daarover na te praten!

In Wageningen ligt nadenken over de toepassing van fysiologische kennis voor de hand, ook als het uitgangspunt voor je onderzoek nieuwsgierigheid is naar 'hoe alles werkt'. De mogelijkheden voor toepassing komen vaak ook onverwacht; zoals Harro Bouwmeester al aangaf in zijn oratie spelen *strigolactonen*, die in de bodem als signaalstoffen fungeren tussen plant, mycorrhiza en parasitaire planten, waarschijnlijk ook een belangrijke rol als hormoon in het reguleren van de vertakking van alle planten.

. . .

De publicatie hierover in Nature van een maand geleden, leidde tot veel aandacht in de pers, bijvoorbeeld in de wetenschapsbijlage van de NRC; ook bleek daarbij duidelijk dat plantenfysiologie best 'sexy' is als je het maar op de goede manier 'verkoop' en op de juiste plek in de krant weet te krijgen, zoals bleek bij de bespreking in het Algemeen Dagblad van 11 augustus, waar het onderwerp aandacht kreeg boven een grote kleurenfoto van de 'Dance Parade' in Rotterdam...

Daarnaast leidde het ook tot veel telefoontjes uit diverse sectoren van de land- en tuinbouw, waar men graag deze kennis wil gebruiken om op een nieuwe manier de vertakking van planten/bomen aan te sturen.

Een andere onverwachte toepassing van plantenfysiologische kennis vindt u in de 'tribo-spectro'-trein. In een project met NS-Prorail, heeft Sander van der Krol meetmethoden ontwikkeld om deze herfst snelle 'on-line'-metingen te doen van de (biofilm-)laagjes op treinrails; dit moet de basis worden om methoden te ontwikkelen om de bekende 'herfstgladheid' op het Nederlandse spoor te verhelpen...

Zelf ben ik in de afgelopen periode nog het meest gebiologeerd gebleven door het enorme potentieel aan secundaire stoffen die planten kunnen produceren, vaak ook nog afhankelijk van het ontwikkelingsstadium en daarbij verschillend van orgaan tot orgaan en van celtype tot celtype. De vraag naar ...hoe kan een plant zoveel verschillende stoffen maken, gewoon in een waterige oplossing bij kamertemperatuur,... strijdt daarbij om voorrang met de vraag ...waarom doet de plant dat en wat is de functie ervan...

Ik heb dan ook vanaf 1990 met heel veel plezier samen met Rob Verpoorte van de Leidse Universiteit, de jaarlijkse bijeenkomsten van de BION/ALW-secundair-metabolisme-discussiegroep georganiseerd en een aantal daarmee samenhangende congressen, waarbij allerlei aspecten van deze fascinerende verbindingen aan de orde kwamen, van syntheseroutes tot ecologische functies en van gebruik als geneesmiddelen tot hun rol in de voeding. Met veel plezier zie ik in de biologie de belangstelling voor deze stoffen toenemen, vooral omdat hun functie als *signaalstof* in de plant, tussen planten onderling en tussen planten en hun bestuivers en belagers, steeds duidelijker wordt. Daarnaast is het belang van deze stoffen als geneesmiddel, of als uitgangspunt daarvoor, onveranderd groot en wordt steeds meer beseft. Ik ben blij met de grote belangstelling van mijn opvolger voor deze

stoffen zodat in de toekomst hieraan verder zal worden gewerkt binnen de Wageningse fysiologie.

Op dit moment is er veel belangstelling voor het telen van planten als *biomassa* voor de productie van energie. Ik vind dat planten hiermee tekort worden gedaan. Zeker, ze zijn in staat om op een unieke manier zonlicht vast te leggen in de fotosynthese, maar het is beter om van planten te leren hoe optimaal functionerende zonne-cellen te maken, die ons van bruikbare energie kunnen voorzien, dan grote gebieden vol te zetten met eentonige monocultures van gewassen die vervolgens alleen als biomassa voor energieproductie worden gebruikt. Bovendien worden deze monocultures vaak geteeld op de plaats van natuurgebieden, die juist een enorme variatie aan planten herbergden met een nog vaak onbekende variatie aan waardevolle, (secundaire) inhoudsstoffen.

