

NETWERKEN IN DE BODEM

Door prof. dr. Thomas W. Kuyper



WAGENINGEN UNIVERSITEIT

WAGENINGEN 

Inaugurale rede uitgesproken op 19 januari 2006 in de
Aula van Wageningen Universiteit

NETWERKEN IN DE BODEM

Mijnheer de Rector Magnificus, Hooggeleerde collegae, Zeer gewaardeerde toehoorders,

Mycorrhiza: samenwerking onder de grond

Enige tijd geleden werd aan een wereldberoemde landbouwniversiteit een hoogleraar ontboden door zijn hoogste baas. Deze baas kwam met het verzoek om door middel van wetenschappelijk onderzoek de teelt van een bepaald gewas te bevorderen. Dat gewas was namelijk nogal prijzig en -wat wellicht nog erger was- werd voornamelijk geproduceerd in landen waarmee de verhoudingen niet altijd vriendschappelijk waren. Enige tijd later berichtte de hoogleraar over dit onderzoek in een wetenschappelijk tijdschrift [1]. Hij meldde grote vooruitgang geboekt te hebben bij het fundamentele onderzoek. Maar het was hem ook duidelijk dat de toepassing van die kennis, in overeenstemming met dat verzoek, nog wel enige tijd op zich zou laten wachten. Ongetwijfeld zal hij daarom ook om extra onderzoeksgeld gevraagd hebben.

Deze waar gebeurde geschiedenis speelde zich niet af in de eenentwintigste eeuw in de stad van de levenswetenschappen in de Nederlandse voedselvallei. De gebeurtenis vond plaats aan de Koninklijke Landbouwhogeschool in Berlijn rond 1880. De hoofdrolspelers waren Albert Bernhard Frank, hoogleraar in de plantenfysiologie, en de minister van Landbouw, Domeinen en Bossen, wiens naam inmiddels in de vergetelheid geraakt is. Het verzoek van de minister was gericht op de teelt van truffels in het koninkrijk Pruisen. Truffels zijn de vruchtlichamen (de paddestoelelen) van bepaalde zwammen. De beroemde witte of

Piemontetruffel (*Tuber magnatum*) kost op dit moment ongeveer 1250 € per kilo, terwijl u voor de iets minder beroemde zwarte of Périgordtruffel (*Tuber melanosporum*) slechts zo'n 500 € per kilo kwijt bent. Uit die prijzen kunt u al opmaken dat de vooruitgang in de truffelteelt de laatste eeuw nogal beperkt is geweest [2].

Frank stelde vast dat truffels alleen voorkomen bij levende bomen zoals haagbeuk, eik, hazelaar, tamme kastanje en beuk. Hij nam waar dat er een verbinding bestaat tussen de truffels, hun mycelium (het netwerk van schimmeldraden) en de worteltoppen van deze bomen. Deze worteltoppen waren met het blote oog nogal verschillend van normale plantenwortels. Bij microscopische studie bleken de worteltoppen heterogeen samengesteld. Het centrale deel bestond uit plantencellen (de eigenlijke wortel) omgeven door een mantel van schimmelweefsel die de wortel als een sok omgeeft en de vorming van wortelharen onderdrukt. Ook werd schimmelweefsel tussen de buitenste cellen van de plantenwortel aangetroffen – maar de schimmel drong de wortelcellen niet binnen.

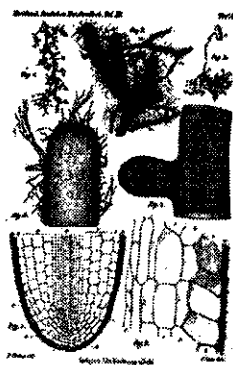


Fig. 1. Ectomycorrhiza van truffel [1]

Frank concludeerde dat hier sprake is van één gemeenschappelijk orgaan, dat hij schimmelwortel of mycorrhiza noemde. Frank gaf daarnaast argumenten voor zijn hypothese dat de schimmel niet alleen niet schadelijk is voor de boom, maar integendeel voor de boom juist essentieel is, doordat hij de boom voorziet van plantenvoedende stoffen. Deze publicatie van Frank markeert het begin van het onderzoek naar de biologie van mycorrhiza (de schimmelwortel) en de beide partners in dit samenlevingsverband, de mycorrhizavormende plant en de mycorrhizavormende schimmel.

Niet alle mycorrhiza's zijn gelijk

Er bestaan verschillende typen mycorrhiza [3]. Die typen verschillen in hun morfologie, in de soorten schimmels en planten die dit type mycorrhiza vormen, en ook in hun fysiologie en ecologie. Ik concentreer me hier op de twee belangrijkste typen, ectomycorrhiza (waaraan Frank zijn ontdekkingen deed) en arbusculaire mycorrhiza. Bij dat type speelde een Nederlandse onderzoeker een belangrijke rol. Janse (1896) onderzocht plantenwortels in de plantentuin van Buitenzorg in Nederlands Indië en nam waar dat de wortels van vrijwel alle gezonde planten gekoloniseerd waren door schimmels die zich in de wortelcellen bevonden. Ook voor Janse was het duidelijk dat deze schimmels voor de plant nuttig, en misschien zelfs essentieel, zijn. Hij speculeerde uitgebreid over de rol die deze schimmels zouden spelen bij de stikstofvoorziening en probeerde dat, zonder succes overigens, experimenteel aan te tonen bij koffieplanten [4].

In deze oratie zal ik voorbeelden uit beide typen behandelen, en dus voornamelijk uitgaan van hun gemeenschappelijke eigenschappen. Maar toch wil ik niet voorbij gaan aan hun fysiologische en ecologische verschillen. Die verschillen

kun je eigenlijk alleen onderzoeken aan één schimmelsoort die verschillende typen mycorrhiza kan vormen, of één plantensoort die verschillende typen mycorrhiza kan vormen. Zulke planten zijn zeldzaam. Een voorbeeld van een plant met twee typen mycorrhiza is kruipwilg (*Salix repens*). Bij deze plant toonde Liesbeth van der Heijden aan dat ectomycorrhizaschimmels vooral van betekenis zijn voor de opname van stikstof, terwijl arbusculaire-mycorrhizaschimmels vooral van betekenis zijn voor de opname van fosfaat [5]. Doordat de behoefte van de plant aan deze voedingsstoffen in de loop van het seizoen verschuift, hebben beide typen schimmels ook een verschillende periode in het seizoen waarin ze het meest actief zijn. Dat verschil in hun betekenis voor de stikstof- en fosfaatvoeding zal verderop terugkomen, als ik inga op de vraag hoe menselijke activiteiten het functioneren van mycorrhiza beïnvloeden.

Een belangrijk verschil tussen beide typen mycorrhiza heeft te maken met de soortenrijkdom. Er zijn ongeveer 200.000 plantensoorten die arbusculaire mycorrhiza vormen met ongeveer 200 soorten schimmels – een verhouding van 1000 op 1. Daarnaast zijn er ongeveer 2.500 soorten planten die ectomycorrhiza vormen met vermoedelijk meer dan 10.000 soorten schimmels, een verhouding van 1 op 4. Dat opvallende verschil kan niemand verklaren. Sterker nog, niemand weet hoe we dat tot een onderzoekbare vraag moeten maken. Heeft dat verschil te maken met verschillen in soortvormingsprocessen tussen planten en schimmels? Of met verschillen in soortvormingsprocessen tussen ectomycorrhizaschimmels en arbusculaire-mycorrhizaschimmels? Of met verschillen in verspreidingsmogelijkheden tussen planten en schimmels of tussen verschillende typen schimmels? Zo lang we de vraag niet

opgesplitst hebben in onderzoekbare en toetsbare deelvragen [6], zullen we geen vooruitgang boeken bij de verklaring van dit zeer opvallende verschil.

Wel is enige vooruitgang geboekt in het onderzoek naar de evolutionaire oorzaken en ecologische consequenties van soortenrijkdom binnen ectomycorrhizaschimmels en arbusculaire-mycorrhizaschimmels. Ik ben oorspronkelijk opgeleid als paddestoelentaxonom en ben altijd geïnteresseerd geweest in soortvormingsprocessen bij ectomycorrhizapaddestoelen. Uit onderzoek is duidelijk geworden dat de grote soortenrijkdom maar zeer beperkt samenhangt met de gastheerspecificiteit: juist na wisseling van gastheer treedt vaak soortvorming op grote schaal op. Een gevolg daarvan is dat nauw-verwante soorten ecologisch vaak equivalent lijken en dezelfde ecologische nis bezetten [7]. In zulke gevallen is er dan ook geen reden om aan te nemen dat verschillen in soortenrijkdom van mycorrhizapaddestoelen consequenties hebben voor het functioneren van ecosystemen. Het is daarom beter om niet te kijken naar soortendiversiteit maar naar functionele diversiteit en nisdifferentiatie van mycorrhizaschimmels. Belangrijke factoren die ecologische verschillen tussen soorten ectomycorrhizaschimmels veroorzaken zijn te vinden zowel in de plant (voorkeur voor jonge of oude planten; verhouding tussen kosten en baten voor de plant) als in de bodem (gevoeligheid voor strooisel, verticale verdeling) [8]. Op dat niveau blijken er wel positieve verbanden te bestaan tussen diversiteit en ecosysteemfuncties zoals productiviteit en variabiliteit, zowel voor ectomycorrhizaschimmels als voor arbusculaire-mycorrhizaschimmels [9]. Wel is het noodzakelijk om het begrip functionele diversiteit operationeel te maken. Daarvoor is zowel taxonomisch als ecologisch onderzoek nodig.