Gebruik planten liever voor het fijne werk en laat ze via hun eigen unieke synthese-mechanismen de secundaire stoffen produceren die we niet direct in laboratorium en fabriek kunnen synthetiseren... en gebruik als bioloog je ecofysiologische kennis om meer van de functies van deze stoffen te weten te komen en extrapoleer vervolgens deze kennis naar potentieel gebruik... in voeding of geneeskunde of in de afweer van planten!!

Mijnheer de rector, dames en heren,

Uiteraard hoort bij een afscheid ook een terugblik op de samenwerking met de mensen die voor mij bij het werken aan onze universiteit in de afgelopen jaren een belangrijke rol hebben gespeeld.

In de eerste plaats, wil ik Wageningen Universiteit bedanken voor het vertrouwen, dat ze in mij gehad hebben in de afgelopen 18 jaar. Ik heb niet alleen als hoogleraar Plantenfysiologie, maar ook op allerlei andere terreinen kunnen meewerken binnen onze universiteit. Ik wil daarbij met name aanhalen de periode als voorzitter van het onderwijsinstituut Levenswetenschappen, waarin me de mogelijkheid werd geboden van binnenuit kennis te maken met het onderwijs in alle andere Wageningse studierichtingen en de periode als lid van de onderzoekscommissie EPS, waarin het mogelijk was om mee te praten over het experimenteel plantkundig onderzoek niet alleen binnen Wageningen maar ook aan de andere

. . .

Nederlandse universiteiten. Ook het samenwerken op terreinen, die niet direct met onderwijs en onderzoek te maken hadden, variërend van benoemings-adviescommissies tot commissies over het universitaire bekostigingsmodel, heb ik uitdagend en boeiend gevonden, hoewel soms ook heel moeilijk als het één van de vele reorganisaties betrof waarmee we werden geconfronteerd. Ik ben dan ook heel blij dat het aantal eerstejaarsstudenten, de basis voor elke universiteit, in Wageningen nu al weer enkele jaren sterk aan het stijgen is, waardoor dergelijke reorganisaties hopelijk in de toekomst niet nodig zullen zijn.

Ook denk ik met genoegen terug aan organisatorische activiteiten buiten Wageningen, met name aan de vele jaren als lid van de Belgische FWO-commissie Fysiologie en van de Nederlandse Biologische Raad.

Ik denk dat ik de samenwerking en de contacten met collega's en met de vele medewerkers van WU-centraal, departement en leerstoelgroepen, vooral zal missen, wanneer ik eenmaal echt ben gestopt.

Dat geldt dan uiteraard het meest voor alle mensen in het Botanisch Centrum. Hoewel ik niet wil proberen iedereen te noemen, met wie ik met veel plezier daar heb samengewerkt, wil ik toch de vaste groep 'plantenfysiologen' van de laatste jaren met name naar voren halen: Dick, Henk, Sander en Folkert, Diaan, Marielle, Hans en Jan, Wytske, Trees en Rina en voor de laatste periode uiteraard Harro: bedankt!

Harro, de periode van de 'overdracht' is nog niet echt klaar, zoals recente foto's van onze naast elkaar gelegen kamers in het Botanisch Centrum laten zien, waaruit blijkt dat er nog heel wat 'over te dragen' valt, maar we ronden dit nog af! Ik heb de hierbij opgebouwde samenwerking in elk geval erg gewaardeerd.

Door de succesvolle toekenning van veel nieuwe projecten groeit de leerstoelgroep de laatste tijd uit zijn voegen, maar ik denk dat dit een probleem is dat je graag met de steun van al onze medewerkers wilt oplossen! Ik zal in elk geval (proberen te) zorgen dat mijn kamer op tijd voor de verhuizing naar Radix, volgend jaar, is ontruimd.