Een derde gebied waarop ectomycorrhizaschimmels en arbusculaire-mycorrhizaschimmels van elkaar verschillen is dat van hun gevoeligheid voor verstoring door de mens. Ik heb al aangegeven dat ectomycorrhiza vooral van belang is voor de stikstofvoeding, arbusculaire mycorrhiza voor de fosfaatvoeding. In samenhang daarmee blijkt dat ectomycorrhizaschimmels gevoelig zijn voor mineraal stikstof (die via de lucht in aanzienlijke hoeveelheden op natuurlijke ecosystemen terecht komt), terwijl arbusculaire-mycorrhizaschimmels achteruitgaan door overmaat aan fosfaat [10]. Die gevoeligheid en achteruitgang voor stikstofdepositie is goed gedocumenteerd voor de Nederlandse ectomycorrhizaschimmels. Volgens de Rode Lijst van bedreigde en kwetsbare paddestoelen in Nederland moeten van de 700 goed bekende soorten ectomycorrhizaschimmels in Nederland meer dan 75% als bedreigd beschouwd worden [11]! Weliswaar lijkt het het laatste decennium weer iets beter te gaan, maar onderzoek naar effectgerichte maatregelen ten behoeve van het behoud, beheer en herstel van deze belangrijke groep organismen blijft dringend geboden [12].

Geven en nemen

Na deze korte opmerkingen over verschillen tussen mycorrhizatypen wil ik terugkeren naar hun gemeenschappelijke eigenschappen. Gemeenschappelijk aan (vrijwel) alle typen mycorrhiza is dat dit een verbinding betreft van wederzijds voordeel. Door het aangaan van deze verbinding wordt de schimmel voorzien van energierijke koolstofverbindingen. De plant wordt voorzien van voedingsstoffen uit de bodem, met name die waarvan de biologische beschikbaarheid laag is.

Uit deze korte karakteristiek blijkt dat een mycorrhiza-onderzoeker dus zowel geworteld moet zijn in bodemkun-

dige als in plantkundige disciplines, of in elk geval een netwerk moet hebben waarin specialisten in beide disciplines aanwezig zijn. Wat dat betreft is Wageningen nog niet zo'n slechte plek...

De precieze formulering van de vorige alinea kostte mij nogal wat hoofdbrekens. Want termen als 'wederzijds voordeel' en 'voorzien worden van' zijn niet uitsluitend neutraal-wetenschappelijke beschrijvingen van processen en hun uitkomsten. Het vóórkomen van mutualisme, wederzijds voordelige associaties, is niet voor elke bioloog vanzelfsprekend. In een beroemde studie uit 1973 toonde May niet alleen aan dat soortenrijkere modelecosystemen juist minder stabiel zijn dan soortenarmere, maar ook dat mutualisme, interacties van wederzijds voordeel, bijdraagt tot het destabiliseren van zijn modelecosystemen. May schreef dan ook 'het is verleidelijk om te speculeren dat overwegingen van stabiliteit tot gevolg hebben dat in levensgemeenschappen predator-prooi-interacties algemener zijn dan mutualistische.' En May citeerde daarnaast Williamson die schreef: 'Mutualisme is een fascinerend onderwerp in de biologie, maar zijn betekenis voor populaties is over het algemeen klein'. Weliswaar kwalificeerde May zijn boude beweringen in het nawoord bij de tweede druk enigszins, maar ook daar schreef hij 'terwijl het waar is dat mutualisme verhoudingsgewijs onbelangrijk is in gematigde en boreale ecosystemen..., zijn mutualistische interacties wezenlijke elementen van tropische levensgemeenschappen' [13]. Let wel: we spreken bij mycorrhiza over een symbiose die vermoedelijk bij 90% van alle plantensoorten voorkomt (ook in gematigde en boreale ecosystemen), die essentieel was voor het ontstaan van plantengroei op het land, zo'n 500-600 miljoen jaar geleden, en daarmee voor de atmos-

ferische zuurstof waar wij mensen van afhankelijk zijn, en waarvoor geldt dat de meeste planten zonder die symbiose onder omstandigheden van natuurlijke bodemvruchtbaarheid hun levenscyclus niet kunnen voltooien. Het is voor mij onmogelijk te geloven geloven dat mutualisme ecosystemen destabiliseert. Ik denk dat we eerder moeten concluderen dat onze modellen van mutualisme niet realistisch zijn. Dat de huidige modellen niet deugen, hangt samen met de tweede, dubbelzinnige term uit de definitie van mycorrhiza, namelijk 'voorzien worden van'. Betekent dat 'krijgen van' of 'nemen van'? Modellen die uitgaan van het eerste, leiden inderdaad niet tot stabiliteit. Maar er zijn aanwijzingen dat het beter is te spreken van 'nemen van'. Zo zetten de schimmels de suikers van de plant om in andere suikers die voor de plant onherkenbaar en onbruikbaar zijn. Volgend op de mycorrhizavorming verlaagt een plant de activiteit van haar koolstoftransporteiwitten, terwijl de schimmel juist de activiteit van zijn eigen koolstoftransporteiwitten opvoert [14]. Sommige mycorrhizaschimmels schakelen het fosfaatopnamesysteem van de plant uit en maken de plant dus volledig afhankelijk van de mycorrhizaschimmel, ook zonder dat de plant extra fosfaat binnen krijgt [15]. Ik vermoed dat modellen die 'nemen van' als uitgangspunt hanteren, wat dat betreft realistischer zijn. Maar ongetwijfeld zal uiteindelijk blijken dat het noch uitsluitend 'nemen' of uitsluitend 'geven' is, waar een vorm van ruilen waarbij telt welke relatieve controle beide partners hebben om de wisselkoers (koolstof van de plant tegen voedingsstoffen via de schimmel uit de bodem) en de fluctuaties daarvan in de tijd vast te stellen.

Misleidende illustraties

Hoe het ook zij, het resultaat van die symbiose is voor beide partijen gewoonlijk voordelig. Dit resultaat kan getoond worden aan de hand van plaatjes van het type 'kleine plant – grote plant'. Ik laat u hiervan twee voorbeelden zien. Het eerste plaatje heeft betrekking op de groei van Stengelui of Grove bieslook (*Allium fistulosum*) in de kas in grond met laag en hoog stikstofgehalte in de afwezigheid en aanwezigheid van mycorrhizaschimmels. Het tweede plaatje betreft een veldproef waar grond gesteriliseerd is, waarna verschillende gewassen geplant zijn, waar deels mycorrhizaschimmels aan zijn toegevoegd. Commentaar is overbodig en het belang van de studie van mycorrhiza is evident, zo lijkt het. Maar toch.....

Ik heb twee problemen met deze plaatjes [16]. Aan de hand van deze twee problemen wil ik u uitleggen wat voor mij de uitdagingen van het mycorrhiza-onderzoek zijn. Ik zal daarbij zowel het fundamentele onderzoek als toegepaste aspecten de revue laten passeren. Hoe kan het ook anders met een vakgebied dat zijn ontstaan dankt aan de bevordering van toegepast onderzoek.

Phytocentrische en mycocentrische vooroordelen

Het eerste probleem is dat dit plaatje niet compleet is. Immers, alleen de plant is aanwezig. Nu zou u kunnen denken dat het ook wel heel lastig is om de mycorrhizaschimmel af te beelden, omdat het schimmelnetwerk onzichtbaar in de bodem is, of hoogstens zichtbaar is als een ongedifferentieerd plukje watten. Dat argument is echter weinig overtuigend, zoals uit het volgende plaatje blijkt.

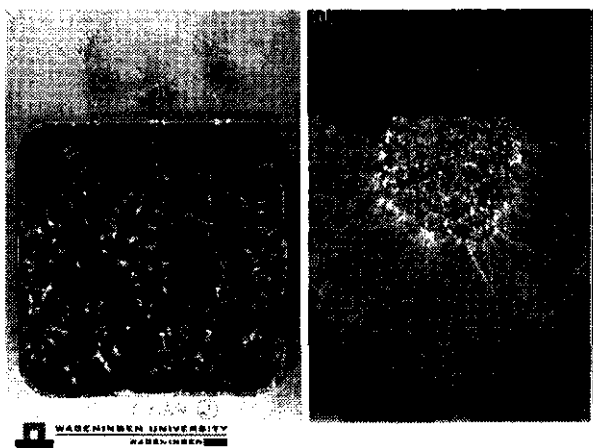


Fig. 2. De ectomycorrhizavormende schimmel en de ectomycorrhizavormende plant [17]

Ik wil de stelling verdedigen dat onderzoek naar mycorrhiza vaak eenzijdig is. De plant krijgt vrijwel alle aandacht, terwijl de schimmel uit het zicht verdwijnt. In ons jargon zeggen we dan dat mycorrhiza-onderzoek phytocentrisch is. Soms wordt de schimmel uitsluitend gezien als uitbreiding van het wortelstelsel van de plant. Zo'n eenvoudige benadering kan helpen als we verbanden bestuderen tussen de omvang van het schimmelnetswerk en de opname van plantenvoedende stoffen, maar we zullen verderop zien dat zo'n verband maar een beperkte geldigheid heeft [18].

Ik heb al aangegeven dat ik vanuit mijn opleiding allereerst schimmelkundige, mycoloog, ben. Daarom bepleit ik een mycocentrische benadering en wil ik benadrukken dat de schimmel een zelfstandig organisme is met zijn eigen 'belangen'. Als we dat simpele feit over het hoofd zien, zal ons begrip van mycorrhiza altijd incompleet blijven.

Een van de belangrijke milieuveranderingen die zich thans voordoet is de toename van het atmosferisch koolzuurgehalte. Die toename leidt tot verschillende gevolgen waarin het versnelde broeikas effect en de opwarming van de aarde veel aandacht krijgen. Voor een mycorrhiza-onderzoeker is interessant wat de verhoging van het CO₂-gehalte voor het functioneren van mycorrhiza betekent. Odair Alberton heeft de literatuur op dit gebied samengevat [19]. Op grond van dit onderzoek bleek in het geval van ectomycorrhiza dat een verdubbeling van het koolzuurgehalte leidde tot 25% extra bovengrondse groei voor de plant, terwijl het netwerk van schimmeldraden met 57% toenam. De totale hoeveelheid opgenomen nutriënten (stikstof en fosfaat) bleek echter maar met 16% en 7% gestegen. Economisch gesproken: bij een zeer substantiële investering in koolstof, behaalde de plant slechts een marginaal rendement in voedingsstoffen. De voor de hand liggende verklaring is dat het netwerk van schimmeldraden al uitgebreid genoeg is (gezien vanuit het perspectief van de plant voor de nutriëntopname), en dat vergroting van de hoeveelheid koolstof weliswaar leidt tot een voordeel voor de schimmel, zonder dat hij de plant extra voedingsstoffen verschaft. Die conclusie is ook aannemelijk als we weten dat er in één gram grond gemakkelijk een paar honderd meter schimmeldraden aanwezig kan zijn. Een groter netwerk kan zelfs leiden tot een verminderde beschikbaarheid van nutriënten voor de plant en een slechtere groei [20]. In dit experiment is sprake van 30-500 meter schimmeldraad per gram grond, vergeleken met 10-20 meter per gram grond zoals in de vorige studie. Dit bevestigt een waarheid die we allen kennen: meer is niet altijd beter...

Helaas ontbreken goede modellen om het verband tussen de dichtheid en architectuur van het netwerk en de kosten

en baten daarvan kwantitatief te onderbouwen. De promovendi Odair Alberton en Glaciela Kaschuk zijn beiden bezig met de ontwikkeling van modellen van koolstof en nutriënten in mycorrhiza.

Lijmen

Het is niet gemakkelijk om je voor te stellen dat een gram grond tientallen tot een paar honderd meter schimmeldraden van mycorrhizaschimmels kan bevatten. Toch betekenen die gegevens dat hoogstens enkele procenten van de organische stof in de grond gevormd worden door de levende mycorrhizaschimmel, 95% of meer van de organische stof bestaat uit dood plantenmateriaal (humus) en resten van andere dode organismen. Maar ook na hun dood spelen mycorrhizaschimmels een rol. Recent is ontdekt dat arbusculaire-mycorrhizaschimmels een eiwit-koolhydraten-complex, glomaline genaamd, produceren en afzetten aan het oppervlak van de celwanden. Glomaline wordt zeer langzaam afgebroken en kan daardoor een belangrijke bijdrage leveren tot de koolstofvoorraad in de bodem. Glomaline heeft een aantal bijzondere eigenschappen. Simpel gezegd is glomaline een soort van lijm, waardoor bodemdeeltjes aan elkaar gekit worden en de bodem zijn structuur krijgt en behoudt [21]. Ook andere soorten schimmels scheiden lijmachtige verbindingen uit die bijdragen tot de bodemstructuur, maar doordat deze uitscheidingsproducten een veel kortere levensduur hebben, is hun bijdrage tot de structuurvorming ook beperkter. De komende jaren wil ik met collega bodembiologen en bodemscheikundigen onderzoek verrichten aan de rol van glomaline en de rol van ander bodemleven bij het maken, handhaven en ook afbreken van bodemstructuur.

Glomaline is ook in andere opzichten mogelijk interessant.

We weten niet wat het voordeel voor de schimmel is wanneer die onder bepaalde omstandigheden glomaline produceert. Men heeft gedacht dat die stof de groei door de bodem vergemakkelijkt (glomaline als lijm en smeermiddel) of dat die stof vraat door bodemdieren tegengaat. En derde mogelijkheid is dat glomaline bijdraagt tot de bescherming van het chemische milieu rondom de schimmeldraden. Zo wordt er meer glomaline geproduceerd in gronden die met zware metalen verontreinigd zijn of in gronden waar door de hoge zuurgraad het risico van aluminiumvergiftiging aanwezig is. Wanneer we in het laboratorium glomaline isoleren, blijkt dat relatief grote hoeveelheden ijzer te bevatten. Het is niet bekend waar dat ijzer vandaan komt, maar een mogelijke verklaring is dat dat ijzer afkomstig is van ijzerfosfaat-verbindingen in de bodem. Door ijzer te binden zouden arbusculaire-mycorrhizaschimmels daardoor fosfaat vrij kunnen maken en voor de plant kunnen opnemen. Berekeningen van Irene Cardoso hebben laten zien dat het verschil in fosfaatopname door maïsplanten met en zonder mycorrhiza van dezelfde grootteorde is als de hoeveelheid fosfaat die uit ijzer-fosfaat-verbindingen vrijgemaakt kan worden [22]. Maar het is goed te bedenken dat cijfers die in overeenstemming zijn met een theorie allesbehalve een kritische test vormen voor die theorie. Op die waarschuwing kom ik nog terug.

Ondergrondse communicatie

Naast hun rol in de vergroting van de opname van voedingsstoffen en de verbetering van de bodemstructuur spelen mycorrhizaschimmels nog meer rollen. Eén daarvan is dat zij de plant kunnen beschermen tegen ziekten en plagen. Dat kan gebeuren doordat planten met mycorrhiza een betere voedingstoestand hebben en daardoor meer weer-

stand hebben tegen belagers van buiten, of doordat schimmels die op of in de wortel zitten kunnen voorkomen dat belagers diezelfde plekken koloniseren, of doordat de schimmels gifstoffen uitscheiden die hun belagers doden. Mycorrhizaschimmels kunnen planten ook beschermen doordat ze de chemische samenstelling van de uitscheidingsproducten van plantenwortels veranderen, waardoor belagers de plant niet of minder goed weten te vinden [23]. Dat mechanisme werkt niet alleen tegen bacteriën, schimmels en aaltjes, maar ook tegen parasitaire planten. *Striga hermonthica* is een zeer belangrijke parasitaire plant op graangewassen zoals maïs, kafferkoren (sorghum) en parelgierst (millet) in de savannegebieden van West-Afrika. Laat u niet misleiden door de mooie bloemen: *Striga* is in Afrika verantwoordelijk voor meer oogstverlies van graan dan sprinkhanen! Venasius Lenzemo deed onderzoek naar de vraag of mycorrhizaschimmels een rol zouden kunnen spelen bij de beheersing van *Striga*. Voor *Striga* geldt, evenals verwante parasitaire en half-parasitaire planten als bremraap, ratelaar en ogentroost, dat ze zelf geen mycorrhiza vormt. Op basis van waarnemingen, dat wortels van grasachtigen met mycorrhizaschimmels geler zijn dan wortels zonder mycorrhiza, voerde hij een experiment uit waarbij uitscheidingsproducten van sorghumplanten met en zonder mycorrhiza werden getest op hun vermogen om de kieming van *Striga* te beïnvloeden. Dat effect bleek er inderdaad te zijn – een tolerant sorghumras bleek in aanwezigheid van mycorrhiza de kieming van *Striga* vrijwel volledig te onderdrukken. Dat effect werd in het laboratorium gevonden. In een veldproef in Noord Kameroen bleek toevoeging van mycorrhizaschimmels eveneens te leiden tot lagere opkomst van *Striga* – zij het dat het effect kleiner was dan onder de gecontroleerde en homogene condities in het