Het zal daarbij waarschijnlijk nog wel even duren voordat ik niet meer zeg dat 'we' volgend jaar allerlei dingen gaan aanpakken, maar dat 'jullie' dat gaan doen...

Ook wil ik nu mijn ‘wortels’ aan de VU niet vergeten: niet alleen is het aardappel- en weefselkweekonderzoek dat ik daar heb uitgevoerd in de eerste helft van mijn ‘plantenfysiologisch leven’ een prima opstap geweest voor mijn werk als plantenfysioloog in Wageningen, ook nemen mijn jaargenoten, met wie ik in 1964 de studie Biologie aan de VU ben begonnen nog altijd een belangrijke plaats in in mijn leven, en ik ben niet alleen blij dat een groot aantal van hen hier vanmiddag kan zijn maar ook dat we nu al 40 jaar lang, eens per jaar een weekend bijpraten over wat ons bezig houdt (en over onze studie in de jaren 60, waarin onze ‘roots’ liggen...).

De vraag die ik het meest heb gekregen in het afgelopen half jaar was of ik ‘echt’ ophield en wat ik nu eigenlijk verder ging doen. Ik heb daarbij steeds gezegd, dat ik inderdaad na 40 jaar ophoud met mijn werk als plantenfysioloog, maar bioloog dat blijf je: het zal ieder duidelijk zijn geworden dat ik de vrijgekomen tijd graag zal besteden aan de ‘biologie van het vrije veld’ waarbij de cirkel met mijn veldbiologische activiteiten uit de jaren vijftig en zestig, zich sluit.

Minouk en ik zijn daarbij nu eindelijk vrij om te kiezen wanneer we waar naar toe gaan, in binnen- en buitenland om ons ook daar te laten boeien, door wat er in de natuur om ons heen gebeurt.

Het is vrijwel precies 40 jaar geleden dat wij elkaar hebben leren kennen; ik ben ervan overtuigd dat maar weinig biologenparen erin geslaagd zijn de datum waarop ze elkaar hebben leren kennen vast te laten leggen in een wetenschappelijk tijdschrift, maar ons is dat gelukt: in een tabel uit het tijdschrift *Ardea* van 1972, worden een aantal bonte strandlopers beschreven, die op die dag (14 september 1968) door ons werden gevangen. Minouk, dat gebeurde in het kader van jouw afstudeervak op het wad van Schiermonnikoog. ...

Ik hoop dat we in de komende tijd nog veel waarnemingen kunnen toevoegen aan onze gezamenlijke ‘lijsten’...

We zullen daarbij ons best doen om onze passie voor de natuur verder over te dragen op onze kinderen en kleinkinderen:

Martijn en Emiel, het is ons dan niet gelukt om van jullie ook hartstochtelijke veldbiologen te maken, maar ik denk dat uit het verhaal van vanmiddag duidelijk

. . .

blijkt dat jullie keuzes voor scheikunde en natuurkunde hier dicht bij aansluiten!
Uiteraard zijn we reuze trots op jullie promoties in deze vakgebieden!

En we doen nu ons best om onze kleinkinderen Jona, Youri en Isis te onder-
richten in vogels kijken en vlinders vangen...

De komende jaren zullen we in elk geval geboeid volgen hoe de familie verder
groeit en bloeit...!

Ik dank u voor uw aandacht.