lab [24]. Natuurlijk waren we ook geïnteresseerd in de aard van de stoffen die voor dit effect verantwoordelijk zijn. Daar hebben we nog weinig vooruitgang geboekt – het gele pigment is niet water-oplosbaar en kan dus niet rechtstreeks verantwoordelijk zijn voor het effect. Maar voorlopers in de synthese van dat gele pigment spelen ook een rol als kiemstimulantia van *Striga* [25]. Recent onderzoek heeft aangetoond dat *Striga* gebruik (of liever misbruik) maakt van de communicatie op moleculair niveau waarmee planten en mycorrhizaschimmels elkaar herkennen [26]. Daardoor kunnen granen zich eigenlijk niet verdedigen tegen *Striga* door de stof, die de kieming van *Striga* induceert, niet meer uit te scheiden (want dan zouden ze ook geen mycorrhiza kunnen vormen). Maar als een mycorrhizaschimmel eerder bij de plant is dan de parasiet, verandert de schimmel wel de uitscheidingsproducten van de plant – met als eerste effect dat kolonisatie van dezelfde plant door andere mycorrhizaschimmels geremd wordt [27] (want dat is voordelig voor de eerst aankomende schimmel – ook hier weer blijkt het dus van belang om een mycocentrisch perspectief te hanteren), maar met dit effect op *Striga* als tweede gevolg [27]. De komende jaren wil ik samen met post-doc Venasius Lenzemo en collega's van de Kenniseenheid Plant (Aad van Ast, Harro Bouwmeester) nader onderzoek doen aan deze driehoeksrelatie en de bijdragen die mycorrhizaschimmels kunnen leveren tot een geïntegreerde bestrijding van *Striga*.

Overigens hoeft het af luisteren van de moleculaire communicatie tussen planten en mycorrhizaschimmels niet altijd slecht af te lopen. Sterker nog: het af luisteren en vervolgens modificeren van deze communicatie was essentieel voor de evolutie van stikstofbindende bacteriën en vlinderbloemigen [28]. De moleculaire communicatie tussen vlinder-

bloemige en rhizobium is gebaseerd op de evolutionair veel oudere (500 miljoen tegenover 150 miljoen jaar) communicatie tussen de oerplant en de eerste mycorrhizaschimmels. Dat gegeven, en de onderscheiden rollen die rhizobia en arbusculaire-mycorrhizaschimmels spelen bij de voorziening met stikstof en fosfaat voor vlinderbloemigen, maakt een studie van deze driehoeksrelatie, gericht op de rol van beide ondergrondse partners in de koolstofhuishouding van het systeem, erg interessant. Hoe zit het in dit systeem met de voordelen en de kosten? Kun je die onafhankelijk van elkaar beschouwen en zijn kosten en baten additief? Of is er een interactie tussen rhizobia en mycorrhizaschimmels waardoor er synergie zou kunnen optreden? Deze vraag wordt thans experimenteel en modelmatig bestudeerd door Glaciela Kaschuk, mede begeleid door collega's van de Kenniseenheid Plant (Ken Giller, Peter Leffelaar).

Het ondergrondse paradijs

Niet in alle gevallen speelt mycorrhiza eenzelfde rol bij bladgroenloze planten. Andere bladgroenloze planten vormen namelijk wel mycorrhiza. Dit doet zich bijvoorbeeld voor bij stofzaad (zowel de Europese *Monotropa hypopithys*) als de Amerikaanse eenbloemig stofzaad (*M. uniflora*), die beide mycorrhiza's hebben. Dat is merkwaardig, want hoe komt de schimmel aan zijn koolhydraten bij een bladgroenloze plant? Is dit een wederzijds voordelige samenleving of parasiteert de plant op de schimmel? Hier blijkt sprake van een ménage à trois, waar een mycorrhizaschimmel, een boom en stofzaad in een innige symbiose leven. Een ectomycorrhizavormende boom levert suikers aan de ectomycorrhizaschimmel, de schimmel levert nutriënten aan de boom, en stofzaad neemt nutriënten van de schimmel en suikers van de

boom via de schimmel. Er is dus geen direct contact tussen stofzaad en boom. De boom kan niet zonder ectomycorrhiza en kan zich dus niet verdedigen tegen de bedrieger stofzaad. De schimmel lijkt ook te profiteren doordat stofzaad slechts de ontwikkeling van één mycorrhizaschimmelsoort toelaat [29]. De vraag is hoe algemeen dit soort driehoeksrelaties is waarbij de ene plant van de andere kan profiteren, met de mycorrhizaschimmel als go-between. Treedt dit verschijnsel alleen op bij bladgroenloze planten, vroeger humusaprophyten genoemd? Of kennen andere planten, zelfs als ze bladgroen hebben en deels voor hun eigen koolstof kunnen zorgen, dit truukje ook? Die vraag heeft tot heftige debatten geleid, en opnieuw bleken stilzwijgende veronderstellingen over 'nemen' en 'geven' van koolstof, en eenzijdigheden, waarbij het functioneren van de mycorrhiza uitsluitend vanuit het perspectief van de plant werd beschouwd, belangrijk te zijn [30].

Dat mycorrhizaschimmels ondergrondse netwerken kunnen vormen waarmee verschillende planten van dezelfde of van verschillende soorten zijn verbonden, is vastgesteld voor zowel ectomycorrhizaschimmels als arbusculaire-mycorrhizaschimmels [31]. Want meestal zijn mycorrhizaschimmels niet zo specifiek dat zij slechts met één plantensoort een associatie aan kunnen gaan. In zo'n netwerk kan de schimmel koolstof en plantenvoedende stoffen transporteren. De vraag is nu of dat transport in dat mycorrhizanetwerk onder controle staat van en uitsluitend ten voordele komt aan de schimmel, of dat ook de plant daar invloed op uitoefent en voordeel van ondervindt, bijvoorbeeld zaailingen in de diepe schaduw van een bos, waar de lichthoeveelheid onvoldoende is, die door (hun) ouderplanten worden gevoed. Als in zulke netwerken stoffen van plant naar plant getransporteerd worden, en als dat trans-

port bepaald wordt door de 'behoefte' van de plant, is dat dan niet een aantrekkelijk alternatief voor een ecologische visie waarin concurrentie en predator-prooi-relaties de sturende kracht in de natuur (en wellicht ook in de samenleving) zijn? Zijn zulke netwerken wellicht een voorbeeld van het marxistische paradijs onder de grond (van ieder naar zijn mogelijkheden, aan ieder naar zijn behoeften) of een ander paradijs [32]? U ziet het: opnieuw kan een wetenschappelijk debat niet gemakkelijk los gezien worden van opvattingen en vooronderstellingen over hoe de wereld en de samenleving er uit ziet en hoort te zien.

Hoewel het onderzoek en het debat nog lang niet beëindigd zijn, kunnen we in ieder geval constateren dat men in het geval van netwerken te gemakkelijk en te vanzelfsprekend vanuit het perspectief van de plant geredeneerd heeft. Het is veel waarschijnlijker dat in veel gevallen zulke bewegingen in het netwerk door de schimmel gecontroleerd worden [33]. Natuurlijk geldt dat niet voor stofzaad, die wel de koolstofstroom ten eigen bate kan manipuleren. Zijn dat de uitzonderingen die de regel bevestigen of zijn dat alleen de extremen in een reeks van mogelijkheden? Het feit dat er groene planten zijn die slecht groeien in afwezigheid van andere plantensoorten (zoals gentianen en duizendguldenkruid) suggereert dat dit verschijnsel algemener is [34]. Maar aan de andere kant: als dit verschijnsel echt algemeen is, zouden bedriegers (planten die nemen maar niet geven) veel algemener moeten zijn: natuurlijke selectie leidt zelden tot het paradijs, marxistisch of anderszins.

Kan mycorrhiza alles verklaren?

De herontdekking van het belang van mycorrhiza in de vegetatie-ecologie heeft de vraag opgeroepen naar de betekenis bij het bepalen van samenstelling en relatieve talrijkheid

van plantensoorten in vegetaties. Wanneer je die vraag wilt bestuderen, dan doet zich de vraag voor naar de specificiteit van mycorrhizaschimmels (zijn schimmels specifiek aan één plantensoort gebonden of gaan ze verbindingen aan met meer soorten), naar het functioneren van netwerken (als deze bestaan worden er dan in significante hoeveelheden koolstof en nutriënten van plant naar plant getransporteerd?), en naar de aard van de associatie (als er sprake is van voorkeuren vinden we dan de combinatie plant – schimmel die voor beide het beste is, of is de combinatie voor de ene partner weliswaar optimaal, maar dan niet voor de andere?). Elk van deze theoretische mogelijkheden is geopperd als belangrijk voor de rol van mycorrhizaschimmels op de vegetatiesamenstelling. En elke theorie kan dezelfde patronen verklaren! Hier verklaart mycorrhiza dus alles, en misschien ook wel niets...