Referenties

The Arabidopsis Genome Initiative (2000) Analysis of the genome sequence of the flowering plant *Arabidopsis thaliana*. *Nature* 408 : 796 – 815

Ivan R. Baxter & Justin O. Borevitz (2006) Mapping a plant's chemical vocabulary. *News and Views, Nature Genetics* 38 : 737 – 738

Leonie Bentsink, J. Jowett, C.J. Hanhart & M. Koornneef (2006) Cloning of DOG1, a quantitative trait locus controlling seed dormancy in *Arabidopsis*. *PNAS* 103 : 17042 – 17047

Harro J. Bouwmeester (2008) The Essence of plants. Oratie, Wageningen Universiteit, 12 juni 2008

Julia Buitink (2000) Biological Glasses. Nature's way to preserve life. Proefschrift Wageningen Universiteit (verdedigd 28 juni 2000)

Julia Buitink, O. Leprince, M.A. Hemminga & F.A. Hoekstra (2000) Molecular mobility in the cytoplasm: a new approach to describe and predict lifespan of dry germplasm. *PNAS* 97 : 2385 – 2390

Alicia Castillon, H. Shen & E. Huq (2007) Phytochrome interacting factors: central players in phytochrome-mediated light signaling networks. *Trends in Plant Sciences* 12 : 514 – 521

Lars Chittka & Thomas F. Döring (2007) Are autumn foliage color red signals to aphids? *PLoS Biology* 5 : 1640 – 1644

Dean DellaPenna (2007) Biofortification of plant-based food: Enhancing folate levels by metabolic engineering. *PNAS* 104 : 3675 – 3676

Hans van Doorn (1999) Development of vegetables with improved consumer quality: A case study in Brussels sprouts. Proefschrift Wageningen Universiteit (verdedigd 29 september 1999)

Mohamed E. El-Lithy, G.C. Rodrigues, J.J.S. van Rensen, J.F.H. Snel, H.J.H.A. Dassen, M. Koornneef, M.A.K. Jansen, M.G.M. Aarts & D. Vreugdenhil (2005) Altered photosynthetic performance of a natural *Arabidopsis* accession is associated with atrazine resistance. *Journal of Experimental Botany* 56 : 1625 – 1634

Susheng Gan & Richard M. Amasino (1996) Cytokinins in plant senescence: from spray and pray to clone and play. *BioEssays* 18 : 557 – 565

- Victoria Gomez-Roldan, S. Femas, P.B. Brewer, V. Peuch-Pagès, E.A. Dun, J-P. Pillot, F. Letisse, R. Matusova, S. Danoun, J-C. Portais, H.J. Bouwmeester, G. Bécard, C.A. Beveridge, C. Rameau & S.F. Rochange (2008) Strigolactone inhibition of shoot branching. *Nature* 455 : 189 – 194
- Iris Kappers, A. Aharoni, T.W.J.M. van Herpen, L.L.P. Lückerohoff, M. Dicke & H.J. Bouwmeester (2005) Genetic engineering of terpenoid metabolism attracts bodyguards to *Arabidopsis*. *Science* 309 : 2070 – 2072
- Joost J.B. Keurentjes, J. Fu, C.H.R. de Vos, A. Lommen, R.D. Hall, R.J. Bino, L.H.W. van der Plas, R.C. Jansen, D. Vreugdenhil & M. Koornneef (2006) The genetics of plant metabolism. *Nature Genetics* 38 : 842 – 849
- Joost J.B. Keurentjes, J. Fu, I.R. Terpstra, J.M. Garcia, G. v.d. Ackerveken, L.B. Snoek, A.J.M. Peeters, D. Vreugdenhil, M. Koornneef & R.C. Jansen (2007) Regulatory network construction in *Arabidopsis* by using genome-wide gene expression quantitative trait loci. *PNAS* 104 : 1708 – 1713
- Joost Keurentjes (2007) Genetical genomics in *Arabidopsis*. Proefschrift Wageningen Universiteit (verdedigd 7 september 2007)
- Yasushi Kobayashi & Detlef Weigel (2007) Move on up, it's time for change – mobile signals controlling photoperiod-dependent flowering. *Genes & Development* 21 : 2371 – 2384
- V.J. Koningsberger (1965) Inleiding tot de Plantenphysiologie (Deel 1, Tweede druk). Scheltema en Holkema NV, Amsterdam
- A. Lang, M. Kh. Chailakhyan & I.A. Frolova (1977) Promotion and inhibition of flower formation in a dayneutral plant in grafts with a short-day plant and a long-day plant. *PNAS* 74 : 2412 – 2416
- Joost Lückero (2002) Metabolic engineering of monoterpene biosynthesis in plants. Proefschrift Wageningen Universiteit (verdedigd 8 oktober 2002)
- E. Nieboer (1972) Preliminary notes on the primary moult in dunlins *Calidris alpina*. *Ardea* 60 : 112 – 119
- Elizabeth Pennisi (2007) Long-sought plant flowering signal unmasked, again. *Science* 316 : 350 – 351
- Emiel van der Plas (2007) Collisionless magnetic reconnection: the contour dynamics approach. Proefschrift Technische Universiteit Eindhoven (verdedigd 28 september 2007)