Degenen onder u die vorig jaar de oratie van professor Wim van der Putten hebben bijgewoond, zullen zich wellicht herinneren dat hij dezelfde patronen kan verklaren vanuit de ecologie van pathogenen (ziekteverwekkende aaltje en schimmels) in de bodem [35]. Blijkbaar hebben vegetatie-ecologen een probleem, in die zin dat geheel verschillende ecologische theorieën en onderliggende mechanismen probleemloos dezelfde patronen kunnen verklaren. Mijn collega Ron de Goede en ik hebben in een overzichtsartikel over de rol van bodemorganismen in de vegetatie-ecologie een schema gepresenteerd dat gevallen van positieve en negatieve terugkoppeling van bodemorganismen op plantensoorten kan verklaren, en dat evenzeer van toepassing is op de vrienden (mycorrhizaschimmels) als vijanden (aaltjes, parasitaire schimmels en bacteriën) van de plant [36]. Voor het begrijpen van de onderliggende mechanismen lijkt het er dus niet veel toe te doen naar welke groep van bodemorganismen we kijken.

U bent natuurlijk geïnteresseerd wie er eigenlijk gelijk heeft. Het zou te gemakkelijk zijn te beweren dat beiden wel een beetje gelijk hebben en dat de waarheid wel ergens in het midden ligt. Immers, zo'n verklaring verklaart niets – want dan doet zich meteen de vraag voor of beide partijen evenveel gelijk hebben, of dat het belang van mutualistische en antagonistische bodemorganismen afhangt van de eigenschappen van de planten of vegetatie, of van de bodem. En hoe kunnen we dan generaliseren [37]? Of moeten we accepteren dat ecologie een zogenaamde provincialistische wetenschap is die alleen maar uitspraken met een beperkte geldigheid kan opleveren [38]? Het kan geen kwaad er op te wijzen dat in nogal wat gevallen de experimenten en waarnemingen, die we gedaan hebben, wel in overeenstemming zijn met, maar geen kritische test zijn voor onze favoriete hypothese. Nogal eens hebben we onze experimenten gedaan met planten en in bodems die bevooroordeeld zijn t.o.v. beide theorieën. Hier ligt dus nog een belangrijke uitdaging voor de bodemecologie.

Toepassingen

Laten we opnieuw kijken naar afbeeldingen van het type 'kleine plant – grote plant'.




WAGENINGEN UNIVERSITY
 WAGENINGEN

Fig. 3. Voorbeelden van het verschijnsel 'kleine plant (L: zonder mycorrhiza) - grote plant (R: met mycorrhiza)'.

Ik zei u dat ik twee problemen heb met zulke plaatjes. Het tweede probleem heeft te maken met onze beeldcultuur. Wij lezen teksten van links naar rechts, maar wij interpreteren ook afbeeldingen van links naar rechts, als ware het een weergave van een tijdsvolgorde of causaliteit. Daardoor sluipt er een verborgen boodschap in deze plaatjes. Ze suggereren welke extra plantaardige opbrengst je kunt bewerkstelligen wanneer je mycorrhizaschimmels toevoegt. Maar we zouden deze plaatjes ook van rechts naar links kunnen lezen. Dan vertellen ze ons welk risico van opbrengstverlies er dreigt als we onze bodems beheren op een manier die nadelig is voor mycorrhizaschimmels; en welke maatregelen we dan moeten nemen (via extra meststoffen of pesticiden) om toch van een redelijke opbrengst verzekerd te zijn.

We moeten daarom ons de vraag stellen hoe we deze plaatjes moeten lezen: van links naar rechts of van rechts naar links? In zijn algemeenheid, d.w.z. onder natuurlijke omstandigheden, is het antwoord eenvoudig. De aanwezigheid van planten met mycorrhiza is de norm en het vóórkomen en overleven van plantensoorten zonder mycorrhiza is de afwijking die juist verklaard moet worden. Het doen van proeven in het lab met planten, die in het veld mycorrhiza vormen, in afwezigheid van mycorrhiza leidt gewoonlijk tot artefacten die voor de theorievorming in de ecologie weinig betekenis hebben. En hoe zit het in agro-ecosystemen? Is er daar een tekort aan (of zelfs een ontbreken van) mycorrhizaschimmels te verwachten, dat we via toevoegen moeten repareren?

Een recente meta-analyse liet zien dat toevoegen van mycorrhiza-inoculum in laboratorium- en veldproeven leidde tot hogere kolonisatie in de wortels en tot betere plantengroei. Maar beheersmaatregelen, waarvan verwacht mag worden dat ze de activiteit van mycorrhizaschimmels bevorderen, hadden vergelijkbare effecten. Wanneer de bodemvruchtbaarheid relatief hoog was of het inoculumpotentiaal in de grond hoog was, had toevoegen van mycorrhiza-inoculum over het algemeen een zeer beperkt effect [39]. Er zijn dus specifieke condities (ernstige bodemdegradatie door erosie waarbij de toplaag verdwenen is; introductie van planten in een nieuw werelddeel) waarbij de hoeveelheid mycorrhizaschimmels in het veld beperkend is en inoculatie dus essentieel is. Maar zulke condities zijn de uitzonderingen die de regel bevestigen. Vaker is het het geval dat het specifieke bodembeheer heeft geleid tot achteruitgang in de hoeveelheid of in het functioneren van de mycorrhizaschimmels. En tegen minder geschikt beheer helpt inoculatie uiteraard niet.

Wat betekent nu deze conclusie voor het toegepaste mycorrhiza-onderzoek? De conclusie is geen pleidooi om alleen het fundamentele onderzoek naar mycorrhiza na te streven zonder oog te hebben voor de toepassingskanten. Zo'n pleidooi zou ook geen recht doen aan de geschiedenis van het vakgebied, waar altijd de interactie tussen fundamenteel en meer toegepast onderzoek verantwoordelijk is geweest voor de wetenschappelijke vooruitgang. Ik wil er voor pleiten om niet te snel naar het simpele antwoord van toevoegen van mycorrhizaschimmels over te gaan. Laat ik de bezwaren daartegen eerst samenvatten.

Productie van mycorrhiza-inoculum op grote schaal is duur. Arme boeren in de tropen doen er zeker beter aan om hun geld te besteden aan meststoffen dan aan het kopen van mycorrhiza-inoculum. Bovendien is het vaak onduidelijk welk inoculum we moeten gebruiken. Kiezen we voor elk gewas een eigen mycorrhiza-soort of variëteit of gebruiken we standaardinoculum? Kiezen we voor één isolaat of geven we de voorkeur aan een soortenmengsel, vanuit het gegeven dat functionele diversiteit van mycorrhizaschimmels een positief verband toont met de productiviteit van (agro-)ecosystemen? Hoe wegen we de gunstige effecten van soorten op de nutriëntenopname af tegen de gunstige effecten van andere soorten op de bodemstructuur? Hoe reguleren we de concurrentie tussen de inheemse soorten en het toegevoegde inoculum? Hoe voorkomen we dat ons inoculum uiteindelijk bestaat uit snel groeiende, concurrentiekrachtige, maar minder efficiënte soorten [40]? Ook hier lijkt het dat we al verondersteld hebben dat de schimmel die het onder bepaalde omstandigheden het beste doet ook wel het beste effect op de plant zal hebben [41].

Ik wil wel een pleidooi houden voor onderzoek hoe we onze plantkeuze en ons bodembeheer zo kunnen optimaliseren dat mycorrhizaschimmels daarvan een integraal deel uitmaken. Allereerst plantkeuze of raskeuze. In de literatuur is gesuggereerd dat de huidige veredeling op groei onder goed bemeste omstandigheden heeft geleid tot een situatie waarin planten minder gemakkelijk reageren op of voordeel hebben van mycorrhiza, of minder goed in staat zijn bij lage bodemvruchtbaarheid nutriënten op te nemen [42]. Intuïtief lijkt dat plausibel, hoewel dit soort onderzoek wel enkele methodologische problemen heeft. Want als we selecteren op opbrengststabiliteit (d.w.z. lage variatie in opbrengst bij verschillende externe condities), selecteren we daarmee dan ook indirect op een lage respons op mycorrhiza [43]? Moeten we onze veredeling nu omdenken en voor een meer duurzame vorm van landbouw rassen selecteren die een grotere respons op mycorrhiza tonen? Is het denkbaar dat veredeling die leidt tot lagere vatbaarheid voor ziekteverwekkende schimmels ook kan leiden tot rassen die minder reageren op mycorrhiza [44]? En hoe belangrijk is de respons op mycorrhiza (de relatieve toename van de opbrengst) ten opzichte van de absolute opbrengst? Hier ligt een belangrijk vraagstuk met fundamentele en toegepaste kanten voor mycorrhiza-onderzoekers en (biologische) plantenveredelaars [45].

Dan bodembeheer. Daar gaat het om de vraag of we de bodem zo kunnen beheren dat bodemleven, inclusief mycorrhizaschimmels, bevorderd worden. Gezien het grote belang van structuurbederf in de bodem, en de rol die mycorrhizaschimmels en ander bodemleven spelen bij creëren en handhaven van bodemstructuur, acht ik onderzoek naar andere vormen van landbouw, zoals conservation agriculture, van groot belang [46]. Ik wil dan ook graag bijdragen via my-

corrhiza-onderzoek aan het recent gestarte WOTRO-programma over de interactie tussen bodemleven en bodemstructuur en de verbetering van de efficiëntie waarmee gewassen water en nutriënten kunnen verwerven.

Meer nadruk op duurzamer vormen van bodembeheer is ook gunstig, doordat compenserende maatregelen die we anders moeten nemen in geval van een mycorrhizatekort, vaak op hun beurt weer negatief uitwerken op mycorrhizaschimmels en andere vormen van bodemleven [47].

De sociale kant van het bodemleven

Voor een mycorrhiza-onderzoeker is het dus belangrijk om te netwerken met onderzoekers op het gebied van bodem en plant. Vanuit mijn eigen belangstelling vind ik het eveneens belangrijk een netwerk te hebben met onderzoekers op het gebied van de sociale wetenschappen. Niet alleen etymologisch is er sprake van verwantschap tussen bodemkundigen en beoefenaren van de menswetenschappen. Immers, de woorden vruchtbare aarde (humus), nederigheid (humilitas) en mens (Homo) zijn van hetzelfde woord afgeleid [48]. Maar belangrijker nog, de bodem als object van onderzoek krijgt zijn betekenis mede door het gebruik daarvan door de mens en door de sociale betekenis die dat land voor de mens heeft. Ik prijs mij daarom in de gelukkige positie deel te nemen aan een onderzoekprogramma in Benin en Ghana getiteld "Convergence of Sciences" [49] waar onderzoekers met natuurwetenschappelijke en sociaal-wetenschappelijke achtergrond samenwerken met als doel te komen tot een meer duurzame vorm van beheer van bodem en gewas. Uit dat project wordt duidelijk dat keuzes voor bodemvruchtbaarheidsbeheer (Wat zijn effectieve vormen van bodemvruchtbaarheidsbeheer? Hoe hangt dit beheer samen met gewaskeuze? Hoe hangt gewaskeuze samen

met arbeid in de verschillende velden?) niet begrepen kunnen worden dan in de context van de instituties die landgebruiksrechten bepalen en die van invloed zijn op de beschikbaarheid van arbeid. In dit spannende project lijkt mycorrhiza-onderzoek misschien wat naar de achtergrond te verdwijnen; maar mycorrhiza komt wel degelijk aan bod: niet alleen als kapstok voor het belang van bodemleven voor de bodemvruchtbaarheid, maar ook bij onderzoek naar de vraag hoe de extensieve teelt van cassava kan bijdragen tot een hogere nutriëntenbeschikbaarheid voor het volggewas mais via het mycorrhizanetwerk [50].

Er is nog een tweede project over bodemgebruik waar ik bij betrokken ben en waar eveneens de inbreng van de sociale wetenschappen belangrijk is. Dit betreft een project over zwarte aarde in tropisch Zuid-Amerika [51]. Ik noem dit project ook, omdat het een initiatief is van studenten, en zij er in geslaagd zijn om een klein beetje onderzoeksgeld (in ons jargon seed money genoemd, geld dat je uitzait in de hoop later via een groter project te kunnen oogsten) te verkrijgen om een programma voor te bereiden. Gelukkig vind je dat nog aan Wageningen Universiteit: ambitieuze studenten met multidisciplinaire belangstelling; en een financieringssysteem waar ook zij toegang tot vinden. Het gaat hier om door de mens gemaakte vruchtbare, zwarte gronden in het Amazonegebied, waar de bodems van nature erg onvruchtbaar zijn.

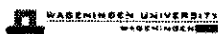


Fig. 4. Natuurlijke onvruchtbare bodem (L - oxisol) en vruchtbare door de mens gemaakte bodems (R - Terra Preta of Amazonian Dark Earth) [51]

Het gaat om een technologie van de inheemse bevolking, voordat het Amerikaanse continent door Columbus en anderen werd ontdekt en gekoloniseerd. Het gaat ook om een technologie die uitgestorven lijkt, en waarvan slechts bij benadering bekend is hoe ze werkt. Want in een warm en vochtig klimaat wordt organische stof zeer snel afgebroken zodat toevoegen van organische stof alleen geen duurzame bodemverbetering kan oproepen. Toepassing van houtskool (zwarte koolstof) lijkt een belangrijke factor. Dat zulke grond voor bodembiologen (mycorrhiza-onderzoekers, bacteriologen, bodemzoölogen) grote verrassingen zal opleveren, staat voor mij vast. Over het voorkomen van mycorrhizaschimmels in die gronden is nog niets bekend. Zijn deze gronden wellicht te rijk aan fosfaat? Kan die fosfaat-

rijkdom en schaarste aan mycorrhizaschimmels (indien dat optreedt) wellicht een verklaring vormen voor het soms waargenomen zinkgebrek? En hoe reageren deze schimmels op de zwarte koolstof? Maar dat het begrijpen van die technologie niet mogelijk is zonder inbreng van sociale wetenschappen is voor mij evenzeer evident. Want het gaat evenzeer om vragen als: Zijn deze gronden bewust gemaakt en beheerd of niet? Wist men voor welke gewassen deze gronden geschikt waren of niet? Wat is de economische betekenis van zulke gronden? Ik hoop de komende jaren op het gebied van vruchtbare zwarte bodems, die niet alleen in het Amazone-gebied maar ook in West Afrika voorkomen, nieuw onderzoek te ontwikkelen.

Tot slot

Aan het eind van het wetenschappelijk deel van deze oratie gekomen, wil ik graag nog enkele woorden van persoonlijke aard uitspreken.

Dames en heren studenten, U hebt hopelijk gemerkt hoe mateloos spannend ik onderzoek aan mycorrhiza vind en hoeveel vreugde ik daaraan beleef. Ik zou zonder al te veel problemen ook nog wel enige tijd door kunnen gaan met deze openbare les. Bij de vreugden van de wetenschap [52] heb ik mij beperkt tot het onderzoek (het ambacht, het spel, het ontdekken, het inzicht). Hoewel ik geen formele leeropdracht heb (en dus strikt genomen professor in niets ben), geldt voor mij dat die lijst van vreugden incompleet is zonder de vreugden van het wetenschappelijk onderwijs (de overdracht van dat inzicht, het wegen wijzen aan studenten en promovendi) te noemen. Ik hoop dat jullie ook met plezier kennis willen nemen van deze ondergrondse samenlevingsvorm en later ook de kennis over de levende bodem verantwoord willen toepassen. Ik wil daar graag bij behulpzaam zijn.

Ik wil het College van Bestuur van Wageningen Universiteit bedanken voor mijn benoeming tot persoonlijk hoogleraar. Mijn dank gaat daarbij ook uit naar de leden van het College voor Promoties, de toetsingscommissie en de onderzoeksschool PE&RC voor hun steun en vertrouwen.

Hoewel dit vandaag 'mijn' dag is, moge duidelijk zijn dat een wetenschappelijke loopbaan ingebed is in een netwerk van relaties: het gezin thuis, waar mijn belangstelling voor de biologie zowel door mijn vader als mijn moeder gestimuleerd is – ik ben daarom blij dat mijn moeder deze dag kan meemaken; de Katholieke Jeugdorganisatie voor Natuurstudie, en met name Eef Arnolds, die mij met mijn eerste stappen op het gebied van de paddestoelenstudie heeft geholpen; mijn leermeesters aan de Katholieke Universiteit Nijmegen, en met name Marinus Werger, die mijn belangstelling voor ecologisch onderzoek heeft gestimuleerd; het Rijksherbarium Leiden, en met name Kees Bas, die mijn mycologische interesse een systematische basis heeft helpen geven; de medewerkers van het Biologisch Station Wijster – ik blijf het jammer vinden dat dit laatste veldbiologische station in Nederland gesloten moest worden, ook al heeft de overplaatsing naar Wageningen mij nieuwe kansen gegeven; de promovendi die ik mede heb mogen begeleiden; de medewerkers van de sectie Bodemkwaliteit.

Beste Lijbert Brussaard, Willem van Riemsdijk en overige medewerkers van de sectie Bodemkwaliteit. In een tijd waarin iedereen spreekt over samenwerking en synergie, maar onze bestuurlijke en administratieve instituties nog onvoldoende toegerust zijn om samenwerking werkelijk gestalte te geven, laten wij zien dat het gewoon kan. Ik werk

dan ook met veel plezier bij de sectie Bodemkwaliteit, waar intensieve samenwerking tussen bodembiologie en bodemscheikunde op het gebied van onderwijs en onderzoek de dagelijkse praktijk is. Ik ben ervan overtuigd dat in de nieuwe onderzoeksplannen naar de rol van bodemleven in ontstaan en handhaven van bodemstructuur ook schimmels een prominente rol zullen spelen. Ik lever daartoe graag mijn bijdrage.