• • •

- Linus H.W. van der Plas (1977) Electron transport in potato. Changes after wounding and storage. Proefschrift Vrije Universiteit (verdedigd 18 februari 1977)
- Linus H.W. van der Plas (1991) ...Wat groeit en bloeit en altijd weer boeit... Oratie, Landbouwwuniversiteit Wageningen, 21 november 1991
- Martijn van der Plas (1999) The first step of hemostasis. Proefschrift Universiteit Utrecht (verdedigd 15 juni 1999)
- Bernard Rubinstein & A.C. Leopold (1964) The nature of leaf abscission. *The Quarterly Review of Biology* 39 : 356 – 372
- H. Martin Schaefer & David M. Wilkinson (2004) Red leaves, insects and coevolution: a red herring? *Trends in Ecology and Evolution* 19 : 616 – 618
- J. Shen-Miller, J. W. Schopf, G. Harbottle, R-J. Cao, S. Ouyang, K-S. Zhou, J.R. Southon & G-H. Liu (2002) Long-living Lotus: germination and soil γ -irradiation of centuries-old fruits, and cultivation, growth, and phenotypic abnormalities of offspring. *American Journal of Botany* 89 : 236 – 247
- Patrick Spoelstra (2002) Germination and dormancy of single tomato seeds. A study using non-invasive molecular and biophysical techniques. Proefschrift Wageningen Universiteit (verdedigd 28 mei 2002)
- Lincoln Taiz & Eduardo Zeiger (1991) *Plant Physiology* (textbook). The Benjamin/Cummings Publishing Company, Inc. ISBN 0-8053-0153-4
- Lincoln Taiz & Eduardo Zeiger (2006) *Plant Physiology* (textbook), Fourth edition. Sinauer Associates, Inc. ISBN 0-87893-856-7
- David M. Wilkinson, Th. N. Sherratt, D.M. Phillip, S.D. Wratten, A.F.G. Dixon & A.J. Young (2002) The adaptive significance of autumn leaf colors. *Oikos* 99 : 402 – 407

NB

De illustraties behorend bij deze afscheidsrede, zoals deze zijn gebruikt bij het uitspreken ervan op 11 september 2008, kunnen als ppt-serie worden opgevraagd bij Linus H.W. van der Plas (Linus.vanderPlas@WUR.NL of lmpas@xs4all.nl)

De 'link' <http://wurtv.wur.nl/wurtv/WURTV.aspx> geeft toegang tot TV-opnames van al de oraties, promoties en afscheidsredes van WU (sinds 2001).

• • •



‘Wat groeit en bloeit en altijd weer boeit’ was niet alleen de titel van de radiopraatjes van Fop I. Brouwer uit de jaren 50, maar is ook het startpunt van het onderzoek en het onderwijs van elke plantenbioloog: beginnen buiten in de natuur met de verwondering over alle fascinerende aanpassingen die het planten mogelijk maken om te overleven, gevolgd door het willen weten welke mechanismen er achter deze aanpassingen zitten en hoe de plant erin slaagt om deze op het goede moment aan te schakelen.