Hooggeleerde collegae. Uit mijn rede moge duidelijk zijn dat de studie naar mycorrhiza interdisciplinair moet zijn, en dat in elk geval bodemkundige en plantkundige disciplines daarbij essentieel zijn. Zonder deze disciplines kan een mycorrhiza-onderzoeker niet functioneren. Schotten, tussen kenniseenheden of tussen centra in kenniseenheden, zijn wellicht zichtbaar vanuit een bovengronds perspectief, maar het ondergrondse netwerk wordt daar gelukkig niet door belemmerd. Ik prijs mij gelukkig dat de WUR in dat opzicht vele mogelijkheden biedt en jullie ook belangstelling hebben voor mycorrhiza-onderzoek. Wie, zoals ik, toegepast mycorrhiza-onderzoek in een breder kader wil zien en daarbij mycorrhiza als ondergrondse samenwerkingsvorm als voorbeeld wil gebruiken voor duurzaam beheer van de levende bodem, die zal samenwerking met onderzoekers op het gebied van de sociale wetenschappen evenzeer belangrijk vinden. Ook daarvoor biedt deze universiteit kansen en ik hoop deze kansen samen met jullie te kunnen benutten.

Ali. Je hebt je eigen rol bij Wageningen Universiteit, al meer dan dertig jaar. Daarop mag je trots zijn. Onze rollen en arbeidsplekken zijn -jij zou zeggen: gelukkig- bijna altijd gescheiden geweest. Daarom zou het voor ons beiden een plezierig moment zijn indien ook vandaag nog mensen, die

jou en mij afzonderlijk kennen, onze wederzijds voordelige samenlevingsvorm ontdekken. Ik wil hier alleen zeggen: gelukkig zijn wij beiden niet met ons werk getrouwd en blijft er dus genoeg tijd over voor elkaar, onze families en ons netwerk van vrienden.

En nu het allerlaatste. Mijn vakgebied, de mycologie of schimmelkunde, is ook om andere redenen belangwekkend. De eerste vrouwelijke hoogleraar in Nederland, Johanna Westerdijk, was mycologe. In haar instituut, het phytopathologisch lab in Baarn, heeft zij haar motto aangebracht. En dat motto kan, met een geringe parafrase, ook dienen als mijn laatste woord en als actieve opwekking voor het volgende deel:

(Net-)Werken en feesten vormt schone geesten.

Ik heb gezegd.

Referenties en noten

1. Frank, B. 1885. Ueber die auf Wurzelsymbiose beruhende Ernährung gewisser Bäume durch unterirdischer Pilze. *Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft* 3: 128-145. Ook beschikbaar via www.biologie.uni-hamburg.de/b-online/fo33/frank/frank.htm. Een bewerkte en vertaalde versie is recentelijk gepubliceerd als: Frank, B. 2005. On the nutritional dependence of certain trees on root symbiosis with below-ground fungi. *Mycorrhiza* 15: 267-275.
2. Recentelijk bracht een reuzenexemplaar van de witte truffel (gewicht 1,2 kilo) op een veiling in Londen het recordbedrag op van 95.000 € (NRC Handelsblad, 14 november 2005).
3. Het standaardwerk voor de mycorrhiza-onderzoeker is: Smith, S.E. & D.J. Read 1997. *Mycorrhizal symbiosis*, 2nd edition. Academic Press, San Diego.
4. Janse, J.M. 1896. Les endophytes radicaux de quelques plantes javanaises. *Annales du Jardin botanique de Buitenzorg* 14: 53-212. Janse wees op de overeenkomsten tussen de door hem waargenomen endofytische schimmel en stikstofbindende bacteriën (*Rhizobium*) en actinomyceten (*Frankia*). Hij veronderstelde dat de schimmel facultatief aeroob is, in de wortelcellen leeft vanwege de lage zuurstofbeschikbaarheid, en daar luchtstikstof kan binden.
5. Van der Heijden, E.W. 2001. Differential benefits of arbuscular mycorrhizal and ectomycorrhizal infection of *Salix repens*. *Mycorrhiza* 10: 185-193.

6. Dit is uiteraard geen pleidooi voor een naïef reductionisme. Zie voor de verhouding tussen holisme en reductionisme (en de divergerende krachten in de ecologie): Van Groenendael, J.M. Tussen gen en Gaia: oecologie in dilemma. Oratie, Katholieke Universiteit Nijmegen; 42 pp.
7. Aanen, D.K., Th.W. Kuyper, T. Boekhout & R.F. Hoekstra 2000. Phylogenetic relationships in the genus *Hebeloma* based on ITS1 and 2 sequences, with special emphasis on the *Hebeloma crustuliniforme* complex. *Mycologia* 92: 269-281; Den Bakker, H.C., G.C. Zuccarello, Th.W. Kuyper & M.E. Noordeloos 2004. Evolution and host specificity in the ectomycorrhizal genus *Leccinum*. *New Phytologist* 163: 201-215.
8. Van der Heijden, E.W. & Th.W. Kuyper 2003. Ecological strategies of ectomycorrhizal fungi of *Salix repens*: root manipulation versus root replacement. *Oikos* 103: 668-680; Baar, J., W.A. Ozinga, I.L. Sweers & Th.W. Kuyper 1994. Stimulatory and inhibitory activity of needle litter and grass extracts on the growth of some ectomycorrhizal fungi. *Soil Biology and Biochemistry* 26: 1073-1079; Rosling, A., R. Landeweert, B.D. Lindahl, K.-H. Larsson, Th.W. Kuyper, A.F.S. Taylor & R.F. Finlay 2003. Vertical distribution of ectomycorrhizal fungal taxa in a podzol profile. *New Phytologist* 159: 775-783.
9. Baxter, J.W. & J. Dighton 2001. Ectomycorrhizal diversity alters growth and nutrient acquisition of grey birch (*Betula populifolia*) seedlings in host-symbiont culture conditions. *New Phytologist* 152: 139-149. Van

- der Heijden, M.G.A., J.N. Klironomos, M. Ursic, P. Moutoglis, R. Streitwolf-Engel, T. Boller, A. Wiemken & I.R. Sanders 1998. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature* 396: 69-72.
10. Arnolds, E. 1991. Decline of ectomycorrhizal fungi in Europe. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 35: 209-244; Oehl, F., E. Sieverding, K. Ineichen, P. Mäder, T. Boller & A. Wiemken 2003. Impact of land use intensity on the species diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in agroecosystems of central Europe. *Applied and Environmental Microbiology* 69: 2816-2824.
 11. Arnolds, E.J.M. & G. Van Ommering 1996. Bedreigde en kwetsbare paddestoelen in Nederland. Toelichting op de Rode Lijst. Rapport IKC Natuurbeheer 24: 1-119.
 12. Kuyper, Th.W., H.H. Bartelink, H.F. Van Dobben, J.M. Klap & H. Weersink 2004. Behoud van natuurwaarden in droge, voedselarme bossen: hoe effectief zijn effectgerichte maatregelen? In: G.-J. van Duinen et al. (eds), *Duurzaam natuurherstel voor behoud van biodiversiteit*, p. 15-31. ECLNV, Ede.
 13. May, R.M. 1974. *Stability and complexity in model ecosystems*, 2nd edition. Princeton, Princeton University Press. De citaten staan resp. op p. 73, 73 en 224.

14. Nehls, U., S. Mikolajewski, E. Magel & R. Hampp 2001. Carbohydrate metabolism in ectomycorrhizas: gene expression, monosaccharide transport and metabolic control. *New Phytologist* 150: 533-541.
15. Smith, S.E., F.A. Smith & I. Jakobsen 2003. Mycorrhizal fungi can dominate phosphate supply to plants irrespective of growth responses. *Plant Physiology* 133: 16-20.
16. Het is natuurlijk niet zo dat de foto's niet kloppen. Maar illustraties hebben vaak ook een verborgen boodschap. Het zou overigens interessant zijn om na te gaan in hoeverre de opkomst van presentatie-technieken als powerpoint geleid hebben tot verschuivingen in onderwijsinhoud, van nadruk op theorieën naar nadruk op observaties. Vergelijk Lynch, M. 1991. Science in the age of mechanical reproduction: moral and epistemic relations between diagrams and photographs. *Biology and Philosophy* 6: 205-226.
17. Links: *Piloderma croceum* (www.hortsorb.com/images/DiaPilodermaRhizotron.jpg); Rechts: *Suillus bovinus* (Leake, J.R., D. Johnson, D.P. Donnelly, G.E. Muckle, L. Boddy & D.J. Read 2004. Networks of power and influence: the role of mycorrhizal mycelium in controlling plant communities and agroecosystem functioning. *Canadian Journal of Botany* 82: 1016-1045.
18. Munkvold, L., R. Kjoller, M. Vestberg, S. Rosendahl & I. Jakobsen 2004. High functional diversity within species of arbuscular mycorrhizal fungi. *New*

Phytologist 164: 357-364. Merk op dat de titel misleidend is; het gaat om één functie (fosfaatopname als functie van hyphenlengte) en genetische en soortdiversiteit.

19. Alberton, O., Th.W. Kuyper & A. Gorissen 2005. Does mycocentrism make a difference? A meta-analysis of mycorrhizal plant and fungal responses to elevated CO₂. *New Phytologist* 167: 859-868.
20. Alberton O., manuscript in voorbereiding.
21. Rillig, M.C. 2004. Arbuscular mycorrhizae, glomalin, and soil aggregation. *Canadian Journal of Soil Science* 84: 355-363. Het onderzoek naar glomaline is ook een interessant voorbeeld waar de reductionistische strategie (moleculair onderzoek naar de genen betrokken bij de productie van glomaline) veel minder succesvol is dan de holistische strategie (het onderzoek naar de ecosysteme-effecten van glomaline).
22. Cardoso, I.M., C.L. Boddington, B.H. Janssen, O. Oenema & Th.W. Kuyper 2006. Differential access to phosphorus pools of an Oxisol by mycorrhizal and non-mycorrhizal maize. *Communications in Soil Science and Plant Analysis* (in druk).
23. Azcón-Aguilar, C. & J.-M. Barea 1996. Arbuscular mycorrhizas and biological control of soil-borne pathogens – an overview of the mechanisms involved. *Mycorrhiza* 6: 457-464.

24. Lenzemo, V.W. 2004. The tripartite interaction between sorghum, *Striga hermonthica*, and arbuscular mycorrhizal fungi. Proefschrift, Wageningen Universiteit; 112 pp; Lenzemo, V.W., Th.W. Kuyper, M.J. Kropff & A. Van Ast 2005. Field inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi reduces *Striga hermonthica* performance on cereal crops and has the potential to contribute to integrated Striga management. *Field Crops Research* 91: 51-61.
25. Strack, D., T. Fester, B. Hause, W. Schliemann & M.H. Walter 2003. Arbuscular mycorrhiza: biological, chemical and molecular aspects. *Journal of chemical Ecology* 29: 1955-1979; Matusova, R., K. Rani, F.W.A. Verstappen, M.C.R. Franssen, M.H. Beale & H.J. Bouwmeester 2005. The strigolactone germination stimulants of the plant-parasitic *Striga* and *Orobancha* spp. are derived from the carotenoid pathway. *Plant Physiology* 139: 920-934.
26. Akiyama, K., K. Matsuzaki & H. Hayashi 2005. Plant sesquiterpenes induce hyphal branching in arbuscular mycorrhizal fungi. *Nature* 435: 824-827.
27. Vierheilig, H., S. Lerat & Y. Piché 2003. Systemic inhibition of arbuscular mycorrhiza development by root exudates of cucumber plants colonized by *Glomus mosseae*. *Mycorrhiza* 13: 167-170.
28. Kistner, C. & M. Parniske 2002. Evolution of signal transduction in intracellular symbiosis. *Trends in Plant Science* 7: 511-518; Geurts, R., E. Fedorova & T. Bisseling 2005. Nod factor signaling genes and their

function in the early stages of *Rhizobium* infection. *Current Opinion in Plant Biology* 8: 346-352.

29. Bidartondo, M.I. 2005. The evolutionary ecology of myco-heterotrophy. *New Phytologist* 167: 335-352;
- Leake, J.R. 2005. Plants parasitic on fungi: unearthing the fungi in myco-heterotrophs and debunking the 'saprotrophic' plant myth. *Mycologist* 19: 113-122.
30. Robison, D. & A.H. Fitter 1999. The magnitude and control of carbon transfer between plants linked by a common mycorrhizal network. *Journal of experimental Botany* 50: 9-13.
31. Simard, S.W. & D.M. Durall 2004. Mycorrhizal networks: a review of their extent, function and importance. *Canadian Journal of Botany* 82: 1140-1165.
32. Marx' beroemde citaat heeft bijbelse wortels, vergelijk *Handelingen* 4: 35.
33. Fitter, A.H. 2001. Specificity, links and networks in the control of diversity in plant and microbial communities. In: M.C. Press et al. (eds), *Ecology: achievement and challenge*, p. 95-114. Blackwell Science, Oxford.
34. Sykorová, Z., J. Rydlová & M. Vosátka 2003. Establishment of mycorrhizal symbiosis in *Gentiana verna*. *Folia geobotanica* 38: 177-189.
35. Van der Putten, W.H. 2004. Biodiversiteit: onzichtbare interacties belicht. *Oratie, Wageningen Universiteit*, 36 pp.

36. Th.W. Kuyper & R.G.M. de Goede 2004. Interaction between higher-plants and soil-dwelling organisms. In: E. Van der Maarel (ed.), *Vegetation Ecology*, p. 286-308. Blackwell, Oxford.
37. Wardle, D.A., R.D. Bardgett, J.N. Klironomos, H. Setälä, W.H. Van der Putten & D.H. Wall 2004. Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science* 304: 1629-1633. In dit artikel wordt 11 maal gewezen op de onvoorspelbaarheid (context-afhankelijkheid, idiosyncratisch karakter) van de effecten van ondergrondse organismen.
38. Munson, R. 1975. Is biology a provincial science? *Philosophy of Science* 42: 428-447. Een wetenschap wordt 'provinciaal' genoemd indien haar fundamentele principes een beperkte mate van generaliseerbaarheid en een sterke mate van context-afhankelijkheid vertonen.
39. Lekberg, Y. & R. Koide 2005. Is plant performance limited by abundance of arbuscular mycorrhizal fungi? A meta-analysis of studies published between 1988 and 2003. *New Phytologist* 168: 189-204.
40. Hart, M.M. & J.T. Trevors 2005. Microbe management: application of mycorrhizal [*sic*] fungi in sustainable agriculture. *Frontiers in Ecology and the Environment* 3: 533-539.
41. Kiers, E.T., S.A. West & R.F. Denison 2002. Mediating mutualisms: farm management practices and evolutionary changes in symbiont co-operation. *Journal of applied Ecology* 39: 745-754; Denison, R.F., E.T. Kiers &

- S.A. West 2003. Darwinian agriculture: when can humans find solutions beyond the reach of natural selection? *The Quarterly Review of Biology* 78: 145-168.
42. Hetrick, B.A.D., G.W.T. Wilson & T.S. Cox 1993. Mycorrhizal dependence of modern wheat cultivars and ancestors: a synthesis. *Canadian Journal of Botany* 71: 512-518.
43. Kaeppler, S.M., J.L. Parke, S.M. Mueller, L. Senior, C. Stuber & W.F. Tracey 2000. Variation among maize inbred lines and detection of quantitative trait loci for growth at low phosphorus and responsiveness to arbuscular mycorrhizal fungi. *Crop Science* 40: 358-364.
44. Toth, J.D., D. Toth, D. Starke & D.R. Smith 1990. Vesicular-arbuscular mycorrhizal colonization of *Zea mays* affected by breeding for resistance to fungal pathogens. *Canadian Journal of Botany* 68: 1039-1044.
45. Lammerts van Bueren, E.T. 2005. Biologische plantenveredeling: een rasechte wetenschap. Oratie, Wageningen Universiteit; 32 pp.
46. Cardoso, I.M. & Th.W. Kuyper 2006. Mycorrhizas and tropical soil fertility. *Agriculture, Ecosystems and Environment* (geaccepteerd).
47. Matson, P.A., W.J. Parton, A.G. Power & M.J. Swift 1997. Agricultural intensification and ecosystem properties. *Science* 277: 504-509.

48. Hillel, D. 1991. *Out of the earth - Civilization and the life of the soil*. University of California Press, Berkeley; Harrison, R.P. 2003. *The dominion of the dead*. University of Chicago Press, Chicago. Ook het Hebreeuwse woord Adam (mens) en adamah (aarde) hebben dezelfde etymologische basis.
49. D. Hounkonnou, D. Kossou, Th.W. Kuyper, C. Leeuwis, P. Richards, N. Röling, O. Sakyi-Dawson & A. Van Huis 2006. *Convergence of Sciences: the management of agricultural research for small-scale farmers in Benin and Ghana*. NJAS - Wageningen Journal of Life Sciences (in druk).
50. Saïdou, A., manuscript in voorbereiding.
51. Glaser, B., L. Haumaier, G. Guggenberger & W. Zech 2001. The 'Terra Preta' phenomenon: a model for sustainable agriculture in the humid tropics. *Naturwissenschaften* 88: 37-41. Op de afbeelding hoort, denkend in termen van causaliteit, de oorspronkelijke grond links te staan, de door de mens gemaakte zwarte grond rechts. In het artikel staat de oxisol juist rechts afgebeeld.
52. De Valk, J.M.M. 1983. *De twaalf vreugden van de wetenschap*. Rede, Erasmus Universiteit; 16 pp.